

Juin 2015

Université
de Liège



Analyse de la biogéographie historique du dernier maximum glaciaire des bryophytes d'Europe tempérée à travers les statistiques bayésiennes approximées

Mémoire défendu par Alice Ledent

Dans le but d'obtenir le grade de Master en Biologie des
Organismes et Écologie

Promoteur : Alain Vanderpoorten ; Co-promoteur : Jairo Patiño



Université de Liège, Faculté des sciences,
Département de biologie, écologie et évolution,
Unité de biologie de l'évolution et de la
conservation (Emmanuel Sérusiaux)
ANNÉE ACADÉMIQUE 2014-2015

Source des illustrations de la page de garde

Logo ULg : http://www.ulg.ac.be/cms/c_24952/fr/logo?details=true

Bryophytes : *Dicranoweisia cirrata*, photo prise par Charles Baughman, <http://bryophytes.net/>

Remerciements

Grand merci à mon promoteur, le P^r. Alain Vanderpoorten pour son aide, son soutien, son secours parfois ! Ses compétences et connaissances m'ont enrichie, tant sur le plan scientifique que sur le plan social. Sa confiance fut un réconfort et je lui sais gré du temps qu'il m'a accordé tout au long de l'année, sans compter et avec égale humeur, ce qui n'a pas toujours dû aller de soi.

Je remercie Jairo Patiño, Florian Zanatta, Aurélie Désamuré et Patrick Mardulyn pour être constamment restés à mon écoute, avoir répondu à mes nombreuses questions et m'avoir fait partager leur érudition. Leurs données et leurs conseils m'ont apporté un soutien logistique toujours bienvenu et souvent précieux.

Merci aussi à Laurent Gohy qui m'a enseigné les techniques de base de l'extraction de l'ADN, de son amplification et de son séquençage.

Outre-Atlantique, mes remerciements parviendront sans aucun doute jusqu'au P^r. Jonhatan Shaw et son équipe, de l'Université de Duke : Blanka Shaw, Nicolas Devos, Benjamin Carter, Arielle Garrett, Jessica Nelson, Li Hui Mao et Rose Hinson. Qu'ils soient chaleureusement remerciés de m'avoir accueillie au sein de leur équipe. Leur confiance tout au long du stage m'a fait chaud au cœur, quand j'en avais bien besoin ! Profiter de leurs compétences scientifiques au sein du campus, ou de leur générosité à l'occasion de nos trop rares sorties, à la découverte du pays et de sa vie sociale, ont élargi mes horizons et m'ont donné le goût de tous les voyages. Je remercie particulièrement Nicolas Devos pour m'avoir hébergée et m'avoir fait partager les techniques d'un laboratoire génomique de pointe.

Enfin, je tiens à remercier ma famille pour m'avoir aimée et épaulée tout au long de mon cursus universitaire, dans les moments d'exaltation comme dans les moments de découragement. Je pense en particulier à maman, à papa, à mon frère et à ma tante. Merci enfin à mon compagnon pour sa présence et sa patience. Je mesure la chance d'avoir été si bien entourée !

Résumé

La structure génétique et la répartition actuelle des espèces est principalement le résultat des cycles glaciaires du Quaternaire. Deux principales hypothèses ont été proposées pour expliquer comment, en Europe, les faunes et les flores vasculaires tempérées ont survécu lors du dernier maximum glaciaire et ont recolonisé les régions précédemment couvertes de glace. L'hypothèse des refuges méditerranéens postule, sur base de leurs niveaux élevés de diversité génétique souvent rapportés, que les péninsules méditerranéennes ont servi de refuges à partir desquels la recolonisation postglaciaire des régions tempérées s'est déroulée. Au contraire, l'hypothèse des microrefuges nordiques propose, sur base des niveaux élevés de divergence génétique observés entre les populations des régions méditerranéennes et extra-méditerranéennes, que la recolonisation des régions tempérées résulte de microrefuges nordiques.

Les bryophytes apparaissent, du fait de leur poïkilohydrie et de leurs capacités de dispersion à longue distance, comme des modèles idéaux pour l'étude des changements climatiques. Dans ce groupe d'organismes très mobiles, le *pattern* de variation génétique Est-Ouest précédemment rapporté dans la littérature contraste avec la disjonction traditionnelle Nord-Sud et fait pencher vers une histoire biogéographique complètement différente.

Nous avons modélisé la niche macroclimatique de 13 espèces tempérées pour générer des hypothèses concernant la taille de leurs populations actuelles et passées. Nous avons ensuite testé différents scénarios biogéographiques explicites dans le cadre d'une analyse de Calculs Bayésiens Approximés : (1) l'hypothèse des refuges Sud, selon laquelle les régions tempérées auraient été recolonisées depuis la Méditerranée ; (2) l'hypothèse des refuges Nord, selon laquelle les régions tempérées auraient été recolonisées depuis des microrefuges locaux ; (3) l'hypothèse de structuration Est-Ouest, selon laquelle les flores tempérées est et ouest diffèrent du fait des migrations fortes entre les flores ouest et extra-européennes ; et (4) l'hypothèse des refuges extra-européens, selon laquelle les flores tempérées est et ouest ont différentes origines, la dernière résultant du recrutement d'individus d'origines extra-européennes [d'Amérique du Nord (scenario 4a) ou de Macaronésie (scenario 4b)].

Dans le contexte d'une méta-analyse de la flore de bryophytes tempérée européenne, les résultats obtenus pour la mousse *Amphidium mougeotii* sont présentés ici. Les scénarios 4 et 1 ont exhibé les probabilités *a posteriori* les plus élevées (74,3 et 23,8%, respectivement), tandis que les données simulées sous les scénarios 2 et 3 n'ont pratiquement jamais été sélectionnées parmi le *set* des meilleures simulations (probabilités *a posteriori* de respectivement 1,9 et 0%).

Bien que très contrastés, les scénarios 4 et 1 partagent deux caractéristiques importantes, qui sont : l'extinction complète d'*A. mougeotii* dans les régions tempérées et la recolonisation de ces régions par des individus d'origine allochtone. Les deux scénarios soulignent ainsi l'importance des capacités dispersives des bryophytes dans l'explication de leurs *patterns* de recolonisation postglaciaire. La coexistence de deux scénarios biogéographiques au sein d'une seule espèce pointe vers une réponse plus hétérogène des bryophytes aux changements climatiques que celle des plantes vasculaires ou des animaux, et explique l'hétérogénéité des *patterns* de recolonisation rapportés jusqu'alors pour les bryophytes.

Abstract

Extant genetic structure and species distribution have been substantially shaped by the glacial cycles during the Quaternary era. Two main hypotheses have been proposed to explain how, in Europe, the temperate faunas and vascular floras have survived during the Last Glacial Maximum and recolonized previously glaciated areas. The Mediterranean *refugia* hypothesis posits, based on their high levels of genetic diversity recurrently reported, that the Mediterranean peninsulas served as *refugia* from which the postglacial recolonization of temperate areas took place. In contrast, the Northern microrefugia hypothesis proposes, based on the high levels of genetic divergence observed among populations from Mediterranean and extra-Mediterranean areas, that the recolonization of temperate areas resulted from Northern microrefugia.

Bryophytes appear, due to their poikilohyric condition and long-distance dispersal capacities, as ideal models for studying climate changes. In this group of highly mobile organisms, the East-West pattern of genetic variation previously reported in the literature contrasts with the traditional North-South disjunction and points to a completely different biogeographic history.

We employed species distribution models to generate hypotheses regarding past and present population sizes of thirteen temperate species. We then tested different explicit biogeographic scenarios in an Approximate Bayesian Computation framework: (1) the southern *refugia* hypothesis, according to which temperate areas were recolonized from Mediterranean *refugia*; (2) the northern *refugia* hypothesis, according to which temperate areas were recolonized from local microrefugia; (3) the Est-West structuration hypothesis, according to which eastern and western temperate floras differs because of the strong migrations between western and extra-European floras; and (4) the extra-European *refugia* hypothesis, according to which eastern and western temperate floras have different origins, the latter resulting from the recruitment of individuals of extra-European origins [from North America (scenario 4a) or Macaronesia (scenario 4b)].

In the context of a meta-analysis of the temperate European bryophyte flora, the results obtained for the moss *Amphidium mougeotii* are presented here. Scenarios 4 and 1 exhibited the highest posterior probabilities (74.3 and 23.8%, respectively), whereas the data simulated under scenarios 2 and 3 were almost never selected in the set of best-fit simulations (posterior probabilities of 1.9 and 0%, respectively).

Although highly contrasted, scenarios 4 and 1 share two important features, that is: the complete extinction of *A. mougeotii* in temperate areas and the recolonization of these areas by individuals of allochthonous origin. Both scenarios thus highlight the importance of the dispersal capacities of bryophytes in explaining their postglacial recolonization patterns. The coexistence of two biogeographical scenarios within a single species points to a more heterogeneous answer of bryophytes to climate change than in vascular plants or animals, and explains the heterogeneity of the postglacial recolonization patterns reported so far in bryophytes.

Table des matières

Remerciements

Résumé

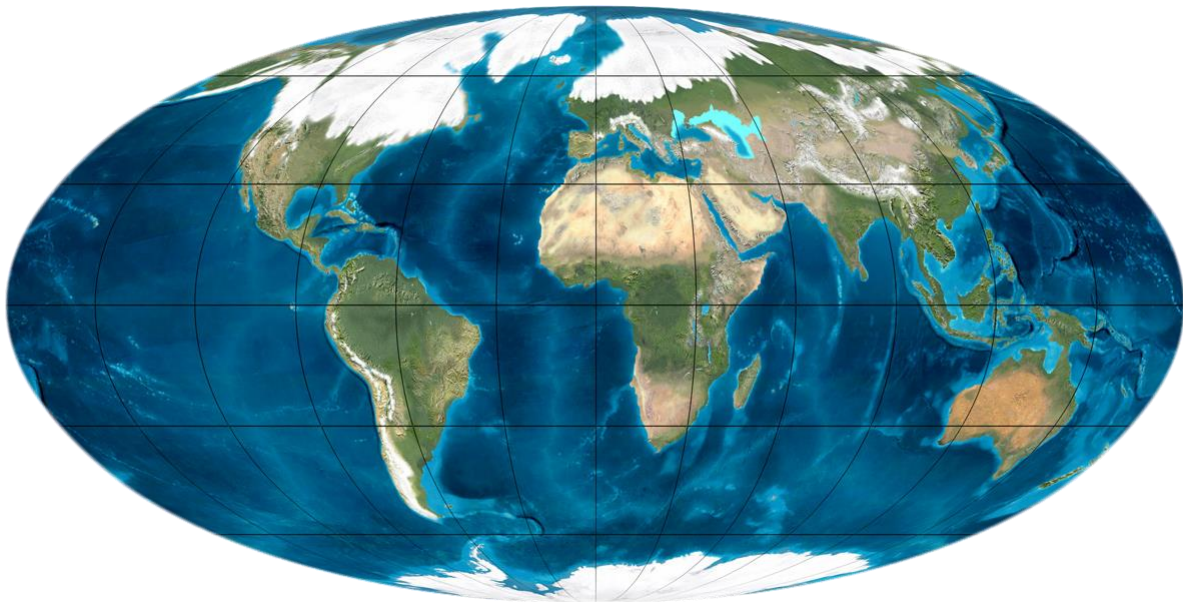
Abstract

Introduction.....	1
Matériel et Méthodes	6
Synthèse méthodologique	6
Echantillonnage taxonomique et populationnel.....	8
Extraction, amplification et séquençage de l'ADN.....	8
Modélisation de la distribution d'espèces	9
Analyse de Calculs Bayésiens Approximés	13
Scénarios biogéographiques	17
Choix des distributions de probabilités <i>a priori</i> des paramètres	20
Analyse bayésienne et sélection du meilleur scénario	23
Résultats	25
Discussion	32
Conclusion	36
Perspectives.....	37
Bibliographie	
Annexes	

Introduction

Une des questions majeures que se pose la communauté scientifique quant au réchauffement climatique est celle de son impact sur la répartition des espèces, que ce soit par souci de conservation de la nature [répartition d'oiseaux (Archaux, 2003), de lézards (Grillet, Cheylan, & Dusoulier, 2006) ou d'arbres (Piedallu, Perez, Gégout, Lebourgeois, & Bertrand, 2009)] ou afin d'anticiper les actions à mener vis-à-vis d'insectes et d'acariens hématophages, vecteurs d'agents infectieux (Rodhain, 2000). L'étude des conséquences des changements climatiques passés sur la biodiversité est un des outils les plus puissants utilisé pour valider les modèles prédisant l'impact écologique et évolutif des changements futurs (Petit, Hampe, & Cheddadi, 2005).

La structure génétique et la répartition actuelle des espèces, des populations et des communautés est principalement le résultat des périodes glaciaires dites du Quaternaire (Hewitt, 2000). Celles-ci débutèrent dans le Pliocène à la fin du Tertiaire [2-3 Ma¹ ; (Berger & Loutre, 2004)]. Elles sont le résultat d'un refroidissement global de la terre depuis le début du Cénozoïque [65 Ma ; (Hewitt, 1999)]. Ces périodes glaciaires alternent avec des périodes interglaciaires. La durée d'un cycle est d'environ 100 000 ans. Les cycles se sont succédé et sont devenus de plus en plus rudes (Hewitt, 1999). Le dernier cycle complet a commencé à la fin de l'interglaciaire de l'Eémien (125 000 ans) et se poursuit aujourd'hui dans l'interglaciaire de l'Holocène, débuté il y a 10 000 ans (Berger & Loutre, 2004). Ce cycle comprend la dernière période glaciaire, la plus virulente de toutes. Le pic de cette glaciation, le dernier maximum glaciaire, se situe entre 26 000 et 19 000 ans avant notre ère. L'analyse de calottes glaciaires y montre des changements rapides de température : de 10 à 12°C en 5 à 10 ans (Dansgaard *et al.*, 1993). On s'attend donc à ce que ce soit un des stress principaux auxquels les biocénoses ont été soumises au cours de leur histoire évolutive.



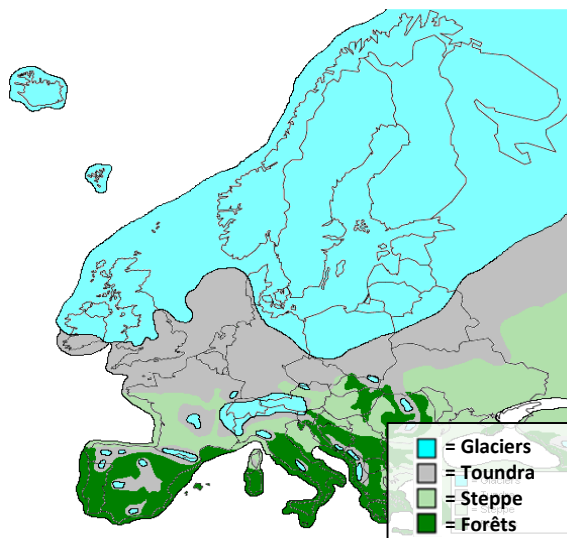
Source : Ron Blakey, professeur émérite de l'Université D'Arizona du Nord (<http://cpgeosystems.com/mollglobe.html>).

Figure 1 : reconstruction de la terre pendant la dernière période glaciaire (il y a 18 000 ans). Les glaciers sont représentés en blanc.

Les continents n'ont pas été touchés de façon équivalente par les glaciations. L'Europe a sans conteste subi plus durement les conséquences du dernier maximum glaciaire que l'Amérique du Nord ou

¹ « Ma » est l'abréviation de « million d'années ».

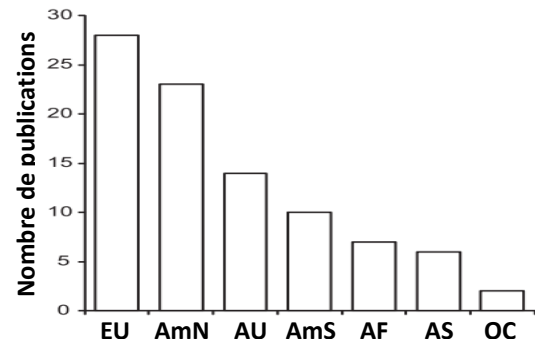
l'hémisphère Sud (Hewitt, 2000). En Europe, l'inlandsis arctique recouvrait la Scandinavie et une grosse partie de l'Europe centrale. Toutes les montagnes étaient couvertes de glace (figure 1) et les plaines présentaient un environnement très rude de type toundra ou steppe froide (Hewitt, 1996). Seule la région méditerranéenne était encore composée localement de forêts (figure 2). En Amérique du Nord, le climat était plus clément : même si l'inlandsis était plus étendu au Sud (en-deçà de 40°N ; figure 1), la toundra et la steppe étaient moins étendues et certaines montagnes n'étaient pas gelées mais présentaient des lacs pluvieux et même des déserts (Hewitt, 2000). Dans l'hémisphère Sud, l'Amérique du Sud n'était que partiellement couverte de glace, seul l'Antarctique subissait une glaciation globale [(Hewitt, 1996) ; figure 1]. La disposition géographique des barrières à la dispersion des espèces a aussi conduit à un impact plus sévère en Europe qu'en Amérique du Nord. Les mers et les montagnes d'Europe sont orientées selon l'axe est-ouest empêchant la dispersion selon l'axe nord-sud [e.g. : les Alpes, les Pyrénées, le Caucase, les Carpates, la Méditerranée et la mer Noire ; (Hewitt, 1999)], tandis qu'en Amérique du Nord, les barrières sont orientées selon l'axe nord-sud (e.g. : les Appalaches et les montagnes Rocheuses). L'Europe renferme aussi l'une des régions du monde subissant le plus sévèrement les changements climatiques actuels : le bassin méditerranéen (Petit *et al.*, 2005). En particulier, les modèles de distribution d'espèces prédisent dans la région méditerranéenne un *turn-over* local de la composition floristique de 60 à 80% entre 1990 et 2080, ce qui représente un taux deux à trois fois supérieur à celui prédit pour les régions extra-méditerranéennes (Thuiller, Lavorel, Araujo, Sykes, & Prentice, 2005). Cela explique pourquoi tant d'études biogéographiques, notamment basées sur la modélisation de la distribution d'espèces, sont dédiées à ce continent (figure 3).



Source :

http://www.metatech.org/07/ice_age_global_warming.html

Figure 2 : reconstruction des paléovégétations d'Europe pendant la dernière période glaciaire (il y a 20 000 ans).



Source : (Svenning, Fløjgaard, Marske, Nógues-Bravo, & Normand, 2011)

Figure 3 : nombre de publications paléobiogéographiques basées sur la modélisation de la distribution d'espèces dans différentes régions du monde : Europe (EU) ; Amérique du Nord (AmN) ; Australie et Nouvelle-Zélande (AU) ; Amérique du Sud (AmS) ; Afrique (AF) ; Asie (AS) ; Océans (OC).

En Europe, deux principales hypothèses ont été proposées pour expliquer la survie des espèces tempérées dans certaines zones dites refuges où les conditions climatiques sont restées plus tolérables lors du dernier maximum glaciaire : l'hypothèse des refuges méditerranéens (SRH pour *Southern Refugia Hypothesis*) et l'hypothèse des microrefuges nordiques (NRH pour *Northern Refugia Hypothesis*) – pour revue : (Bhagwat & Willis, 2008). L'hypothèse des refuges Sud, selon laquelle les péninsules méditerranéennes sont des sources à partir desquelles les espèces auraient recolonisé les

régions tempérées, est la première à avoir été suggérée (Hewitt, 1999). Pas moins de 52 refuges méditerranéens ont été identifiés à partir d'une méta-analyse des données génétiques et paléontologiques disponibles (Médail & Diadema, 2009). Néanmoins, bien que les populations de la région méditerranéenne exhibent, en accord avec la SRH, une richesse génétique supérieure à celles des régions tempérées, des analyses de la richesse et de la structure génétique des espèces d'arbres ont montré que le degré de divergence génétique entre les populations méditerranéennes et extra-méditerranéennes est extrêmement élevé [(Petit *et al.*, 2003) et (Petit *et al.*, 2005)]. Ces auteurs en concluent qu'un tel isolement génétique de la Méditerranée ne peut s'expliquer qu'en termes de barrières aux flux de gènes (mers et montagnes d'Europe), suggérant que la Méditerranée se comporte comme un puits de biodiversité et non comme une région source à partir de laquelle les régions tempérées auraient pu être recolonisées. Dans ce contexte, une hypothèse alternative, la *Northern Refugia Hypothesis*, a été formulée – pour exemples : (Désamoré *et al.*, 2012) et (Tzedakis, Emerson, & Hewitt, 2013). Cette hypothèse propose que les régions sources à l'origine de la recolonisation des régions tempérées sont de microzones de climat moins rude, situées au Nord de la région méditerranéenne.

Les bryophytes composent un groupe de plantes terrestres dont les caractéristiques biologiques et écophysiologiques en font un modèle de choix pour l'étude de l'impact des changements climatiques (Tuba, Slack, & Stark, 2011) pour trois raisons principales.

Premièrement, les bryophytes sont poïkilohydriques : elles captent l'eau atmosphérique par l'entière du gamétophyte. Elles dépendent donc de l'eau atmosphérique pour leurs activités physiologiques et leur croissance. De ce fait, elles sont très sensibles aux changements du régime de précipitations (Tuba *et al.*, 2011).

Deuxièmement, la plupart des espèces de bryophytes présentent une capacité inhérente à tolérer le froid. Placées à 5°C pendant 30 jours, plus de la moitié des espèces de bryophytes tempérées étudiées par Furness & Grime (1982) affichaient une réduction de croissance inférieure à 50% par rapport à leur taux de croissance relevé dans des conditions écophysiologiques optimales. En outre, la plupart de ces espèces, y compris les espèces tropicales, semblent être pré-adaptées au froid et survivent à des températures de -10 à -27°C (Glime, 2007). Des spécimens conservés dans la glace depuis des dizaines de milliers d'années ont même conservé leur capacité de régénération [(La Farge, Williams, & England, 2013) et (Roads, Longton, & Convey, 2014)]. Cette tolérance au froid fait pencher en faveur du scénario des refuges nordiques pour les bryophytes. En revanche, les espèces tempérées sont très sensibles à des températures modérément élevées : toutes les espèces tempérées étudiées par Furness & Grime (1982) meurent après environ une semaine lorsqu'elles sont maintenues à une température de 35°C, ce qui en fait des indicateurs particulièrement sensibles dans le contexte actuel du réchauffement climatique.

Troisièmement, les bryophytes présentent de fortes aptitudes dispersives, ainsi qu'en attestent des expérimentations sur la dispersion des spores [(Lönnell, Hylander, Jonsson, & Sundberg, 2012), (Lönnell, Jonsson, & Hylander, 2014) et (Sundberg, 2013)] et des preuves indirectes basées sur l'examen des *patterns* de variation génétique à différentes échelles géographiques [(Cronberg, Molau, & Sonesson, 1997), (Heinrichs, Hentschel, Feldberg, Bombosch, & Schneider, 2009), (Lewis, Rozzi, & Goffinet, 2014), (McDaniel & Shaw, 2005), (Piñeiro *et al.*, 2012), (Szövényi, Terracciano, Ricca, Giordano, & Shaw, 2008) et (Szövényi, Sundberg, & Shaw, 2012)]. Cela suggère donc que les barrières

géographiques à la dispersion ne sont pas un obstacle pour eux. Par conséquent, une recolonisation postglaciaire depuis le bassin méditerranéen aurait été possible, en accord avec l'hypothèse des refuges méditerranéens. Les fortes capacités dispersives des bryophytes suggèrent même qu'elles auraient pu trouver refuge dans des régions géographiquement beaucoup plus éloignées que le continent européen lui-même. Sundberg (2013) estime ainsi qu'1% du « nuage de spores » observé à une échelle régionale a une origine transocéanique.

La phylogéographie des bryophytes, et notamment la problématique des refuges du dernier maximum glaciaire, reste peu étudiée (Kyrkjeeide, Hassel, Flatberg, & Stenøien, 2012). Quelques études phylogéographiques récentes ont confirmé que certaines espèces ont recolonisé l'Europe après le dernier maximum glaciaire depuis des refuges situés dans les îles du Nord-Est atlantique [(Hutsemekers *et al.*, 2011) et (Laenen *et al.*, 2011)], voire en Amérique du Nord (Stenøien, Shaw, Stengrundet, & Flatberg, 2011). Il apparaît même que la flore océanique de l'Ouest européen est apparue à la fin du Pléistocène à partir d'ancêtres insulaires (Patiño *et al.*, 2015), suggérant d'une part que les deux scénarios biogéographiques proposés jusqu'à présent ne sont pas exhaustifs, et d'autre part que la population ouest-européenne a été décimée lors du dernier maximum glaciaire. En effet, l'étude de la dynamique de colonisation des bryophytes montre qu'une recolonisation massive d'un territoire n'est possible qu'en l'absence de pression de compétition (Hutsemekers, Dopagne, & Vanderpoorten, 2008). L'extinction de la population ouest-européenne peut s'expliquer par les différences climatiques observées lors du dernier maximum glaciaire entre les régions est- et ouest-européennes (Svenning & Skov, 2007), différences directement liées à l'étendue des glaciers. La figure 1 montre en effet des glaciers plus étendus à l'ouest qu'à l'est de l'Europe. Un tel scénario expliquerait la forte structuration Est-Ouest observée dans les *patterns* de variation génétique de plusieurs sphaignes et bryophytes *sensu stricto* à l'échelle européenne [(Désamoré, 2013) et (Szövényi, Zsofia, Urmi, & Schneller, 2006)], structuration qui contraste avec la différenciation Nord-Sud impliquée par les scénarios des refuges Sud et Nord et empiriquement observée dans quelques autres études : [(Cronberg, 2000), (Désamoré *et al.*, 2012), (Hedderson & Nowell, 2006), (Hedenäs, 2010), (Natcheva & Cronberg, 2003) et (Van Der Velde & Bijlsma, 2003)]. De plus, les rares informations disponibles sont souvent contradictoires : il arrive que pour une même espèce, des scénarios différents soient mis en évidence selon l'interprétation des données génétiques. C'est le cas d'*Homalothecium sericeum* : Hedderson & Nowell (2006) mettent en évidence l'hypothèse des refuges méditerranéens pour cette espèce, tandis que Désamoré *et al.* (2012) penchent vers l'hypothèse des refuges nordiques en révélant la présence de refuges euro-sibériens. Ces contradictions montrent le besoin d'une méthode moins descriptive, qui permette de contraster différents scénarios biogéographiques.

Dans le présent travail, nous utilisons une approche complémentaire associant des modèles de distribution d'espèces et des analyses de la variation spatiotemporelle de la diversité et de la structure génétique des populations des bryophytes d'Europe tempérée, pour expliquer comment des organismes poïkilohydriques et très dispersifs ont répondu aux changements climatiques drastiques de la fin du Pléistocène. Par opposition aux méthodes phylogénétiques – pour exemples : (Caujapé-Castells, 2011) et (Losos & Ricklefs, 2009) – ou aux méthodes génétiques descriptives interprétant *a posteriori* les *patterns* observés dans le contexte de différents scénarios hypothétiques – pour exemples : (Bhagwat & Willis, 2008), (Désamoré, 2013), (Hewitt, 1999), (Petit *et al.*, 2003) et (Petit *et al.*, 2005) –, nous appliquons ici une méthode basée sur la théorie de la coalescence et permettant de contraster *a priori* différents scénarios biogéographiques : l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés [ABC pour *Approximate Bayesian Computation* ; pour revues : (Bertorelle, Benazzo, & Mona, 2010) et

(Csilléry, Blum, Gaggiotti, & François, 2010)]. Le principe de cette approche consiste à simuler des données de séquences nucléotidiques théoriques attendues sous l'hypothèse de différents scénarios biogéographiques explicitement définis. Ces données sont ensuite résumées par des statistiques synthétiques, elles-mêmes confrontées aux statistiques issues des données observées. Il est ainsi possible de confronter différents scénarios biogéographiques et de déterminer parmi eux celui dont les données simulées se rapprochent le plus des données réelles. De plus, cette méthode offre l'avantage d'obtenir des informations détaillées sur les paramètres démographiques des espèces étudiées à différents moments de leur histoire évolutive, grâce aux distributions *a posteriori* de paramètres.

Les objectifs de cette étude consistent à évaluer, en Europe, l'impact du dernier maximum glaciaire sur la répartition des bryophytes tempérées à travers les statistiques bayésiennes approximées et à déterminer s'il existe différents scénarios évolutifs qui conduisent à la distribution tempérée telle qu'observée actuellement.

Plus spécifiquement, il s'agit de contraster les hypothèses biogéographiques suivantes :

Hypothèse nulle

Le dernier maximum glaciaire n'a pas modifié la répartition des bryophytes d'Europe, les populations sont donc restées panmictiques et leur effectif n'a pas varié.

Hypothèses alternatives

- Les refuges du sud de l'Europe ont servi de source pour la recolonisation postglaciaire du continent. Dans cette hypothèse, les populations extra-méditerranéennes se sont éteintes lors du dernier maximum glaciaire tandis que celles de la région méditerranéenne se sont maintenues. Les régions extra-méditerranéennes ont été recolonisées à partir de la région méditerranéenne durant la période de réchauffement lent des températures, c'est-à-dire entre 19 000 et 11 000 ans avant notre ère.
- L'effectif des populations extra-méditerranéennes a fortement diminué lors du dernier maximum glaciaire, mais ces populations ont survécu dans des microrefuges. La recolonisation postglaciaire des régions tempérées s'est effectuée à partir de ces microrefuges, tandis que la région méditerranéenne, isolée du reste de l'Europe, a évolué indépendamment.
- Les populations occidentales ont été décimées lors du dernier maximum glaciaire. La région occidentale de l'Europe a été recolonisée depuis les îles du Nord-Est atlantique et/ou l'Amérique du Nord durant la période de réchauffement lent des températures, c'est-à-dire entre 19 000 et 11 000 ans avant notre ère, résultant en une structuration Est-Ouest de la variation génétique observée.
- Malgré des effectifs de population qui ont fortement diminué, les populations occidentales ont survécu au dernier maximum glaciaire. Une structuration Est-Ouest est néanmoins présente en Europe en raison des nombreuses migrations établies entre l'ouest de l'Europe et les îles du Nord-Est atlantique et/ou l'Amérique du Nord.

Matériel et Méthodes

Synthèse méthodologique

Les différentes étapes de la recherche se résument comme suit :

- 1) Echantillonnage des treize espèces de bryophyte.
- 2) Extraction, amplification et séquençage de l'ADN.
- 2') Réalisation de modèles de distribution d'espèces (SDMs pour *Species Distribution Models*) afin d'obtenir des distributions de probabilités de tailles efficaces de population (N_e) pour le présent. Ces distributions constitueront les paramètres démographiques de tailles efficaces de population *a priori* dans le cadre de l'analyse ABC.
- 3) Réalisation de l'analyse ABC afin de déterminer pour chaque espèce quel est, parmi les quatre scénarios biogéographiques confrontés, celui pour lequel les données simulées sont les plus proches des données réelles.

La figure 4 est un diagramme représentant ces différentes étapes de travail.

Dans le travail qui suit, la méthodologie est décrite et les résultats relatifs aux étapes 1, 2 et 2' sont présentés pour les treize espèces de bryophytes. Par contre, les résultats de l'analyse ABC sont présentés uniquement pour *Amphidium mougeotii* et seront combinés à ceux obtenus pour les autres espèces dans le cadre d'une méta-analyse en cours.

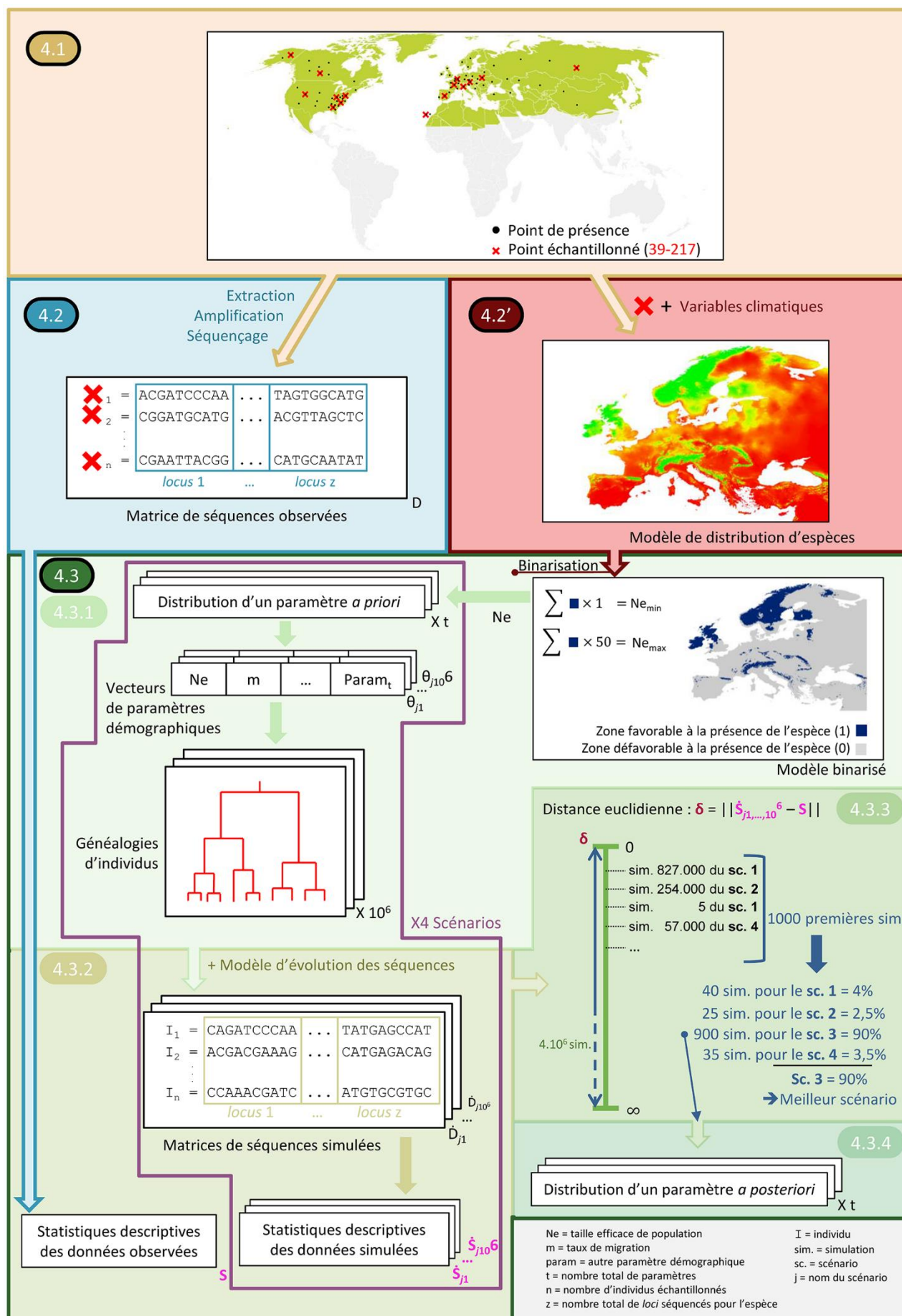


Figure 4 : diagramme schématisant les étapes principales mises en œuvre dans la présente étude afin de reconstruire l'histoire biogéographique des bryophytes d'Europe tempérée. 4.1. Echantillonnage taxonomique et populationnel. 4.2. Extraction, amplification et séquençage de l'ADN. 4.2'. Modélisation de la distribution d'espèces. 4.3. Analyse de Calculs Bayésiens Approximés.

Echantillonnage taxonomique et populationnel

[figure 4.1 (fond orange)]

L'étude porte sur la flore de bryophytes tempérée et de distribution Holarctique² (figure 4.1, zone verte sur la carte). La flore tempérée a été choisie, car elle représente plus de la moitié de la flore de bryophytes européenne et qu'elle permettra d'établir un lien entre nos résultats et ceux obtenus sur la flore vasculaire tempérée – pour revue : (Petit *et al.*, 2003) et (Petit *et al.*, 2005). Selon la classification de Hill & Preston (1998), la flore de bryophytes d'Europe tempérée compte environ un millier d'espèces. Treize espèces de bryophytes sont étudiées, parmi lesquelles sept espèces de mousses (bryophytes *sensu stricto*) : *Amphidium mougeotii*, *Homalothecium sericeum*, *Orthotrichum affine*, *Orthotrichum lyellii*, *Plagiomnium undulatum*, *Plagiothecium denticulatum* et *Plagiothecium undulatum*, et six espèces d'hépatiques : *Calypogeia arguta*, *Calypogeia fissa*, *Diplophyllum albicans*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Metzgeria conjugata* et *Metzgeria furcata*. Cela représente donc environ 1,5% des mousses et hépatiques européennes tempérées.

Pour chacune des espèces, entre 39 et 217 individus ont été prélevés, en fonction de la taille de l'aire de répartition de l'espèce et de la disponibilité du matériel (figure 4.1, croix rouges sur la carte). Au total, 1 414 individus ont été prélevés, toutes espèces confondues. Bien que le sujet d'étude soit la flore de bryophytes européenne, des zones sources potentielles sont également considérées dans les îles du Sud-Est atlantique (Macaronésie : Açores, Canaries, Cap vert et Madère) et l'Amérique du Nord, de sorte que l'échantillonnage dans ces zones, comme en Europe, se veut représentatif, tant du point de vue qualitatif que quantitatif, de la répartition des espèces. Le tableau s1 (Annexes) reprend, pour tous les individus récoltés de toutes les espèces, le numéro d'échantillonnage, les coordonnées géographiques du point d'échantillonnage, le nom du collecteur et l'*herbarium* d'où ils proviennent. Les coordonnées géographiques de ces points d'échantillonnage correspondent aux points de présence employés dans la modélisation de la distribution d'espèces (voir plus bas). Le tableau s2 (Annexes) reprend, pour chaque espèce, le nombre d'individus échantillonnés dans chacune des quatre régions suivantes : Europe, Amérique du Nord, Macaronésie et autres régions. L'échantillonnage est limité à du matériel suffisamment récent pour pouvoir en extraire et séquencer l'ADN : aucun individu prélevé avant 1970 n'en fait partie. Le système de coordonnées géographiques employé est le GCS_WGS_1984.

Le matériel utilisé est principalement du matériel sec, issu des collections disponibles en herbier. Cependant, pour les régions où le nombre d'individus d'une espèce était trop restreint par rapport à la répartition réelle de l'espèce, des missions d'échantillonnages spécifiques ont été réalisées. Les individus récoltés de la sorte ont été conservés dans du gel de silice (silicagel) avant extraction.

Extraction, amplification et séquençage de l'ADN

[figure 4.2 (fond bleu)]

Dans le cadre de cette étude, j'ai contribué à la production des séquences génétiques pour *Metzgeria furcata* et *Diplophyllum albicans*.

L'ADN génomique de chaque collection a été isolé à l'aide d'une extraction au cetyl-triméthyl-ammonium bromide (CTAB) sans traitement à la RNase (Doyle & Doyle, 1987). La purification de l'ADN

² Le complexe Holarctique comprend deux régions biogéographiques : la région Paléarctique (Europe, nord de l'Afrique et nord de l'Asie) et la région Néarctique (Amérique du Nord). Voir figures s1 et s2 (Annexes).

a été réalisée en utilisant le « Geneclean III Kit » (MP Biomedicals, OH, USA). La concentration finale de l'ADN a été mesurée par fluorométrie avec un fluoromètre « Qubit® Assays » (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA). La sélection des *loci* nucléaires et chloroplastiques a été réalisée de telle sorte que tous étaient facilement amplifiables (succès d'amplification supérieur à 80%) et présentaient le polymorphisme requis pour une analyse populationnelle. Pour les *loci* nucléaires, un criblage des *loci* unicopies décrits par McDaniel *et al.* (2013) pour les bryophytes a été réalisé, tandis que pour l'ADN chloroplastique, les régions citées dans Patiño *et al.* (2015) ont été ciblées. La liste des *loci* sélectionnés pour chaque espèce figure au tableau s3 (Annexes). Le nombre total de *loci* par espèce varie de 2 à 5. Les PCR ont été réalisées sur un « GeneAmp PCR system 9700 » (PerkinElmer, Waltham, MA, USA). Chaque réaction contenait 20µL. L'ensemble des PCR réalisées sont des PCR *touchdown*, avec des températures d'hybridation initiale et finale de, respectivement, 62 et 52°C. La présence de fragments d'ADN cible amplifié a été vérifiée visuellement sur gel d'agarose (1%) teinté au « SYBR Safe DNA gel stain » (Life Technologies, Carlsbad, CA, USA) puis éclairé aux rayons ultraviolets dans un « GelDoc » (BioRad, Hercules, CA, USA). Les produits issus de la PCR ont été purifiés avant le séquençage à l'aide de la réaction enzymatique exonucléase « ExoSAP³ », en utilisant l'exonucléase I et la phosphatase antarctique (New England Biolabs, Ipswich, MA, USA). Le séquençage sens et antisens des amplicons purifiés a été réalisé en utilisant le « BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit » (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Les séquences ont été obtenues sur un séquenceur « ABI PRISM 377 DNA sequencer » (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Les séquences sens et antisens ont été assemblées et corrigées sur « Sequencher 4.01 » (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI, USA). Les extrémités 3' et 5' incomplètes ont été exclues des séquences. L'alignement des séquences a été réalisé avec les logiciels « Clustal W » (Larkin *et al.*, 2007) et « GUIDANCE » (Penn *et al.*, 2010), puis des corrections manuelles ont été réalisées sur « PhyDE » (<http://www.phyde.de>). Au total, 2 972 séquences d'ADN chloroplastique et 2 129 séquences d'ADN nucléaire ont été générées pour les 1 414 individus analysés. Pour éviter d'avoir plusieurs fichiers de séquences pour une même espèce, les séquences des différents *loci* d'un même individu ont été concaténées, pour ne plus constituer qu'une seule matrice de séquences observées par espèce (figure 4.2, matrice de séquences observées). Cette matrice affiche en colonnes les positions de la séquence nucléotidique et en lignes les différents individus.

Modélisation de la distribution d'espèces

[figure 4.2' (fond rose)]

Les modèles de distributions d'espèces (encadré 1) sont employés afin d'obtenir une gamme de tailles efficaces de population pour chaque espèce pour le présent. Cette gamme est ensuite utilisée comme un des paramètres *a priori* de l'analyse ABC.

³ « SAP » est l'abréviation de « Shrimp Alkaline Phosphatase ». Ici une phosphatase alternative est employée : l'Antarctic Phosphatase.

Encadré 1. Introduction aux modèles de distribution d'espèces

Le but des modèles de distribution d'espèces est de déterminer une aire potentiellement favorable à la présence d'une espèce, c'est-à-dire une zone où toutes les conditions écologiques sont réunies pour que l'espèce y soit présente. Ces modèles sont obtenus par la confrontation de variables dépendantes : les points de présence de l'espèce (figure 4.1, croix rouges sur la carte) représentant sa répartition ; et de variables indépendantes : des facteurs environnementaux, ici climatiques (figure 6 : exemple d'une variable climatique). Le principe de cette méthode consiste à extraire les valeurs de certaines conditions climatiques, en chacun des points où l'espèce est présente, afin de définir des règles décrivant quelles conditions climatiques sont plus ou moins favorables à la présence de l'espèce. Ces règles constituent un modèle. Ce modèle est construit sur une aire géographique (*i.e.* le *geographic background* ; figure 4.1, zone verte sur la carte) représentative de l'entière de l'aire de distribution de l'espèce (le complexe Holarctique dans le cas présent) afin de décrire la totalité de sa niche écologique. Ensuite, on projette ce modèle sur l'aire d'étude désirée, où les conditions climatiques sont connues, pour obtenir le modèle de distribution d'espèce final (figure 4.2', carte).

Le modèle peut également être projeté dans le passé et/ou dans le futur afin d'obtenir des modélisations de la distribution d'espèces dans le passé et/ou des prévisions de cette distribution pour le futur.

Le modèle final est un raster, c'est-à-dire une grille composée de pixels de résolution définie, à chacun desquels est associée une valeur représentant à quel point cette zone est favorable à la présence de l'espèce. On parle d'index de compatibilité.

Il existe deux principaux types de modèles : les modèles « présences-seulement » et les modèles « présences-absences ». Les modèles n'employant que les points de présence sont purement descriptifs : ils définissent une enveloppe climatique où l'espèce est présente et recherchent des zones où les conditions climatiques sont similaires. Les modèles employant les points de présence et d'absence sont quant à eux probabilistes : ils confrontent les conditions climatiques où l'espèce est présente à celles où elle est absente, afin d'obtenir une courbe de potentialité de présence en fonction des conditions climatiques. Lorsque les données ne comprennent pas de point d'absence, il est possible de générer aléatoirement un nombre défini de points de pseudo-absence sur le *geographic background* (Elith *et al.*, 2006).

Le principal revers de cette méthode est qu'elle ne prend pas en compte les limites dispersives des espèces. Des lors, elle représente la niche potentielle des espèces. Celles-ci peuvent cependant, pour des raisons historiques (extinctions) et/ou liées à leurs limites dispersives, n'occuper qu'une portion de celle-ci. On parle alors de niche réalisée. Chez les bryophytes, la différence entre la niche réalisée et la niche potentielle est faible en raison de leurs fortes capacités dispersives [(Frahm & Klaus, 2001), (Mateo *et al.*, 2013), (Zechmeister, Dirnböck, Hülber, & Mirtl, 2007)], de sorte que les modèles de distribution d'espèces donnent une image réaliste de l'aire occupée.

Pour plus d'informations : (Elith & Leathwick, 2009).

Les logiciels « ArcMap⁴10 » et « R3.1.1 » ont été employés pour cette analyse.

Les dimensions du *geographic background*, correspondant au complexe Holarctique, sont de -180° de longitude ouest ; +180° de longitude est ; +90° de latitude nord et +24.5° de latitude sud. Bien que l'étude se concentre sur les populations d'Europe, d'Amérique du Nord et de Macaronésie, travailler sur l'ensemble du complexe Holarctique permet de considérer toute l'aire de répartition des espèces pour construire des modèles de distribution d'espèces prenant en compte l'entière de la niche écologique des espèces. Le *geographic background* est illustré à la figure 5. Les modèles ont été construits puis projetés sur ce *background*. Pour chaque espèce, 10 000 points de pseudo-absence ont été générés aléatoirement sur le *geographic background* (Elith & Leathwick, 2007). Lorsqu'un point de pseudo-absence rencontre un point de présence, il est automatiquement enlevé.



Figure 5 : aire géographique sur laquelle les modèles de distribution d'espèces, pour les treize espèces de bryophytes étudiées, ont été construits puis projetés dans le cadre de la modélisation écologique de la répartition de la bryoflore tempérée européenne. Cette aire est appelée le *geographic background*, elle correspond au complexe Holarctique, reprenant les niches écologiques complètes des treize espèces.

Les points de présence utilisés dans cette analyse correspondent aux endroits où les individus analysés génétiquement ont été récoltés. Les modèles auraient pu être construits avec plus de points de présence, notamment obtenus à partir de bases de données telles que la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, <http://www.gbif.org>). Cependant, au vu de la difficulté d'identification de nombreuses espèces de bryophytes, nous avons préféré privilégier ici la qualité à la quantité. À titre d'exemple, parmi les échantillons d'herbier reçus et dont la distribution alimente des bases de données telles que la GBIF, de très nombreuses erreurs d'identification ont été décelées au cours du présent travail, notamment dans des groupes d'espèces difficiles comme les *Plagiothecium*. Pour éviter la non-indépendance des observations liée à un biais d'échantillonnage (pseudo-réplication), seuls les points séparés d'au moins 0,04 degrés décimaux (~5 km) ont été conservés. Les coordonnées géographiques des points de présence figurent au tableau s1 (Annexes).

Dix mille points ont été sélectionnés aléatoirement sur le *geographic background* de l'analyse afin de réaliser un test de corrélation de Pearson sur les valeurs en ces points des 19 variables bioclimatiques actuelles, issues de la base de données de WorldClim (<http://www.worldclim.org>), prises deux à deux. Une des deux variables des paires dont le coefficient de corrélation était strictement supérieur à 0,8 a été éliminée. Cette opération permet d'éviter d'utiliser deux variables porteuses de la même information, conduisant à un problème de multicollinéarité dans les analyses. Parmi les variables restantes, nous avons veillé à conserver à la fois des variables liées aux températures et aux précipitations. Les cinq variables finales utilisées comme variables indépendantes pour toutes les

⁴ « ArcMap » est le logiciel principal d' « ArcGIS » (GIS pour *Geographic Information System*) : un ensemble de logiciels d'information géographique développés par la société américaine Esri (*Environmental systems research institute*).

espèces sont : la température maximale du mois le plus chaud (BIO₅⁵), la température minimale du mois le plus froid (BIO₆), les précipitations du mois le plus humide (BIO₁₃), les précipitations du trimestre le plus sec (BIO₁₇) et les précipitations du trimestre le plus chaud (BIO₁₈). La résolution des pixels choisie est de 2,5 arc-minutes soit environ 5 km². À titre indicatif, la variable BIO₅ est illustrée à la figure 6. L'ensemble des variables climatiques sélectionnées et découpées à l'échelle de l'Europe sont illustrées à la figure s3 (Annexes).

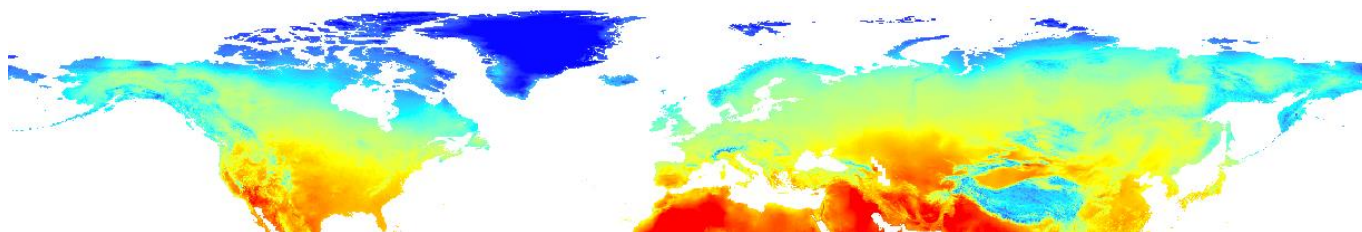


Figure 6 : température maximale du mois le plus chaud (variable BIO₅, <http://www.worldclim.org>) dans le complexe Holarctique, défini comme la zone d'étude dans le cadre de la modélisation écologique de la répartition de la bryoflore tempérée européenne. Les températures les plus froides correspondent à la couleur bleue ; les températures les plus chaudes à la couleur rouge.

Afin de prendre en compte l'incertitude associée aux méthodes statistiques utilisées pour construire les modèles et d'obtenir une estimation de niche écologique aussi conservatrice que possible, une étude préliminaire confrontant quatre méthodes a été nécessaire. Cette étude préliminaire a été réalisée sur une sous-sélection de la zone d'étude totale, en l'occurrence l'Europe. Ce protocole offre l'avantage de réduire les temps de calculs nécessaires à l'obtention des modèles de distribution d'espèces. Les méthodes de construction confrontées sont les suivantes : MaxEnt (*Maximum Entropy*), GLM (*Generalized Linear Models*), GBM (*Gradient Boosting Machine*) et RF (*Random Forests*). Ces méthodes ont été employées à travers les fonctions du paquet « biomod2 » du logiciel « R3.1.1 » (Thuiller, Lafourcade, Engler, & Araújo, 2009 et références associées). Les paramètres par défaut des méthodes MaxEnt, GLM et RF ont été conservés. Les paramètres de la méthode GBM ont été modifiés selon les recommandations d'Elith, Leathwick, & Hastie (2008). Les modèles ont été calibrés avec 80% des données de présence et de pseudo-absence, puis évalués avec les 20% restant. Les données de présence et de pseudo-absence ont été pondérées de façon égale (paramètre fixé à 0,5), afin d'assurer une prévalence neutre des uns par rapport aux autres lors de la construction des modèles. Pour chaque méthode de construction, 10 répétitions ont été effectuées : 10 modèles ont donc été obtenus pour chaque méthode. Les méthodes statistiques d'évaluation des modèles utilisées sont la méthode TSS (*True Skill Statistic*) et la méthode de l'aire sous la courbe ROC ou AUC (AUC pour *Area Under Curve* ; ROC pour *Receiver Operating Characteristic*). Deux modèles consensus ont été générés au total : un premier résultant des modèles issus des trois méthodes de construction basées sur le principe de régression : GLM, GBM et RF ; un second résultant des modèles issus de la méthode de construction alternative : MaxEnt. La contribution de chaque modèle dans la génération du modèle consensus est pondérée en fonction du score statistique obtenu.

Les deux modèles consensus issus de ces différentes méthodes ont été confrontés pour *Plagiothecium denticulatum* (tableau 2 et figure 11, Résultats). Les modèles de distribution d'espèces pour les treize espèces étudiées ont ensuite été réalisés sur la totalité de la zone d'étude (le complexe Holarctique), sur base de la méthode de construction MaxEnt. Le protocole est rigoureusement identique à celui

⁵ « BIO » est l'abréviation de « variable bioclimatique » : ces variables sont dérivées des valeurs de température et de précipitation mensuelles. Elles sont représentatives des conditions actuelles (~1950 à 2000).

détaillé ci-dessus pour l'étude préliminaire. Seuls les modèles ayant un score TSS strictement supérieure à 0,7 ont été utilisés pour générer le modèle consensus de chaque espèce. Les modèles générés par la méthode de construction de modèles MaxEnt pour *Amphidium mougeotii* et *Orthotrichum lyellii* sont présentés à la figure 12 (Résultats) ; ceux générés pour toutes les espèces sont illustrés à la figure s4 (Annexes).

Analyse de Calculs Bayésiens Approximés

[figure 4.3 (fonds verts)]

Nous avons comparé les *patterns* observés de diversité et de structure génétique avec ceux attendus sous quatre scénarios biogéographiques dans le cadre d'une analyse ABC (encadré 2). Bien que la méthodologie décrite ci-dessous soit applicable pour les treize espèces de bryophytes étudiées, l'analyse ABC n'a été réalisée que pour *Amphidium mougeotii*. Les résultats relatifs à cette analyse et obtenus pour cette espèce seront combinés aux résultats obtenus pour les douze autres espèces, dans le cadre d'une méta-analyse en cours.

Encadré 2. Introduction aux Calculs Bayésiens Approximés (analyse ABC)

Les statistiques descriptives de type diversité génétique et statistiques « F » ont été et sont toujours largement utilisées en biogéographie – pour exemples : (Bhagwat & Willis, 2008), (Désamoré, 2013), (Hewitt, 1999), (Petit *et al.*, 2003), (Petit *et al.*, 2005) et (Swenson & Howard, 2005). Elles permettent de décrire *a posteriori* un scénario biogéographique sur base des données génétiques observées. Cependant, cette approche descriptive ne permet pas de tester explicitement *a priori* différents scénarios compétitifs.

L'analyse ABC permet de simuler des données génétiques correspondant à différents scénarios biogéographiques explicites, puis de les confronter aux données observées, afin de déterminer le scénario dont les données simulées sont les plus proches des données observées. Cette méthode offre donc le double avantage de confronter différents scénarios biogéographiques et de présenter un lien direct entre les scénarios biogéographiques et les données génétiques.

Cette approche repose sur le principe de coalescence, lequel permet, à partir d'un échantillon d'individus d'une espèce, de reconstituer la généalogie d'individus de cette espèce. Un événement de coalescence correspond au fait que deux individus parmi ceux échantillonnés possèdent un ancêtre commun à la génération précédente. Le temps de coalescence correspond au nombre de générations s'écoulant entre deux événements de coalescence. Il est d'autant plus court que la probabilité de coalescence est élevée. La probabilité de coalescence est la probabilité pour qu'au moins deux individus, parmi l'échantillon d'individus, coalescent à la génération précédente. Elle prend la forme suivante : $prob_coal(n, Ne) \approx n \cdot (n - 1) / 2Ne$; où « n » représente la taille de l'échantillon d'individus et « Ne » la taille efficace de la population. Dès lors, pour une taille d'échantillon donnée (n), la probabilité de coalescence augmente lorsque la taille efficace de la population (Ne) diminue. C'est le cas, par exemple, lors d'un « effet *bottleneck* » (*i.e.* réduction drastique de la taille efficace de population). Or, si la probabilité de coalescence augmente, le temps de coalescence diminue. Les événements de coalescence sont donc plus rapprochés dans le temps, la généalogie d'individus est donc plus « serrée » (figure 7.1). On comprend ainsi que la simulation d'un scénario avec « effet *bottleneck* » (figure 7.1) ou sans « effet *bottleneck* » (figure 7.2) donnera des généalogies d'individus différentes.

La méthode ABC, telle qu'utilisée dans cette étude, peut être résumée en quatre grandes étapes [figure 4.3 (fonds verts)]. Ces quatre étapes sont répétées pour chaque espèce étudiée.

- La première étape consiste en la simulation de généalogies d'individus correspondant à des scénarios biogéographiques explicites (figure 4.3.1). Ces généalogies sont générées sur base de l'algorithme de coalescence standard (voir formule de la probabilité de coalescence ci-dessus). Pour les obtenir, il faut définir pour chacun des scénarios envisagés des distributions de probabilités *a priori* de paramètres démographiques. Il s'agit, pour chacun de ces paramètres, de définir une gamme de valeurs compatibles avec chaque scénario. Cette gamme de valeurs est organisée en une distribution de probabilités. Les paramètres démographiques sont, entre autres, les tailles efficaces de population (N_e) et les taux de migration entre populations (m), à différentes périodes. L'ensemble des distributions *a priori* d'un scénario peuvent être appelées le *prior* d'un scénario, noté θ_j , avec « j » correspondant au nom du scénario biogéographique.

Ensuite, pour chaque *prior* de scénario, un très grand nombre (en général entre plusieurs dizaines de milliers, voire des millions) de vecteurs de paramètres sont créés. Ceux-ci comprennent, pour chacun des paramètres du *prior*, une valeur échantillonnée de façon aléatoire parmi les distributions définies précédemment. Ces vecteurs peuvent être appelés $\theta_{j1}, \dots, \theta_{jx}$; avec « x » correspondant au nombre total de vecteurs générés (figure 4.3.1, vecteurs de paramètres démographiques). Ensuite, pour chacun de ces vecteurs, une généalogie d'individus est générée en s'appuyant d'une part sur les valeurs des paramètres démographiques des vecteurs et, d'autre part, sur les événements de coalescence définis préalablement pour chaque scénario. Ces événements sont définis dans l'espace, entre la population A et B, et dans le temps, entre X et Y ans avant notre ère. Il résulte donc de cette étape « x » généalogies d'individus pour chaque scénario biogéographique envisagé (figure 4.3.1, généalogies d'individus).

- La deuxième étape consiste en la génération d'une matrice de séquences nucléotidiques compatible avec chacune des généalogies simulées (figure 4.3.2). Cette étape est appelée l'évolution des séquences nucléotidiques le long des généalogies. Elle exige la définition du modèle d'évolution des séquences. Dans le logiciel que nous utilisons, « SIMCOAL2.0 », il s'agit d'un Kimura à deux paramètres : taux de substitution nucléotidique absolu et *ratio* transitions/transversions. Le taux de substitution nucléotidique absolu correspond au nombre de substitutions par site et par unité de temps. Une distribution de probabilités *a priori* lui est associée et est aléatoirement échantillonnée « x » fois pour chaque *locus* étudié. Le *ratio* transitions/transversions est, quant à lui, fixé. Les substitutions ont tendance à s'accumuler le long des longues branches. Or, les généalogies d'individus simulées sous l'hypothèse d'un « effet *bottleneck* » présentent de courtes branches au moment de l'« effet *bottleneck* » et de très longues branches ancestrales (figure 7.1). Ainsi, pour un taux de substitution nucléotidique absolu donné, il y aura plus de substitutions sur les branches ancestrales d'une généalogie d'individus simulée sous un scénario avec « effet *bottleneck* » que sans (figure 8). Or, des substitutions apparaissant sur des branches ancestrales sont partagées par tous les individus actuels. Il en résulte au final un plus petit nombre d'allèles différents entre des individus ayant subi un « effet *bottleneck* » (figure 8.1) qu'entre des individus n'en n'ayant pas subi (figure 8.2). On comprend donc pourquoi les séquences nucléotidiques simulées seront différentes selon le scénario biogéographique envisagé.

L'évolution des séquences nucléotidiques est réalisée « z » fois pour chaque généalogie, avec « z » correspondant au nombre de *loci* séquencés pour l'espèce considérée. Puis, pour éviter d'avoir plusieurs fichiers de séquences pour une même généalogie d'individus, les « z » séquences de chaque individu, obtenues pour les différents *loci* de l'espèce, sont concaténées. Ainsi, une unique matrice de séquences nucléotidiques est créée pour chaque généalogie d'individus générée. Il résulte donc de cette étape « x » matrices de séquences nucléotidiques pour chaque scénario biogéographique envisagé. Ces matrices, de même dimension que la matrice de séquences observées de l'espèce, comprennent en colonnes les positions de la séquence nucléotidique (comprenant les « z » *loci* concaténés) et en ligne les différents individus. Les matrices obtenues pour chaque simulation de chaque scénario peuvent être appelées $\dot{D}_{j1}, \dots, \dot{D}_{jx}$, où « \dot{D} » signifie données simulées (figure 4.3.2, matrices de séquences simulées) par opposition à D, les données observées (figure 4.2, matrice de séquences observées).

- La troisième étape est le choix du scénario dont les données sont les plus proches des données observées (figure 4.3.3). Cette étape implique tout d'abord de définir des statistiques descriptives permettant de résumer les matrices de séquences nucléotidiques observées et simulées en perdant le minimum d'informations possible (figure 4.3.2, statistiques descriptives). Ces statistiques sont, par exemple, des mesures de divergence génétique (Fst) ou d'hétérozygotie (He). Ensuite, une distance euclidienne entre les statistiques descriptives issues de chacune des matrices de séquences simulées ($\dot{S}_{j1}, \dots, \dot{S}_{jx}$) et de la matrice de séquences observées (S) est calculée : $\delta = ||\dot{S}_{j1, \dots, x} - S||$. L'ensemble des simulations sera alors trié par ordre croissant de distance euclidienne (figure 4.3.3, échelle verte). Le pourcentage de simulations correspondant à chacun des scénarios explicites, parmi les X meilleures simulations est calculé (en général X = 1 000, les 1 000 meilleures simulations sont donc conservées, c'est-à-dire les 1 000 simulations ayant les 1 000 plus petites distances euclidiennes ; figure 4.3.3, écriture bleue). Ce pourcentage donne la probabilité *a posteriori* du scénario. Il est ainsi possible de déterminer, pour une espèce donnée, si un scénario présente des données simulées majoritairement plus proches des données réelles que celles des autres scénarios (figure 4.3.3, meilleur scénario).
- La quatrième et dernière étape est la définition des distributions *a posteriori* de probabilités des paramètres pour le meilleur scénario (figure 4.3.4). Ces distributions sont issues des valeurs des paramètres de toutes les simulations générées sous l'hypothèse du meilleur scénario parmi les X meilleures simulations conservées (*i.e.* celles avec les plus petites distances euclidiennes ; flèche bleue, figure 4.3.3 vers 4.3.4).

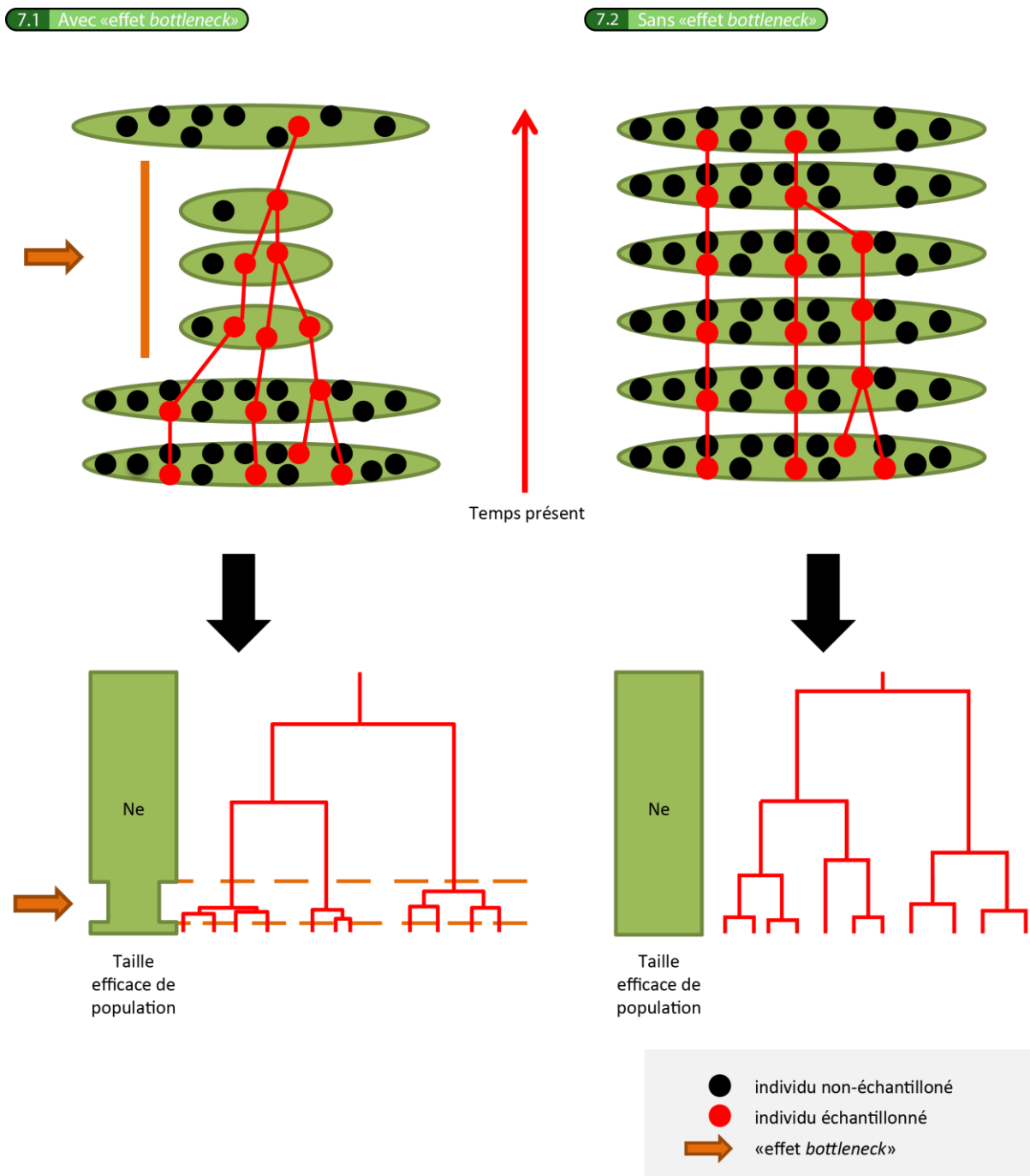


Figure 7 : exemples de généalogies d'individus simulées par coalescence sur base de deux scénarios biogéographiques distincts. À gauche, avec « effet *bottleneck* ». À droite, sans « effet *bottleneck* ». Les ellipses représentent les populations. La taille d'une ellipse est proportionnelle à la taille efficace de la population qu'elle représente (N_e). Les points noirs d'une ellipse représentent les individus non-échantillonnés de la population. Les points rouges d'une ellipse représentent les individus échantillonnés de la population. La rencontre de deux traits rouges représente un événement de coalescence. Les flèches orange représentent l'« effet *bottleneck* » subi par la population. La direction de la flèche rouge représente la remontée dans le temps des événements de coalescence. Sa longueur représente le temps de coalescence total (*i.e.* le nombre de générations qu'il faut remonter dans le temps pour que tous les individus échantillonnés partagent un ancêtre commun). La largeur des rectangles verts représente la taille efficace de la population (N_e). Les arbres rouges sont les généalogies d'individus générées.

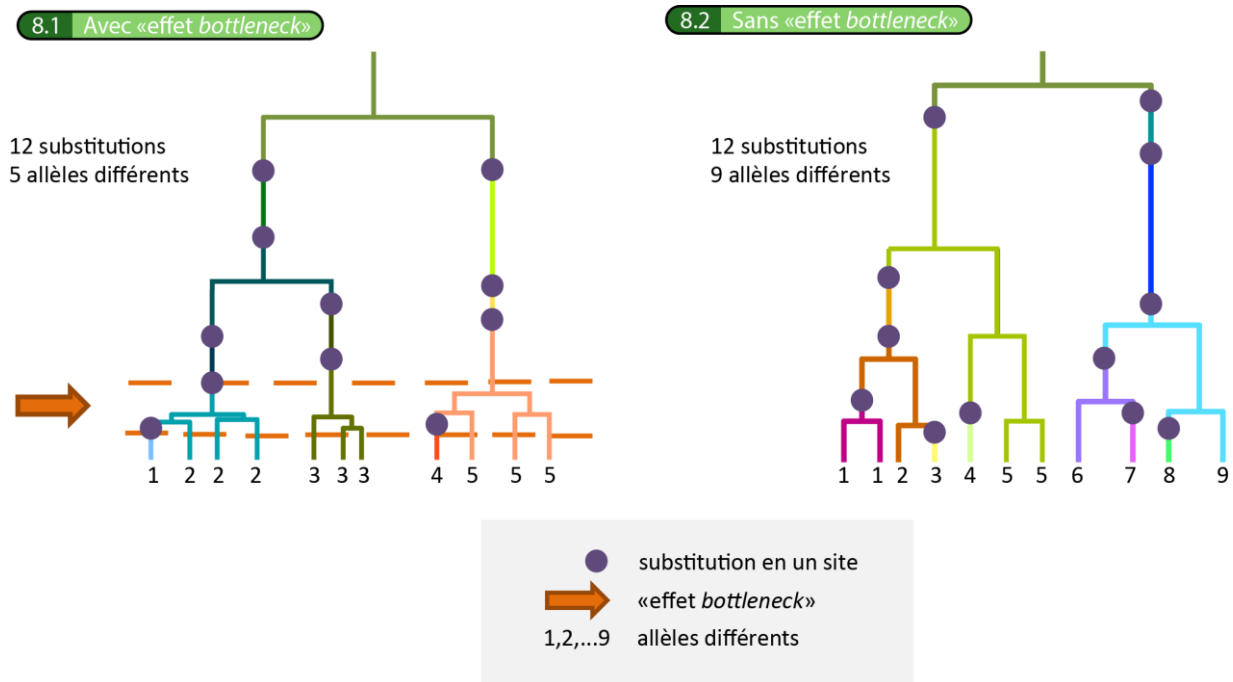


Figure 8 : exemples de l'évolution des séquences nucléotidiques réalisée sur des généalogies d'individus générées sur base de deux scénarios biogéographiques distincts. À gauche, avec « effet *bottleneck* ». À droite, sans « effet *bottleneck* ». Les arbres représentent les généalogies d'individus. Un point bleu représente une substitution en un site. La flèche orange représente l'« effet *bottleneck* » subi par la population. Des chiffres différents représentent des allèles distincts.

Scénarios biogéographiques

Pour modéliser les scénarios biogéographiques, plusieurs périodes ont été définies afin de pouvoir faire varier les valeurs des paramètres démographiques dans le temps (figure 9, axe des ordonnées). Une première période, dite ancestrale, s'étend de 5 000 000 ans jusqu'au début de l'interglaciaire de l'avant-dernier maximum glaciaire, soit 59 000 ans ; une deuxième période, représentant cet interglaciaire, commence au terme de la première et se termine à 26 000 ans ; une troisième période, correspondant à la dernière période glaciaire, court de 26 000 ans à 19 000 ans ; enfin, une quatrième période, appelée « présent », s'étend de la fin de la dernière période glaciaire à nos jours.

Les quatre scénarios sont représentés à la figure 9.

Le premier scénario correspond à l'hypothèse des refuges méditerranéens, selon laquelle les refuges de la région méditerranéenne sont considérés comme les sources de la recolonisation postglaciaire des régions tempérées. Dans ce scénario, les populations extra-méditerranéennes d'Europe (populations du Nord-Est et du Nord-Ouest sur la figure 9) ont entièrement disparu lors de la dernière période glaciaire, tandis que les populations méditerranéennes d'Europe (populations du Sud-Est et du Sud-Ouest sur la figure 9) ont survécu malgré l'« effet *bottleneck* » subi (figure 9.1). Les régions extra-méditerranéennes d'Europe ont donc été colonisées *de novo* par les populations méditerranéennes. La coalescence a eu lieu entre la fin de la dernière période glaciaire (19 000 ans) et 11 000 ans (figure 9.1, pointillés verticaux de la période « présent »). Cette période est caractérisée par un réchauffement lent des températures, jusqu'à atteindre, à 11 000 ans, des températures considérées comme équivalentes à celles que nous connaissons aujourd'hui. Les migrations sont ensuite symétriques dans la période « présent » : autant de migrations des régions extra-méditerranéennes vers les régions méditerranéennes que des régions méditerranéennes vers les régions extra-méditerranéennes (figure 9.1, flèches en pointillés larges). Les migrations entre les

populations européennes et extra-européennes (nord-américaine et macaronésienne) sont contraintes à être très faibles (figure 9.1, flèches en pointillés fins).

Le second scénario correspond à l'hypothèse des microrefuges nordiques, selon laquelle la région méditerranéenne est considérée comme une entité isolée du reste de l'Europe, fonctionnant comme un puits et non une source de biodiversité. Dans ce scénario, les microrefuges nordiques sont considérés comme les sources de la recolonisation postglaciaire des régions tempérées. Les deux ensembles de populations : méditerranéennes (populations du Sud-Est et du Sud-Ouest sur la figure 9) et extra-méditerranéennes (populations du Nord-Est et du Nord-Ouest sur la figure 9) de l'Europe ont survécu à la dernière période glaciaire, même si l'« effet *bottleneck* » a été plus fort dans les régions extra-méditerranéennes (figure 9.2). Il n'y a pas de migration entre ces populations qui évoluent indépendamment durant la dernière période glaciaire. Ensuite, les migrations deviennent symétriques dans la période « présent » (figure 9.2, flèches en pointillés larges). Les migrations entre les populations européennes et extra-européennes (nord-américaine et macaronésienne) sont contraintes à être très faibles (figure 9.2, flèches en pointillés fins).

Les deux derniers scénarios correspondent aux études récentes mettant en évidence une séparation de l'Europe, non plus entre le Nord et le Sud, mais entre l'Est et l'Ouest, avec les populations ouest-européennes (correspondant à la région atlantique) qui connaîtraient de nombreux échanges avec l'Amérique du Nord et/ou la Macaronésie.

Dans le troisième scénario, les populations de l'ouest (populations du Nord-Ouest et du Sud-Ouest sur la figure 9) et de l'est (populations du Nord-Est et du Sud-Est sur la figure 9) de l'Europe ont subi des « effets *bottleneck* », mais ont toutes deux survécu lors de la dernière période glaciaire (figure 9.3). Il n'y a pas de migration entre ces populations qui évoluent indépendamment lors de la dernière période glaciaire. Ensuite, ces migrations deviennent symétriques dans la période « présent » (figure 9.3, flèches en pointillés larges, partie droite). Il y a également des migrations symétriques entre les populations de l'ouest de l'Europe et celles d'Amérique du Nord et de Macaronésie (figure 9.3, flèches en pointillés larges, partie gauche).

Dans le quatrième scénario, les populations de l'ouest de l'Europe (populations du Nord-Ouest et du Sud-Ouest sur la figure 9) ont entièrement disparu lors de la dernière période glaciaire, tandis que les populations de l'est de l'Europe (populations du Nord-Est et du Sud-Est sur la figure 9) ont survécu, malgré l'« effet *bottleneck* » subi (figure 9.4a et b). Les régions ouest-européennes ont été colonisées *de novo* par l'Amérique du Nord (scénario 4a ; figure 9.4a) ou la Macaronésie (scénario 4b ; figure 9.4b). La coalescence a eu lieu entre la fin de la dernière période glaciaire (19 000 ans) et 11 000 ans (figure 9.4a et b, pointillés verticaux de la période « présent »). Les migrations sont ensuite symétriques dans la période « présent » : autant de migrations de l'Amérique du Nord (scénario 4a) et de la Macaronésie (scénario 4b) vers l'ouest de l'Europe, que de l'ouest de l'Europe vers l'Amérique du Nord et la Macaronésie (figure 9.4a et b, flèches en pointillés larges, parties gauches). Il y a également des migrations symétriques entre les populations de l'est et de l'ouest de l'Europe dans la période « présent » (figure 9.4a et b, flèches en pointillés larges, parties droites).

Pour les quatre scénarios, des migrations sont permises entre toutes les populations pour la période ancestrale d'une part, et pour la période de l'interglaciaire de l'avant-dernier maximum glaciaire d'autre part.

Figure 9 : schématisation des quatre scénarios relatifs à l'histoire biogéographique des bryophytes d'Europe tempérée. Chaque branche représente une population. La largeur d'une branche est proportionnelle à la taille efficace de la population qu'elle représente. Les étranglements des branches représentent donc les « effets *bottleneck* ». La rencontre de plusieurs branches représente un événement de coalescence entre les populations concernées. Les flèches représentent des migrations symétriques entre deux populations. Les flèches en trait plein représentent des migrations fortes (10-50% de migrants par génération entre les deux populations). Les flèches en pointillés larges représentent des migrations moyennes (0-20% de migrants par génération entre les deux populations). Les flèches en pointillés fins représentent des migrations faibles (0-1% de migrants par génération entre les deux populations). Les lignes horizontales en pointillés larges séparent les différentes périodes de temps (*N.B.* : celles-ci ne sont pas représentées à l'échelle). Les périodes orangées correspondent aux périodes interglaciaires. La ligne horizontale en pointillés fins représente la limite temporelle inférieure des événements de coalescence. Les lignes pointillées verticales et obliques représentent l'incertitude quant à la datation des événements représentés. Les pointillés de la période ancestrale représentent les incertitudes (tant dans l'espace que dans le temps) des événements de coalescence ayant conduit au rassemblement des populations actuelles en une population ancestrale. Abréviations : « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) » ; « Nord » pour « hypothèse des refuges Nord (scénario 2) » ; « Est/Ouest » pour « structuration Est-Ouest (scénario 3) » ; « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) » ; « kans » pour « millier d'années » ; « DPG » pour « Dernière Période Glaciaire » ; « InterG » pour « période de l'Interglaciaire de l'avant-dernier maximum Glaciaire » ; « AmN » pour « population d'Amérique du Nord » ; « Maca » pour « population de Macaronésie » ; « NO » pour « population du Nord-Ouest européen (nord-atlantique) » ; « NE » pour « population du Nord-Est européen (continentale) » ; « SO » pour « population du Sud-Ouest européen (sud-atlantique) » ; et « SE » pour « population du Sud-Est européen (méditerranéenne) ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes.

Choix des distributions de probabilités *a priori* des paramètres

L'âge de la première reproduction sexuée a été utilisé comme un estimateur du temps de génération (Lorenzen *et al.*, 2011). Selon la classification des stratégies de vie de During (1992), toutes les espèces étudiées sont pérennes, formant des tapis durables dans des habitats relativement stables comme des rochers ou des sols forestiers, ou cycliques à cycles long (maturité sexuelle atteinte tardivement) colonisant des habitats stables, comme les troncs et les branches des arbres. De telles espèces sont matures aux environs de 5 ans (Longton, 1997). Le temps de génération est donc fixé à cet âge.

En l'absence totale d'informations sur les taux de migration, lorsqu'aucune présomption sur les migrations entre deux populations n'était posée, ces taux étaient échantillonnés à partir d'une distribution log-uniforme allant de 0,001 ou 0 (selon qu'un « effet *bottleneck* » entre ces populations était implémenté ou non) à 0,2. Ces valeurs correspondent à la proportion de migrants d'une population A vers une population B, par génération. Pour simuler des migrations très faibles entre deux populations, la distribution de taux de migration courait de 0 à 0,01. Pour simuler le fait que deux populations entretiennent des contacts tels qu'elles agissent comme une seule entité, cette distribution courait de 0,1 à 0,5. Les valeurs minimales et maximales des distributions log-uniformes de taux de migration sont donc respectivement de 0 et de 0,5.

Dans une revue de littérature traitant des tailles efficaces de populations de bryophytes, Bengtsson & Cronberg (2009) concluent que « la taille efficace est rarement plus petite que le nombre d'individus gamétophytiques haploïdes ». Cependant, les bryophytes sont fortement clonales [(Cronberg, Rydgren, & Økland, 2006), (Hutsemekers, Hardy, Mardulyn, Shaw, & Vanderpoorten, 2010), (Hutsemekers, Hardy, & Vanderpoorten, 2013) et (Karlin, Andrus, Boles, & Shaw, 2011)], ce qui implique que le nombre d'individus génotypiquement différents dans une population est difficile à évaluer (Patiño *et al.*, 2013). C'est la raison pour laquelle l'information sur les tailles efficaces de populations de bryophytes est peu abondante – pour exemples : (Hutsemekers *et al.*, 2011) et (Laenen *et al.*, 2014). Dans cette étude, les tailles efficaces pour la période « présent » des populations des régions méditerranéenne ($Ne_{Sud-Est}$), sud-atlantique ($Ne_{Sud-Ouest}$), nord-atlantique ($Ne_{Nord-Ouest}$), continentale ($Ne_{Nord-Est}$), macaronésienne (Ne_{MA}) et nord-américaine (Ne_{AN}) dérivent des modèles de distribution d'espèces consensus finaux réalisés pour chaque espèce. La découpe de ces six régions biogéographiques est illustrée à la figure 10. Elle a été réalisée sur base de la carte des régions biogéographiques définies par l'agence de l'environnement européenne (EEA pour *European Environment Agency*) de 2011, illustrée à la figure s5 (Annexes).

Pour obtenir une gamme (distribution uniforme) de tailles efficaces de population à partir des modèles de distribution d'espèces consensus finaux, deux voies sont possibles. La première voie consiste à normaliser les valeurs des pixels pour qu'elles varient entre 0 et 1. Il suffit, pour ce faire, de diviser la valeur de chaque pixel par la valeur maximale de tous les pixels. Cette première voie se poursuit par l'addition des valeurs de tous les pixels et la multiplication du résultat par deux facteurs : le premier correspondant au nombre minimum d'individus estimés dans une zone de taille donnée par la résolution du pixel et où l'espèce est présente, le second correspondant au nombre maximum d'individus estimés dans cette même zone. Les valeurs résultantes correspondent respectivement aux bornes inférieure et supérieure de la gamme de tailles efficaces de population utilisée ensuite dans le cadre de l'analyse ABC. La seconde voie consiste à binariser le modèle (figure 4.3.1, flèche « Binarisation »), c'est-à-dire à définir une valeur seuil au-delà de laquelle un pixel est considéré comme une zone favorable à la présence d'une espèce (on attribue à ces pixels la valeur 1 ; figure

4.3.1, pixels bleus sur la carte) et en-deçà de laquelle un pixel est considéré comme une zone non favorable à la présence de l'espèce (on attribue à ces pixels la valeur 0 ; figure 4.3.1, pixels gris sur la carte). L'ensemble des pixels de valeur 1 forment l'aire potentiellement favorable à la présence de l'espèce (figure 4.3.1, zones bleues sur la carte). En additionnant ces pixels de valeur 1, puis en multipliant la somme par les deux mêmes facteurs que ceux employés dans le cas de la normalisation, on obtient les bornes inférieure et supérieure de la distribution uniforme de tailles efficaces de population de l'espèce (N_{\min} et N_{\max} respectivement ; figure 4.3.1, équations sur la carte). C'est la voie de la binarisation que nous avons choisie dans le cadre de cette étude.

Pour chacune des espèces, les modèles de distribution consensus finaux ont été binarisés (seuil fixé sur base de 5% d'erreur de commission) puis découpés selon les six régions biogéographiques définies à la figure 10. Ensuite, pour *Amphidium mougeotii*, les pixels favorables à la présence de l'espèce dans chacune des six régions ont été additionnés. Après une revue de la littérature documentant la variation de la diversité génétique des bryophytes à petite échelle (Shaw, 2009 et références associées), nous avons appris que le nombre de génotypes différents dans une population occupant une surface de quelques km² variait de 1 à 25. Nous avons dès lors considéré que cette gamme de valeurs correspondait au nombre minimum d'individus génotypiquement distincts dans ces populations et nous avons choisi 50 comme nombre maximum. La distribution uniforme *a priori* de tailles efficaces de population par pixel varie donc de 1 à 50 individus. Ainsi, la somme des pixels favorables à la présence de l'espèce de chaque région a été multipliée par 1 et par 50 (figure 4.3.1, équations sur la carte). Les valeurs résultantes ont été arrondies et correspondent respectivement aux bornes inférieure et supérieure de la distribution *a priori* de tailles efficaces de population dans chaque région pour la période « présent ». Le tableau 3 (Résultats) reprend ces valeurs pour *Amphidium mougeotii*.

Pour la dernière période glaciaire, les « effets *bottleneck* » ont été simulés en multipliant les tailles efficaces échantillonnées dans les distributions définies ci-dessus par un facteur défini, quant à lui, par une autre distribution de probabilités *a priori*. Le paramètre correspondant à ce facteur est appelé « intensité du *bottleneck* » et sa distribution *a priori* varie de 0,001 à 1, selon le scénario et la population considérée, simulant des « effets *bottleneck* » plus ou moins prononcés. Le tableau s4 (Annexes) reprend la distribution précise de ce facteur pour chaque scénario et chaque population. Pour la période de l'interglaciaire de l'avant-dernier maximum glaciaire, les tailles efficaces obtenues *via* les SDMs pour la période « présent » ont été restaurées à l'aide d'un paramètre appelé « restauration de taille efficace ». La valeur de ce paramètre est définie par l'équation suivante : $1/\text{« intensité du bottleneck »}$. Cette valeur s'ajuste donc à celle du paramètre « intensité du *bottleneck* », afin de retrouver une taille efficace exactement égale à celle de la période « présent ». Pour la période ancestrale, les tailles efficaces de population obtenues pour la dernière période glaciaire ont été extrapolées.

La distribution uniforme *a priori* de la taille efficace de la population ancestrale (à l'origine de toutes les populations actuelles) s'étend de 10 à 20 000 individus pour permettre la coalescence des allèles les plus anciens.



Figure 10 : découpe des six régions biogéographiques ayant permis de définir les tailles efficaces de population pour *Amphidium mougeotii* dans chacune d'elles pour la période « présent », dans le cadre de l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés. En jaune, l'Amérique du Nord ; en bleu, la Macaronésie ; en orange, la région du sud-ouest de l'Europe [qui correspond à la région biogéographique méditerranéenne et la partie est des Pyrénées (région biogéographique alpine)] ; en rouge, la région du sud-est de l'Europe (qui correspond à la façade sud de la région biogéographique atlantique) ; en mauve, la région du nord-ouest de l'Europe [qui correspond à la façade nord de la région biogéographique atlantique et à la partie ouest des Pyrénées (région biogéographique alpine)] ; et en vert, la région du nord-est de l'Europe (qui correspond au reste de l'Europe, c'est-à-dire principalement aux régions biogéographiques continentale et nordique – régions biogéographiques boréale, arctique et une partie de l'alpine –, mais aussi à une partie de la région biogéographique steppique). Les limitations des différentes régions biogéographiques sont définies par la carte des régions biogéographiques de l'Union Européenne de 2011 illustrée à la figure s5 (Annexes).

Chaque période de temps est aussi un paramètre auquel est associée une distribution de probabilités *a priori* uniforme. En effet, à chaque période doit correspondre une date précise, afin de pouvoir associer cette date aux valeurs des paramètres démographiques définis pour différentes périodes (*i.e.* la taille efficace de population ou les taux de migration entre deux populations, à différentes périodes). Ainsi le paramètre « temps période ancestrale » a sa distribution uniforme *a priori* qui varie de 5 000 000 à 59 000 ans avant notre ère ; ainsi le paramètre « temps période interglaciaire » a sa distribution uniforme *a priori* qui varie de 59 000 à 26 000 ans avant notre ère ; ainsi le paramètre « temps dernière période glaciaire » a sa distribution uniforme *a priori* qui varie de 26 000 à 19 000 ans avant notre ère ; ainsi le paramètre « temps période "présent" » a sa distribution uniforme *a priori* qui varie de 19 000 à 0 ans avant notre ère. Enfin, le paramètre appelé « moment de coalescence », qui définit le moment de coalescence entre les populations ayant disparu lors du dernier maximum glaciaire et les populations ayant recolonisé les territoires abandonnés, a sa distribution uniforme *a priori* qui varie de 19 000 à 11 000 ans avant notre ère.

Les taux de substitution nucléotidique absolus sont définis conformément aux résultats d'analyses basées sur la technique de l'horloge moléculaire relâchée, analyses réalisées sur l'arbre de la vie des mousses (bryophytes *sensu stricto*) et hépatiques (Laenen *et al.*, 2014). La distribution log-uniforme *a priori* de taux de substitution nucléotidique absolus a comme borne inférieure 1.10^{-7} substitutions/site/Ma et comme bornes supérieures 4.10^{-4} et 5.10^{-4} substitutions/site/Ma, respectivement pour les mousses et les hépatiques.

Le *ratio* transitions/transversions correspond à la proportion de transitions parmi les substitutions (transitions et transversions). Son équation est la suivante : $R_{T/T} = \text{nombre de transitions} / (\text{nombre de transitions} + \text{nombre de transversions})$. En l'absence totale d'information concernant ce *ratio*, ce dernier est fixé de manière à ce que toutes les substitutions possibles soient équivalentes, en l'occurrence, 0,33.

La composition en base est fixée par le modèle Kimura à deux paramètres, en l'occurrence, chaque base a une fréquence de 25%.

Le tableau 1 reprend soit la valeur fixe, soit les bornes inférieure et supérieure de la distribution *a priori* de chacun des paramètres présentés ci-dessus, à l'exception du paramètre des tailles efficaces de population dans chacune des six régions biogéographiques. Ces valeurs, utilisées dans le cadre de l'analyse ABC réalisée pour *Amphidium mougeotii*, seront identiques pour toutes les espèces prochainement étudiées.

Tableau 1 : bornes inférieure et supérieure de la distribution *a priori*, ou valeur fixe, de chacun des paramètres utilisés dans le cadre de l'analyse de Calculs Bayésien Approximés réalisée pour *Amphidium mougeotii*, à l'exception du paramètre des tailles efficaces de population dans chacune des six régions biogéographiques définies à la figure 10 pour la période « présent ». Les bornes inférieure et supérieure de ce dernier paramètre sont présentées au tableau 3 (Résultats).

Paramètre	Symbolisation du paramètre	Bornes inférieure et supérieure de la distribution <i>a priori</i> du paramètre ou valeur fixe du paramètre	Type de distribution
Temps de génération	T_g	5 ans	/
Taux de migration	m	0 - 0,5	log-uniforme
Intensité du <i>bottleneck</i>	γ	0,001 - 1	log-uniforme
Restauration de taille efficace	R_{Ne}	$1/\text{« intensité du bottleneck »}$	/
Taille efficace de la population ancestrale	Ne_{ANC}	10 - 20 000 individus	uniforme
Temps période ancestrale	T_{ANC}	5 000 000 - 59 000 ans avant notre ère	uniforme
Temps période interglaciaire	T_{INTERG}	59 000 - 26 000 ans avant notre ère	uniforme
Temps dernière période glaciaire	T_{DPG}	26 000 - 19 000 ans avant notre ère	uniforme
Temps période « présent »	T_{PRES}	19 000 - 0 ans avant notre ère	uniforme
Moment de coalescence	T_{COAL}	19 000 - 11 000 ans avant notre ère	uniforme
Taux de substitution nucléotidique absolu	μ	0,0000001 - 0,0004/0,0005 (pour les mousses et les hépatiques respectivement)	log-uniforme
Ratio transitions/transversions	$R_{T/T}$	0,33	/
Composition en base	π	Fixée par le modèle Kimura à deux paramètres : 25% chacune	/

Analyse bayésienne et sélection du meilleur scénario

L'analyse ABC examine l'histoire évolutive, indépendamment pour chaque *locus* étudié. Dans le cadre de cette analyse, les *loci* d'ADN nucléaire ont été traités comme des régions indépendantes, tandis que les *loci* d'ADN chloroplastique l'ont été comme un seul *locus*. Les quatre scénarios biogéographiques ont été évalués en utilisant l'algorithme de rejet sous sa forme standard (Wegmann, Leuenberger, Neuenschwander, & Excoffier, 2010). Pour chaque scénario, 10^6 simulations ont été générées. Les étapes successives de l'analyse ABC ont été orchestrées par un pipeline (*i.e.* une chaîne de logiciels informatiques) généré par « ABCtoolbox ». Pour réaliser les généalogies d'individus, nous avons utilisé le logiciel « SIMCOAL2.0 » (Laval and Excoffier 2004). Pour chaque scénario, 10^6 généalogies d'individus ont été produites. Ce même logiciel a ensuite généré, à partir des généalogies d'individus, les matrices de séquences nucléotidiques. L'évolution des séquences nucléotidiques le long de chaque généalogie a été réalisée pour chaque *locus* indépendant. Il en a donc résulté, pour chaque scénario et chaque *locus*, 10^6 matrices de séquences nucléotidiques. Pour éviter d'avoir plusieurs fichiers de séquences

pour une même simulation, les matrices obtenues sur les différents *loci* d'une même espèce ont ensuite été concaténées. Les 10^6 matrices résultantes pour chaque scénario étaient de même dimension que la matrice observée de l'espèce (*i.e.* même nombre d'individus et même longueur de séquences nucléotidiques). Pour les quatre scénarios testés, on a donc obtenu $4 \cdot 10^6$ matrices de séquences nucléotidiques simulées. Pour chaque simulation, les valeurs des différents paramètres ont été échantillonnées aléatoirement parmi les distributions de probabilités *a priori* prédéterminées (tableau 1, Matériel et Méthodes et tableau 3, Résultats).

Nous avons ensuite utilisé le logiciel « Arlsumstat » (Excoffier & Lischer, 2010) pour calculer, à partir des matrices de séquences nucléotidiques, les statistiques descriptives de diversité et de différenciation génétique suivantes : 1) l'hétérozygotie unilocus moyenne attendue dans chacune des six régions définies à la figure 10 (H_e) ; 2) la moyenne et l'écart-type du F_s de Fu, calculés sur l'ensemble de ces six mêmes régions ; 3) le nombre moyen de différences nucléotidiques unilocus entre paires de séquences au sein de chaque région (P_i), ainsi que la moyenne et l'écart-type de ce nombre, calculés pour l'ensemble des régions ; 4) le F_{st} unilocus calculé pour différentes paires de régions. Ces statistiques ont été calculées d'une part pour chaque *locus* de la matrice de séquences observées (D) et, d'autre part, pour chaque *locus* des matrices de séquences simulées pour chaque scénario ($\hat{D}_{j1}, \dots, \hat{D}_{jx}$) ; avec « j », le nom du scénario et « x » le numéro de la simulation (allant de 1 à 10^6). L'ensemble des statistiques décrites à partir de la matrice observée est noté S . Les statistiques décrites à partir des matrices simulées pour chaque scénario sont notées $\hat{S}_{j1}, \dots, \hat{S}_{jx}$. Au total, 90 statistiques descriptives ont été calculées pour chaque matrice de séquences nucléotidiques (observées ou simulées). Les 90 statistiques descriptives issues de la matrice de séquences observées d'*Amphidium mougeotii* figurent au tableau 4 (Résultats).

Une distance euclidienne a été calculée, suivant Beaumont *et al.* (2002), entre les valeurs standardisées (moyennes égales à 0 et écarts-type égaux à 1 ; option *standardize-Stats* d'« ABCtoolbox ») des statistiques descriptives issues de la matrice de séquences observées et les valeurs standardisées des statistiques descriptives issues de chaque matrice de séquences simulées. Un modèle linéaire généralisé [ABC–GLM pour *Approximate Bayesian Computation – Generalized Linear Model* ; (Wegmann *et al.*, 2010)] a été réalisé pour déterminer la forme que prendrait l'équation de la distance euclidienne. Les 5 000 meilleures simulations de chaque scénario ont été retenues, soit les 5 000 simulations présentant les plus petites distances euclidiennes entre les données observées et les données simulées. On compte donc 20 000 simulations retenues. Les distances euclidiennes de ces 20 000 meilleures simulations ont été reportées dans un fichier Excel et triées par ordre croissant afin de définir les 1 000 meilleures simulations, tous scénarios confondus. Le meilleur scénario désigné est celui qui possède le plus grand pourcentage de simulations parmi les 1 000 premières [*i.e.* celles avec les distances euclidiennes les plus petites ; (Estoup, Beaumont, Sennedot, Moritz, & Cornuet, 2004)]. Le nombre et le pourcentage de simulations correspondant à chacun des scénarios biogéographiques parmi les 1 000 meilleures simulations pour *Amphidium mougeotii* figurent au tableau 5 (Résultats). La proportion de chaque scénario parmi les 1 000 meilleures simulations est représentée à la figure 13 (Résultats). Le mode, la moyenne, la médiane et les bornes inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95% de la distribution *a posteriori* de chaque paramètre ont été calculés sur base du ou des meilleurs scénarios retenus pour *Amphidium mougeotii*. Un résumé de ces valeurs figure au tableau 6 (Résultats). L'intégralité de ces valeurs figure au tableau s5 (Annexes).

Résultats

Dans le cadre de l'étude préliminaire visant à confronter quatre méthodes statistiques de construction de modèles de distribution d'espèces, le modèle consensus résultant des trois méthodes de construction GLM, GBM et RF a obtenu de meilleurs scores statistiques (AUC et TSS) que le modèle consensus résultant de la méthode de construction MaxEnt (tableau 2). Ces modèles décrivent l'index de compatibilité des territoires d'Europe pour *Plagiothecium denticulatum*. Le score AUC du modèle issu de la méthode MaxEnt, supérieur à 0,8 (tableau 2), montre que ce modèle est néanmoins valide. Le faible score statistique obtenu pour ce modèle évalué par la méthode TSS (0,492) tient à la combinaison de deux faits : premièrement, MaxEnt est une méthode de construction de modèles permettant une forte extrapolation de zones favorables à l'espèce ; deuxièmement, la méthode TSS d'évaluation de modèles sanctionne sévèrement les faux-positifs. Or, plus l'extrapolation est forte, plus il y a de chance que, parmi les 20% de données utilisées pour évaluer le modèle, de nombreuses pseudo-absences (générées aléatoirement) tombent dans une zone prédite comme favorable à l'espèce (faux-positifs).

Tableau 2 : scores statistiques obtenus pour les modèles de distribution consensus résultant des méthodes de construction GLM, GBM et RF d'une part, et MaxEnt d'autre part, sous les méthodes d'évaluation TSS et AUC, pour *Plagiothecium denticulatum*. Ces scores sont obtenus dans le cadre de l'étude préliminaire visant à confronter ces méthodes de construction sur une sous-sélection de la zone d'étude : l'Europe. Ces deux modèles consensus sont illustrés à la figure 11. Abréviations : « GLM » pour « Generalized Linear Models » ; « GBM » pour « Gradient Boosting Machine » ; « RF » pour « Random Forests » ; « MaxEnt » pour « Maximum Entropy » ; « TSS » pour « True Skill Statistic » ; et « AUC » pour « Area Under Curve ».

Méthode statistique d'évaluation de modèles	Méthode de construction de modèles	
	GLM, GBM et RF	MaxEnt
TSS	0,865	0,492
AUC	0,974	0,820

Ces deux modèles consensus de la distribution de *Plagiothecium denticulatum* en Europe sont illustrés à la figure 11. Bien que le modèle consensus résultant de l'ensemble des trois méthodes de construction GLM, GBM et RF ait obtenu de meilleurs scores statistiques que celui résultant de la méthode de construction MaxEnt (tableau 2), il présente un net surajustement : il prédit une répartition très discontinue, restreinte aux points de présence de l'espèce (figure 11, carte du bas). Or, toutes les espèces étudiées sont très largement répandues à travers l'Europe de manière continue (Mateo *et al.* 2013). Seule la méthode de construction MaxEnt a fidèlement traduit ce pattern de distribution (figure 11, carte du haut). C'est pourquoi cette dernière méthode a été retenue pour l'étude effective.

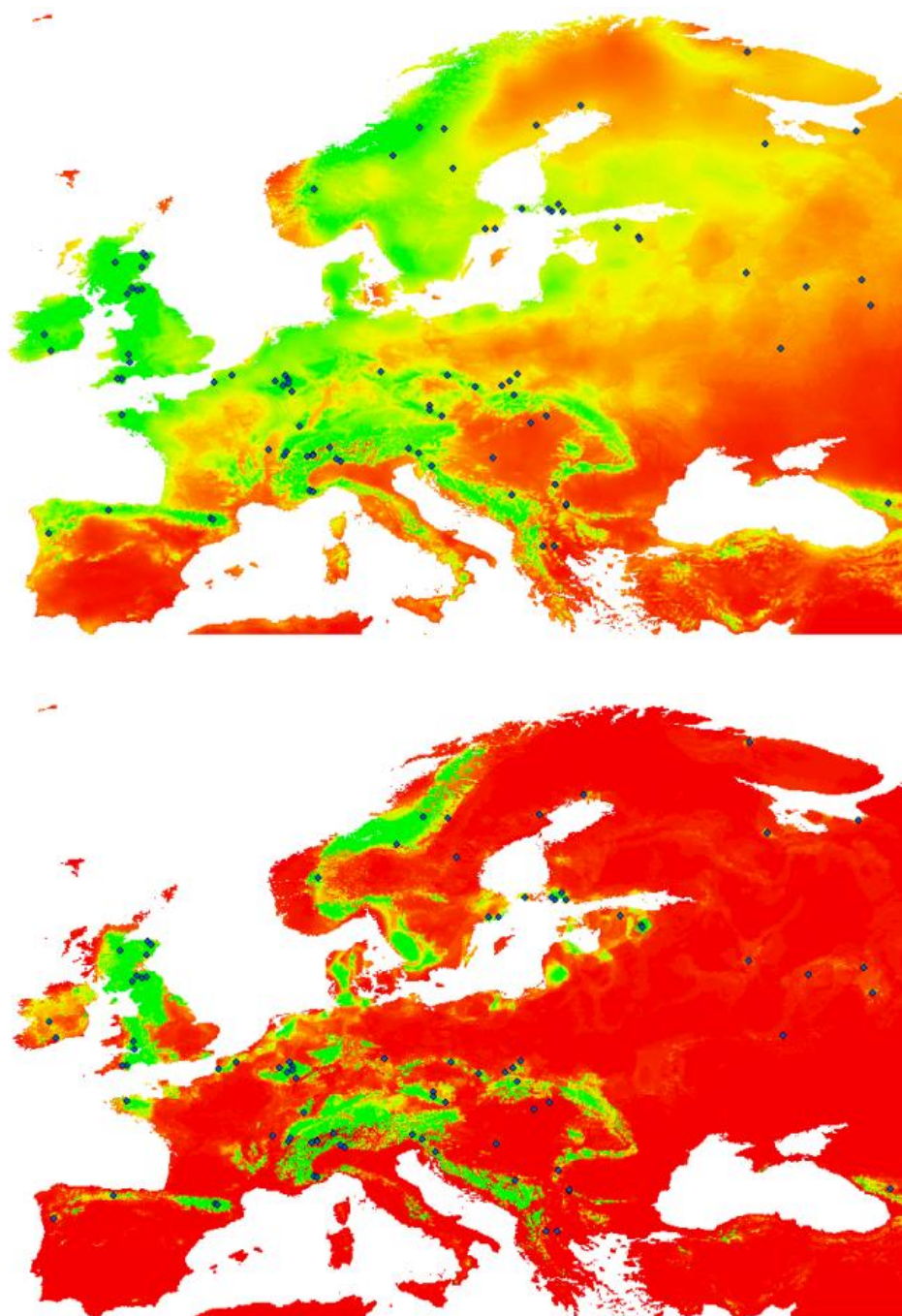


Figure 11 : modèles de distribution consensus obtenus sur base des méthodes statistiques de construction de modèles MaxEnt (en haut) et GBM, GLM et RF (en bas) pour *Plagiothecium denticulatum*. Ces modèles ont été générés dans le cadre de l'étude préliminaire visant à confronter ces quatre méthodes de construction sur une sous-sélection de la zone d'étude : l'Europe. Les points bleus sont les points de présence utilisés pour générer les modèles. L'index de compatibilité augmente du rouge au vert. La couleur verte représente donc les zones les plus favorables à la présence de l'espèce tandis que la couleur rouge représente les zones les moins favorables à la présence de l'espèce. Abréviations : « GLM » pour « *Generalized Linear Models* » ; « GBM » pour « *Gradient Boosting Machine* » ; « RF » pour « *Random Forests* » ; « MaxEnt » pour « *Maximum Entropy* ».

Les modèles de distribution d'*Amphidium mougeotii* et d'*Orthotrichum lyelii*, bruts et binarisés puis découpés selon les six régions biogéographiques décrites à la figure 10, sont illustrés la figure 12. Ces modèles sont issus de la méthode statistique de construction MaxEnt et ont été projetés sur le complexe Holarctique. C'est à partir du modèle de distribution binarisé puis découpé selon les six régions biogéographiques, obtenu pour *Amphidium mougeotii*, que la distribution uniforme *a priori* de tailles efficaces de population (N_e), dans chaque région et pour la période « présent », a été définie

pour cette espèce (voir Matériel et Méthodes, intitulé « Choix des distributions de probabilités *a priori* des paramètres »). Ces distributions ont été utilisées dans le cadre de l'analyse ABC, réalisée pour *Amphidium mougeotii*. Ces mêmes modèles de distribution, bruts et binarisés puis découpés selon les six régions biogéographiques, obtenus pour toutes les espèces, sont illustrés à la figure s4 (Annexes).

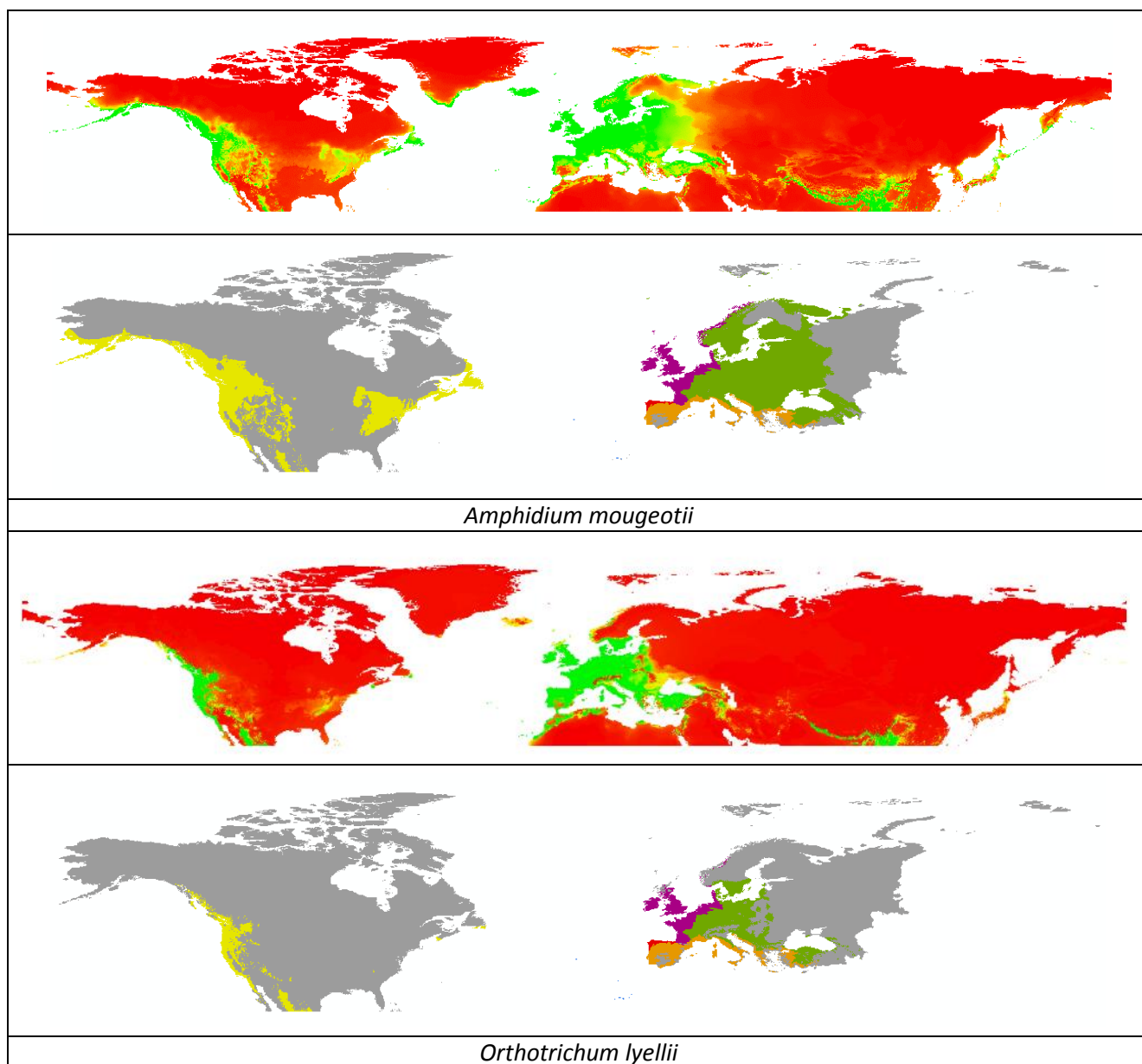


Figure 12 : modèles de distribution obtenus pour *Amphidium mougeotii* et *Orthotrichum lyellii* via la méthode de construction MaxEnt, puis projetés sur le complexe Holarctique. Pour chaque espèce, les modèles supérieurs correspondent aux modèles bruts ; les modèles inférieurs correspondent aux modèles binarisés puis découpés selon les six régions biogéographiques définies à la figure 10. Pour les modèles bruts, l'index de compatibilité augmente du rouge au vert. La couleur verte représente donc les zones les plus favorables à la présence de l'espèce tandis que la couleur rouge représente les zones les moins favorables à la présence de l'espèce. Pour les modèles binarisés et découpés selon les six régions biogéographiques, les zones en gris ne sont pas favorables à la présence de l'espèce, tandis que les zones colorées le sont. En jaune : zones favorables de la région nord-américaine ; en bleu, celles de la région macaronésienne ; en rouge, celles du sud-ouest de l'Europe (région sud-atlantique) ; en mauve, celles du nord-ouest de l'Europe (région nord-atlantique) ; en orange, celles du sud-est de l'Europe (région méditerranéenne) ; et en vert, celles du nord-est de l'Europe (région continentale). Ces mêmes modèles de distribution, obtenus pour toutes les espèces étudiées sont illustrés à la figure s4 (Annexes). Abréviation : « MaxEnt » pour « Maximum Entropy ».

L'analyse ABC n'a pour l'instant été réalisée que pour une seule espèce : *Amphidium mougeotii*. Les résultats qui suivent ne concernent donc que cette espèce.

La distribution uniforme *a priori* de tailles efficaces de population (N_e) dans chacune des six régions biogéographiques définies à la figure 10, obtenue pour *Amphidium mougeotii*, figure au tableau 3. Ces distributions *a priori* dérivent du modèle de distribution d'*Amphidium mougeotii*, binarisé puis découpé selon ces six régions.

Tableau 3 : bornes inférieure ($N_{e_{\min}}$) et supérieure ($N_{e_{\max}}$) de la distribution uniforme *a priori* de tailles efficaces de population dans chacune des six régions biogéographiques définies à la figure 10, pour la période « présent », et pour *Amphidium mougeotii*. Ces bornes sont issues de la modélisation de la distribution d'*Amphidium mougeotii* (voir Matériel et Méthodes, intitulé « Choix des distributions de probabilités *a priori* des paramètres »). Abréviations : « N_e » pour « taille efficace de population » ; « AN » pour « population d'Amérique du Nord » ; « MA » pour « population de Macaronésie » ; « NO » pour « population du Nord-Ouest européen (région nord-atlantique) » ; « NE » pour « population du Nord-Est européen (région continentale) » ; « SO » pour « population du Sud-Ouest européen (région sud-atlantique) » ; et « SE » pour « population du Sud-Est européen (région méditerranéenne) ».

Région biogéographique	Expression du paramètre	Bornes inférieure et supérieure de la distribution uniforme de taille efficace de population (en nombre d'individus)
Amérique du Nord	$N_{e_{AN}}$	70 000 – 3 500 000
Macaronésie	$N_{e_{MA}}$	20 – 1 000
Nord-Est européen	$N_{e_{NE}}$	20 500 – 1 025 000
Nord-Ouest européen	$N_{e_{NO}}$	60 000 – 3 000 000
Sud-Est européen	$N_{e_{SE}}$	43 000 – 2 150 000
Sud-Ouest européen	$N_{e_{SO}}$	2 300 – 115 000

Les 90 statistiques descriptives extraites de la matrice de séquences observées pour *Amphidium mougeotii* figurent au tableau 4. L'ensemble de ces statistiques a servi au calcul de la distance euclidienne entre chacune des matrices de séquences simulées et la matrice de séquences observées pour *Amphidium mougeotii*. C'est cette distance qui a permis de déterminer, dans le cadre de l'analyse ABC, quelles étaient les 1 000 simulations dont les données étaient les plus proches des données observées, et ainsi de déterminer le meilleur scénario (*i.e.* celui ayant le plus petit nombre de simulations parmi les 1 000 meilleures simulations de l'analyse).

Tableau 4 : valeurs des 90 statistiques descriptives issues de la matrice de séquences nucléotidiques observées pour *Amphidium mougeotii*. Ces statistiques unilocus, ont été calculées pour trois *loci* : les *loci* nucléaires AW098448–78 et AW098158–317 et le *locus* chloroplastique atpIH. Les noms des *loci* nucléaires sont ceux employés dans l'étude de McDaniel *et al.* (2013). Abréviations : « He_n » pour « hétérozygotie unilocus moyenne attendue dans chacune des six régions (n) définies à la figure 10 » ; « m. F₅ Fu » pour « moyenne du F₅ de Fu, calculée sur l'ensemble de ces mêmes six régions » ; « e.s. F₅ Fu » pour « écart-type (ou erreur standard) de la moyenne du F₅ de Fu, calculée sur l'ensemble de ces six régions » ; « Pi_n » pour « nombre moyen de différences nucléotidiques unilocus entre paires de séquences au sein de chacune de ces six régions (n) » ; « m. Pi » pour « moyenne du nombre de différences nucléotidiques unilocus entre paires de séquences, calculée pour l'ensemble de ces six régions » ; « e.s. Pi » pour « écart-type (ou erreur standard) de la moyenne du nombre de différences nucléotidiques unilocus entre paires de séquences, calculée pour l'ensemble de ces six régions » ; et « FST_{n1_n2} » pour « Fst unilocus calculé entre différentes paires de régions (n1 et n2) ». Avec « n » allant de 1 à 6 : 1 = Amérique du Nord ; 2 = Macaronésie ; 3 = Nord-Est européen ; 4 = Sud-Est européen ; 5 = Nord-Ouest européen ; 6 = Sud-Ouest européen, et « n1 », « n2 » représentant deux régions différentes.

Statistique descriptive	Nom du <i>locus</i> séquencé		
	AW098448–78	AW098158–317	atpIH
He_1	0,455	0,736	0,233
He_2	0,000	0,000	0,000
He_3	0,594	0,633	0,504
He_4	0,529	0,324	0,264
He_5	0,514	0,859	0,436
He_6	0,000	0,000	0,000
m. F ₅ Fu	0,095	-1,058	0,937
e.s. F ₅ Fu	0,633	2,643	0,791
Pi_1	0,455	1,952	0,467
Pi_2	0,000	0,000	0,000
Pi_3	0,804	1,945	1,128
Pi_4	0,588	1,118	0,527
Pi_5	0,610	2,487	0,873
Pi_6	0,000	0,000	0,000
m. Pi	0,409	0,122	-0,026
e.s. Pi	0,336	0,091	0,063
FST_2_1	0,145	0,030	0,132
FST_3_1	-0,003	0,084	-0,070
FST_3_2	0,124	-0,041	-0,012
FST_4_1	0,046	0,010	0,042
FST_4_2	0,011	0,082	-0,007
FST_4_3	0,075	0,054	0,113
FST_5_1	-0,049	-0,020	-0,043
FST_5_2	0,123	0,035	-0,032
FST_5_3	-0,033	0,745	-0,139
FST_5_4	0,038	1,000	0,000
FST_6_1	0,161	0,696	0,052
FST_6_2	0,000	0,851	-0,128
FST_6_3	0,136	0,702	-0,008
FST_6_4	0,028	0,233	0,000

Deux scénarios biogéographiques ressortent nettement de l'analyse ABC réalisée pour *Amphidium mougeotii* (tableau 5 et figure 13). L'analyse ne pointe donc pas vers un unique meilleur scénario mais plusieurs meilleurs scénarios.

Tout d'abord, le quatrième scénario qui présente pour les scénarios 4a et 4b, respectivement 373 et 370, soit un total de 743 simulations parmi les 1 000 meilleures (tableau 5 et figure 13). Il obtient donc une probabilité *a posteriori* proche de 75% (74,3% exactement ; tableau 5). Ensuite le premier scénario qui, avec 238 simulations parmi les 1 000 meilleures (tableau 5 et figure 13), obtient une probabilité *a posteriori* proche de 25% (23,8% exactement ; tableau 5).

Le deuxième scénario, par contre, avec seulement 19 simulations parmi les 1 000 meilleures (tableau 5 et figure 13), obtient une probabilité *a posteriori* d'à peine 1,9% (tableau 5). De même, le troisième scénario, qui ne présente aucune simulation parmi les 1 000 meilleures (tableau 5 et figure 13), hérite d'une probabilité *a posteriori* nulle (0% ; tableau 5).

Tableau 5 : nombre et pourcentage de simulations correspondant à chacun des quatre scénarios biogéographiques, parmi les 1 000 meilleures simulations (i.e. les 1 000 simulations dont les données étaient les plus proches des données observées pour l'espèce, soit avec les plus petites distances euclidiennes) de l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés réalisée pour *Amphidium mougeotii*. Abréviations : « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) » ; « Nord » pour « hypothèse des refuges Nord (scénario 2) » ; « Est/Ouest » pour « structuration Est-Ouest (scénario 3) » ; « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; et « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes. Les scénarios sont schématisés à la figure 9.

Nombre et pourcentage de simulations correspondant à un scénario biogéographique, parmi les 1 000 meilleures simulations				
<u>Scénario 1</u> (Sud)	<u>Scénario 2</u> (Nord)	<u>Scénario 3</u> (Est/Ouest)	<u>Scénario 4a</u> (Asource)	<u>Scénario 4b</u> (Msource)
238 simulations ⇒ 23,8%	19 simulations ⇒ 1,9%	0 simulation ⇒ 0%	373 simulations ⇒ 37,3%	370 simulations ⇒ 37%

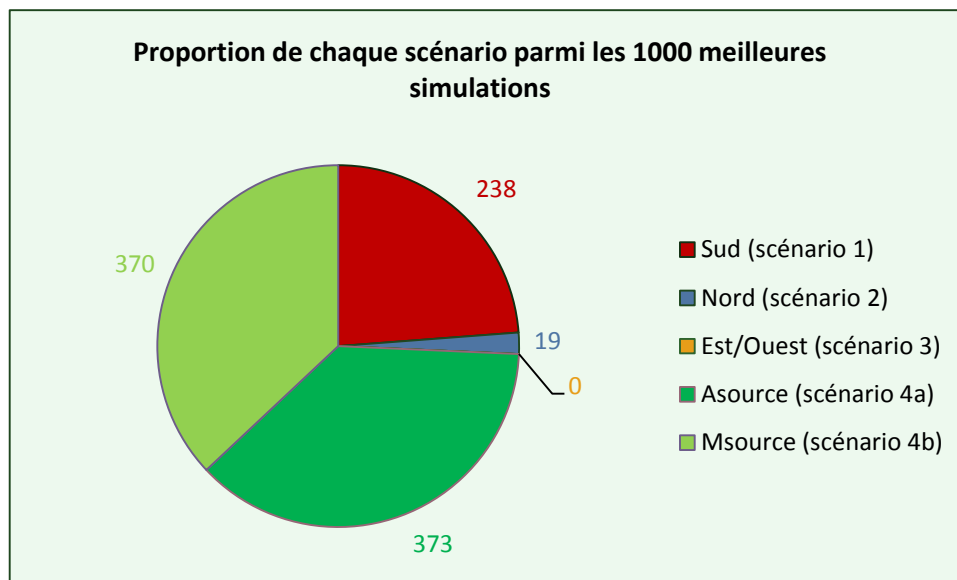


Figure 13 : graphique reprenant le nombre de simulations correspondant à chacun des quatre scénarios biogéographiques, parmi les 1 000 meilleures simulations (i.e. les 1 000 simulations dont les données étaient les plus proches des données observées pour l'espèce, soit avec les plus petites distances euclidiennes) de l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés réalisée pour *Amphidium mougeotii*. Abréviations : « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) » ; « Nord » pour « hypothèse des refuges Nord (scénario 2) » ; « Est/Ouest » pour « structuration Est-Ouest (scénario 3) » ; « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; et « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes. Les scénarios sont schématisés à la figure 9.

Le mode de la distribution *a posteriori* du moment de coalescence entre la population ayant disparu lors du dernier maximum glaciaire et la population recolonisante figure au tableau 6, cela pour les deux scénarios ayant obtenu les plus grandes probabilités *a posteriori* dans l'analyse ABC réalisée pour *Amphidium mougeotii* [scénario 4 (4a et 4b) et scénario 1 ; tableau 5]. L'événement de coalescence entre la population ouest-européenne (populations du Nord-Ouest et du Sud-Ouest sur la figure 9) disparue lors du dernier maximum glaciaire et la population nord-américaine recolonisante remonte à 12 000 ans environ (scénario 4a ; tableau 6). Les événements de coalescence entre, d'une part la population ouest-européenne (populations du Nord-Ouest et du Sud-Ouest sur la figure 9) disparue lors du dernier maximum glaciaire et la population macaronésienne recolonisante et, d'autre part, la population nord-européenne (populations du Nord-Est et du Nord-Ouest sur la figure 9) disparue lors du dernier maximum glaciaire et la population sud-européenne (populations du Sud-Est et du Sud-Ouest sur la figure 9) recolonisante remontent à 13 000 ans environ (scénarios 4b et 1 ; tableau 6). La figure 9 présente les différents scénarios biogéographiques testés et inclut ces événements de coalescence.

Tableau 6 : mode de la distribution *a posteriori* du moment de coalescence entre la population ayant disparu lors du dernier maximum glaciaire (i.e. celle de l'ouest de l'Europe pour le scénario 4 et celle du nord de l'Europe pour le scénario 1) et la population ayant recolonisé les territoires abandonnés (i.e. celle d'Amérique du Nord pour le scénario 4a, celle de Macaronésie pour le scénario 4b et celle du sud de l'Europe pour le scénario 1), calculé sur base des deux scénarios ressortant comme dominants de l'analyse : à savoir le scénario 4 (4a et 4b) et le scénario 1. Ces valeurs sont des sous-produits de l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés réalisée pour *Amphidium mougeotii*. Les valeurs brutes en nombre de générations, ainsi que les valeurs calculées en nombre d'années, sont fournies. Le temps de génération étant fixé à 5 ans (voir Matériel et Méthodes, intitulé « Choix des distributions de probabilités *a priori* des paramètres »), il a suffi de multiplier par 5 et d'arrondir à l'unité les valeurs en nombre de générations pour obtenir les valeurs en nombres d'années. Abréviations : « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) » ; et « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes. Ces scénarios sont schématisés à la figure 9. Le mode, la moyenne, la médiane et les bornes inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95% des distributions *a posteriori* de tous les paramètres, calculés sur base des scénarios 4 (4a et 4b) et 1 pour *Amphidium mougeotii*, figurent au tableau s5 (Annexes).

Nom et numéro du scénario	Mode de la distribution <i>a posteriori</i> du moment de coalescence entre la population ayant disparu lors du dernier maximum glaciaire et la population recolonisante	
	en nombre de générations	en nombre d'années
Asource (scénario 4a)	2 352,76	11 764
Msource (scénario 4b)	2 561,81	12 809
Sud (scénario 1)	2 642,21	13 211

Discussion

Quelles sont les réponses des bryophytes d'Europe tempérée aux changements climatiques induits par la dernière période glaciaire ?

Deux scénarios émergent de notre analyse pour expliquer les *patterns* de recolonisation postglaciaire d'*Amphidium mougeotii* en Europe. Ces scénarios suggèrent que les populations des régions tempérées européennes se sont totalement éteintes lors du dernier maximum glaciaire et ont été recolonisées par des migrants d'origine allochtone, extra-européens dans le cas du scénario 4 et méditerranéens dans le cas du scénario 1.

Le scénario largement dominant dans cette analyse, avec une probabilité *a posteriori* de 74,3% (tableau 5, Résultats), est le scénario 4. Ce scénario postule une disparition totale dans la région atlantique européenne lors du dernier maximum glaciaire (taille efficace des populations nord-ouest et sud-ouest européennes, N_{NE} et N_{NO} , pour la dernière période glaciaire, fixée à 0 individu) et une recolonisation postglaciaire extra-européenne de cette région. L'incertitude associée à l'origine des migrants, les scénarios nord-américain (scénario 4a) et macaronésien (scénario 4b) étant quasiment équiprobables (probabilité *a posteriori* de respectivement 37,3 et 37% ; tableau 5, Résultats), pointe cependant vers une origine multiple des individus impliqués dans la recolonisation postglaciaire de la région atlantique européenne.

Le scénario 1, qui postule une disparition totale dans les régions extra-méditerranéennes d'Europe (taille efficace des populations nord-est et nord-ouest européennes, N_{NE} et N_{NO} , pour la dernière période glaciaire, fixée à 0 individu) et une recolonisation postglaciaire de celles-ci par les régions méditerranéennes, jouit quant à lui d'une probabilité *a posteriori* non négligeable de 23,8% (tableau 5, Résultats), et renforce l'hypothèse d'une origine multiple des migrants lors de la recolonisation postglaciaire des régions tempérées d'Europe dans leur globalité.

Le constat de la coexistence de plusieurs réponses biogéographiques aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire au sein même d'une espèce de bryophytes tempérées permet d'expliquer l'hétérogénéité interspécifique des réponses et même les contradictions observées dans la littérature – pour revue : (Kyrkjeeide *et al.*, 2012). Ainsi, l'hypothèse des refuges méditerranéens a été mise en évidence pour certaines espèces : *Homalothecium sericeum* (Hedderson & Nowell, 2006), *Leucodon sciuroides* (Cronberg, 2000), ou encore *Sphagnum capillifolium* (Natcheva & Cronberg, 2003) ; celle des microrefuges nordiques pour d'autres : *Homalothecium sericeum* (Désamoré *et al.*, 2012) ou *Sanionia uncinata* (Hedenäs, 2010). Une structuration Est-Ouest de l'Europe a également été observée (Désamoré, 2013) avec notamment la présence de refuges dans l'ouest de l'Europe pour *Sphagnum fimbriatum* (Szövényi *et al.*, 2006) ou la colonisation de l'ouest-européen par l'Amérique du Nord pour *Sphagnum angermanicum* (Stenøien *et al.*, 2011) ou même par la Macaronésie pour *Radula lindenbergiana* (Laenen *et al.*, 2011).

À l'inverse des scénarios 4 et 1, le scénario 2, postulant une recolonisation des régions tempérées d'Europe depuis des microrefuges situés au sein même de ces régions, hérite d'une probabilité *a posteriori* de 1,9% seulement (tableau 5, résultats). Ce scénario implique que les mers et montagnes d'Europe ont constitué des barrières à la dispersion des bryophytes, empêchant toute migration entre les populations méditerranéennes et extra-méditerranéennes lors du dernier maximum glaciaire (taux de migration entre les populations du nord et du sud de l'Europe nuls pour la dernière période glaciaire).

Malgré les différences importantes entre les deux scénarios retenus (scénario 4 et 1), l'acceptation de ceux-ci et le rejet du scénario 2 suggèrent des événements communs : une extinction totale dans les régions tempérées d'Europe et une recolonisation depuis des régions extra-tempérées.

Les scénarios 4 et 1 postulent respectivement une extinction totale dans les régions atlantique et extra-méditerranéennes d'Europe. La probabilité *a posteriori* faible obtenue par le scénario des microrefuges nordiques (scénario 2 ; tableau 5, Résultats) renforce l'idée d'une extinction dans les régions extra-méditerranéennes spécifiquement et dans les régions tempérées globalement. Ces extinctions totales suggèrent deux hypothèses. La première, c'est que les populations migrantes auraient bénéficié d'une relâche de la pression de compétition, un facteur crucial dans la dynamique de (re)colonisation des bryophytes (Hutsemekers *et al.*, 2008). La deuxième, c'est que les conditions environnementales des régions tempérées d'Europe devaient être extrêmement défavorables aux bryophytes tempérées lors du dernier maximum glaciaire ; plus défavorables que les conditions régnant dans les régions méditerranéennes, en Amérique du Nord et en Macaronésie où les espèces auraient survécu.

Or, les deux principales différences climatiques qui existaient entre ces régions lors du dernier maximum glaciaire concernaient d'une part des températures plus fraîches dans les régions extra-méditerranéennes que dans la région méditerranéenne, et d'autre part une sécheresse plus marquée dans les régions tempérées que dans les régions méditerranéenne et extra-européennes. Penser que les bryophytes auraient été plus affectées dans le nord de l'Europe que dans le sud du fait des températures plus froides qui y régnaient irait à l'encontre de toute la littérature connue concernant la résistance au froid des bryophytes [(Furness & Grime, 1982), (Glime, 2007), (La Farge *et al.*, 2013) et (Roads *et al.*, 2014)]. Cette littérature privilégie en effet plutôt l'hypothèse des refuges nordiques. Par contre, les différences de sécheresse existant au dernier maximum glaciaire entre les régions tempérées d'Europe et les régions méditerranéenne, d'une part, et extra-européennes, d'autre part, pourraient expliquer les extinctions dans les régions tempérées et la survie dans les régions méditerranéenne et extra-européennes. De fait, les bryophytes sont des organismes peu résistants à la sécheresse en raison de leur poïkilohydrie et les régions tempérées d'Europe présentaient des climats plus arides que l'Amérique du Nord, la Macaronésie et certaines zones méditerranéennes. Ainsi, en Amérique du Nord, la toundra était moins étendue qu'en Europe et les forêts étaient moins distantes de l'inlandsis arctique (Hewitt, 1996), (Hewitt, 2000). De même, en Macaronésie, le climat était beaucoup plus doux et plus humide, ainsi qu'en attestent des modèles paléoclimatiques (Cropper, 2013) et des reconstructions de paléovégétations basées sur l'analyse des pollens, lesquelles indiquent une large prépondérance des laurisylves (hygrophiles) sur les végétations xérophiles lors du dernier maximum glaciaire (Nogué, de Nascimento, Fernández-Palacios, Whittaker, & Willis, 2013). Enfin, en Europe, les seules zones couvertes de forêts se trouvaient en région méditerranéenne [(Hewitt, 1996) ; figure 2]. Les régions tempérées d'Europe, par contre, étaient couverte de toundra et de steppe [(Hewitt, 1996), (Hewitt, 1999)]. La faible résistance à la sécheresse des bryophytes semble donc constituer un facteur important pour expliquer leurs réponses aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire.

Les scénarios 4 et 1 postulent également, en Europe, une recolonisation extra-tempérée des régions abandonnées lors du dernier maximum glaciaire, recolonisation depuis les régions extra-européennes d'une part (scénario 4), et méditerranéenne d'autre part (scénario 1). La probabilité *a posteriori* faible obtenue par le scénario des microrefuges nordiques (scénario 2 ; tableau 5, Résultats) renforce l'idée d'une recolonisation extra-tempérée en Europe.

Or, cette recolonisation extra-tempérée suppose des dispersions transocéaniques, d'une part (scénario 4) et au-delà des barrières géographiques à la dispersion des espèces (mers et montagnes d'Europe), d'autre part (scénario 1). Elle souligne donc l'importance des capacités de dispersion à longue distance des bryophytes dans leurs réponses aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire. Cette forte capacité migratoire des bryophytes et son implication dans l'origine biogéographique des migrants postglaciaires avaient déjà été épinglées dans plusieurs études : (Hutsemékers *et al.*, 2011), (Laenen *et al.*, 2011), (Patiño *et al.*, 2015) et (Stenøien *et al.*, 2011), (Sundberg, Hansson, & Rydin, 2006).

De plus, nos analyses pointent vers une recolonisation rapide des régions tempérées. L'événement de coalescence entre les populations nord-américaine et ouest-européenne, évoqué au scénario 4a, remonte à environ 12 000 ans. Les événements de coalescence, le premier entre les populations macaronésienne et ouest-européenne, évoqué au scénario 4b, et le second entre les populations sud-européenne et nord-européenne, évoqué au scénario 1, remontent à environ 13 000 ans (modes des distributions *a posteriori* du moment de coalescence entre ces populations ; tableau 6, Résultats). Par comparaison, Hewitt (1996) relevait pour les animaux et les angiospermes une recolonisation des régions tempérées commençant il y a environ 18 000 ans, recolonisation donc beaucoup plus lente que celle des bryophytes. De surcroît, la recolonisation des régions tempérées par les bryophytes est achevée [leurs niches écologiques potentielle et réalisée étant voisines ; (Mateo, Vanderpoorten, Muñoz, Laenen, & Désamoré, 2013)], alors que la différence entre niche écologique potentielle et niche écologique réalisée chez les plantes à fleurs donne plutôt à penser à des retards de recolonisation (Svenning, Normand, & Kageyama, 2008). Il apparaîtrait ainsi, pour de nombreuses espèces de plantes à fleurs, que la distance aux refuges glaciaires contraint toujours leur répartition actuelle en Europe (Normand *et al.*, 2011). Cette recolonisation rapide et complète des bryophytes met une fois de plus en évidence leurs fortes capacités de dispersion à longue distance.

Les capacités de dispersion à longue distance des bryophytes leur permettent donc de recruter rapidement des individus dans des endroits beaucoup plus éloignés ou difficiles d'accès que les autres groupes taxonomiques, multipliant ainsi les origines de migrants possibles. Elles permettraient par conséquent d'expliquer pourquoi plusieurs histoires biogéographiques ont été observées pour les bryophytes (au sein d'une espèce dans notre étude et entre les espèces dans la littérature), là où une histoire unique est observée pour les autres organismes vivants d'Europe tempérée. En effet, des *patterns* phytogéographiques fortement congruents ont été documentés pour les plantes vasculaires d'une part, et les animaux d'autre part, en raison de l'orientation est-ouest des chaînes de montagne, orientation réduisant fortement les couloirs de migration et l'accès aux zones refuges (Soltis, Morris, McLachlan, Manos, & Soltis, 2006).

Pour le règne animal, Hewitt (1996, 1999 et 2000) désigne les refuges méditerranéens (et principalement les péninsules Ibérique, d'Italie et des Balkans) comme la principale source de biodiversité ayant mené à la recolonisation postglaciaire des régions tempérées d'Europe. Non que les animaux eussent des capacités dispersives telles, que les mers et montagnes d'Europe n'auraient pas constitué une barrière pour leur recolonisation postglaciaire depuis la région méditerranéenne (comme on le pense pour les bryophytes), mais bien que la région méditerranéenne eût été la seule à avoir conservé, lors du dernier maximum glaciaire, des conditions climatiques permettant de maintenir une taille efficace de population et une diversité génétique suffisantes pour engendrer une expansion postglaciaire rapide menant à la recolonisation du continent. Pour les angiospermes en général et les

arbres en particulier, Petit *et al.* (2003 et 2005) mettent en évidence l'importance des microrefuges nordiques pour la recolonisation postglaciaire des régions tempérées d'Europe. Cette recolonisation depuis des régions situées au Nord de la région méditerranéenne aurait été possible grâce à deux faits. Le premier, c'est la survie dans ces régions de plusieurs populations ayant conservé une taille efficace et une diversité génétique suffisantes pour se réapproprier rapidement des territoires abandonnés. Cette survie résulte probablement de la plus forte résistance à la sécheresse des angiospermes que des bryophytes. Le second, ce sont les capacités de dispersion à longue distance des angiospermes, plus limitées que celles des bryophytes, réduisant ainsi drastiquement les migrations entre les régions méditerranéenne et extra-méditerranéennes et entraînant une recolonisation plus lente depuis les refuges méditerranéens que depuis les microrefuges situés au nord de cette région.

Les bryophytes d'Europe tempérée semblent donc être les seuls organismes étudiés jusqu'à présent pour qui l'hétérogénéité des réponses, inter- et intraspécifique, ne permet pas de décrire un scénario biogéographique unique face aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire.

Grâce à la technique de phylogéographie moléculaire (ABC) que nous utilisons dans cette étude, nous avons pu confronter différents scénarios biogéographiques et nous rendre compte qu'au sein d'une seule espèce de bryophytes, plusieurs scénarios biogéographiques peuvent coexister. Ainsi, des scénarios précédemment considérés comme mutuellement exclusifs deviennent désormais combinables.

Conclusion

Notre étude met en évidence deux scénarios biogéographiques expliquant la réponse d'*Amphidium mougeotii* aux changements climatiques induits par la dernière période glaciaire. Ces scénarios, à première vue très distincts, partagent pourtant deux caractéristiques importantes. Premièrement, ils expliquent tous deux une même histoire biogéographique : celle de l'extinction d'une population d'Europe tempérée, suivie de la recolonisation des territoires désormais libres de compétition par une région extra-tempérée, à savoir l'Amérique du Nord ou la Macaronésie pour l'un, la région méditerranéenne pour l'autre. Deuxièmement, ils mettent en évidence les deux particularités des bryophytes qui semblent être prépondérantes pour expliquer leur réponse aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire : la faible résistance à la sécheresse (qui explique les extinctions) et les fortes capacités de dispersion à longue distance (qui expliquent la recolonisation rapide depuis des zones éloignées ou habituellement difficiles d'accès pour d'autres organismes moins dispersifs).

La coexistence de plusieurs scénarios biogéographiques au sein même d'une espèce n'avait jamais été mise en évidence auparavant et contraste avec les réponses consensuelles observées pour les animaux, d'une part et les plantes vasculaires, d'autre part. La méthode que nous avons employée, qui confronte différents scénarios évolutifs, nous permet en effet de ne plus considérer la réponse biogéographique de la bryoflore européenne tempérée face aux changements climatiques comme étant unique et les scénarios biogéographiques comme étant mutuellement exclusifs, mais plutôt d'envisager une hétérogénéité intraspécifique des réponses avec des scénarios biogéographiques désormais considérés comme combinables. Cette observation permet de surcroît de comprendre l'hétérogénéité interspécifique des réponses et même les contradictions observées précédemment dans la littérature pour les bryophytes d'Europe tempérée.

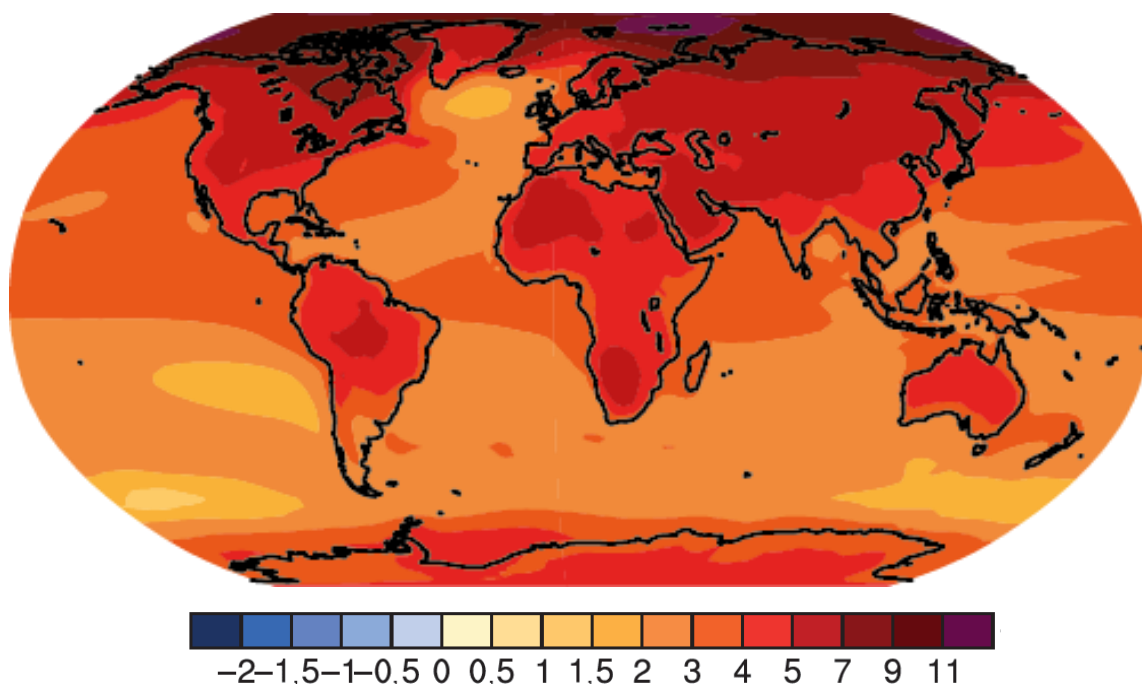
L'obtention des résultats pour les autres espèces de bryophytes d'Europe tempérée, à l'issue de la méta-analyse en cours, permettra de voir si les mêmes histoires biogéographiques ressortent pour toute la flore tempérée ou si, au contraire, la réponse aux changements climatiques du dernier maximum glaciaire est propre à chaque espèce.

Pouvoir discriminer, parmi l'ensemble des individus échantillonnés, ceux qui renvoient le signal d'une recolonisation postglaciaire depuis les régions méditerranéennes et ceux qui renvoient le signal d'une recolonisation postglaciaire extra-européenne permettrait, pour ces deux groupes considérés isolément, de répéter l'analyse en contrastant cette fois différentes variantes du scénario mis en évidence pour eux dans notre étude. Les *priors* choisis seraient plus précis et, par conséquent, les distributions *a posteriori* également. Ainsi, il serait par exemple possible d'identifier précisément les refuges méditerranéens, d'Amérique du Nord et de Macaronésie ; de dater de façon plus précise les événements de coalescence pour évaluer efficacement le temps nécessaire à la recolonisation postglaciaire des régions tempérées ; ou encore de déterminer quels facteurs ont contraint les individus à suivre l'un ou l'autre des scénarios biogéographiques, comme leur répartition d'origine, par exemple. Une meilleure compréhension des réponses passées engendrerait, *ipso facto*, une meilleure prédiction des réponses futures.

Perspectives

Si les bryophytes s'accommodent sans difficulté des températures basses, elles sont peu résistantes aux températures élevées. Ainsi, Furness & Grime (1982) montrent que l'optimum de croissance des bryophytes tempérées est de 15 à 20°C selon les espèces, soit 5 à 10°C sous l'optimum des angiospermes tempérées. Par conséquent, de forts taux de mortalité ont été observés après environ une semaine à une température de 35°C. D'autre part, les bryophytes, en raison de leur poïkilohydrie, sont plus touchées par la sécheresse que les plantes vasculaires. Des faits combinés de l'augmentation des températures et de la diminution de l'humidité relative (figure 14 et 15) engendrés par le réchauffement climatique, il faut donc s'attendre à une réduction des effectifs de populations encore plus drastique que celle connue lors du dernier maximum glaciaire. Thuiller *et al.* (2005) prédisaient un pourcentage de perte d'espèces végétales en Europe de 27 à 42%, entre 1990 et 2080, selon l'intensité du réchauffement climatique modélisé. Au vu des constatations formulées ci-dessus, un pourcentage encore plus élevé pourrait s'appliquer aux bryophytes tempérées.

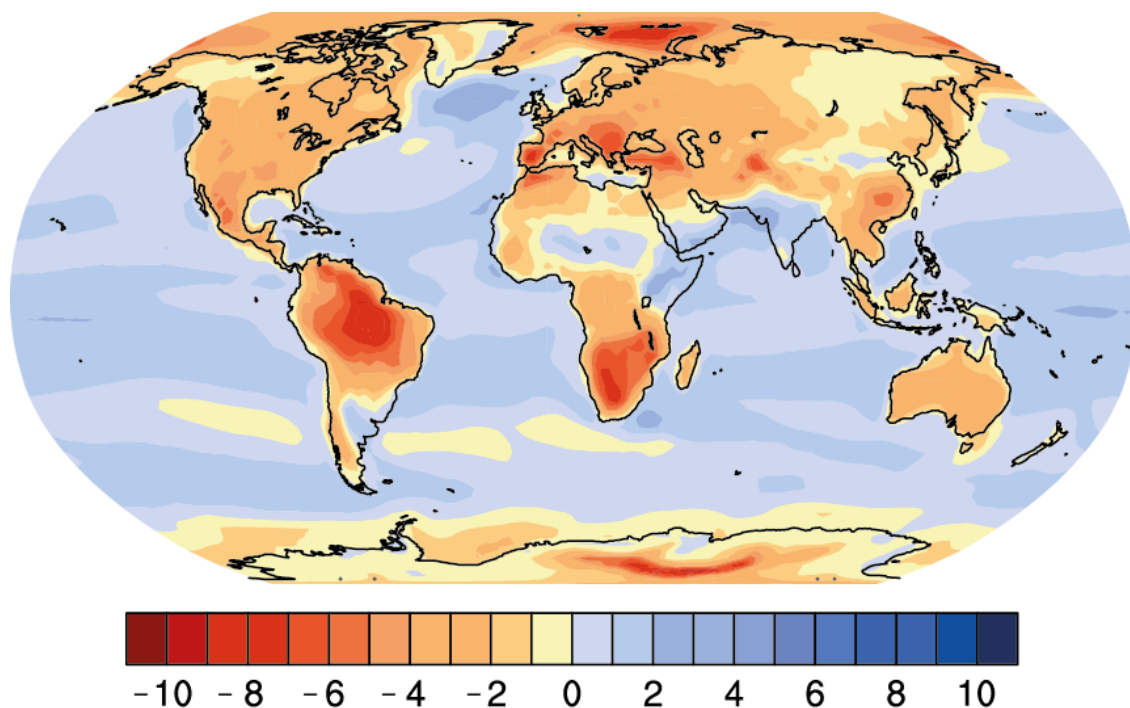
Température annuelle moyenne de l'air en surface (°C) (2081-2100)



Source : GIEC : groupe de travail 1 (2013) ; p. 89

Figure 14 : carte représentant la température annuelle moyenne de l'air en surface (°C) prévue pour 2081–2100 par rapport à 1986–2005 selon le scénario RCP 8.5 du GIEC. Abréviations : « GIEC » pour « Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat » ; « RCP » pour « Representative Concentration Pathway ».

Humidité relative annuelle moyenne (%) (2081-2100)



Source : GIEC : groupe de travail 1 (2013) ; p. 45

Figure 15 : carte représentant l'humidité relative annuelle moyenne (%) prévue pour 2081–2100 par rapport à 1986–2005 selon le scénario RCP 8.5 du GIEC. Abréviations : « GIEC » pour « Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat » ; « RCP » pour « Representative Concentration Pathway ».

On pourrait imaginer que les capacités de dispersion à longue distance des bryophytes sont suffisantes pour pallier le réchauffement climatique. Elles coloniseraient rapidement des territoires nordiques, devenus désormais favorables à leur présence. Cependant, l'étude de Zanatta (2013), basée sur des modèles de distribution d'espèces dynamiques, c'est-à-dire prenant en compte les capacités dispersives des espèces, réfute cette hypothèse. Il montre, pour quatre espèces de bryophytes d'Europe tempérée, que même en considérant le scénario de réchauffement climatique le moins extrême, certaines zones potentiellement favorables à la présence de l'espèce ne seront pas colonisées d'ici à 2110. Le pourcentage de zones favorables non colonisées varie de 25% à moins d'1%, selon l'espèce étudiée et le scénario de réchauffement climatique envisagé.

Même s'il n'y a que quelques espèces de bryophytes qui disparaissent sous l'effet du réchauffement climatique, toutes subiront néanmoins un décalage latitudinal de leur optimum de croissance et de leur limite de présence. Ainsi, comme une méta-étude de Parmesan & Yohe (2003), basée sur 99 espèces d'oiseaux, de papillons et d'herbes alpines, l'atteste, dans l'hémisphère Nord, la limite septentrionale de présence des espèces se décale en moyenne de 6,1 km vers le nord, tous les 10 ans. Un tel déplacement, associé à la diminution de la taille efficace des populations, engendrera irrémédiablement un fractionnement des habitats, une modification des écosystèmes et surtout une libération importante et rapide du carbone maintenu dans le sol par les végétaux, en général et par les bryophytes et les sphaignes, en particulier. Ainsi, Gignac *et al.* (2000) prédisent un déplacement de 6° de latitude nord des tourbières à sphaignes en Amérique du Nord, en supposant un doublement de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère. Sachant que les tourbières à sphaignes de la planète retiennent à elles seules 320 gigatonnes de carbone dans le sol, soit 44% du carbone stocké sous forme

de CO₂ dans l'atmosphère, ce déplacement engendrerait le relargage de tonnes de CO₂ dans l'atmosphère, CO₂ renforçant à son tour le réchauffement climatique.

Que l'impact du réchauffement climatique sur les bryophytes soit direct (extinction) ou indirect (décalage latitudinal de leur niche écologique), les répercussions sur l'environnement seront donc importantes.

Afin de confirmer nos hypothèses quant au réchauffement climatique, des études expérimentales *in situ* à petite échelle seraient appropriées. Certes, de telles études ont déjà été réalisées, notamment pour une communauté de bryophytes poussant sur prairie calcaire (Bates, Thompson, & Grime, 2005), mais elles restent rares et sont à perfectionner. Ces études permettraient, par exemple, de mesurer l'impact combiné de la sécheresse et des hautes températures sur la répartition des bryophytes, de déterminer si l'un des deux facteurs est plus contraignant que l'autre et de mesurer les effets négatifs pour l'environnement : fragmentation de l'habitat, libération de carbone du sol, etc.

En résumé, les bryophytes sont d'excellent bio-indicateurs pour les changements climatiques. Ils seront parmi les premiers organismes à accuser la trace d'un réchauffement des températures et d'une augmentation de la sécheresse. Un suivi de leur évolution à long terme et sur de larges échelles spatiales, comme cela est déjà réalisé pour des études de toxicité notamment (Harmens *et al.*, 2004) est impératif pour valider les mesures environnementales déjà prises et accélérer, on l'espère, la prise de conscience collective du problème lors de la conférence internationale de Paris sur le climat (décembre 2015).

Bibliographie

- Archaux, F. (2003). Avifaune et changement climatique: Birds and climate change. *Vie et Milieu*, 53(1), 33–41.
- Bates, J. W., Thompson, K., & Grime, J. P. (2005). Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biology*, 11(5), 757–769.
- Beaumont, M. A., Zhang, W., & Balding, D. J. (2002). Approximate Bayesian Computation in Population Genetics. *Genetics*, 162(4), 2025–2035.
- Bengtsson, B. O., & Cronberg, N. (2009). The effective size of bryophyte populations. *Journal of Theoretical Biology*, 258(1), 121–126.
- Berger, A., & Loutre, M. F. (2004). Théorie astronomique des paléoclimats. *Comptes Rendus Geoscience*, 336, 701–709.
- Bertorelle, G., Benazzo, A., & Mona, S. (2010). ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. *Molecular Ecology*, 19(13), 2609–2625.
- Bhagwat, S. A., & Willis, K. J. (2008). Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? *Journal of Biogeography*, 35(3), 464–482.
- Caujapé-Castells, J. (2011). Jesters, red queens, boomerangs and surfers: a molecular outlook on the diversity of the Canarian endemic flora. In *The Biology of Island Floras* (pp. 284–324).
- Cronberg, N. (2000). Genetic diversity of the epiphytic bryophyte *Leucodon sciuroides* in formerly glaciated versus nonglaciated parts of Europe. *Heredity*, 84(6), 710–720.
- Cronberg, N., Molau, U., & Sonesson, M. (1997). Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity*, 78(3), 293–301.
- Cronberg, N., Rydgren, K., & Økland, R. H. (2006). Clonal structure and genet-level sex ratios suggest different roles of vegetative and sexual reproduction in the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Ecography*, 29, 95–103.
- Cropper, T. (2013). The weather and climate of Macaronesia: past, present and future. *Weather*, 68(11), 300–307.
- Csilléry, K., Blum, M. G. B., Gaggiotti, O. E., & François, O. (2010). Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(7), 410–418.

- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., ... Bond, G. (1993). Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, 364(6434), 218–220.
- Désamoré, A. (2013). *Hiding for surviving? Quaternary evolutionary history of bryophytes in Europe*.
- Désamoré, A., Laenen, B., Stech, M., Papp, B., Hedenäs, L., Mateo, R. G., & Vanderpoorten, A. (2012). How do temperate bryophytes face the challenge of a changing environment? Lessons from the past and predictions for the future. *Global Change Biology*, 18(9), 2915–2924.
- Doyle, J., & Doyle, J. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11–15.
- During, H. J. (1992). Ecological classifications of bryophytes and lichens. In *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment* (pp. 1–31).
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151.
- Elith, J., & Leathwick, J. (2007). Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions*, 13(3), 265–275.
- Elith, J., & Leathwick, J. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697.
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *The Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802–813.
- Estoup, A., Beaumont, M., Sennedot, F., Moritz, C., & Cornuet, J.-M. (2004). Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution*, 58(9), 2021–2036.
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567.
- Frahm, J.-P., & Klaus, D. (2001). Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia*, 26, 97–104.
- Furness, S. B., & Grime, J. P. (1982). Growth rate and temperature responses in Bryophytes. *Journal of Ecology*, 70, 525–536.
- GIEC : groupe de travail 1. (2013). *Changements climatiques 2013*.

- Gignac, L. D., Halsey, L. A., & Vitt, D. H. (2000). A bioclimatic model for the distribution of Sphagnum-dominated peatlands in North America under present climatic conditions. *Journal of Biogeography*, 27, 1139–1151.
- Glime, J. M. (2007). *Bryophyte Ecology*.
- Grillet, P., Cheylan, M., & Dusoulier, F. (2006). Évolution des habitats et changement climatique : quelles conséquences pour les populations de Lézard ocellé, *Lacerta lepida* (Saurien, Lacertidés), en limite nord de répartition ? *Ecologia Mediterranea*, 32, 63–72.
- Harmens, H., Buse, A., Bölker, P., Norris, D., Mills, G., Williams, B., ... Steinnes, E. (2004). Heavy Metal Concentrations in European Mosses: 2000/2001 Survey. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 49(1-3), 425–436.
- Hedderson, T. A., & Nowell, T. L. (2006). Phylogeography of *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Br. Eur.; toward a reconstruction of glacial survival and postglacial migration. *Journal of Bryology*, 28(4), 283–292.
- Hedenäs, L. (2010). Phylogeography and origin of European *Sanionia uncinata* (Amblystegiaceae, Bryophyta). *Systematics and Biodiversity*, 8(2), 177–191.
- Heinrichs, J., Hentschel, J., Feldberg, K., Bombosch, A., & Schneider, H. (2009). Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 497–508.
- Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247–276.
- Hewitt, G. M. (1999). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(1-2), 87–112.
- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913.
- Hill, M. O., & Preston, C. D. (1998). The geographical relationships of British and Irish bryophytes. *Journal of Bryology*, 20, 127–226.
- Hutsemekers, V., Dopagne, C., & Vanderpoorten, A. (2008). How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions*, 14(3), 483–492.
- Hutsemekers, V., Hardy, O. J., Mardulyn, P., Shaw, A. J., & Vanderpoorten, A. (2010). Macroecological patterns of genetic structure and diversity in the aquatic moss *Platyhypnidium riparioides*. *The New Phytologist*, 185(3), 852–864.
- Hutsemekers, V., Hardy, O. J., & Vanderpoorten, A. (2013). Does water facilitate gene flow in spore-producing plants? Insights from the fine-scale genetic structure of the aquatic moss *Rhynchostegium riparioides* (Brachytheciaceae). *Aquatic Botany*, 108, 1–6.

- Hutsemékers, V., Szövényi, P., Shaw, A. J., González-Mancebo, J.-M., Muñoz, J., & Vanderpoorten, A. (2011). Oceanic islands are not sinks of biodiversity in spore-producing plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(47), 18989–18994.
- Karlin, E. F., Andrus, R. E., Boles, S. B., & Shaw, A. J. (2011). One haploid parent contributes 100% of the gene pool for a widespread species in northwest North America. *Molecular Ecology*, 20(4), 753–767.
- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Flatberg, K. I., & Stenøien, H. K. (2012). The rare peat moss *Sphagnum wulfianum* (Sphagnaceae) did not survive the last glacial period in northern European refugia. *American Journal of Botany*, 99(4), 677–689.
- La Farge, C., Williams, K. H., & England, J. H. (2013). Regeneration of Little Ice Age bryophytes emerging from a polar glacier with implications of totipotency in extreme environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(24), 9839–9844.
- Laenen, B., Désamoré, A., Devos, N., Shaw, A. J., González-Mancebo, J. M., Carine, M. A., & Vanderpoorten, A. (2011). Macaronesia: a source of hidden genetic diversity for post-glacial recolonization of western Europe in the leafy liverwort *Radula lindenbergiana*. *Journal of Biogeography*, 38(4), 631–639.
- Laenen, B., Shaw, B., Schneider, H., Goffinet, B., Paradis, E., Désamoré, A., ... Shaw, A. J. (2014). Extant diversity of bryophytes emerged from successive post-Mesozoic diversification bursts. *Nature Communications*, 5, 6134.
- Lang, A., & Naciri, Y. (2010). New chloroplast primers for intraspecific variation in *Dicranum scoparium* Hedw. (Dicranaceae) and amplification success in other bryophyte species. *Molecular Ecology Resources*, 10(4), 735–737.
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., ... Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947–2948.
- Lewis, L. R., Rozzi, R., & Goffinet, B. (2014). Direct long-distance dispersal shapes a New World amphitropical disjunction in the dispersal-limited dung moss *Tetraplodon* (Bryopsida: Splachnaceae). *Journal of Biogeography*, 41(12), 2385–2395.
- Longton, R. E. (1997). Reproductive biology and life-history strategies. *Advances in Bryology*, 6, 65–107.
- Lönnell, N., Hylander, K., Jonsson, B. G., & Sundberg, S. (2012). The fate of the missing spores--patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. *PloS One*, 7(7), e41987.
- Lönnell, N., Jonsson, B. G., & Hylander, K. (2014). Production of diaspores at the landscape level regulates local colonization: an experiment with a spore-dispersed moss. *Ecography*, 37(6), 591–598.

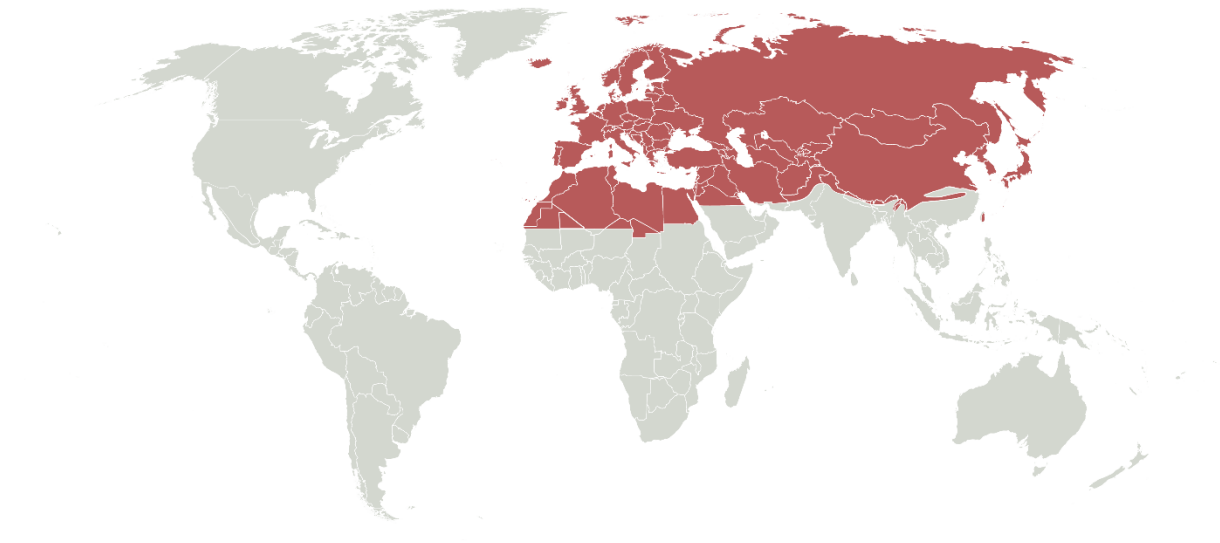
- Lorenzen, E. D., Nogués-Bravo, D., Orlando, L., Weinstock, J., Binladen, J., Marske, K. A., ... Willerslev, E. (2011). Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*, 479(7373), 359–364.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830–836.
- Mateo, R. G., Vanderpoorten, A., Muñoz, J., Laenen, B., & Désamuré, A. (2013). Modeling species distributions from heterogeneous data for the biogeographic regionalization of the European bryophyte flora. *PloS One*, 8(2), e55648.
- McDaniel, S. F., & Shaw, A. J. (2005). Selective sweeps and intercontinental migration in the cosmopolitan moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. *Molecular Ecology*, 14(4), 1121–1132.
- McDaniel, S. F., van Baren, M. J., Jones, K. S., Payton, A. C., & Quatrano, R. S. (2013a). Estimating the nucleotide diversity in *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae) from 218 conserved exon-primed, intron-spanning nuclear loci. *Applications in Plant Sciences*, 1(4), 1200387.
- Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1333–1345.
- Natcheva, R., & Cronberg, N. (2003). Genetic diversity in populations of *Sphagnum capillifolium* from the mountains of Bulgaria, and their possible refugial role. *Journal of Bryology*, 25, 91–99.
- Nogué, S., de Nascimento, L., Fernández-Palacios, J. M., Whittaker, R. J., & Willis, K. J. (2013). The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *Journal of Ecology*, 101(2), 368–377.
- Normand, S., Ricklefs, R. E., Skov, F., Bladt, J., Tackenberg, O., & Svenning, J.-C. (2011). Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1725), 3644–3653.
- Pacak, A., & Szweykowska-Kulińska, Z. (2000). Molecular Data Concerning Allopolyploid Character and the Origin of Chloroplast and Mitochondrial Genomes in the Liverwort Species *Pellia borealis*. *Journal of Plant Biotechnology*, 2(2), 101–108.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42.
- Patiño, J., Bisang, I., Hedenäs, L., Dirkse, G., Bjarnason, Á. H., Ah-Peng, C., & Vanderpoorten, A. (2013). Baker's law and the island syndromes in bryophytes. *Journal of Ecology*, 101(5), 1245–1255.
- Patiño, J., Carine, M., Mardulyn, P., Devos, N., Mateo, R. G., González-Mancebo, J. M., ... Vanderpoorten, A. (2015). Approximate Bayesian Computation Reveals the Crucial Role of Oceanic Islands for the Assembly of Continental Biodiversity. *Systematic Biology*, 64(4), 579–589.

- Penn, O., Privman, E., Ashkenazy, H., Landan, G., Graur, D., & Pupko, T. (2010). GUIDANCE: a web server for assessing alignment confidence scores. *Nucleic Acids Research*, 38(Web Server issue), W23–W28.
- Petit, R. J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., ... Vendramin, G. G. (2003). Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300(5625), 1563–1565.
- Petit, R. J., Hampe, A., & Cheddadi, R. (2005). Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon*, 54(4), 877–885.
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, LXI(6), 567–593.
- Piñeiro, R., Popp, M., Hassel, K., Listl, D., Westergaard, K. B., Flatberg, K. I., ... Brochmann, C. (2012). Circumarctic dispersal and long-distance colonization of South America: the moss genus *Cinclidium*. *Journal of Biogeography*, 39(11), 2041–2051.
- Roads, E., Longton, R. E., & Convey, P. (2014). Millennial timescale regeneration in a moss from Antarctica. *Current Biology*, 24(6), 222–223.
- Rodhain, F. (2000). *Impacts sur la santé : le cas des maladies à vecteurs*.
- Shaw, A. J. (2009). Bryophyte species and speciation. In *Bryophyte Biology* (pp. 445–486).
- Shaw, J., Lickey, E. B., Schilling, E. E., & Small, R. L. (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3), 275–288.
- Soltis, D. E., Morris, A. B., McLachlan, J. S., Manos, P. S., & Soltis, P. S. (2006). Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, 15(14), 4261–4293.
- Stech, M., & Quant, D. (2010). Phytotaxa, 20,000 species and five key markers: The status of molecular bryophyte phylogenetics. *Phytotaxa*, 228, 196–228.
- Stenøien, H. K., Shaw, A. J., Stengrundet, K., & Flatberg, K. I. (2011). The narrow endemic Norwegian peat moss *Sphagnum troendelagicum* originated before the last glacial maximum. *Heredity*, 106(2), 370–382.
- Sundberg, S. (2013). Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography*, 36(3), 364–373.
- Sundberg, S., Hansson, J., & Rydin, H. (2006). Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1479–1491.

- Svenning, J.-C., Fløjgaard, C., Marske, K. A., Nógues-Bravo, D., & Normand, S. (2011). Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews*, 30(21-22), 2930–2947.
- Svenning, J.-C., Normand, S., & Kageyama, M. (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96(6), 1117–1127.
- Svenning, J.-C., & Skov, F. (2007). Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 234–245.
- Swenson, N. G., & Howard, D. J. (2005). Clustering of contact zones, hybrid zones, and phylogeographic breaks in North America. *The American Naturalist*, 166(5), 581–591.
- Szövényi, P., Sundberg, S., & Shaw, A. J. (2012). Long-distance dispersal and genetic structure of natural populations: an assessment of the inverse isolation hypothesis in peat mosses. *Molecular Ecology*, 21(22), 5461–5472.
- Szövényi, P., Terracciano, S., Ricca, M., Giordano, S., & Shaw, A. J. (2008). Recent divergence, intercontinental dispersal and shared polymorphism are shaping the genetic structure of amphi-Atlantic peatmoss populations. *Molecular Ecology*, 17(24), 5364–5377.
- Szövényi, P., Zsofia, H., Urmi, E., & Schneller, J. J. (2006). Contrasting phylogeographic patterns in *Sphagnum fimbriatum* and *Sphagnum squarrosum* (Bryophyta, Sphagnopsida) in Europe. *New Phytologist*, 172, 784–794.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), 369–373.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250.
- Tuba, Z., Slack, N. G., & Stark, L. R. (2011). *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press.
- Tzedakis, P. C., Emerson, B. C., & Hewitt, G. M. (2013). Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 696–704.
- Van Der Velde, M., & Bijlsma, R. (2003). Phylogeography of five *Polytrichum* species within Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(2), 203–213.
- Wegmann, D., Leuenberger, C., Neuenschwander, S., & Excoffier, L. (2010). ABCtoolbox: a versatile toolkit for approximate Bayesian computations. *BMC Bioinformatics*, 11(1), 116.
- Zanatta, F. (2013). *The role of dispersal capacity in the context of climate change: The case of European bryophytes*.

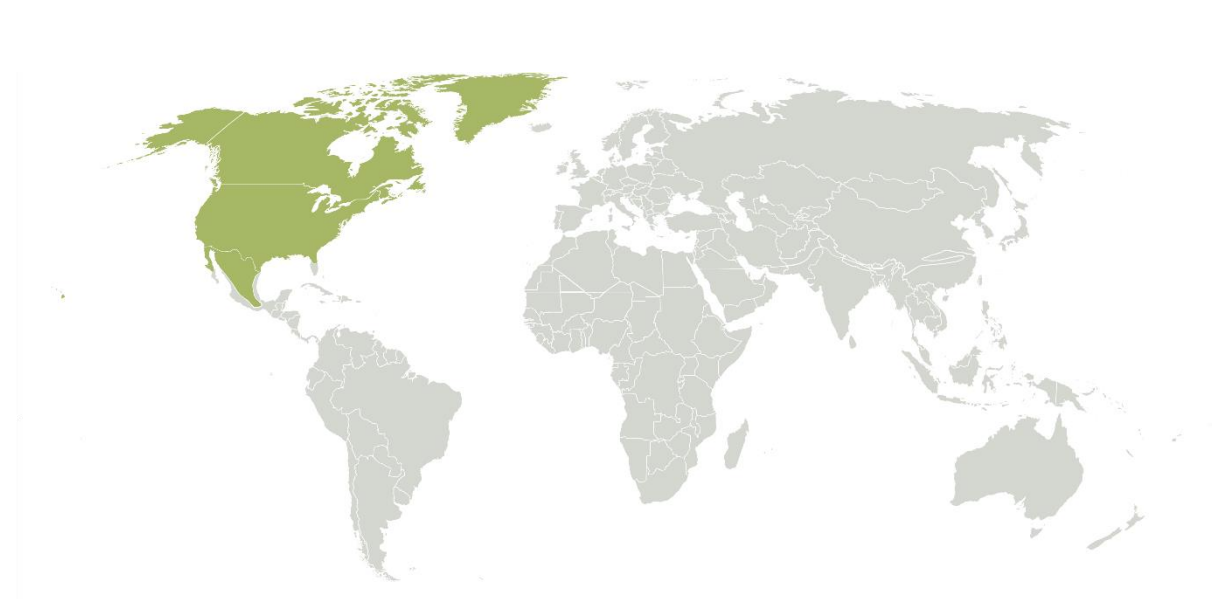
Zechmeister, H. G., Dirnböck, T., Hülber, K., & Mirtl, M. (2007). Assessing airborne pollution effects on bryophytes: lessons learned through long-term integrated monitoring in Austria. *Environmental Pollution*, 147(3), 696–705.

Annexes



Source : http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ecozone_Nearctic.svg

Figure s1 : carte mondiale sur laquelle est colorée en rouge la région biogéographique Paléarctique.



Source : http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ecozone_Palearctic.svg

Figure s2 : carte mondiale sur laquelle est colorée en vert la région biogéographique Néarctique.

Tableau s1 : numéro d'échantillon, latitude et longitude du point d'échantillonnage, nom du collecteur et herbarium de conservation des individus échantillonnés de chacune des treize espèces de bryophytes étudiées. Le symbole « ##### » signifie « donnée manquante ».

Étant donné la taille importante de ce tableau (20 pages), seules les données relatives à *Amphidium mougeotii* sont présentées dans la version papier. Vous trouverez l'intégralité des données dans la version électronique qui vous a été envoyée par mail, ainsi qu'à l'adresse suivante : <http://1drv.ms/1N5tO5t>

<i>Amphidium mougeotii</i>				
Numéro d'échantillon	Latitude (en °Nord)	Longitude (en °Ouest)	Nom du collecteur	Herbarium
AM84	70,78	23,37	L. Hedenäs	S
AM67	46,22	7,60	A. Sotiaux	A. Sotiaux
AM66	46,11	7,33	A. Sotiaux	A. Sotiaux
AM177	46,06	6,92	D.G. Long	E
AM53	47,47	14,41	Grims Franz	MA
AL42	62,42	12,72	L. Hedenäs	S
AM77	62,42	12,72	L. Hedenäs	S
AM37	64,78	13,93	L. Hedenäs	S
AM39	59,70	5,93	L. Hedenäs	S
AM79	69,60	20,25	L. Hedenäs	S
AM80	63,47	13,32	L. Hedenas	S
AM81	66,55	16,32	L. Hedenäs, K. Rönblom, G. Oldevik, E. Balloch	S
AM88	70,47	23,40	L. Hedenäs	S
AM22	58,65	6,36	A. Pedersen	O
AM50	42,83	-0,71	C. casas	MA
AL51	54,21	-5,89	blockeel	BBS-UK
AM45	44,40	3,86	M. Philippe	LG
AM28	52,97	-9,42	T. Arts	BR
AM29	53,12	-4,12	T. Arts	BR
AM5	57,55	-6,33	A. Vanderpoorten	LG
AM51	42,93	-4,66	J. Muñoz	MA
AM52	43,17	-6,52	J. Muñoz	MA
AM54	42,97	-2,83	P. Heras	MA
AM56	42,97	-4,92	J. Muñoz	MA
AM57	43,37	2,36	J.L. De Sloover	L
AM58	42,57	0,94	G.M. Dirkse	L
AL34	43,02	-6,46	J. Muñoz	MA
AM117	55,81	-2,49	D.G. Long	E
AM35	45,51	1,89	J.R. Wattez	BR
AM46	44,48	3,93	M. Philippe	LG
AM55	43,16	-4,72	J. Muñoz	MA
AM69	50,52	-3,82	A. Vanderpoorten	LG
AM75	51,88	-3,37	A. Vanderpoorten	LG
AM76	51,84	-3,32	A. Vanderpoorten	LG
AM9	50,57	5,69	A. Vanderpoorten	LG
AM92	54,05	-6,19	Blockeel	BBS-UK
AM93	57,22	-2,96	J. Jackson	BBS-UK
AM91	54,16	-6,84	Bosanquet	BBS-UK
AM68	50,64	-4,11	A. Vanderpoorten	LG
AL43	62,53	16,07	L. Hedenäs	S
AM83	59,91	14,32	L. Hedenäs, G. Odelvik	S
AL5	60,36	22,80	K. Syrjänen	TUR
AL7	60,37	24,01	K. Syrjänen & A. Rautiainen	TUR
AM11	60,11	22,95	K. Syrjänen	TUR
AM12	61,43	29,33	K. Syrjänen	TUR
AM14	60,38	22,80	K. Syrjänen & H. Wahlberg	TUR
AM15	69,20	21,28	K. Syrjänen	TUR
AM43	69,54	26,67	K. Syrjänen & H. Väre	TUR
AM82	59,61	14,22	L. Hedenäs, G. Odelvik	S

AM85	61,65	15,25	L. Hedenäs, K. Rönblom, G. Odelvik, M. Hamnede	S
AM86	61,67	14,76	L. Hedenäs, K. Rönblom, G. Odelvik, M. Hamnede	S
AM87	62,52	16,00	L. Hedenäs	S
AM61	44,61	22,28	B. Papp	BP
AM166	41,03	21,22	Papp, B.	BP-BR
AM26	43,67	40,19	A. Seregin	MW
AM60	40,81	39,62	B. Papp	BP
AM169	41,18	40,99	Papp, B.	BP-BR
AM96	50,73	15,73	Blanka Buryova	DUKE
AL53	50,25	15,09	J. Kucera	CBFS
AM65	48,41	21,43	B. Papp	BP
AM18	50,75	15,54	J. Kucera	CBFS
AM167	40,99	20,24	Papp, B.	BP-BR
AM164	43,40	22,66	Papp, B.	BP-BR
AM64	47,92	20,03	B. Papp	BP
AM25	43,33	41,65	M. Ignatov & E. Ignatova	MW
AM168	40,96	21,87	Papp, B.	BP-BR
AM165	43,21	23,06	Papp, B.	BP-BR
AM62	43,37	22,62	B. Papp	BP
AM95	50,06	17,24	Blanka Buryova	DUKE
AL33	48,52	7,37	Dale H. Vitt and J-P Frahm	MA
AM13	60,73	27,67	K. Syrjänen	TUR
AM17	49,36	14,50	J. Kucera	CBFS
AM21	50,21	12,97	J. Kucera	CBFS
AM23	59,34	11,10	B.P. Lofall	O
AM4	48,40	7,33	A. Vanderpoorten	LG
AM42	44,24	7,32	A. Désamoré, B. Laenen	LG
AM78	56,04	13,25	L. Hedenäs	S
AM20	48,95	13,80	J. Kucera	CBFS
AM63	47,99	20,33	B. Papp	BP
AM44	40,57	20,58	B. Papp	BP
AM49	41,23	-3,25	K. Cezon Garcia	MA
AM8	42,40	9,33	A. Vanderpoorten	LG
AM48	39,43	-4,55	K. Cezon Garcia	Ma
AM1	43,28	6,38	A. Vanderpoorten	LG
AM170	28,27	16,63	J.M. González-Mancebo	TFC-Br
AM171	28,27	16,63	J.M. González-Mancebo & Julio Leal	TFC-Br
AM172	42,01	8,9	J.M. González-Mancebo	TFC-Br
AM38	32,75	-17,02	L. Hedenäs & I. Bisang	S
AM47	38,54	-3,56	K. Cezon Garcia	MA
AM6	44,12	7,46	A. Vanderpoorten	LG
AM7	41,84	9,15	A. Vanderpoorten	LG
AM94	32,65	-16,91	L. Hedenäs	S
AM159	32,75	-17,04	A. Vanderpoorten	LG
AM59	40,32	-7,58	H. Greven	L
AM175	41,72	-8,06	D. Bell	E

Tableau s2 : nombre d'individus échantillonnés par région (Europe, Amérique du Nord, Macaronésie et autres régions) et au total, pour les treize espèces de bryophytes étudiées.

Nom de l'espèce	Nombre d'individus en Europe	Nombre d'individus en Amérique du Nord	Nombre d'individus en Macaronésie	Nombre d'individus dans les autres régions du globe	Nombre total d'individus
<i>Amphidium mougeotii</i>	105	26	8	3	142
<i>Calypogeia arguta</i>	32	1	5	2	40
<i>Calypogeia fissa</i>	59	18	33	2	112
<i>Diplophyllum albicans</i>	86	3	38	0	127
<i>Diplophyllum obtusifolium</i>	36	2	0	1	39
<i>Homalothecium sericeum</i>	95	0	27	8	130
<i>Metzgeria conjugata</i>	70	13	3	3	89
<i>Metzgeria furcata</i>	131	0	9	5	145
<i>Orthotrichum affine</i>	88	0	0	5	93
<i>Orthotrichum lyellii</i>	127	62	17	11	217
<i>Plagiomnium undulatum</i>	124	6	32	7	169
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	79	30	0	16	125
<i>Plagiothecium undulatum</i>	71	42	0	0	113

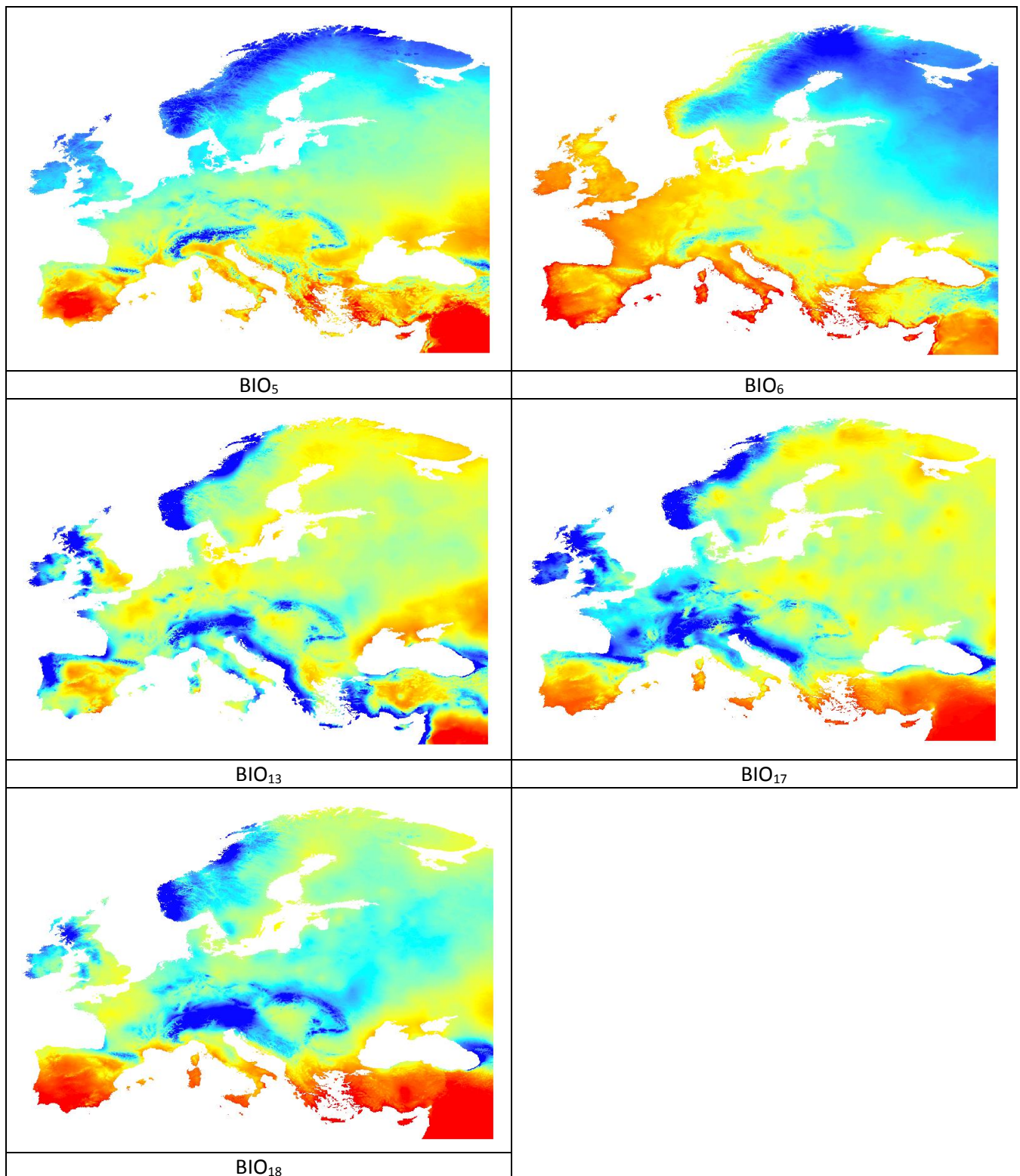
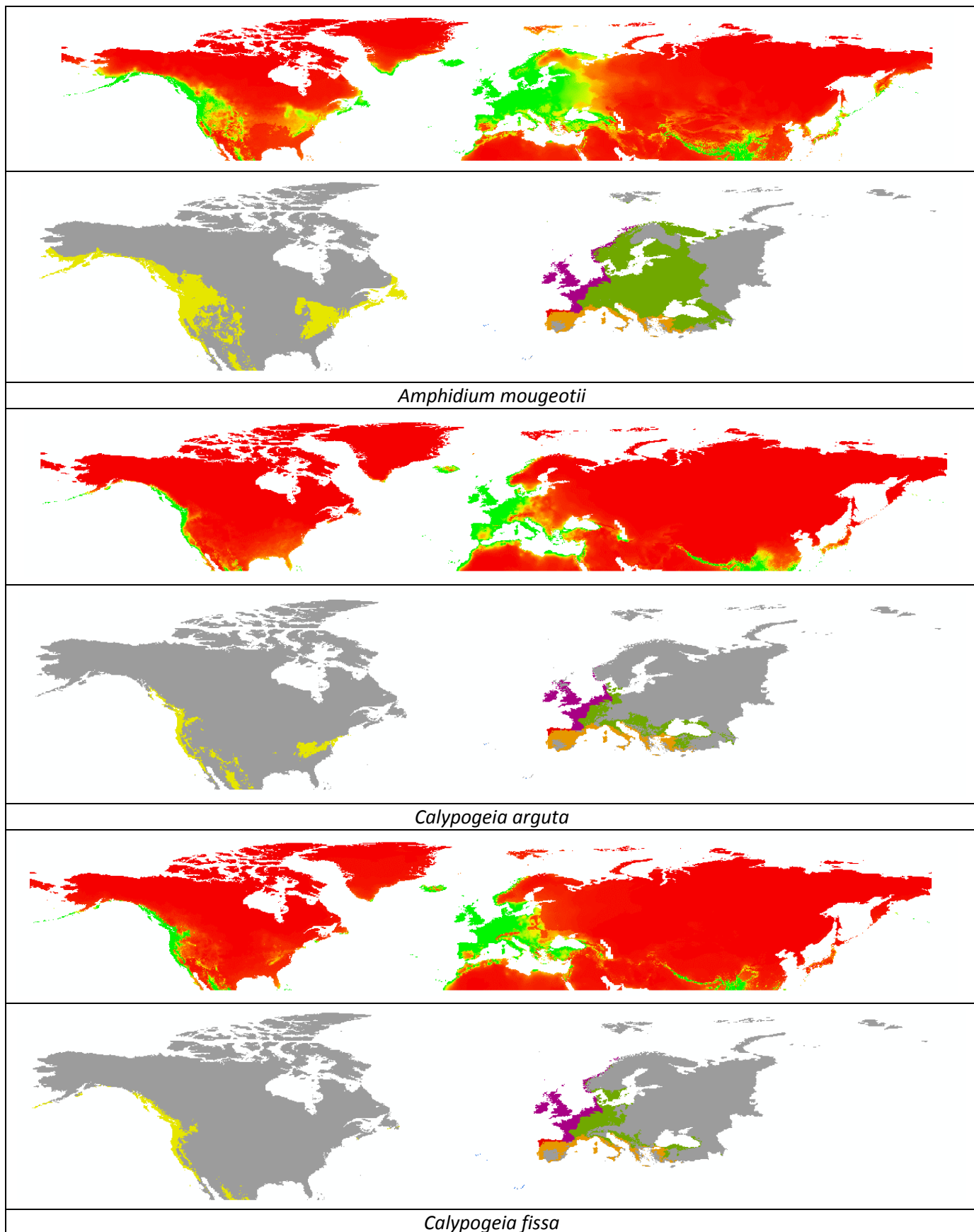
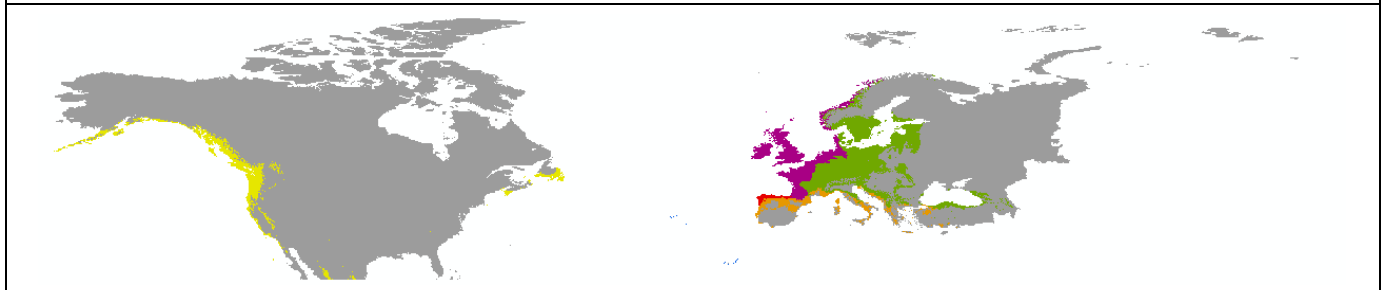
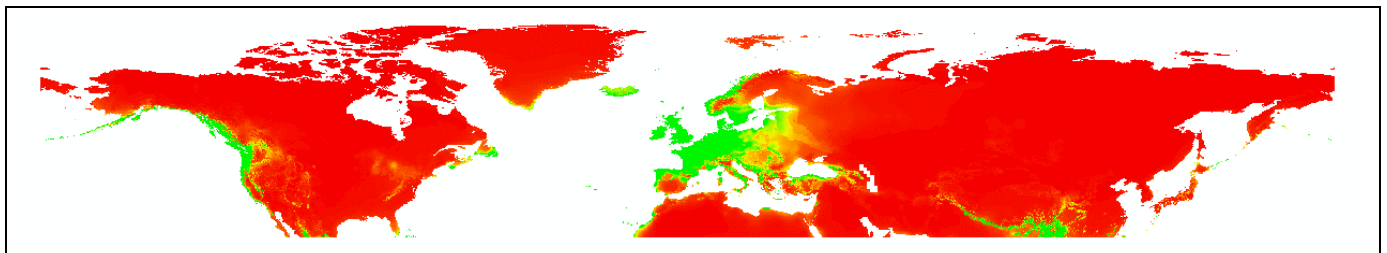
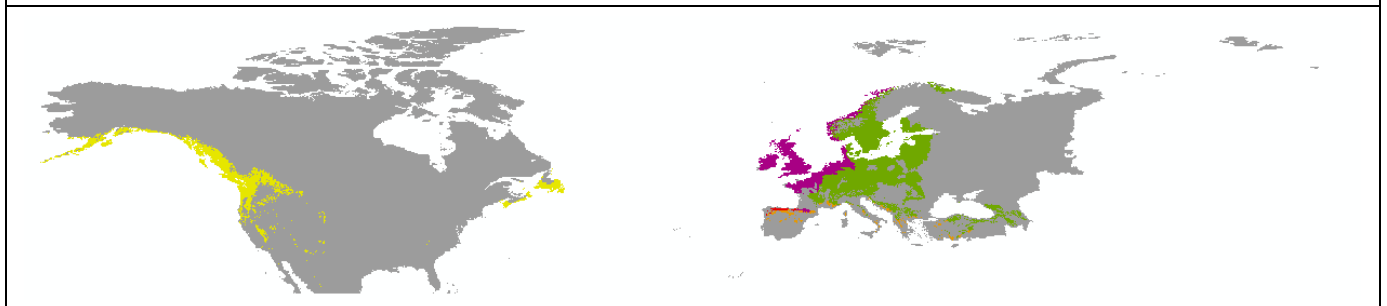
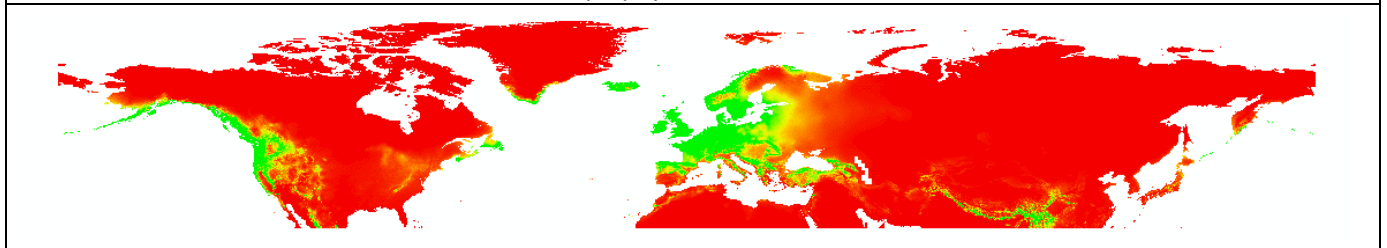


Figure s3 : les cinq variables bioclimatiques (<http://www.worldclim.org>) utilisées dans le cadre de la modélisation écologique de la répartition de la bryoflore tempérée européenne, découpées à l'échelle de l'Europe. De haut en bas et de gauche à droite : température maximale du mois le plus chaud (BIO₅) ; température minimale du mois le plus froid (BIO₆) ; précipitations du mois le plus humide (BIO₁₃) ; précipitations du trimestre le plus sec (BIO₁₇) ; et précipitations du trimestre le plus chaud (BIO₁₈). Pour les variables de températures (BIO₅ et 6), les valeurs les plus élevées correspondent à la couleur rouge et les plus basses à la couleur bleue. Pour les variables de précipitations (BIO₁₃, 17 et 18), les valeurs les plus élevées correspondent à la couleur bleue et les plus basses à la couleur rouge.

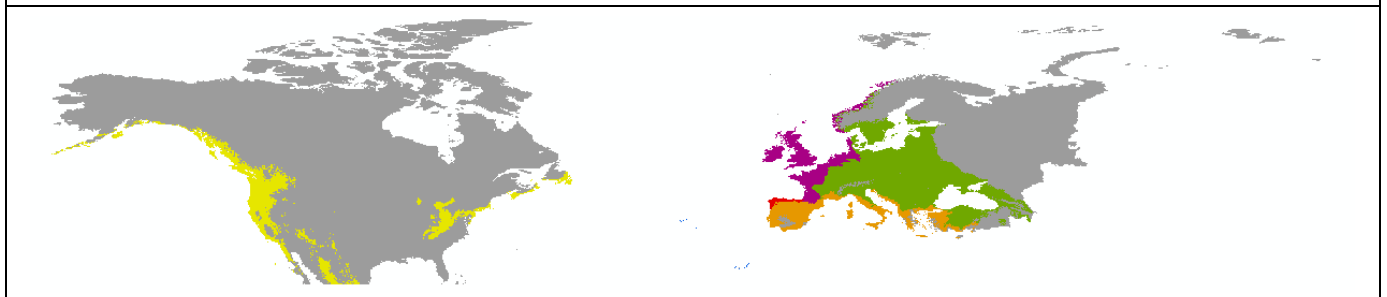
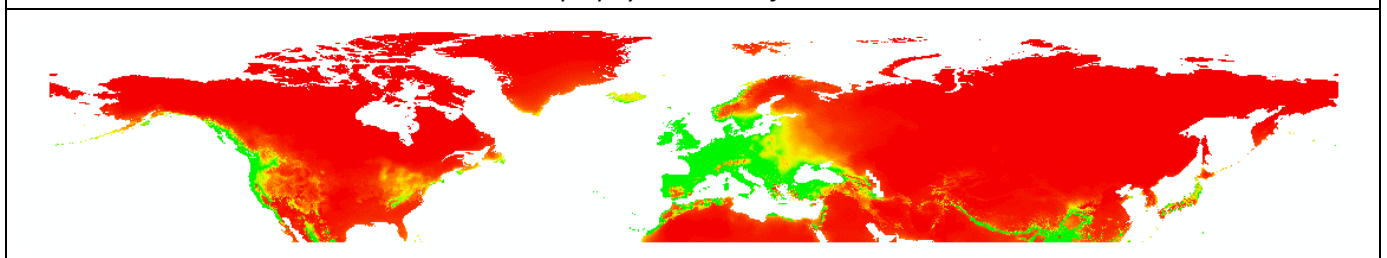




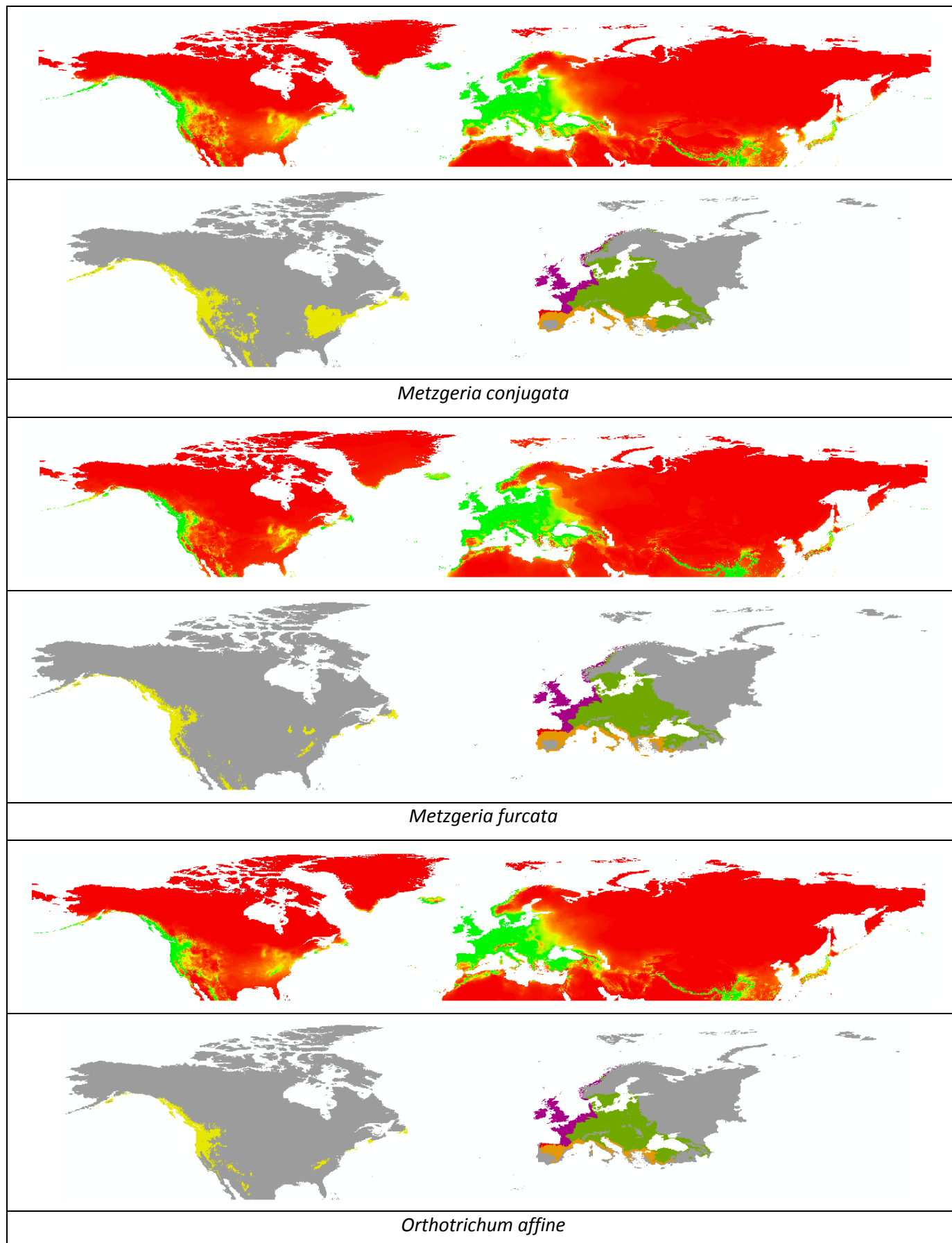
Diplophyllum albicans

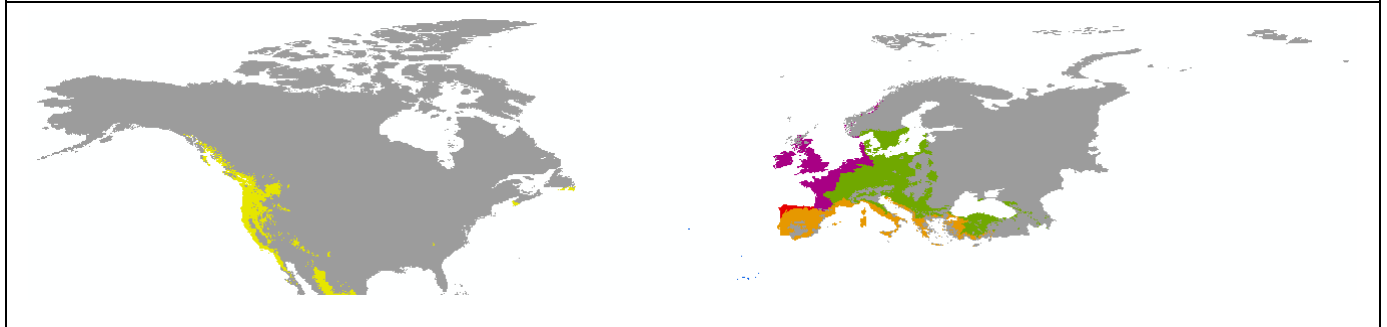
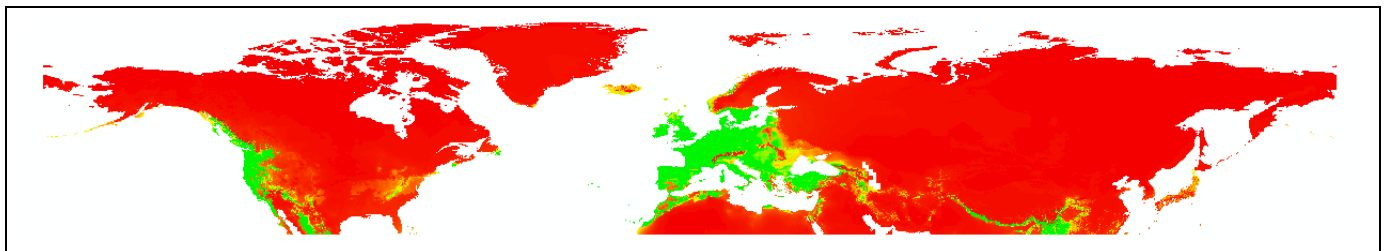


Diplophyllum obtusifolium

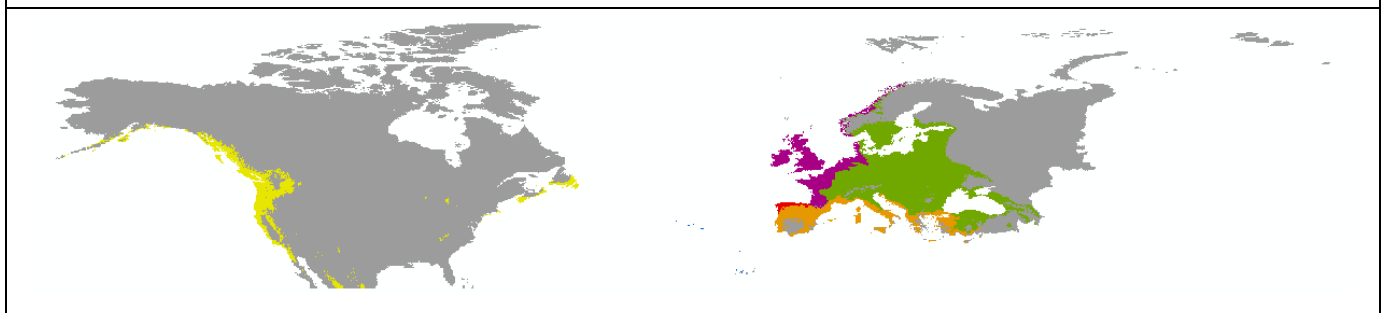
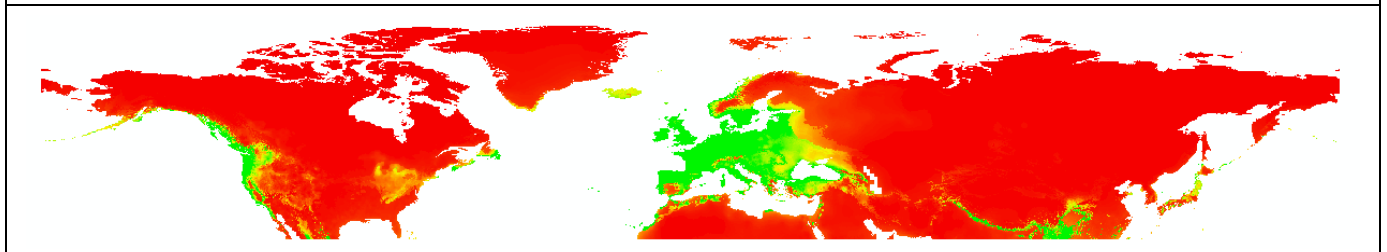


Homalothecium sericeum

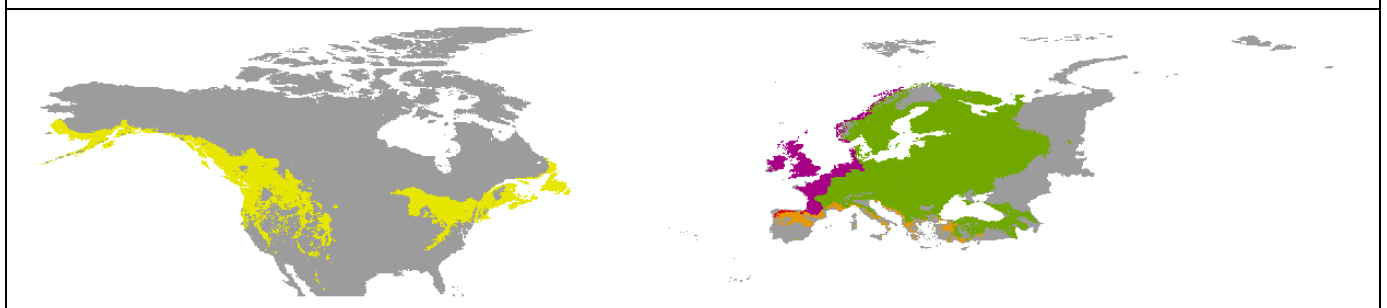
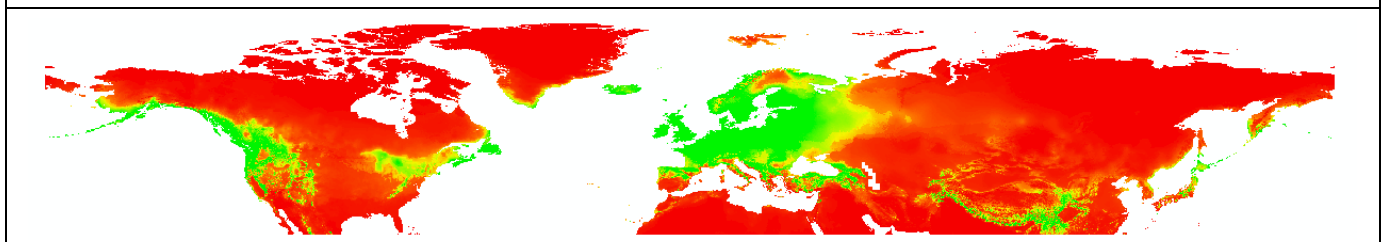




Orthotrichum lyellii



Plagiomnium undulatum



Plagiothecium denticulatum

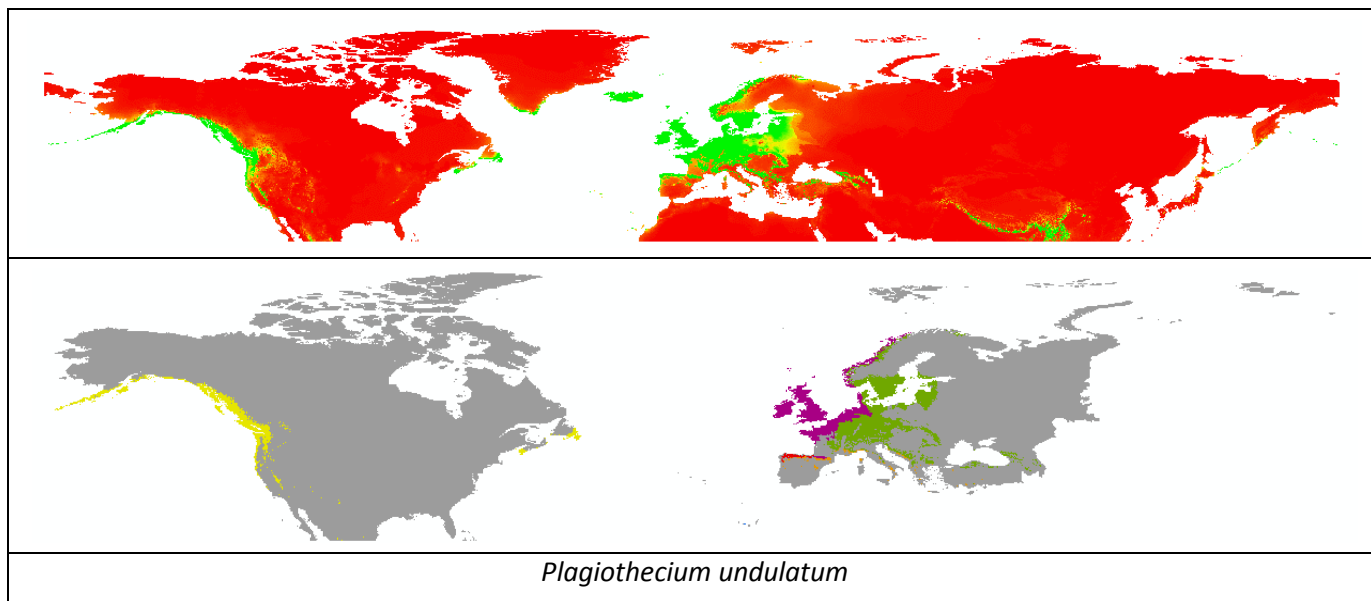
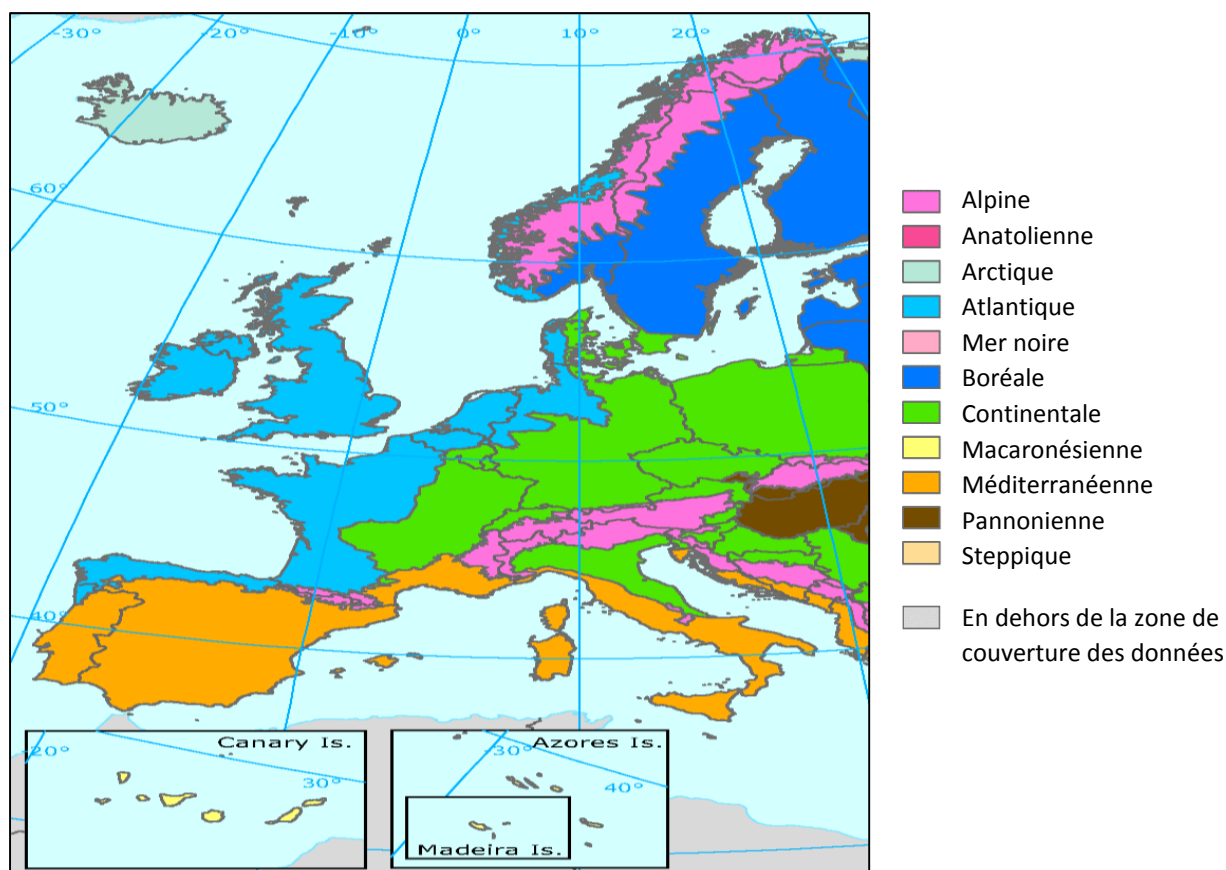


Figure s4 : modèles de distribution d'espèces obtenus *via* MaxEnt pour les treize espèces de bryophytes étudiées. À chaque espèce correspondent deux modèles. Les modèles supérieurs sont les modèles bruts ; les modèles inférieurs sont les modèles binarisés puis découpés selon les six régions biogéographiques définies à la figure 10. Pour les modèles bruts, l'index de compatibilité augmente du rouge au vert. La couleur verte représente donc les zones les plus favorables à la présence de l'espèce, tandis que la couleur rouge représente les zones les moins favorables à la présence de l'espèce. Pour les modèles binarisés et découpés selon les six régions biogéographiques, les zones en gris ne sont pas favorables à la présence de l'espèce tandis que les zones colorées le sont. En jaune : zones favorables de la région nord-américaine ; en bleu, celles de la région macaronésienne ; en rouge, celles du sud-ouest de l'Europe (région sud-atlantique) ; en mauve, celles du nord-ouest de l'Europe (région nord-atlantique) ; en orange, celles du sud-est de l'Europe (région méditerranéenne) ; et en vert, celles du nord-est de l'Europe (région continentale). Les modèles obtenus pour *Amphidium mougeotii* et *Orthotrichum Lyellii* sont également illustrés à la figure 12 (Résultats). Abréviations : « MaxEnt » pour « Maximum Entropy ».

Tableau s3 : nom et origine des *loci* séquencés pour chaque espèce, articles desquels les séquences des amorces des *loci* séquencés pour chaque espèce sont issues et nombre total de *loci* séquencés pour chaque espèce, pour les treize espèces de bryophytes étudiées. Abréviations : « cp » pour « locus chloroplastique » et « n » pour « locus nucléaire ».

Nom de l'espèce	Nom et origine du locus séquencé	Article duquel sont issues les séquences des amorces du locus séquencé	Nombre total de <i>loci</i> séquencés pour l'espèce
<i>Amphidium mougeotii</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw, Lickey, Schilling, & Small, 2007)	3
	AW098448-78 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW098158-317 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
<i>Calypogeia arguta</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	4
	psbD-trnT ^(GGU) (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
	trnL (cp)	(Stech & Quant, 2010)	
<i>Calypogeia fissa</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	4
	psbD-trnT ^(GGU) (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
	trnL (cp)	(Stech & Quant, 2010)	
<i>Diplophyllum albicans</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	3
	psbD-trnT ^(GGU) (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
<i>Diplophyllum obtusifolium</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	3
	psbD-trnT ^(GGU) (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
<i>Homalothecium sericeum</i>	atpB-rbcL (cp)	(Stech & Quant, 2010)	3
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
	rpl16 (cp)	(Stech & Quant, 2010)	
<i>Metzgeria conjugata</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	2
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
<i>Metzgeria furcata</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	2
	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	
<i>Orthotrichum affine</i>	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	5
	rpl32-trnL ^(UAG) (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	
	AW086975-261 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW098158-317 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW086770-115 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
<i>Orthotrichum lyellii</i>	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	4
	AW098679-454 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW098158-317 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW098786-108 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
<i>Plagiomnium undulatum</i>	trnG (cp)	(Pacak & Szweykowska-Kulińska, 2000)	4
	trnT-rps4 (cp)	(Lang & Naciri, 2010)	
	AW086783-208 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW086566-259 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	atpl-atpH (cp)	(J. Shaw <i>et al.</i> , 2007)	2
	AW086789-334 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
<i>Plagiothecium undulatum</i>	AW086789-334 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	4
	AW098158-317 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW087072-269 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	
	AW086779-195 (n)	(McDaniel <i>et al.</i> , 2013)	



Source : <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/biogeographical-regions-in-europe-1>

Figure s5 : carte des régions biogéographiques européennes de l'EEA (European Environment Agency), l'agence de l'environnement de l'Union Européenne, de 2011.

Tableau s4 : distribution log-uniforme *a priori* du paramètre « intensité du *bottleneck* » pour chaque scénario et chaque population, dans le cadre de l'analyse de Calculs Bayésiens Approximés réalisée pour *Amphidium mougeotii*. Chaque population correspond à une région biogéographique. Les six régions biogéographiques sont illustrées à la figure 10. Abréviations : « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) » ; « Nord » pour « hypothèse des refuges Nord (scénario 2) » ; « Est/Ouest » pour « structuration Est-Ouest (scénario 3) » ; « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; et « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes. Les scénarios sont schématisés à la figure 9.

Distribution log-uniforme <i>a priori</i> du paramètre « intensité du <i>bottleneck</i> »					
Population	Nom du scénario biogéographique				
	Sud	Nord	Est/Ouest	Asource	Msource
Amérique du Nord	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1
Macaronésie	0,1-1	0,1-1	0,1-1	0,1-1	0,1-1
Nord-Est européen	/	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1
Nord-Ouest européen	/	0,001-0,1	0,001-0,1	/	/
Sud-Est européen	0,001-0,1	0,01-1	0,001-0,1	0,001-0,1	0,001-0,1
Sud-Ouest européen	0,001-0,1	0,01-1	0,001-0,1	/	/

Tableau s5 : mode, moyenne, médiane et bornes inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance à 95% de la distribution *a posteriori* de chaque paramètre, calculés sur base des scénarios 4 (4a et 4b) et 1 pour *Amphidium mougeotii*. Abréviations : « Asource » pour « origine nord-américaine (scénario 4a) » ; « Msource » pour « origine macaronésienne (scénario 4b) » ; « Sud » pour « hypothèse des refuges Sud (scénario 1) » ; « borne_inf_IC95 » pour « borne inférieure de l'intervalle de confiance à 95% » ; « borne_sup_IC95 » pour « borne supérieure de l'intervalle de confiance à 95% » ; « X_subst » pour « taux de substitution nucléotidique absolu du locus X » ; « XX_PRESENT » pour « taille efficace de la population XX pour la période "présent" » ; « AM » pour « population d'Amérique du Nord » ; « MA » pour « population Macaronésienne » ; « NE » pour « population du Nord-Est européen » ; « NO » pour « population du Nord-Ouest européen » ; « SE » pour « population du Sud-Est européen » ; « SO » pour « population du Sud-Ouest européen » ; « T_X » pour « temps ou moment correspondant à la période ou à l'événement X » ; « ANC » pour « période ancestrale » ; « INTERG » pour « période de l'Interglaciaire de l'avant dernier maximum Glaciaire » ; « DPG » pour « Dernière Période Glaciaire » ; « COAL » pour « événement de coalescence entre la population ayant disparu lors du dernier maximum glaciaire et la population recolonisante » ; « bottleneckX » pour « paramètre "intensité du bottleneck" pour la ou les populations X » ; « A » pour « population d'Amérique du Nord » ; « E » pour « populations d'Europe » ; « M » pour « population de Macaronésie » ; « tauxmXXYY-Z » pour « taux de migration entre les populations XX et YY pour la période Z » ; « PRESENT » pour « période "présent" » ; « tauxm-PASSÉ » pour « taux de migration entre toutes les paires de populations pour les périodes ancestrale et de l'interglaciaire de l'avant dernier maximum glaciaire » ; et « tailleRestX » pour « paramètre "restauration de taille efficace" de la population X ». La description de chacun des scénarios figure sous l'intitulé « Scénarios biogéographiques » du chapitre matériel et méthodes. Les scénarios sont schématisés à la figure 9. La description de chacun des paramètres figure sous l'intitulé « Choix des distributions de probabilités a priori des paramètres » du chapitre matériel et méthodes.

Scénario Asource - distribution <i>a posteriori</i> de chaque paramètre					
Nom du paramètre	Statistique descriptive				
	Mode	Moyenne	Médiane	Borne_inf_IC95	Borne_sup_IC95
AW098448-78_subst	1,00E-07	5,76E-04	-3,94E-07	0,00E+00	0,00E+00
AW098158-317_subst	1,00E-07	6,27E-04	-3,89E-07	0,00E+00	0,00E+00
atpH_subst	1,00E-07	5,27E-04	-4,00E-07	0,00E+00	0,00E+00
AM_PRESENT	3,22E+06	6,57E-01	2,42E+06	5,53E+05	3,50E+06
MA_PRESENT	8,57E+05	7,87E-01	8,02E+05	4,24E+05	1,00E+03
NE_PRESENT	2,73E+05	3,67E-01	3,24E+05	2,05E+04	8,38E+05
NO_PRESENT	2,52E+05	3,84E-01	9,47E+05	6,00E+04	2,54E+06
SE_PRESENT	1,58E+06	6,64E-01	1,48E+06	4,45E+05	2,15E+06
SO_PRESENT	8,53E+03	3,43E-01	3,00E+04	2,30E+03	9,35E+04
T_ANC	2,65E+05	6,21E-01	2,52E+05	6,25E+04	4,00E+05
T_INTERG	1,07E+04	1,38E+05	9,45E+03	5,93E+03	1,18E+04
T_DPG	5,05E+03	3,35E+05	4,76E+03	3,95E+03	5,20E+03
T_COAL	2,35E+03	1,76E+05	2,71E+03	2,20E+03	3,57E+03
bottleneckA	2,00E-03	2,92E-01	1,88E-02	1,03E-03	8,06E-02
bottleneckE	8,76E-02	6,52E-01	7,01E-02	1,69E-02	1,00E-01
bottleneckM	6,70E-01	6,30E-01	5,93E-01	1,32E-01	9,14E-01
tauxm-PASSÉ	5,00E-02	3,57E-01	6,13E-02	1,03E-03	1,66E-01
tauxmAMMA-DPG	6,43E-03	5,27E-01	4,83E-03	1,02E-03	8,22E-03
tauxmAMMA-PRESENT	1,00E-10	9,92E-02	7,93E-04	2,69E-05	2,23E-03
tauxmAMNO-PRESENT	5,03E-05	1,51E-01	1,02E-03	2,44E-05	3,74E-03
tauxmAMSO-PRESENT	1,00E-10	1,01E-01	7,50E-04	2,43E-05	2,39E-03
tauxmNESE&SENE-DPG	1,66E-01	6,36E-01	2,23E-01	1,00E-01	4,54E-01
tauxmNESE,SENE,NOSO&SONO-PRESENT	1,54E-01	5,44E-01	1,92E-01	1,00E-01	3,99E-01
tauxmMAAM-DPG	3,35E-03	4,71E-01	3,85E-03	1,03E-03	8,25E-03
tauxmMAAM-PRESENT	5,03E-04	1,31E-01	1,11E-03	2,62E-05	2,89E-03
tauxmMANO-PRESENT	1,00E-10	6,99E-02	5,06E-04	2,63E-05	1,58E-03
tauxmMASO-PRESENT	1,00E-10	8,45E-02	6,23E-04	2,53E-05	1,93E-03
tauxmNENO-PRESENT	6,03E-03	2,00E-01	2,56E-02	-3,81E-05	1,92E-01

tauxmNESO-PRESENT	1,00E-10	1,32E-01	1,94E-02	2,53E-05	6,43E-02
tauxmNOAM-PRESENT	1,00E-10	1,27E-01	9,43E-04	2,64E-05	3,04E-03
tauxmNOMA-PRESENT	5,12E-03	4,06E-01	4,20E-03	2,24E-05	7,87E-03
tauxmNONE-PRESENT	8,04E-03	1,30E-01	2,15E-02	2,57E-05	5,83E-02
tauxmNOSE-PRESENT	1,00E-10	1,09E-01	1,74E-02	2,19E-05	5,12E-02
tauxmSENO-PRESENT	1,41E-02	3,32E-01	6,28E-02	2,70E-05	1,40E-01
tauxmSESO-PRESENT	4,02E-03	1,54E-01	2,23E-02	2,63E-05	7,74E-02
tauxmSOAM-PRESENT	5,53E-04	1,64E-01	1,26E-03	2,41E-05	4,05E-03
tauxmSOMA-PRESENT	3,52E-04	2,16E-01	1,40E-03	1,72E-05	6,92E-03
tauxmSONE-PRESENT	1,00E-10	9,98E-02	1,56E-02	2,54E-05	4,62E-02
tauxmSOSE-PRESENT	1,00E-10	8,61E-02	1,29E-02	2,35E-05	4,12E-02
tailleRestA	8,40E+05	5,40E-01	5,71E+05	1,00E+06	1,00E+06
tailleRestE	1,00E+01	9,12E-02	6,80E+04	1,00E+01	1,99E+05
tailleRestM	1,36E+05	3,21E-01	2,40E+05	1,00E+05	5,93E+05

Scénario Msource - distribution <i>a posteriori</i> de chaque paramètre					
Nom du paramètre	Statistique descriptive				
	Mode	Moyenne	Médiane	Borne_inf_IC95	Borne_sup_IC95
AW098448-78_subst	1,00E-07	5,18E-04	-4,00E-07	0,00E+00	0,00E+00
AW098158-317_subst	1,00E-07	5,53E-04	-3,97E-07	0,00E+00	0,00E+00
atpIH_subst	1,00E-07	5,00E-04	-4,02E-07	0,00E+00	0,00E+00
AM_PRESENT	2,59E+06	5,44E-01	1,90E+06	2,94E+05	3,41E+06
MA_PRESENT	8,28E+05	6,38E-01	6,57E+05	1,92E+05	1,00E+03
NE_PRESENT	7,68E+05	5,45E-01	5,51E+05	1,11E+05	1,01E+06
NO_PRESENT	2,65E+06	6,37E-01	1,99E+06	4,59E+05	3,00E+06
SE_PRESENT	4,14E+05	4,52E-01	8,89E+05	4,30E+04	1,91E+06
SO_PRESENT	2,55E+04	4,39E-01	4,55E+04	2,30E+03	1,01E+05
T_ANC	1,44E+05	5,17E-01	1,92E+05	3,33E+04	3,86E+05
T_INTERG	8,58E+03	1,28E+05	8,43E+03	5,47E+03	1,14E+04
T_DPG	4,67E+03	3,23E+05	4,50E+03	3,86E+03	5,14E+03
T_COAL	2,56E+03	1,86E+05	2,95E+03	2,22E+03	3,66E+03
bottleneckA	7,66E-02	5,45E-01	5,49E-02	9,47E-03	1,00E-01
bottleneckE	2,44E-02	4,44E-01	4,06E-02	1,02E-03	8,85E-02
bottleneckM	7,96E-01	6,99E-01	6,41E-01	2,45E-01	1,00E+00
tauxm-PASSÉ	8,00E-03	2,20E-01	3,12E-02	1,02E-03	1,26E-01
tauxmAMMA-DPG	1,68E-03	3,53E-01	2,71E-03	1,02E-03	6,63E-03
tauxmAMMA-PRESENT	1,00E-10	9,02E-02	6,90E-04	2,80E-05	2,03E-03
tauxmAMNO-PRESENT	9,05E-04	2,93E-01	2,04E-03	2,72E-05	8,01E-03
tauxmAMSO-PRESENT	1,00E-10	1,53E-01	1,08E-03	2,66E-05	4,14E-03
tauxmNESE&SENE-DPG	2,07E-01	7,64E-01	2,99E-01	1,32E-01	5,00E-01
tauxmNESE,SENE,NOSO&SONO-PRESENT	2,01E-01	6,37E-01	2,40E-01	1,00E-01	4,36E-01
tauxmMAAM-DPG	8,69E-03	6,79E-01	6,32E-03	2,03E-03	9,97E-03
tauxmMAAM-PRESENT	1,26E-03	2,58E-01	1,94E-03	2,43E-05	7,36E-03
tauxmMANO-PRESENT	1,00E-10	7,84E-02	5,77E-04	2,39E-05	1,84E-03
tauxmMASO-PRESENT	1,00E-10	8,87E-02	6,72E-04	2,32E-05	2,09E-03
tauxmNENO-PRESENT	1,01E-03	1,45E-01	2,11E-02	2,38E-05	7,43E-02
tauxmNESO-PRESENT	1,11E-02	2,77E-01	3,68E-02	2,62E-05	1,58E-01

tauxmNOAM-PRESENT	1,00E-10	1,20E-01	9,40E-04	2,67E-05	2,74E-03
tauxmNOMA-PRESENT	1,11E-03	3,03E-01	2,21E-03	2,35E-05	7,87E-03
tauxmNONE-PRESENT	2,01E-03	1,30E-01	1,96E-02	2,59E-05	6,23E-02
tauxmNOSE-PRESENT	1,00E-10	1,12E-01	1,78E-02	2,27E-05	5,22E-02
tauxmSENO-PRESENT	1,00E-10	1,25E-01	1,83E-02	2,48E-05	6,13E-02
tauxmSESO-PRESENT	2,01E-03	1,52E-01	2,21E-02	2,64E-05	7,73E-02
tauxmSOAM-PRESENT	5,03E-05	1,30E-01	9,96E-04	2,70E-05	2,99E-03
tauxmSOMA-PRESENT	6,53E-04	2,14E-01	1,57E-03	2,71E-05	5,85E-03
tauxmSONE-PRESENT	9,04E-03	1,51E-01	2,34E-02	2,63E-05	7,23E-02
tauxmSOSE-PRESENT	2,01E-03	1,22E-01	1,94E-02	2,50E-05	5,62E-02
tailleRestA	3,98E+05	1,46E-01	1,18E+05	1,00E+01	3,18E+05
tailleRestE	1,00E+05	1,14E-01	8,91E+05	1,00E+05	2,53E+05
tailleRestM	1,14E+05	2,77E-01	2,12E+05	1,00E+05	4,84E+05

Scénario Sud - distribution <i>a posteriori</i> de chaque paramètre					
Nom du paramètre	Statistique descriptive				
	Mode	Moyenne	Médiane	Borne_inf_IC95	Borne_sup_IC95
AW098448-78_subst	1,00E-07	5,48E-04	-3,97E-07	0,00E+00	0,00E+00
AW098158-317_subst	1,00E-07	6,82E-04	-3,82E-07	0,00E+00	0,00E+00
atpIH_subst	1,00E-07	5,00E-04	-4,02E-07	0,00E+00	0,00E+00
AM_PRESENT	1,59E+06	4,99E-01	1,68E+06	7,00E+04	3,21E+06
MA_PRESENT	6,50E+05	5,75E-01	5,75E+05	1,58E+05	1,00E+03
NE_PRESENT	2,38E+05	4,82E-01	4,61E+05	2,05E+04	9,34E+05
NO_PRESENT	5,92E+05	4,72E-01	1,32E+06	6,00E+04	2,70E+06
SE_PRESENT	1,58E+06	5,56E-01	1,22E+06	2,12E+05	2,15E+06
SO_PRESENT	2,10E+04	4,23E-01	4,26E+04	2,30E+03	1,00E+05
T_ANC	2,73E+05	5,73E-01	2,29E+05	4,89E+04	4,00E+05
T_INTERG	6,53E+03	1,21E+05	7,75E+03	5,20E+03	1,10E+04
T_DPG	4,28E+03	3,19E+05	4,43E+03	3,81E+03	5,07E+03
T_COAL	2,64E+03	1,88E+05	2,99E+03	2,25E+03	3,73E+03
bottleneckA	9,15E-02	6,96E-01	7,45E-02	1,99E-02	1,00E-01
bottleneckE	3,73E-02	4,93E-01	4,76E-02	4,02E-03	9,35E-02
bottleneckM	8,19E-01	6,94E-01	6,48E-01	2,18E-01	1,00E+00
tauxm-PASSÉ	2,40E-02	3,80E-01	5,97E-02	1,03E-03	1,78E-01
tauxmAMMA-DPG	2,40E-03	5,10E-01	4,19E-03	1,03E-03	8,79E-03
tauxmAMMA-PRESENT	2,01E-04	1,00E-01	8,23E-04	2,22E-05	2,29E-03
tauxmAMNO-PRESENT	1,00E-10	1,04E-01	7,69E-04	2,64E-05	2,44E-03
tauxmAMSO-DPG	2,09E-03	4,59E-01	3,59E-03	1,03E-03	8,30E-03
tauxmAMSO-PRESENT	1,00E-10	1,38E-01	1,00E-03	2,39E-05	3,39E-03
tauxmMAAM-DPG	2,45E-03	4,74E-01	3,77E-03	1,02E-03	8,62E-03
tauxmMAAM-PRESENT	2,51E-04	1,19E-01	9,66E-04	2,55E-05	2,69E-03
tauxmMANO-PRESENT	7,03E-04	1,52E-01	1,24E-03	2,82E-05	3,39E-03
tauxmMASO-DPG	7,20E-03	6,39E-01	5,87E-03	1,71E-03	9,83E-03
tauxmMASO-PRESENT	6,53E-04	1,42E-01	1,18E-03	2,80E-05	3,14E-03
tauxmNENO,NONE,SESO&SOSE-PRESENT	1,70E-01	6,73E-01	2,53E-01	1,00E-01	4,56E-01
tauxmNESE-PRESENT	4,02E-03	1,61E-01	2,30E-02	2,40E-05	8,94E-02
tauxmNESO-PRESENT	7,04E-03	1,82E-01	2,54E-02	2,61E-05	1,09E-01

tauxmNOAM-PRESENT	5,02E-05	1,33E-01	1,00E-03	2,36E-05	3,19E-03
tauxmNOMA-PRESENT	6,03E-04	1,53E-01	1,22E-03	2,40E-05	3,79E-03
tauxmNOSE-PRESENT	1,81E-02	2,83E-01	3,74E-02	-1,45E-05	1,74E-01
tauxmNOSO-PRESENT	1,00E-10	1,16E-01	1,75E-02	2,35E-05	5,53E-02
tauxmSESO&SOSE-DPG	2,37E-01	7,07E-01	2,75E-01	1,00E-01	4,58E-01
tauxmSENE-PRESENT	1,00E-10	1,16E-01	1,71E-02	2,53E-05	5,53E-02
tauxmSENO-PRESENT	3,01E-03	1,48E-01	2,14E-02	2,48E-05	7,43E-02
tauxmSOAM-DPG	1,81E-03	4,10E-01	3,11E-03	1,03E-03	7,80E-03
tauxmSOAM-PRESENT	1,00E-10	1,28E-01	9,57E-04	2,48E-05	3,04E-03
tauxmSOMA-DPG	1,72E-03	3,83E-01	2,92E-03	1,03E-03	7,22E-03
tauxmSOMA-PRESENT	2,01E-04	1,23E-01	9,77E-04	2,70E-05	2,84E-03
tauxmSONE-PRESENT	1,00E-10	1,11E-01	1,68E-02	2,62E-05	5,22E-02
tauxmSONO-PRESENT	1,00E-10	1,21E-01	1,85E-02	2,63E-05	5,62E-02
tailleRestA	8,46E+05	1,67E-01	1,39E+05	1,00E+05	3,53E+05
tailleRestE	1,00E+01	9,88E-02	7,46E+05	1,00E+01	2,14E+02
tailleRestM	1,54E+05	3,15E-01	2,39E+05	1,00E+05	5,88E+04