



Ecole Doctorale Sciences de la Matière du Rayonnement et de l'Environnement

Thèse de doctorat pour obtenir le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE

Spécialité

Biologie de l'Environnement, des Organismes, des Populations, Ecologie Département de Biologie

ADAPTATION, REGRESSION ET EXPANSION EN LIMITE D'AIRE DE REPARTITION

Soutenue publiquement le 10 juillet 2019 par

Mathilde LATRON

Isabelle CHUINE DR CNRS, CEFE, Montpellier	Rapportrice
Arndt HAMPE DR INRA, UMR-INRA 1202, Bordeaux	Rapporteur
Jonathan LENOIR MCF, Université de Picardie Jules Verne, Amiens	Examinateur
Guillaume PAPUGA Chercheur post-doctorant, CEFE, Montpellien	Examinateur
Eric PETIT DR INRA, UMR-INRA ESE, Rennes	Président du jury
Anne DUPUTIE MCF, UMR-CNRS 8198, Lille	Co-Directeur de thèse
Jean-François ARNAUD PR, UMR-CNRS 8198, Lille	Co-Directeur de thèse



Crithme maritime poussant sur un mur délimitant la plage de la chaussé, côté chaussé.

Je connais mes limites. C'est pourquoi je vais au-delà. (Serge Gainsbourg)

Remerciements

Lorsque je suis arrivée au laboratoire, on m'a dit quelque chose qui se rapproche de ceci : « Profite de ta première année, parce que pour le moment tu es contente d'être ici, mais ça ne va pas durer, vous passez tous par trois phases : d'abord vous êtes heureux de commencer une nouvelle aventure et de débuter les expérimentations, ensuite vous êtes fatigués et stressés de ne pas finir vos manip' à temps, de devoir faire vos analyses et le début de la rédaction en même temps et enfin vous détestez tout le monde et vous ne voulez plus que qui que ce soit vous adresse la parole tant que vous n'avez pas fini de rédiger votre manuscrit ». Au final, ça s'est révélé plutôt vrai, je suis bien passée par divers stades pendant lesquels mes humeurs ont fait des montagnes russes (désolée à tous ceux qui ont dû les subir). Cependant, à la fin, on ne garde que le meilleur et on oublie le reste, je ne dis pas que je remettrai le couvert, mais je suis heureuse d'avoir vécu cette expérience enrichissante. Au-delà du travail de terrain, des analyses et de la rédaction, travailler sur ce projet de recherche a aussi et surtout été le vecteur de rencontres humaines. Je n'aurais jamais pu faire tout ce que j'ai fait durant ma thèse sans l'aide de toutes les personnes avec qui j'ai travaillé et qui m'ont épaulée tout du long.

Merci, aux membres de mon **jury** qui ont accepté de venir jusque dans les Hauts-de-France pour participer à ce jour particulier qu'est la soutenance, clôturant ainsi 3 ans et 8 mois de travail.

Anne, je ne saurais pas te dire comme je t'ai été reconnaissante de me permettre de prendre part à ce projet. Je ne sais toujours pas comment tu fais pour faire tout ce que tu fais dans une seule journée. Je me suis vraiment interrogée sur l'existence plausible des fameux retourneurs de temps évoqués dans Harry Potter. Alors merci d'être toujours arrivée en renfort quand mes journées à moi me semblaient trop courtes! Tu as sans doute dû avoir quelques sueurs froides, mais au final tu as survécu et pour ça félicitation à toi! Jean-François, merci pour ta réactivité, ta gentillesse et tes lumières, merci aussi d'avoir su me remettre les pieds sur terre lorsque parfois je m'éparpillais un peu (voir beaucoup).

Merci à ceux qui m'ont accompagnée sur le terrain par monts et par vaux. Même si parfois on s'est fait prendre en flagrant délit dans des lieux interdits d'accès (Vincent)! Même si notre seule sortie ensemble s'est faite sur un bord d'autoroute à côté d'un siège de wc abandonné en pleine nature (Cédric). Même si j'aurais soit disant tenté de vous noyer sur les plages du débarquement (Eric), ou encore de vous faire mourir par déshydratation sous un soleil caniculaire en Hollande (si si, ça arrive !!! Chloé). J'ai vraiment apprécié tous ces moments passés avec vous à la recherche de LA population qui complèterait notre échantillonnage. Merci Cécile pour m'avoir accompagnée dans les manip' de labo, suite logique de ces nombreuses sorties. Merci à tous mes stagiaires (j'espère ne pas avoir été trop tyrannique parfois), Jean-François (affectueusement rebaptisé mini-Jeff parfois pour ne pas te confondre avec Grand Jeff), Héloïse, Léna, Romane, Gwendoline et Agathe.

Et comme il n'y a pas que le travail qui compte au travail, merci aussi à tous ceux avec qui boire un verre est l'occasion de fou rire et de discussions enflammées, ceux grâce à qui la pause-café est un moment de culture et de découvertes toujours plus farfelues les unes que les autres, ceux avec qui parler permet toujours d'y voir plus clair, ceux qui savent comment vous réconforter et sont

toujours de votre côté quand « vraiment là, ça va pas! » mais aussi quand ça va, Marina, Natasha, Julien, Marie-Jo, Estelle, Amélie, Thomas L., Thomas B., Alessandro, Renato, Romu, Nico, Leslie, Hélène, Maryse, Audrey, Christophe C., Christophe V.B, Mathilde, Joël et tous ceux que j'oublie. Une pensée particulière à Laura qui est une source intarissable de joie et de bonne humeur, la meilleure partenaire pour les discussions à bâtons rompus et celles un peu plus légères autour d'une tasse de thé ou d'une Paix Dieu. Et enfin merci à celle qui fut mon roc, mon phare dans la tempête, la meilleure plante verte que notre bureau ait abritée, celle qui n'a eu d'autres choix en fait que de me supporter, moi, mais aussi mes plantes, depuis le premier et jusqu'au dernier jour de ma thèse, merci Bénédicte!!

Et comme, heureusement je ne vivais pas non plus au laboratoire, merci à toute **ma famille** et à **Jérôme** pour m'avoir (sup) portée jusque-là et m'avoir permise de garder une vie sociale.

Bien sûr je n'oublie pas non plus les voitures du labo, cette chère Kangoo partie depuis et la Scénic qui, malgré un embourbement, ne nous en a pas tenu rigueur.

Sommaire

Introduction	on	. 5
1. Qu'	est-ce qu'une aire de répartition et comment se définissent ses limites ?	. 6
1.1.	Définition d'une aire de répartition géographique	. 6
1.2.	Barrières abiotiques limitant la dispersion des espèces	. 8
1.3.	Barrières biotiques limitant la dispersion des espèces	10
1.4.	Barrières évolutives limitant l'aire de répartition des espèces	14
	changements globaux : quels impacts ont-ils sur les aires de répartition géographiques biologiques ?	
2.1.	Changement climatique et impacts sur l'aire de répartition des espèces	17
2.2. espèce	Impact des espèces envahissantes et introduites sur l'aire de répartition d	
2.3. géogra	Influence de la fragmentation et de l'exploitation de l'habitat sur la répartition aphique des espèces	
2.4.	Influence de la pollution sur la répartition géographique des espèces	25
2.5. espèce	Effets synergiques des perturbations environnementales sur la répartition d	
2.6. géogra	Les différentes dynamiques de populations observées en limite d'aire de répartition aphique	
	nment varient les traits d'histoire de vie le long d'une aire de répartition	
3.1. géogra	Evolution de la capacité de dispersion en limite d'aire dynamique de répartition aphique	
3.2.	Valeur sélective et régime de reproduction en limite d'aire de répartition	35
	octure génétique des populations et flux géniques le long d'une aire de répartition hique	
4.1.	Notions générales de génétique des populations	42
4.2.	Evolution de la diversité génétique le long de l'aire de répartition géographique	47
	de de l'évolution de traits d'histoire de vie et de la structuration génétique du centre ve de répartition géographique de quatre espèces végétales	
5.1.	Modèles biologiques	51
5.2.	Description et objectif de la thèse	61
Bibliogr	aphie	64
Chapitre I.		75
Introduc	ction	81
Material	s and Methods	84
Study	species and sampling	84
Comn	non garden design	87

LHT measurements	89
Data analysis	90
Results	91
LHT covariation	91
LHT variations among central and marginal populations	92
Bases of phenotypic variation in seed traits	93
Geographical origin and mating system effects on seed traits	95
Discussion	95
Miner's lettuce: marginal populations showed increased germination rates	96
Danish scurvygrass: smaller seeds in marginal populations	97
Rock samphire: no obvious differences between central and marginal populations	98
Trailing edge populations of Dune pansy showed reduced individual fitness	98
Multi-species comparison, caveats and perspectives	99
Influence of landscape management and conservation perspectives	100
Conclusion	101
References	102
Supplementary Information	108
Chapitre II	115
Partie I : Développement de marqueurs génétiques neutres permettant d'étudier l génétique des populations chez le Crithme maritime et la Pensée des dunes	
Polymorphic nuclear markers for coastal plant species with dynamic geographic di the rock samphire (<i>Crithmum maritimum</i>) and the vulnerable dune pansy (<i>Viola tric</i> curtisii)	<i>color</i> subsp.
Introduction	123
Material and methods	125
Results and discussion	126
References	130
Partie II : Structure génétique des populations et régime de reproduction le long orépartition géographique de deux espèces végétales : le Crithme maritime et la Penséon	e des dunes
Effects of dynamic species distribution range on patterns of genetic structure and ma	ting system
Introduction	139
Materials and Methods	143
Study species, sampling and genotyping	143
Levels of genetic diversity, genetic differentiation and effective population size (N	<i>le</i>) 145
Population genetic affiliation	148
Large- and fine-scale spatial genetic structure	149

Assessment of recent migration rates among populations	149
Inference of mating system variation	149
Results	150
Spatial distribution of populations and census population size	150
Levels of genetic diversity, effective population size (Ne) and genetic differentiation	151
Estimation of recent migration rates	156
Geographical variation in mating system along the distribution range	156
Discussion	158
Variation of genetic diversity, effective population size and genetic differentiation al geographical range	_
Large- and fine-scale spatial genetic structure	160
Mating system across the geographical range	162
Conclusion	164
References	165
Supplementary Information	174
References	184
Discussion et perspectives	185
1. Apports et perspectives de l'étude des traits d'histoire de vie sur la connaissance espèces annuelles et sur les modalités de leurs fronts de colonisation	
1.1. Que nous apprend l'étude des traits d'histoire de vie de la Claytonie perfolié dynamique de colonisation dans le Nord de la France ?	
1.2. Que nous apprend l'étude des traits d'histoire de vie de la Cochléaire du Danen sa dynamique de colonisation ?	
2. Bénéfice d'une étude conjointe de la variation des traits d'histoire de vie et de la c génétique le long de l'aire de répartition géographique des espèces	
2.1. Comment l'étude de la diversité génétique le long de l'aire de répartition d'une peut mettre en lumière les observations faites lors de l'étude de la variation des traits d' de vie le long de cette même aire de répartition et contribuer à expliquer la dynam l'espèce en limite d'aire : cas du Crithme maritime	'histoire nique de
2.2. Comment l'étude combinée de la variation des traits d'histoire de vie et de la c génétique au niveau du front de rétractation de la Pensée des dunes peut permet caractérisation détaillée des risques d'extinctions locale à cette limite ?	ttre une
3. Généralisation des hypothèses portant sur l'évolution de la structure génétique et d	
d'histoire de vie en limite d'aire de répartition : réalité ou utopie ?	
Bibliographie	203

Introduction

1. Qu'est-ce qu'une aire de répartition et comment se définissent ses limites ?

1.1. Définition d'une aire de répartition géographique

Dès le 19^e siècle, certains scientifiques avaient remarqué que les espèces biologiques présentaient des limites dans leur aire de répartition géographique qui ne correspondaient pas toujours à un simple obstacle physique et dont la cause n'était pas facilement identifiable (Gaston, 2003). Les chercheurs se sont donc rapidement interrogés sur ce qui définissait les limites spatiales de la répartition géographique des espèces, comme l'illustrent De Humboldt & Bonpland (1805) qui expliquent la répartition altitudinale des espèces végétales par la variation de certaines caractéristiques physico-chimiques de l'environnement en fonction de l'altitude. Merriam (1894, cité par Gaston, 2003 p.20) explique ainsi que s'il est bien connu que les animaux comme les plantes se développent tant que les ressources le leur permettent et se dispersent autant qu'il leur est possible, la ou les raisons qui les empêchent d'envahir tout l'espace en l'absence visible de limitation des ressources reste encore à déterminer. Cet auteur met alors en avant l'influence du climat dans la délimitation des aires de répartition des espèces. A son tour, Griggs (1914) s'interroge sur les contraintes rencontrées par les espèces végétales à leur limite de répartition géographique. Parmi les facteurs qu'il identifie comme contraignant leur répartition se trouvent : le climat, déjà évoqué par Merriam (1894), mais aussi la compétition interspécifique, la diminution de la fécondité ou encore les caractéristiques pédologiques de l'environnement. Il concède malgré tout ne pouvoir déterminer la réelle cause de la limitation spatiale de répartition observée pour de nombreuses espèces présentes sur son terrain d'étude, la région de Sugar Grove aux Etats-Unis dans l'état d'Ohio, et suppose que certaines des limites observées ne sont pas encore stabilisées et seront amenées à changer au cours du temps. Depuis, ces questions alimentent toujours la recherche scientifique avec de nombreuses études empiriques, modèles démographiques et évolutifs, revues scientifiques et livres publiés sur le sujet (Brown 1984; Gaston 2003; Sexton et al. 2009; Hargreaves et al. 2014).

Comprendre ce qui détermine les limites d'aire de répartition géographique d'une espèce commence par la compréhension de ce qui détermine la présence ou l'absence d'une espèce. Grinnell (1917) décrit la niche écologique d'une espèce comme l'ensemble des facteurs, biotiques comme abiotiques, qui conditionnent la présence de cette espèce en un endroit donné. Pour lui, la niche écologique existe indépendamment des espèces qui les occupent, ainsi certaines niches peuvent être vides au sein d'un écosystème. La définition donnée par Hutchinson (1957) reste la plus opérationnelle en terme de modélisation de la niche. Ce dernier définit la niche écologique

non plus comme un attribut de l'environnement mais comme un attribut de l'espèce. La niche écologique de Hutchinson (1957) est décrite comme un hypervolume où chaque variable de l'environnement, biotique comme abiotique, représente une dimension. Pour chaque variable, il existe des valeurs permettant la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce. L'ensemble des points, à l'intérieur de cet hypervolume, pour lesquels les valeurs de toutes les variables sont dans cette gamme et permettent la persistance des populations, représentent la niche écologique fondamentale de l'espèce. La région, au sein de la niche écologique fondamentale, d'où l'espèce n'est pas exclue par les facteurs biotiques est appelée niche écologique réalisée. L'aire de répartition géographique d'une espèce peut alors se définir comme la zone géographique où l'on peut trouver des populations reproductrices pérennes (Gaston, 1996). Cette zone géographique est constituée des territoires de présence effective de l'espèce, soit une partie de la projection géographique de sa niche écologique réalisée comme définie par Hutchison (1957), ces territoires devant être accessibles par dispersion (Holt 2003). En effet, il est à noter que l'aire de répartition d'une espèce, ne correspond souvent pas à la totalité de la projection de sa niche réalisée (Hargreaves et al., 2014). La niche réalisée de l'espèce comprend toutes les zones géographiques où les conditions abiotiques et biotiques lui sont favorables et dont elle ne serait pas exclue par compétition. Toutefois, ces zones géographiques ne sont pas forcément continues. Pour qu'une zone géographique étant comprise dans la niche réalisée puisse l'être aussi dans l'aire de répartition de l'espèce, il faut alors que cette zone géographique soit accessible par dispersion depuis les habitats déjà occupés par l'espèce considérée. Cette limite, représentée par les capacités de dispersion de l'espèce a été décrite par Soberón & Peterson (2005) au travers des diagrammes BAM "Biotic, Abiotic and Movement" qui, à la notion de niche écologique de Hutchinson (1957), ajoutent une notion de capacité de dispersion qui conditionnera la répartition des espèces au sein de la projection géographique de leur niche réalisée (Figure 1). D'autres définitions de la niche écologique ont été proposées au cours du temps comme nous le montrent, entre autres, les travaux de Chase & Leibold (2003); mais nous nous en tiendrons à ces premières notions dans le cadre de cette thèse.

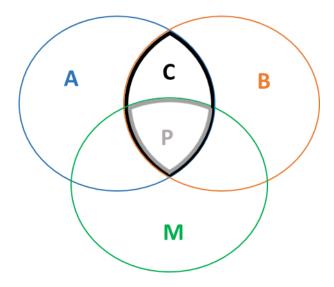


Figure 1: Diagramme BAM selon Soberón & Peterson (2005). Ici **A** représente l'ensemble des conditions abiotiques favorables à l'espèce et qui correspond à la niche fondamentale de l'espèce, **B** représente l'ensemble des conditions biotiques favorables à l'espèce et **M** l'espace accessible à l'espèce prenant en compte ses capacités de dispersion. **P** représente l'aire de répartition et **C** la niche réalisable de l'espèce et qui pourrait être sujette à colonisation. Adapté de Soberón et Peterson, 2005.

Cette dernière représentation de l'aire de répartition des espèces nous amène à classer les facteurs responsables des limites des aires de répartition en deux catégories :

- 1. Les barrières abiotiques, composées d'une part des barrières physiques empêchant la dispersion de l'espèce qui correspondent à la limite représentée par le cercle vert sur la Figure 1, soit la limite de M, et d'autre part des barrières physico-chimiques et climatiques qui représentent les conditions favorables à l'espèce et représentées par le cercle bleu, soit A.
- 2. Les barrières biotiques qui correspondent aux interactions entre les espèces et représentées par le cercle orange, c'est-à-dire **B**.

1.2. Barrières abiotiques limitant la dispersion des espèces

Les barrières physiques sont les plus simples à appréhender : il s'agit en effet d'obstacles empêchant la dispersion des individus. L'exemple le plus parlant est sans doute la délimitation aquacontinentale. En effet, les difficultés de dispersion que peuvent représenter les continents pour les espèces aquatiques ou encore celles que représentent les mers et les océans pour les espèces terrestres sont assez tangibles. Dans une moindre mesure, les lacs, étangs et cours d'eau de toutes tailles peuvent également représenter des obstacles aux espèces terrestres, tout comme pour les espèces d'eau douce pour lesquelles les flux de gènes entre cours d'eaux n'appartenant pas au même

réseau hydrographique seront faibles, voire inexistants. Cette contrainte à la dispersion a été mise en évidence par exemple par Alp et al. (2012) qui ont comparé la structure génétique de deux invertébrés inféodés aux réseaux fluviaux. Sous leur forme aquatique, ces deux espèces présentent des capacités de dispersion similaires. Cependant si l'une d'elles, le gammare (Gammarus fossarum), possède un cycle de vie entièrement aquatique, la seconde, la mouche Baetis rhodani, présente un imago aérien. Les populations de gammare, contrairement à celles de Baetis rhodani, présentent une forte structuration génétique spatiale, mettant ainsi en évidence les contraintes d'une dispersion totalement aquatique pour les espèces fluviales. D'autres barrières physiques naturelles peuvent également être observées, telles que les barrières topographiques. Les courants marins peuvent également être interprétés comme des barrières physiques scindant, de fait, les étendues marines en territoires plus ou moins indépendants (Gaylord & Gaines 2000).

Les barrières abiotiques incluent également les paramètres physico-chimiques et climatiques du milieu qui ne permettent pas la survie, la croissance et la reproduction des espèces. Pour exemple, la température du milieu a une part importante dans la limitation de la distribution de nombreuses espèces, notamment de par son influence sur leurs cycles de vie, leurs taux de reproduction ou leurs taux de survie (revue dans Went, 1952; Parmesan, 2006). Par exemple, Ungerer et al. (1999) montrent qu'à une température de -16°C le taux de mortalité du coléoptère Dendroctonus frontalis s'approche des 100%. Or la distribution de cette espèce correspond à peu de chose près à l'isoligne dont la probabilité d'atteindre les -16°C au cours de l'année est de 90%. Plus récemment, Waldock et al. (2019) ont mis en avant la relation existant entre la répartition géographique et l'abondance d'un grand nombre d'espèces de poissons de récif et les gradients de températures maritimes. Concernant les espèces végétales, on pourra noter parmi les paramètres abiotiques ayant une influence sur leur répartition : la luminosité, les ressources minérales présentes dans le sol, l'hygrométrie du sol et de l'air, la salinité ou encore le pH. L'implication individuelle de chacun de ces facteurs dans la limitation des aires de répartition peut être complexe à mettre en évidence, car c'est généralement une interaction entre différents facteurs qui est à l'origine de cette limitation. Un exemple est la place prépondérante qu'occupe le climat, facteur multidimensionnel prenant en compte les conditions d'hygrométrie et de températures dans une zone géographique donnée, mais aussi parfois l'ensoleillement et le vent, dans les études portant sur la répartition des espèces.

1.3. Barrières biotiques limitant la dispersion des espèces

Les barrières biotiques représentent, quant à elles, tous les freins à la colonisation que l'espèce peut rencontrer par le biais de ses interactions avec les différentes espèces de sa communauté (Hargreaves *et al.* 2014). Parmi ces interactions, nous pouvons citer les relations proies/prédateurs, hôtes/parasites ou encore la compétition, le mutualisme et la symbiose.

Les relations proies/prédateurs et hôtes/parasites peuvent être regroupées en une même catégorie : ressources/consommateurs¹. Toute espèce est dépendante de la répartition géographique des ressources nécessaires à son développement et sa reproduction. Dans un même temps, on sait que les capacités de reproduction d'une espèce varient dans l'espace en fonction des variations des conditions environnementales qui lui sont plus ou moins favorables. De cette façon, si en un lieu le taux de reproduction de l'espèce ressource est inférieur au taux de consommation qu'elle subit, elle sera exclue du milieu. Cela peut être le cas lorsque l'espèce ressource n'est pas la seule source d'alimentation de l'espèce consommatrice, cette dernière ne sera alors pas dépendante de la présence de la première pour sa propre survie. Ainsi, si la disponibilité des ressources peut limiter la distribution des espèces, la pression de consommation le peut également (O'Dowd *et al.* 2003; Post & Forchhammer 2008). La relation ressource/consommateur entraine donc une régulation à double sens.

Tout comme la pression de prédation, la compétition peut être considérée comme une interaction limitant spatialement la répartition des espèces. La notion de compétition interspécifique était déjà mentionnée par Darwin (1859) et par Griggs (1914) qui estimaient qu'elle pouvait limiter la répartition spatiale des espèces. L'exclusion compétitive d'une espèce par une autre fut expérimentalement mise en évidence par Gause (1934) lors d'une expérience de compétition entre deux espèces de paramécies (*P. caudatum* et *P. aurelia*) puis formalisée par Hardin (1960). Si initialement, dans l'expérience de Gause (1934) l'exclusion compétitive était toujours en faveur de *P. aurelia*, cela ne veut pas dire qu'entre deux espèces en compétition il existe toujours une hiérarchie immuable. En effet, les capacités de compétition des espèces peuvent varier en fonction de l'habitat (Encadré 1). Ainsi, les relations ressources/consommateurs, tout comme la compétition inter-spécifique, sont des pressions démographiques qui influeront sur la répartition des espèces.

¹ Dans ce paragraphe nous utiliserons les termes de consommation, consommateur ou encore ressource pour tout type de relation consommateur-consommé, qu'il s'agisse de consommation par des plantes, des herbivores, des carnivores, des insectivores ou encore des parasites avec leurs hôtes.

Encadré 1:

Exemple d'exclusion compétitive (Brown 1971)

E. umbrinus et E. dorsalis sont deux espèces de tamias communes des montagnes du Nevada. Bien que partageant en grande partie la même niche écologique, on ne trouve E. dorsalis que dans les forêts peu denses de basse altitude et E. umbrinus dans les forêts denses de haute altitude. Les deux espèces ne se côtoient qu'à l'intersection de ces deux habitats. Elles s'excluent donc mutuellement de certaines altitudes. Cela s'explique en partie par l'affinité de chacune de ces espèces avec l'habitat et par le comportement des deux espèces : E. umbrinus est une espèce sociale et en grande partie arboricole tandis que E. dorsalis est une espèce territoriale, agressive et majoritairement terrestre (Figure E1).

Ainsi, dans les habitats avec une faible densité de strate arborée, E. dorsalis exclut E. umbrinus qui ne peut facilement se réfugier dans les arbres. A contrario, dans les habitats fortement arborés E. umbrinus se réfugie dans les arbres et fuit facilement d'arbre en arbre. Ses populations sont donc plus denses lorsque la densité d'arbres est élevée. Dans cet environnement, E. dorsalis perd énormément d'énergie à chasser les individus de E. umbrinus et passe très peu de temps à chercher de la nourriture et à faire des réserves pour l'hiver.

Ces deux espèces de tamias s'excluent donc l'une et l'autre de l'habitat qui leur est le plus favorable : la compétition restreint donc leur distribution géographique respective.

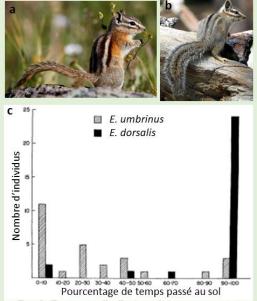


Figure E1: a. E. umbrinus (photo tirée de gettyimages); b. E. dorsalis (photo tirée de idaho.gov); c. Représentation du temps passé au sol par rapport au temps passé dans les arbres pour E. umbrinus et E. dorsalis. La différence entre espèce est significative ($P < 10^{-3}$). Tiré de Brown 1971

Contrairement aux interactions évoquées ci-dessus, une relation mutualiste implique que toutes les espèces en interaction tirent un bénéfice de celle-ci. L'impact qu'une interaction mutualiste va avoir sur les espèces en interaction peut varier spatialement en fonction de l'évolution des facteurs environnementaux. Lorsque cette interaction est indispensable à la survie d'au moins l'une des espèces, celle-ci sera alors qualifiée de mutualisme obligatoire et les répartitions géographiques des espèces seront interdépendantes (pour exemple de mutualisme obligatoire, voir l'Encadré 2). La distribution des espèces impliquées dans ce type d'interaction sera conditionnée en grande partie par la distribution des autres espèces impliquées dans l'interaction.

Encadré 2:

Où tu iras j'irai → les espèces du genre *Ficus* et les *Agaonidae* : coévolution se concluant sur une aire de répartition commune (Kjellberg 1987)

Le mutualisme obligatoire représente un cas extrême d'interaction interspécifique. Les espèces en interaction ne peuvent se passer les unes des autres pour terminer leur cycle biologique. Ainsi la répartition géographique de chaque espèce est en grande partie dépendante de la répartition des autres espèces liées dans l'interaction.

Est représenté ici l'exemple très répandu de la coévolution entre le genre *Ficus* qui rassemble des espèces végétales communément appelées figuiers et des espèces d'*Agaonidae* qui sont des guêpes inféodées au genre *Ficus*. En effet, presque chaque espèce de figuier est pollinisée uniquement par une espèce de guêpe, c'est le cas par exemple de *Ficus carica* L. pollinisé par *Blastophaga psenes*. Il existerait plus de 750 paires de ces espèces en interaction. Cruaud *et al.* (2012) mettent en évidence une coévolution et une codiversification des deux genres avec une origine eurasienne commune, chaque "duo" correspond à une codiversification géo-localisée (Figure E2).

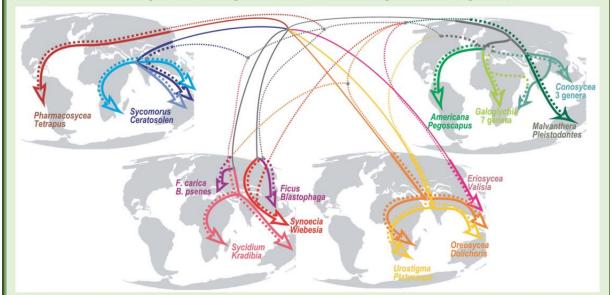


Figure E2 : Hypothèse de scénario de codiversification mutualiste. Les flèches pleines représentent le genre Ficus et les flèches pointillées représentent les espèces d'Agaonidae. Tiré de Cruaud et al. (2012)

Nous venons donc de voir que de nombreux facteurs, qu'ils soient environnementaux ou biotiques, peuvent limiter la distribution des espèces. Mais c'est l'interaction de tous ces facteurs spécifiques à une espèce qui, ensemble, vont déterminer les zones colonisables par celle-ci. Or ces facteurs varient dans l'espace et le temps. Ces variations créent ainsi des gradients environnementaux. L'étude de la répartition géographique de ces gradients, couplée à l'étude de la répartition géographique de la densité de population des espèces au sein de leur aire de répartition, a donné lieu à ce que l'on appellera la théorie du centre abondant (Brown, 1984; Encadré 3). Cette théorie prédit une abondance maximale de l'espèce au centre de son aire de répartition, puis une décroissance de cette abondance au fur et à mesure que l'on s'approche de la limite géographique de cette aire de répartition. Cette décroissance démographique se traduit à la fois par une diminution du nombre de populations et par une diminution de leurs tailles. Il est à noter que bien que plusieurs hypothèses écologiques et évolutives ayant trait à l'évolution des traits d'histoire de vie et de la structure génétique aux limites d'aire de répartition des espèces se reposent sur cette

théorie, ce patron de répartition n'est pas universellement observé au sein des aires de répartition (Sagarin & Gaines 2002).

Encadré 3:

Théorie du centre abondant (Brown 1984)

Au cours du XX^e siècle, les chercheurs ont étudié la répartition géographique des espèces ainsi que l'abondance de leurs populations au sein de cette répartition.

Ils ont noté que (i) la densité des populations observées d'une espèce diminue lorsque l'on s'approche de la limite de répartition de cette espèce et que (ii) l'abondance des individus dans ces populations diminue graduellement lorsque l'on s'approche de la limite géographique de la répartition de l'espèce. On s'attend donc à ce que la densité des espèces au sein de leur aire de répartition décroisse vers les bords de cette aire (voir Figure E3).

En 1984, J.H. Brown décrit ce patron sous le nom de théorie du centre abondant.

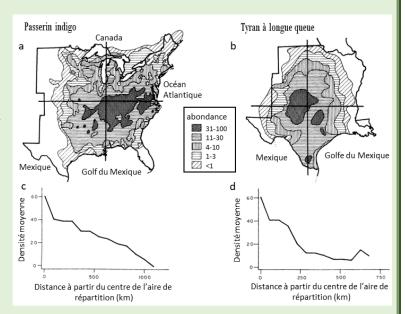


Figure E3 : \mathbf{a} et \mathbf{b} : Carte de la distribution de l'abondance de deux espèces d'oiseaux, la Passenn indigo et le Tyran à longue queue, au sein de leur aire de répartition. \mathbf{c} et \mathbf{d} : densité moyenne en fonction de l'éloignement au centre de répartition. La densité moyenne a été calculée à partir des densités observées le long de quatre axes partant du centre de la répartition jusqu'à la limite de répartition de l'espèce, les axes sont représentés sur les cartes \mathbf{a} et \mathbf{b} . tirée de Brown (1984).

- 1 L'abondance et la répartition d'une espèce sont déterminées par sa niche écologique. Les variations de l'abondance de populations de cette espèce dans l'espace sont supposées refléter l'adéquation de l'environnement à la niche écologique de l'espèce.
- 2 Les variations des variables environnementales étant autocorrélées spatialement, la probabilité que des sites aient des combinaisons similaires de variables environnementales est une fonction inverse de la distance qui les sépare. Or l'adéquation de l'environnement à la niche écologique d'une espèce est dépendant du rassemblement en un même point géographique des variables nécessaires au développement de cette espèce. On peut donc s'attendre à ce que les sites réunissant ces variables, favorables à l'espèce, soient concentrés en un point géographique correspondant au centre de l'aire de répartition de l'espèce, puis de moins en moins présents au fur et à mesure que l'on s'éloignera de ce point et que l'on s'approchera de la limite de répartition géographique de l'espèce.

Il existe cependant des exceptions à cette distribution normale de la répartition des espèces :

- a Des conditions environnementales favorables fragmentées.
- b Un changement abrupt dans les conditions environnementales.
- c Une barrière physique.

Au regard des facteurs limitant les distributions d'aires de répartition, nous pouvons nous interroger sur les processus conduisant à une potentielle évolution adaptative de traits d'une espèce au sein de sa limite de répartition géographique. Une telle évolution pourrait permettre à une espèce d'étendre son aire de répartition géographique au-delà des limites observées. De plus, la densité de population est intimement liée à diverses forces évolutives qui pourraient influencer les capacités d'expansion des espèces dans leurs populations marginales. Ainsi la théorie du centre abondant

additionnée aux facteurs impliqués dans l'évolution des espèces fait émerger une nouvelle classe de barrières purement induites par les traits d'histoire de vie spécifiques à l'espèce. Ces barrières sont dites évolutives.

1.4. Barrières évolutives limitant l'aire de répartition des espèces

On pourrait s'attendre à ce que les traits d'histoire de vie exprimés par les espèces à leur limite d'aire de répartition, évoluent sous sélection vers des phénotypes plus adaptés localement. Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cette limite évolutive contraignant la répartition géographique des espèces (revue dans Bridle & Vines, 2007) :

Capacités évolutives réduite en limite d'aire de répartition

- > L'adaptation d'une population est tributaire de sa diversité génétique adaptative intraspécifique. Une faible diversité génétique réduit la possibilité que les allèles requis pour une adaptation locale optimale soient présents dans les populations marginales. On s'attend à trouver une faible diversité génétique (i) si les populations marginales sont sujettes à des extinctions régulières et que les processus de recolonisation impliquent peu d'individus, (ii) si elles sont petites et donc plus sujettes à la reproduction consanguine et à la dérive génétique. Or, dans le cas de petites populations il peut également y avoir l'expression d'un effet Allee², entrainant chez les individus un mauvais taux de survie et/ou une faible capacité de reproduction.
- > Un flux de gènes asymétrique entre les populations centrales et marginales, du fait d'une plus grande quantité de migrants produits par les populations centrales, peut contrecarrer l'adaptation locale par un afflux de gènes centraux mal-adaptés aux conditions marginales (Lenormand 2002).
- > La variation de facteurs environnementaux peut nécessiter la co-évolution de plusieurs traits d'histoire de vie simultanément pour permettre à une espèce de s'adapter aux conditions environnementales aux limites de son aire de répartition. De surcroît, s'il existe des **compromis** entre traits d'histoire de vie jouant un rôle dans le succès reproducteur, cela peut ralentir, voire empêcher une évolution adaptative en limite d'aire de répartition géographique (voir Etterson & Shaw, 2001).

_

² Interaction entre les composantes de la valeur sélective et la densité de population.

Conditions environnementales non-favorables à la mise en place d'une adaptation locale

- > De fortes variations dans les conditions environnementales des milieux occupés par l'espèce en limite de son aire de répartition pourraient **diminuer l'héritabilité**³ des caractères dans ces populations. En effet, plus la variance environnementale est élevée plus l'héritabilité est réduite.
- > L'expression d'allèles délétères s'exprimant surtout dans des conditions stressantes, conditions souvent rencontrées en limite d'aire de répartition des espèces, peut freiner des processus d'évolution adaptative.

Les limites des répartitions géographiques des espèces peuvent évoluer dans le temps au gré des changements environnementaux et de l'évolution des espèces (Gaston, 1998). Ce phénomène tend à s'amplifier avec l'accélération des changements environnementaux, la forte anthropisation des habitats, ou le changement climatique. A titre d'exemple, Garrido et al. (2003) montrent un effet du mode de gestion des habitats sur la dynamique des populations de la plante carnivore Drosophyllum lusitanicum. Une étude sur le taux de mortalité non naturelle du Lynx tend à mettre en évidence le rôle que joue la chasse au petit gibier sur cette mortalité (Rodríguez & Delibes, 2004). En effet, le lynx, dont l'alimentation principale est constituée de petits mammifères, est régulièrement pris dans des pièges destinés aux lapins ou à la gestion des prédateurs dans des zones géographiques où le petit gibier est fortement exploité. En ce qui concerne les effets du réchauffement climatique, Thomas et al. (2004) prévoient, au travers de données de modélisation appliquée à un échantillonnage d'espèces réparties sur 6 régions du monde, et sur la base des scénarios de réchauffement climatique, une augmentation des risques d'extinction pour 15 à 37% des espèces étudiées. Chen et al. (2011) ont mis en évidence, au travers d'une méta-analyse se concentrant sur la réponse des espèces aux changements climatiques, des patrons de migration très variables entre espèces vers des altitudes ou des latitudes plus élevées. Les variations observées entre les espèces concernant cette migration sont en effet dépendantes des traits d'histoire de vie spécifiques de chaque espèce et des conditions environnementales dans lesquelles elles se trouvent. Toutefois, ils observent en moyenne un déplacement latitudinal de 16.6 km par décennie et un déplacement altitudinal moyen de 11.1m par décennie. Plusieurs configurations sont alors possibles concernant l'évolution des aires de répartition (Figure 2).

_

³ L'héritabilité correspond à la proportion de la variance phénotypique observée qui est due à la variance génétique en excluant la variance due à l'environnement. L'héritabilité se mesure au sein d'une population donnée dans un environnement donné.

2. Les changements globaux : quels impacts ont-ils sur les aires de répartition géographique d'espèces biologiques ?

Les changements globaux auxquels nous faisons face modifient fortement les pressions de sélection exercées sur les espèces. Or, des modifications dans l'expression de facteurs clefs définissant les limites d'aire de répartition d'une espèce peuvent avoir un impact majeur sur sa distribution géographique. Quels sont ces changements et comment les espèces y répondent-elles?

Il y a trois issues possibles pour les populations des espèces localisées au sein d'un environnement en évolution rapide : (i) l'extinction, (ii) la persistance par l'adaptation aux nouvelles conditions environnementales dans les habitats initiaux, et (iii) la persistance par la migration des individus et la colonisation de nouveaux habitats permettant aux espèces de suivre la projection de leurs niches écologiques dans l'espace (Parmesan, 2006; Aitken *et al.*, 2008; Lenoir & Svenning, 2015; Figure 2). Dans le cas de la persistance par la migration de deux espèces en compétition, l'espèce possédant la capacité de dispersion la plus importante sera favorisée : arrivant en premier dans un territoire non occupé, les individus colonisateurs pourront former des populations stabilisées avant l'arrivée de l'espèce concurrente, toutes choses étant égales par ailleurs.

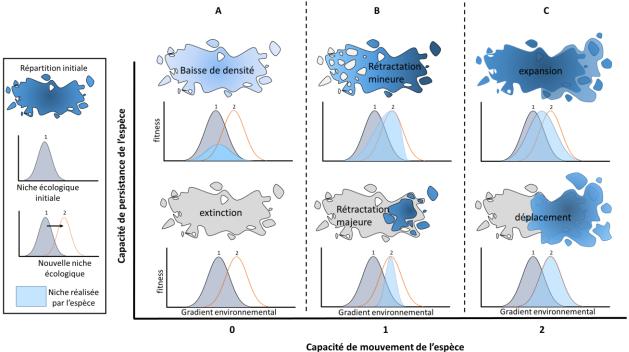


Figure 2 : Cette figure montre de façon simplifiée comment l'aire de répartition géographique d'une espèce, impliquant sa présence en bleu et sa densité allant de forte en bleu foncé à faible en bleu clair, peut évoluer au cours du temps suite à un déplacement géographique de sa niche écologique. La niche écologique ancestrale est représentée en gris et la nouvelle niche par une courbe orange. L'évolution de l'aire de répartition effective de l'espèce, représenté en bleu et où le gradient d'intensité de la couleur représente la densité, est conditionnée par sa capacité de mouvement dans l'espace en abscisse et sa capacité de persistance dans le milieu occupé en fonction de l'évolution de sa niche écologique. Trois types d'évolutions sont possibles : A la baisse de densité, pouvant aller jusqu'à l'extinction de l'espèce dans l'aire de répartition observée ; B la rétractation de l'aire de répartition avec un changement dans la distribution de la densité de l'espèce dans cette nouvelle aire de répartition ; C un déplacement de l'aire de répartition où l'espèce suit sa niche écologique pouvant induir une expansion de l'aire de répartition de l'espèce qui englobera son ancienne aire de répartition et la zone géographique nouvellement accessible par le déplacement de sa niche écologique (adapté de Lenoir & Svenning 2015).

2.1. Changement climatique et impacts sur l'aire de répartition des espèces

Au cours de ces dernières décennies, les changements climatiques sont de plus en plus rapides et les chercheurs s'interrogent sur l'impact qu'ils auront sur les aires de répartition des espèces (Loarie et al. 2009). Ainsi, de nombreuses études cherchent à prendre la mesure des changements observés dans la répartition des espèces suite à l'augmentation des températures (Kelly & Goulden, 2008; Steinbauer et al., 2018; revue dans Parmesan, 2006) ou à prédire le déplacement des aires de répartitions des espèces en fonction de scénario climatiques (voir par exemple Kroschel et al., 2013; Carboni et al., 2018).

Certaines espèces migrent en suivant le déplacement de la projection spatiale de leur niche climatique. Il est alors attendu, de par la corrélation entre température et latitude, mais aussi avec l'altitude, d'observer des mouvements d'espèces vers des latitudes et des altitudes plus importantes. Ainsi Kelly & Goulden (2008) ont relevé un déplacement d'environ 65 mètres d'altitude pour les plantes les plus représentées dans les montagnes de Santa Rosa dans le sud de la Californie entre 1977 et 2007. De la même façon, il a été observé que la richesse spécifique présente au sommet de 302 montagnes européennes a augmenté significativement, et ce de plus en plus rapidement au cours des 145 dernières années, mettant ainsi en évidence une migration en altitude des espèces de plus basses altitudes (Steinbauer *et al.* 2018; Figure 2 C).

D'autres espèces présentent des changements dans leurs cycles biologiques, impliquant des ajustements de phénologie ou de stratégie de reproduction. Par exemple, une expérience de résurrection a pu mettre en évidence dans certaines populations de bleuet (*Centaurea cyanus*) une précocité adaptative, liée aux changements climatiques, de la phénologie de floraison en 2010 par rapport à ce qu'elle était en 1992 (Thomann *et al.*, 2015). De même, certaines espèces de papillons présentes en Angleterre ont montré une émergence plus précoce sur un pas de temps d'une vingtaine d'année avec l'augmentation des températures moyennes observées entre les années 1980 et 2000 (Roy & Sparks 2000).

Les changements environnementaux sont toutefois parfois plus rapides que la capacité d'adaptation de l'espèce ou que ses capacités de migration, ne lui permettant pas de suivre la projection de sa niche climatique. Il est alors possible d'observer une diminution de la croissance démographique des populations de l'espèce dans une fraction plus ou moins grande de son aire de répartition. Si la croissance démographique de ces populations devient négative, cela pourra être à l'origine d'une rétractation de l'aire de répartition de l'espèce, voire aboutir à son extinction si elle est incapable de coloniser de nouveaux habitats (Thomas *et al.*, 2006). On peut citer en exemple le

Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) dont la vitesse de croissance et la reproduction ont significativement diminué au niveau de sa limite sud de répartition. Ce phénomène est vraisemblablement dû en partie à l'assèchement du milieu (Matías & Jump 2012). Sheth & Angert (2018) ont également mis en évidence chez la Mimule cardinale (*Erythranthe cardinalis*), au cours d'une étude s'étalant sur cinq ans, une diminution de la croissance démographique des populations du nord vers le sud de leur échantillonnage, les populations méridionales étant situées au niveau d'une limite en régression. Un cycle de vie plus rapide et une augmentation de la reproduction des individus au sein de ces populations méridionales ne réussissent pas à contrebalancer l'augmentation de la mortalité et la diminution du taux de croissance et de recrutement, qui semblent être dûes au réchauffement climatique (Sheth & Angert 2018; Figure 2 B).

Par ailleurs, l'importance des interactions biotiques dans la délimitation de la niche réalisée des espèces est un processus à ne pas négliger lorsque l'on étudie l'évolution des aires de répartition géographique. Or les espèces en interaction n'ont pas toutes les mêmes capacités d'adaptation et/ou de migration face aux changements climatiques (Parmesan 2006). Le moindre changement de répartition ou de phénologie opéré chez une espèce peut avoir de fortes répercussions sur d'autres espèces en modifiant les interactions interspécifiques existantes. La disparition ou l'apparition d'une espèce engagée/s'engageant dans une interaction, ou bien un changement de synchronisation phénologique entre espèces, peuvent avoir des conséquences en cascade sur tout l'écosystème (revue dans Blois et al., 2013). Par exemple, Burkle et al. (2013) ont montré une modification profonde des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs dans une communauté d'espèces de sous-bois dans une forêt de l'Illinois aux Etats-Unis. Si les réseaux d'interactions étudiés dans cette étude ont montré une résilience historique face aux perturbations environnementales, les résultats de cette étude tendent à mettre en évidence une diminution des forces d'interactions allant de pair avec une diminution de la qualité et de la quantité du service pollinique au sein de ses réseaux au cours du temps. Ceci pourrait se traduire par une diminution de la résilience de ces réseaux d'interaction dans les années à venir. Ainsi il existe une rétroaction des réponses effectives de chacune des espèces engagées dans l'interaction biotique (Figure 3). Le lecteur trouvera des exemples de changements d'interactions biotiques et de leur influence sur la répartition des espèces concernées suite aux changements climatiques dans l'Encadré 4.

Au-delà du réchauffement climatique, les changements dû à l'action de l'homme sur son environnement entrainent également de nombreuses modifications dans la dynamique de répartition spatiale des espèces, que ce soit par l'introduction d'espèces exotiques, la fragmentation des habitats, l'utilisation des sols et ressources naturelles, ou encore la pollution.

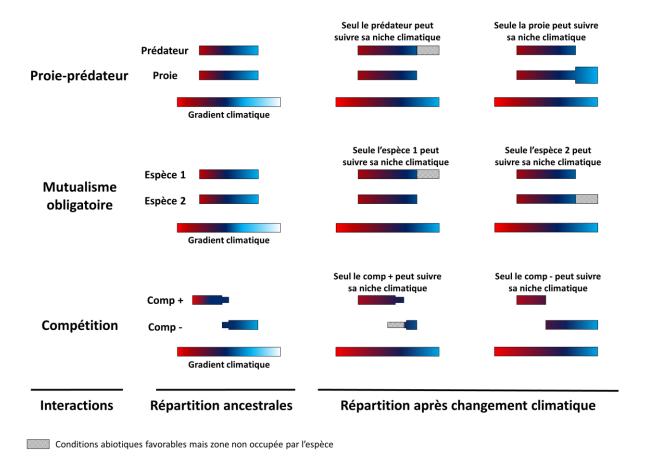


Figure 3 : Evolution de l'aire de répartition d'espèces en interaction suite à un changement climatique. Les bandes colorées situées au-dessus des gradients climatiques représentent les binômes d'espèces en interactions. La couverture de ces bandes sur le gradient climatique correspond à la répartition de cette espèce au sein du gradient. L'épaisseur de la bande de chaque espèce représente sa densité de population. Dans ce schéma, trois types d'interactions simples impliquant deux espèces sont représentées. Dans le cas de la compétition, nous appelons comp + le compétiteur ayant le dessus sur le second compétiteur que nous appelons comp - (adapté de Gilman et al., 2010).

Encadré 4:

Exemples de modifications des interactions biotiques suite au changement global et des modifications de répartition géographique qui s'ensuivent

1. Arrivée d'un parasite: Les chenilles processionnaires du Pin (Thaumetopoea pityocampa) qui sont sensibles au froid ont colonisé au fur et à mesure de l'augmentation des températures annuelles moyennes des territoires de plus en plus septentrionaux. Ainsi les niches réalisées du Pin sylvestre (Pinus sylvestris) et de la Chenille processionnaire qui se chevauchaient pas auparavant se croisent à présent au niveau de la limite méridionale de la répartition géographique du Pin sylvestre. Cette rencontre a entrainé pour le pin et la chenille la mise en place d'une interaction hôte-parasite jusque-là impossible du fait de leurs répartitions initiales respectives (Figure E4.1). Cette nouvelle interaction affecte considérablement les capacités de croissance comme de reproduction du pin sylvestre dans cette région (Matías & Jump, 2012).







Figure E4.1 : a. Chenilles processionnaires (*Thaumetopoea pityocampa*) ; b. Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) ; c. Colonie de Chenilles processionnaires dans les branches d'un Pin sylvestre (photos tirées de inpn.mnhn.fr)

- 2. **Désynchronisation de phénologie**: Post & Forchhammer (2008) ont étudié la phénologie de croissance des plantes dans l'aire géographique de mise bas d'une population de Caribou dans l'ouest du Groenland. Ils ont également relevé la date d'arrivée des Caribous et la date de mise bas des femelles sur ces sites. Ils ont observé, de façon simultanée, une augmentation progressive de 4°C sur les sites de mise bas et un avancement dans la phénologie de croissance des plantes sur ces mêmes sites. La date de mise bas des Caribous, initialement concomitante avec le pic de ressources que représente la période de croissance végétative des plantes, n'a pas présenté de changement. La mortalité juvénile des Caribous a augmenté en relation avec l'inadéquation de la date de mise bas des caribous et la phénologie de croissance des populations végétales. A long terme, cela pourrait constituer un risque d'extinction pour ces populations de Caribous.
- 3. Espèce introduite et envahissante: La fourmi Anoplolepis gracilipes est une espèce introduite devenue envahissante sur l'île Christmas. Dans les sites envahis par la fourmi, la mortalité du crabe rouge (Gecarcoidea natalis) a fortement augmenté. Cette espèce a même disparu de certains sites. Le crabe rouge étant une espèce clef-de-voute omnivore au sein de son écosystème, sa disparition a entrainé des changements drastiques dans les sites envahis par A. gracilipes. La vitesse de décomposition de la litière a diminué, doublant la couverture de sol par celle-ci, et la dynamique de recrutement des plantules a été altérée. La présence de 30 fois plus de plantules a été mise en évidence dans les sites envahis. La présence d'A. gracilipes coïncide également avec une augmentation des populations de plusieurs parasites d'espèces végétales. Tous ces changements ont eu pour répercussion des changements impressionnants dans la dynamique, la biodiversité et la composition des communautés des sites envahis (O'Dowd et al., 2003; Figure E4.2).





Figure E4.2 : a. site non envahi par la fourmis A. gracilipes b. site après invasion par la fourmis A. gracilipes. Photos tirée de O'Dowd et al. 2003

2.2. Impact des espèces envahissantes et introduites sur l'aire de répartition des espèces

Les processus d'invasion biologique sont largement documentés de par l'expansion parfois spectaculaire de la répartition géographique des espèces envahissantes, et leurs impacts notables au sein des écosystèmes (Nentwig, 2007; Hejda *et al.*, 2009). L'augmentation des déplacements humains a permis le dépassement de barrières physiques naturelles, permettant ainsi à certaines espèces de s'affranchir de limitations géographiques qu'elles n'auraient pas pu outrepasser grâce à leurs seules capacités de dispersion. Parmi les exemples les plus marquants, nous pouvons citer les espèces domestiquées, comme par exemple le chat domestique (Medina *et al.* 2011), ou encore la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*; Murrell *et al.* 2011). Or, qu'elles soient introduites sciemment ou par inadvertance, les espèces envahissantes⁴ peuvent affecter considérablement les écosystèmes indigènes.

En effet, l'introduction d'une nouvelle espèce peut engendrer une pression de prédation et/ou de compétition importante pour certaines espèces indigènes (Hejda *et al.* 2009). Bien que les études portant sur des espèces envahissantes soient abondantes, les hypothèses tentant d'expliquer leur grande capacité invasive restent très discutées. Parmi diverses hypothèses mises en avant par Nentwig (2007), nous pouvons citer celles-ci:

1 – L'hypothèse de "la libération de l'ennemi" part du principe que les espèces envahissantes bénéficient d'un allègement de la pression de régulation qu'elles subissaient dans leur aire d'origine. En effet, les espèces introduites sans prédateurs et/ou parasites associés sont libérées d'une partie de la régulation descendante⁵ qu'elles subissent dans leurs habitats d'origine. Dans le cas où les pressions de régulation descendantes subies par les espèces introduites dans leur nouveau milieu se révèlent moins fortes que celles subies par les espèces indigènes, cela peut permettre une plus grande compétitivité des individus des espèces exotiques sur ceux des espèces indigènes (revue dans Torchin & Mitchell, 2004). Ce genre de phénomène peut également se rencontrer dans le cas de la migration naturelle d'une espèce. De fait, la migration d'une espèce n'est pas nécessairement suivie de la migration de tous ses prédateurs et parasites. Le canal de Suez est un exemple de création d'un nouveau chemin de colonisation, ouvert entre la mer Méditerranée et la mer Rouge, qui a permis le passage de nombreuses espèces et qui se prête bien à l'étude des dynamiques de colonisation. Boussellaa *et al.* (2018) ont mené une étude sur les parasites touchant deux espèces

⁴ Espèce dont la forte prolifération perturbe la biodiversité des écosystèmes naturels ou semi-naturels dans lesquels elle est établie.

⁵ Ou régulation top-down, soit la régulation par pression de consommation.

proches de poisson présentes en Méditerranée : le barracuda européen (*Sphyraena sphyraena*) qui est une espèce indigène de la mer Méditerranée et la bécune obtuse (*Sphyraena chrysotaenia*) qui a été observée en Méditerranée pour la première fois en 1931 et y est considérée comme envahissante. Ils ont comparé l'intensité parasitaire subie par les individus de ces deux espèces et ont également regardé la richesse parasitaire trouvée au sein de ces deux espèces. Leur étude tend à montrer une perte progressive des parasites originaux de la bécune obtuse lors de son arrivée en Méditerranée, puis au cours de sa propagation le long des côtes méditerranéennes. De plus, l'intensité parasitaire qu'elle subit est plus faible que chez le barracuda européen.

- 2 L'hypothèse des « armes nouvelles » postule que les espèces envahissantes arrivent avec des caractères non présents chez les espèces indigènes, leur conférant un avantage vis à vis de ces dernières. Les espèces envahissantes auront alors plus de facilité à coloniser leur nouvel habitat. Schwartz et al. (2017) ont ainsi mis en évidence une meilleure défense biochimique contre les agents de contamination, tels que les bactéries, de l'algue envahissante Sargassum muticum par rapport à l'algue indigène Fucus vesiculosus. Une défense plus efficace face aux potentielles agressions extérieures et contre ses compétiteurs pourrait expliquer la capacité de colonisation de S. muticum.
- 3 **L'hypothèse de « la niche vide »** postule que si la nouvelle espèce exploite des ressources non utilisées par des espèces indigènes, alors elle pourra occuper cette niche vacante dans la communauté envahie. Les "super carnivores" introduits dans des écosystèmes insulaires non adaptés à de forts niveaux de prédation donnent des exemples d'espèces s'appropriant une niche écologique vacante, celle de top-prédateur, et dont la prolifération peut être spectaculaire et avoir des répercussions importantes sur les écosystèmes indigènes. Parmi d'autres exemples, nous pouvons citer notamment l'espèce d'escargot carnivore *Euglandina rosea* (Kinzie 1992; Hadfield *et al.* 1993) ou encore le chat domestique (Medina *et al.* 2011).

Bien que les espèces envahissantes soient généralement des espèces introduites, il existe certains cas où, en fonction de la transformation d'un milieu, de nouveaux canaux de dispersion peuvent se créer et rendre une espèce indigène envahissante. La cochléaire du Danemark (*Cochlearia danica*) en est un bon exemple. Initialement côtière, cette petite Brassicacée a colonisé avec succès l'intérieur des terres par le biais des bords de routes (Cochard 2005; Hohla & Raabe 2012).

Par ailleurs, outre le fait de permettre aux espèces le dépassement des barrières physiques naturelles, l'utilisation du sol et des ressources naturelles par l'homme entraîne également d'autres modifications majeures de l'environnement influençant directement les espèces et leurs répartitions géographiques.

2.3. Influence de la fragmentation et de l'exploitation de l'habitat sur la répartition géographique des espèces

L'utilisation que l'homme fait du territoire peut créer de nouvelles barrières physiques non naturelles que l'on appellera anthropiques. Les routes et autoroutes, les villes, l'industrialisation des territoires ou encore les barrages fluviaux forment en partie ces nouvelles barrières à la dispersion, et diminuent la surface d'habitats favorables que peuvent occuper les espèces sauvages. L'exploitation des ressources naturelles - telles que la sylviculture, les activités agricoles qui occupent de grandes surfaces quasi mono-spécifiques et sur lesquelles sont parfois répandues des pesticides, ou encore les pâturages - est également source de fragmentation et de diminution de la surface, voire de la qualité, des habitats naturels. Cette fragmentation et cette diminution des surfaces des habitats naturels modifient la connectivité entre habitats et réduisent la taille des populations (revue dans Fahrig, 2017). Ainsi, Standish et al. (2007) ont montré que dans le cas d'anciennes parcelles agricoles en Australie, la fragmentation de l'habitat et la présence résiduelle de semences compétitrices non-indigènes dans le sol peuvent entraver les capacités de recolonisation du milieu par les espèces autochtones. Cet aspect de l'influence humaine sur l'environnement est de plus en plus étudié et pris en compte dans le cadre de la mise en place de plans de gestion des habitats naturels, comme nous le montre la création de projets et de plans nationaux d'actions visant à permettre la préservation de la biodiversité ainsi que le maintien d'une relative continuité écologique entre les habitats. Entre autres projets, nous pouvons citer pour exemples sur le territoire français : « la trame verte et bleue » (Sordello & Trombert 2017) ou encore le « projet Maculinea » (Ministère Français de l'Ecologie, 2015).

L'un des effets prédits de la fragmentation de l'habitat est une diminution de la diversité génétique au sein de populations isolées, pouvant être peu denses, et une augmentation de la différenciation génétique entre populations. En effet, l'isolement géographique des populations peut entraver les flux de gènes sur une partie de l'aire de répartition de l'espèce, pouvant entrainer un appauvrissement génétique intra-population par dérive génétique. A titre d'exemple, Zachos et al. (2006) ont étudié la diversité génétique d'une petite population de cerf rouge issue de quelques migrants provenant d'une population adjacente et localisée dans le nord de l'Allemagne. Cette population est fortement isolée géographiquement par des routes et autoroutes. Zachos et al. (2006) ont ainsi mis en évidence une variabilité génétique très faible comparativement à d'autres populations européennes, y compris la population d'origine, une taille efficace de seulement 7 individus et une forte dépression de consanguinité. Or, on s'attend à ce que des populations avec une faible diversité génétique soient plus sujettes à la dérive génétique et qu'elles aient moins de

capacités d'adaptation face à un changement environnemental en cas de perturbations écologiques majeures comme dans le cas des changements climatiques. Ces populations seraient alors plus exposées à des risques d'extinction. L'importance que peuvent revêtir les flux de gènes entre populations a par exemple été illustrée par Bontrager & Angert (2019). Ces chercheurs ont en effet mis en évidence le gain que les flux géniques entre populations, et notamment des populations centrales vers les populations marginales, peuvent apporter vis-à-vis de la diversité génétique adaptative au sein de populations situées en limite nord de l'aire de répartition de l'Onagracée Clarkia pulchella. En effet, sur un terrain expérimental, situé dans le nord de l'aire de répartition de C. pulchella, les descendants issus de croisements entre individus provenant d'habitats centraux généralement soumis à de fortes températures et des individus provenant de populations de la limite nord de l'aire de répartition ont présenté une plus grande vigueur lors de fortes chaleurs, relativement aux descendants issus de croisements entre individus provenant uniquement de populations du nord de l'aire de répartition. Cette étude met également en évidence, dans un milieu où les températures étaient contrôlées, que les descendants issus de croisements inter-population ont présenté une vigueur plus grande que ceux issus de croisement intra-population (Bontrager & Angert 2019). Ceci suggère un effet bénéfique des flux de gènes entre populations génétiquement différenciées.

Toutefois, dans certains cas la fragmentation de l'habitat en limite d'aire de répartition peut être bénéfique aux populations. La diminution des flux de gènes en limite de répartition peut parfois augmenter la probabilité de mise en place d'une adaptation locale, en empêchant l'arrivée massive de gènes mal-adaptés du centre de l'aire de répartition dans les populations en limite de cette aire. Sexton et al. (2011) ont ainsi mis en évidence expérimentalement, chez la Scrofulariacée Mimulus laciniatus, qu'un flux de gènes des populations de centre d'aire de répartition vers des populations d'une limite d'aire de répartition présentant des température plus élevées, avait pour conséquence une diminution de la valeur sélective⁶ des descendants au sein de ces habitats de limite d'aire. Cette étude soutient donc l'hypothèse selon laquelle les flux de gènes peuvent contrecarrer l'adaptation locale. Sexton et al. (2011) insistent toutefois sur l'influence positive que pourraient avoir des flux de gènes entre individus de populations différentes mais se situant toutes à cette limite d'aire de répartition. De fait, dans cette étude, une reproduction croisée entre individus de différentes populations de cette limite d'aire de répartition avait pour conséquence une augmentation de la

⁶ La valeur sélective correspond à l'espérance de la contribution relative aux générations ultérieures d'une classe phénotypique ou génotypique d'individus. Elle est estimée, suivant les situations, par une ou plusieurs composantes (survie, fertilité, nombre de descendants à la génération suivante, ...) associées à la classe considérée.

valeur sélective des descendants de ce croisement vis-à-vis de descendants issus de croisements intra-population.

2.4. Influence de la pollution sur la répartition géographique des espèces

La pollution d'origine anthropique est également une perturbation importante des conditions abiotiques des habitats. Or, un changement des conditions abiotiques du milieu aura des répercussions sur les espèces pouvant l'occuper, modifiant ainsi les conditions biotiques de ce milieu et transformant en profondeur l'écosystème précédemment établi dans ces habitats (Collins & Russell, 2009; Danner *et al.*, 2019).

La contamination par les métaux lourds, les pesticides, les engrais, et tout ce qui peut entrainer un changement dans le pH ou la composition chimique du milieu, peut entrainer un stress qui aura un impact sur la valeur sélective des individus y vivant. La pollution due au salage hivernal est un exemple parmi d'autres de pollution d'origine anthropique (Trombulak & Frissell, 2000). L'effet que le salage peut avoir sur les habitats avoisinant les routes a été notamment mis en évidence par Collins & Russell (2009) qui ont montré que certaines espèces d'amphibiens sont plus touchées par la pollution au sel que d'autres. Ainsi, les communautés d'amphibiens occupant les étendues d'eau proches des routes et autoroutes ont vu leur richesse spécifique diminuer suite à la pollution saline due au lessivage des sols après les salages hivernaux. La pollution, qui représente un stress souvent important pour les espèces présentes dans l'habitat pollué, peut parfois être également source d'opportunité de colonisation pour de nouvelles espèces. En effet, si le salage hivernal des routes a une influence négative sur la répartition des espèces d'amphibiens, il a en revanche permis, en interaction avec le moyen de dispersion que représentent les transports automobiles, la création d'un couloir de colonisation pour une petite Brassicacée initialement côtière, la cochléaire du Danemark (Cochlearia danica, Cochard 2005; Von Der Lippe & Kowarik 2007).

2.5. Effets synergiques des perturbations environnementales sur la répartition des espèces

Il ne faut cependant pas perdre de vue que ces différentes perturbations de la répartition géographique des espèces n'agissent pas seules, mais en interaction les unes avec les autres. Mantyka-Pringle *et al.* (2012) mettent ainsi en avant l'effet conjoint de la fragmentation de l'habitat et des changements climatiques. Ces auteurs montrent en effet, au travers d'une méta-analyse, que l'influence de la fragmentation augmente dans un milieu lorsque les températures maximales y sont

plus fortes, et qu'au contraire il est moins important lorsque les précipitations moyennes et/ou minimales augmentent.

Dans un autre ordre d'idée, Guo et al. (2018) mettent en évidence un effet synergique de la déforestation et du changement climatique sur les mouvements des aires de répartition des espèces de sous-bois. En effet, le couvert forestier atténue la température au sol. De fait, la conjugaison des effets de l'augmentation des températures due au changement climatique et de la déforestation augmente la vitesse de migration de l'aire de répartition de certaines espèces de sous-bois qui subissent plus fortement les effets du réchauffement climatique en l'absence de la protection de la canopée. Le Crithme maritime (*Crithmum maritimum*) est un exemple d'espèce végétale colonisant les côtes nord de l'Europe depuis des habitats stables en Méditerranée et sur les côtes Atlantiques de l'Europe. Il semble bénéficier à la fois du réchauffement climatique et de l'anthropisation des côtes (Kadereit et al., 2005; observations personnelles).

2.6. Les différentes dynamiques de populations observées en limite d'aire de répartition géographique

En fonction de la réponse des espèces face aux changements environnementaux qu'elles subissent, les aires de répartitions géographiques sont donc amenées à rester statiques ou à se modifier. Il existe ainsi deux grands types de limites d'aires de répartition : les limites stables et les limites dynamiques. Au sein des limites dynamiques l'on peut distinguer deux sous-catégories de limites d'aires : (1) les fronts de rétractation ou limites régressives, où les populations deviennent plus rares et/ou plus petites suite à une évolution défavorable des conditions environnementales pour l'espèce ; (2) les fronts de colonisation ou limites en expansion, qui correspondent à la colonisation de nouveaux habitats au-delà de la limite de répartition originale, conduisant à un déplacement ou à une expansion de l'aire de répartition des espèces.

Une phase de migration réussie avec succès passe par trois étapes: (i) une dispersion efficace permettant d'atteindre de nouveaux habitats favorables à l'espèce, (ii) une capacité à croitre et se reproduire dans les nouveaux habitats colonisés, conduisant à la formation de nouvelles populations stables, (iii) l'évolution potentielle vers une forme d'adaptation locale permettant la pérennisation des nouvelles populations (Pannell 2015; Chuang & Peterson 2016; Estrada *et al.* 2016). Pour comprendre ce qui se passe au niveau des limites d'aires dynamiques, il est alors intéressant de se pencher sur l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces. Ces traits sont généralement liés à la dispersion et la reproduction, et varient le long de l'aire de répartition géographique des espèces (Phillips et al. 2010). Dans le cas des plantes, qui sont des espèces sessiles et pour lesquelles l'autofécondation est parfois possible, l'évolution conjointe de ces deux traits

d'histoire de vie peut avoir un impact primordial dans leur capacité de colonisation et d'adaptation à la fragmentation souvent observée en limite d'aire de répartition géographique (Hargreaves & Eckert 2014).

3. Comment varient les traits d'histoire de vie le long d'une aire de répartition géographique ?

Les traits d'histoire de vie d'un individu décrivent les différentes étapes de son cycle de vie, comme par exemple sa vitesse de croissance juvénile, sa capacité de dispersion, le temps avant qu'il n'atteigne la maturité sexuelle ou sa fécondité. Il s'agit généralement de tout trait morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel et ayant un effet sur la performance individuelle (Estrada et al. 2016). L'étude des traits d'histoires de vie permet donc d'expliquer en partie comment les différences phénotypiques ou génétiques observées sont reliées à la valeur sélective des individus. Les variations phénotypiques observées entre individus peuvent être l'œuvre de la plasticité phénotypique ou de l'adaptation locale (cf. Encadré 5, Angert et al., 2011).

Le déplacement de l'aire de répartition d'une espèce, à la suite de la modification de sa niche écologique, passe par sa capacité à coloniser de nouveaux habitats. Or la colonisation de nouveaux habitats est déterminée par le nombre de propagules dispersées, leur distance de dispersion ainsi que la croissance et la reproduction des individus arrivant dans ces nouveaux habitats (Clark 1998; Angert et al. 2011). Dans ce projet de thèse, nous nous concentrerons seulement sur quelques traits d'histoire de vie que sont la dispersion, la phénologie, le régime de reproduction, la fécondité et la survie.

Encadré 5:

Adaptation versus plasticité phénotypique

L'adaptation et la plasticité phénotypique sont deux processus de réponse naturelle que les espèces ont à leur disposition pour faire face aux changements environnementaux. La plasticité phénotypique représente une capacité de réponse à court terme des espèces pour lesquelles un même génotype ne donnera pas le même phénotype en fonction de l'environnement dans lequel il se trouvera (Figure E5.1). L'adaptation, quant à elle, est un processus engendrant une réponse à long terme fondée sur la sélection naturelle et l'évolution génétique des caractères adaptatifs pour un environnement donné. Les individus les mieux adaptés à cet environnement ceux qui présenteront la valeur sélective la plus élevée parmi tous les individus présents dans cet environnement (Figure E5.2).

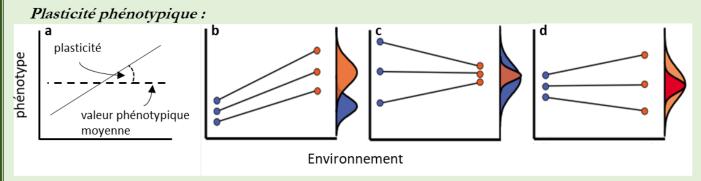


Figure E5.1 : a. expression de la plasticité dans les normes de réaction (tiré de Pigliucci, 2001) b-d. normes de réaction représentant des changements dans la moyenne et/ou la variance du phénotype exprimé d'un trait, au sein d'une population dans son environnement d'origine (en bleu) et à la suite d'un changement de son environnement (en orange). b. augmentation de la moyenne et de la variance c. diminution de la variance et moyenne inchangée d. augmentation de la variance et moyenne inchangée. Tiré de Fordyce 2006

Adaptation:

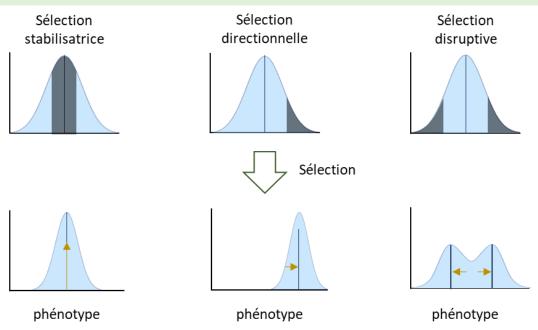


Figure E5.2 : Effet, dans un environnement donné, des différents types de sélection sur l'expression phénotypique d'un caractère dans une population dont la distribution phénotypique est représentée en bleue. La partie foncée des courbes représente les valeurs phénotypiques favorisées par la sélection et les flèches représentent le déplacement de la distribution des valeurs phénotypiques exprimées au sein de la population au cours du temps.

3.1. Evolution de la capacité de dispersion en limite d'aire dynamique de répartition géographique

Il existe plusieurs patrons de dispersion observés en front de colonisation (Figure 4). Plusieurs hypothèses, en relation avec ces patrons, peuvent expliquer la variation des capacités de dispersion du centre vers une limite dynamique d'aire de répartition d'espèces biologiques. Certaines de ces hypothèses sont développées ci-dessous ainsi qu'en Figure 4.

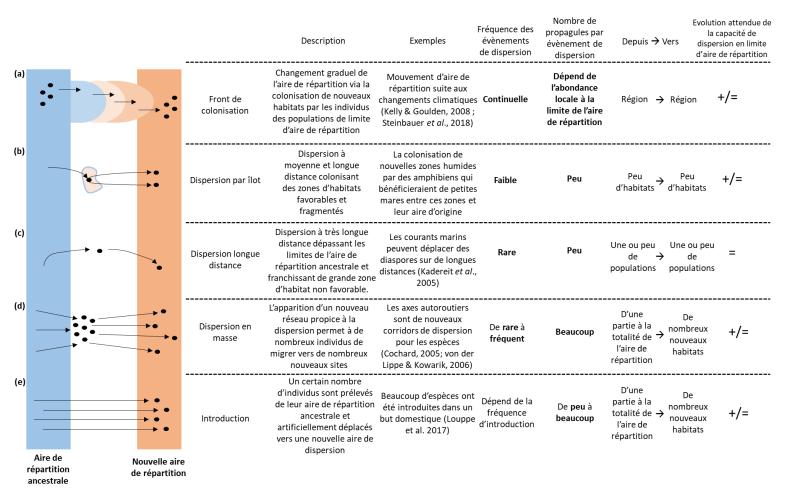


Figure 4 : Divers exemples de motifs de dispersion au-delà de l'aire de répartition ancestrale d'une espèce biologique. Dans la dernière colonne portant sur l'évolution attendue de la capacité de dispersion "=" signifie qu'aucun changement n'est spécifiquement attendu, "+" signifie que l'on s'attend à une augmentation de la capacité de dispersion. (adapté de Wilson *et al.* 2009).

3.1.1. Hypothèse du village olympique

L'hypothèse du village olympique part du postulat que les individus présents au niveau du front de colonisation y sont, précisément car leur capacité de dispersion accrue leur a permis d'y parvenir (Phillips et al., 2010). Ainsi les individus localisés au niveau du front de colonisation font partie des individus possédant une forte capacité de dispersion. Etant réunis en un même point géographique, ces individus vont avoir tendance à se reproduire entre eux. Dans le cas où leurs capacités de dispersion sont héritables, le résultat de ces appariements assortatifs serait une production de descendants présentant des capacités de dispersion plus importantes que celles des individus situés au centre de l'aire de répartition. Ainsi, si le procédé se répète au fur et à mesure des générations et de l'avancée du front de colonisation, nous nous attendons à observer une augmentation des capacités de dispersion en limite de colonisation (Figure 5). Cet effet est notamment attendu dans les cas de dispersion présentés en Figure 4a, 4b et potentiellement 4d.

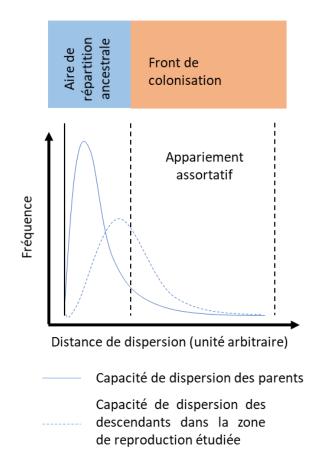


Figure 5 : Schématisation de l'hypothèse du village olympique. La capacité de dispersion des individus de la première génération d'individus colonisateurs (G1) (ligne bleue pleine) sur un front de colonisation, induit un appariement assortatif entre les individus dispersifs de cette G1. Si les capacités de dispersion sont héritables alors les descendants de la G1, la génération G2, issus des génotypes les plus dispersifs de la G1 auront des capacités de dispersion moyenne supérieures à celles de la G1 (ligne bleue en pointillées). Adaptée de Phillips et al. (2010).

En faisant abstraction de la compétition inter-spécifique, une faible densité de populations au sein d'habitats nouvellement colonisés en limite d'aire de répartition pourrait entrainer deux effets qui ont des résultats opposés sur la dynamique de colonisation : (i) une baisse de la compétition intra-spécifique, ce qui augmentera le nombre de descendants de chaque individu, et (ii) un effet Allee qui aura un impact négatif sur la valeur sélective des individus présents dans ces populations de limite d'aire de répartition (Travis & Dytham 2002).

L'hypothèse du "Village Olympique" ne peut cependant pas être généralisée. En effet, cette hypothèse est particulièrement attendue dans le cas d'espèces envahissantes et/ou généralistes, sans contraintes d'interactions biotiques spécifiques et avec peu de contraintes dans l'obtention de ressources. Néanmoins, dans la plupart des cas, de nombreux facteurs temporisent

cet effet. Par exemple, la faible disponibilité en graines et la compétition interspécifique en limite d'aire de répartition pour plusieurs espèces de conifères pourrait, entre autres, être une cause de ralentissement de l'expansion de leurs aires de répartition suite au réchauffement climatique (Kroiss & HilleRisLambers 2015; Krapek & Buma 2018).

3.1.2. Caractéristiques des limites d'aire de répartition pouvant freiner la sélection pour une plus grande capacité de dispersion sur les fronts de colonisation

Dans le cas d'une espèce non généraliste, une "poursuite" stricte de sa niche écologique suite à une modification de celle-ci (Figure 4a) présente plus de contraintes que dans le cas d'une espèce généraliste. Il faut prendre en compte (i) l'histoire démographique et évolutive de l'espèce dans son aire de répartition ancestrale, (ii) la contrainte représentée par les interactions biotiques qui auront une influence sur la migration de l'aire de répartition de l'espèce, (iii) la vitesse de déplacement géographique de la niche écologique de l'espèce induite par sa modification. Ces contraintes pourraient défavoriser une sélection pour une plus forte capacité de dispersion en limite d'aire de répartition (Hargreaves & Eckert 2014):

(i) L'histoire démographique et évolutive : dans le cadre de la théorie du centre abondant, il est souvent admis que la qualité de l'habitat ainsi que la densité de population diminuent du centre vers la limite de l'aire de répartition de l'espèce (Brown 1984). Dans ces conditions, les populations de limite d'aire peuvent présenter un faible taux d'accroissement qui peut avoir un impact négatif sur la vitesse de migration du front de colonisation. En effet, cela peut notamment engendrer une faible disponibilité de propagules, disponibilité qui affecte la probabilité de dispersion. Ainsi la vitesse de migration serait positivement corrélée avec la disponibilité en habitats au-delà de la limite de répartition actuelle, mais aussi avec la densité de population à cette limite (Kroiss & HilleRisLambers 2015). De plus, dans le cas d'un front de colonisation dû au déplacement géographique de la niche écologique, les populations initialement situées en limite stable de répartition, et à présent situées sur le front de colonisation, bénéficient d'une augmentation de la qualité de leur habitat. L'augmentation de la qualité de l'habitat additionnée à une densité de population initialement faible peut privilégier une évolution vers une faible capacité de dispersion et une augmentation de l'investissement reproducteur. La propagation du front de colonisation se fait alors par simple diffusion comme le montre la Figure 6.

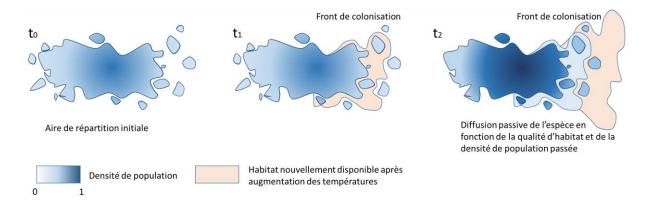


Figure 6 : Schématisation de la diffusion d'une espèce suite à l'augmentation de la plage géographique occupée par sa niche fondamentale dans un contexte de réchauffement climatique.

(ii) Les interactions biotiques: au sein de leur aire de répartition ancestrale, les espèces ont co-évolué en interaction avec les autres espèces présentes dans leur milieu. Ainsi, dans le cadre d'une migration suivant la niche climatique, les espèces d'un même écosystème et possédant les mêmes affinités climatiques seront susceptibles de migrer de façon plus ou moins concomitante pour peu qu'elles présentent les mêmes capacités de dispersion. Dans le cas de la migration concomitante d'espèces en compétition interspécifique par exemple, les individus composant le front de colonisation feront à la fois face à de nouveaux compétiteurs déjà présents dans les habitats nouvellement colonisés et pouvant y être mieux adaptés, mais également à leurs anciens compétiteurs ayant suivi un front de colonisation similaire au leur. La pression de compétition pourrait alors être plus importante sur le front de colonisation qu'au sein de l'aire de répartition d'origine et aboutir à une sélection allant contre une augmentation de la dispersion. Dans le cas d'interaction plantes-pollinisateurs, une migration non concomitante pourrait augmenter les risques de limitation pollinique.

(iii) La modification de la niche écologique : l'espèce peut coloniser de nouveaux habitats là où les conditions environnementales lui sont devenues favorables. Néanmoins, les propagules arrivant dans un milieu qui ne leur est pas favorable, au-delà de leur niche fondamentale, auront une probabilité de survie et de reproduction très faible voire nulle.

Les espèces présentant initialement de fortes capacités de dispersion, que ce soit en termes de nombre de propagules dispersés ou en termes de distance parcourue par les propagules, sont avantagées au niveau des fronts de colonisation (Figure 4b, 4c et 4d). Il n'est alors pas attendu que ces capacités changent. Une capacité de dispersion à longue distance permet d'atteindre, et possiblement de coloniser, plus facilement de nouveaux habitats favorables au-delà de l'ancienne limite de répartition de l'espèce, ceci même dans le cas d'une fragmentation de l'habitat. Une

dispersion massive, quant à elle, augmentera les probabilités d'implantation de nouvelles populations avec le bagage génétique suffisant pour permettre leur adaptation et leur stabilisation.

Le cas de figure des espèces introduites (Figure 4e) est à mettre à part car les individus sont transportés dans un nouvel environnement artificiellement, sans aucune forme de sélection préalable à la dispersion. L'évolution que présenteront les capacités de dispersion dépend du bagage génétique avec lequel les individus seront introduits et des conditions rencontrées dans leur nouvel habitat. Dans le cas où elles deviendraient envahissantes, on peut s'attendre à ce qu'elles suivent le patron évolutif proposé par l'hypothèse du village Olympique et donc que les capacités de dispersion augmentent en limite d'aire de répartition. Pour exemple, Huang et al. (2015) ont montré, chez la liane américaine Mikania micrantha introduite à Hong Kong au XIX^e siècle et depuis devenue envahissante en Chine, une augmentation de la capacité de dispersion dans les populations de son front de colonisation.

Le cas des limites d'aires de répartition en régression est différent car il ne s'agit pas d'un contexte d'augmentation des habitats colonisables mais d'une baisse de couverture et/ou de qualité de l'habitat.

3.1.3. Evolution des capacités de dispersion sur un front de rétractation

Les fronts de rétractation semblent avoir été moins étudiés que les fronts de colonisation. La contraction des aires de répartition semble plus être issue de l'extinction de populations locales que de la migration des individus vers le centre de l'aire de répartition (Hampe & Petit 2005; Hargreaves & Eckert 2014; Vilà-Cabrera et al. 2019). L'extinction des populations peut être due à une diminution de la qualité des habitats en limite d'aire de répartition géographique, augmentant de fait les conditions stressantes à ces limites d'aires. Cette augmentation des conditions stressantes entrainera une diminution progressive de la probabilité de survie et/ou de reproduction des individus composant les populations des fronts de rétractation jusqu'à ce que leur taux d'accroissement devienne négatif.

Dans ce contexte, la fragmentation de l'habitat ne laisse que quelques populations isolées les unes des autres dans des habitats favorables, géographiquement séparés par des zones d'habitats non favorables. Cette fragmentation de l'habitat conduit à une augmentation des risques liés à la dispersion et peut conduire à une sélection pour une dispersion réduite dans ces habitats fractionnés (Cheptou *et al.* 2008). Toutefois, un modèle conceptuel développé par Hargreaves & Eckert (2014) met en avant la possibilité d'une augmentation de la capacité de dispersion des espèces en limite régressive. Ce modèle suppose qu'une migration progressive de la projection

géographique de la niche écologique pourrait être à l'origine d'une augmentation de la capacité de dispersion dans toute l'aire de répartition, et notamment en limite d'aire régressive. En effet, si l'on suppose que les individus sont adaptés à leurs conditions locales, lors de la migration de la niche écologique de l'espèce, les individus les moins dispersants disparaîtront. Ainsi seuls les individus les plus dispersants survivront au sein des habitats mitoyens vers lesquels ils auront migré. Toutes choses étant égales par ailleurs, les individus dispersants, arrivant dans un habitat qui leur est favorable, devraient être sélectionnés par rapport aux individus non dispersants n'étant plus adaptés aux nouvelles conditions locales. Sous l'hypothèse d'une diminution de la qualité de l'habitat en limite d'aire de répartition, l'augmentation de la capacité de dispersion devrait alors être plus rapide en limite qu'en centre d'aire de répartition où la variation de la qualité de l'habitat reste minime (Hargreaves & Eckert 2014).

Il est à noter que la dispersion spatiale n'est pas la seule forme de dispersion exprimée par les espèces végétales. En effet, pour certaines espèces une dispersion temporelle est également possible au travers des banques de graines.

3.1.4. La dormance

La dormance est un état de latence pendant lequel le développement de l'individu entre en stase. Dans le cas d'une dormance de la graine, l'effet est un décalage de la date de germination jusqu'à la levée de la dormance (Bradford & Nonogaki 2007). En fonction des espèces, la levée de la dormance peut passer par différents signaux. Ces signaux permettront à la graine de sortir de son état de stase et de reprendre son développement qui aboutira à sa germination lorsque les conditions favorables seront réunies. Les graines n'ayant pas subi de levée de dormance constituent une banque de graines dans le sol et peuvent étaler leurs germinations sur plusieurs années, le temps de cet étalement étant espèce-dépendant (Baskin & Baskin 1998). Le mécanisme de la dormance disperse donc les germinations dans le temps, réduisant de fait la compétition intra-spécifique et potentiellement aussi la compétition entre individus apparentés, tout comme le risque d'une extinction dans le cas de variations environnementales interannuelles extrêmes. On peut alors s'attendre à ce que la dormance soit favorisée dans les milieux présentant des variations environnementales temporelles (Venable & Brown, 1988; Vitalis *et al.* 2013). La levée de la dormance peut être induite par divers signaux environnementaux en fonction des espèces, le froid,

_

⁷ Il ne faut pas confondre dormance et inhibition de la germination : l'inhibition de la germination est induite par l'absence de la réunion des conditions favorables nécessaires à la germination, tandis qu'une graine en dormance ne germera pas, même si ces conditions sont réunies, tant que la dormance ne sera pas levée.

la sécheresse et le feu en sont des exemples répandus. Les conditions environnementales auxquelles sont confrontées les individus étant variables au sein de leurs aires de répartition géographiques, notamment en ce qui concerne les facteurs de température et d'hygrométrie, la dormance peut donc varier fortement entre les populations (Wagmann *et al.*, 2012; Cochrane *et al.* 2015).

En admettant que les conditions environnementales sont moins favorables en limite d'aire de répartition, on peut donc s'attendre à ce que la dormance augmente au niveau de ces limites. Cependant, si certaines études montrent une évolution de la dormance corrélée à un gradient climatique (Wagmann *et al.* 2012), cette variation conditionnée par un gradient environnemental n'est pas la règle. Parfois, les changements observés dans l'expression de la dormance ne peuvent être prédits par les conditions environnementales et semblent plus être idiosyncratiques (Cochrane *et al.* 2015).

Outre les processus spatio-temporels de dispersion, la valeur sélective des individus et sa variation le long de l'aire de répartition des espèces conditionnera également la dynamique de ces aires de répartition.

3.2. Valeur sélective et régime de reproduction en limite d'aire de répartition

De nombreux paramètres entrent en jeu dans la transmission du patrimoine génétique. La survie, la fertilité et le nombre de descendants font partie de ces paramètres.

3.2.1. Importance de la phénologie dans la valeur sélective des végétaux

Fenner (1998) met en avant l'importance de l'étude de la phénologie de l'ensemble des phases du cycle de vie des végétaux et met en exergue que celle-ci peut trouver une explication au regard de la communauté d'espèces dans laquelle évoluent les plantes étudiées. Réciproquement, l'étude de la phénologie permet de mieux comprendre les interactions pouvant exister au sein d'un milieu entre les différentes espèces en présence. Fenner (1998) évoque notamment l'importance que la synchronie ou l'asynchronie de ces phases, au sein d'une espèce et entre espèces, peut avoir sur la valeur sélective des individus en fonction de leurs interactions biotiques.

La date de germination des plantules est déterminante pour la survie et la capacité de reproduction des plantes. Baskin & Baskin (1972) ont suivi le cycle de vie, dans une clairière en milieu naturel, d'une population de Brassicacée (*Leavenworthia stylosa*) pendant l'année 1970. Ils ont mis en évidence que le taux de survie des plantules émergeant précocement en juillet était plus faible que le taux de survie des plantules émergeant à partir de septembre. Ils ont également mis en

avant que si le taux de survie des plantules précoces était faible, celles qui survivaient produisaient plus de fruits et de graines que les plantules tardives. Marks & Prince (1981) ont également mis en évidence, dans une population de laitue scariole (*Lactuca serriola*), en jardin expérimental mimant la compétition naturelle, que les plantules germant en hiver ont un taux de survie plus faible mais une capacité de reproduction plus élevée que les plantules émergeant au printemps. A la lumière de leurs résultats et de ceux de plusieurs autres études, Marks & Prince (1981) supposent alors que la capacité de reproduction des individus serait corrélée positivement à la durée de la phase végétative de la plante. Cette hypothèse expliquerait la forte capacité de reproduction des individus précoces. Malgré cela, la précocité de la phénologie de germination reste limitée du fait du fort taux de mortalité induit par des conditions environnementales inappropriées à la survie des plantules (Baskin & Baskin 1972; Marks & Prince 1981).

a. Effet de la phénologie de germination et de la croissance végétative sur la compétition intra et inter-spécifique

L'acquisition des ressources chez les plantes se fait au travers du réseau racinaire et des échanges gazeux entre l'air et les parties aériennes capables de photosynthèse. La phénologie régissant la croissance de ces deux types d'organes est donc importante pour la survie et la finalisation du cycle de vie des plantes. Suite à des expériences de compétition entre espèces végétales pérennes et annuelles en serre, Harris (1977) montre que la phénologie racinaire des espèces annuelles étudiées leur permet de s'affranchir d'une partie de la compétition interspécifique exercée par les espèces pérennes. Si l'on prend l'exemple des Poacées Agropyron spicatum, espèce pérenne, et Bromus tectorum L., espèce annuelle, A. spicatum montre une compétitivité plus faible que B. tectorum en milieu naturel. En effet, Harris (1977) montre en laboratoire que les racines primaires de B. tectorum poussent plus rapidement et atteignent plus vite de plus grandes profondeurs que celles de A. spicatum. De plus, les racines de la plante annuelle continuent leur croissance durant l'hiver, contrairement à celles de la plante pérenne. Les plantules de A. spicatum ne survivent ensuite pas ou peu à leur premier été, du fait de la sécheresse du sol entrainée par le drainage de l'eau par les racines de B. tectorum. Un grand nombre de semis viables, une germination et une croissance racinaire rapide exercent donc une forte pression sur les ressources disponibles. Ceci réduit la probabilité de survie des autres espèces, surtout pour les espèces à germination tardive et à croissance lente comme A. spicatum. La viabilité des graines et la vitesse de germination et de croissance racinaire seront donc les premiers déterminants de l'occupation d'un site par diverses espèces végétales. Ceci peut notamment expliquer en partie les capacités de colonisation de certaines plantes envahissantes. Perglová et al. (2009) ont ainsi comparé les premiers stade du cycle de vie de quatre espèces d'Impatientes (Impatiens) dont trois présentent différents degrés de capacités invasives en Europe. Ces chercheurs ont montré que les espèces envahissantes présentaient non seulement des taux de germination bien supérieurs à ceux de l'espèce non envahissante, mais également une tendance à présenter une vitesse de germination plus grande. Une explication évoquée par Harris (1977) et pouvant expliquer la sélection pour une germination précoce et une croissance racinaire rapide chez les espèces annuelles de son étude est le fait que la persistance des espèces annuelles sur les sites dépend de leurs capacités à recoloniser le sol, année après année, via la germination et l'implantation des descendants des années précédentes. Une grande partie des plantes pérennes, une fois implantées, ont la possibilité d'étendre leur distribution spatiale, non pas seulement par germination des graines issues de la reproduction sexuée, mais aussi par le biais d'une propagation asexuée.

b. Effet de la date de floraison sur la reproduction des plantes à fleurs

Les conditions abiotiques telles que la température, l'hygrométrie ou la photopériode, déterminent en grande partie les dates de floraison et de fructification (revue dans Chuine, 2010). Néanmoins, les conditions abiotiques ne sont pas les seules pressions de sélection intervenant dans la détermination de la date de floraison. Lors de la phase de reproduction, diverses plantes à fleurs ont besoin d'un vecteur biotique de pollinisation, ce qui nécessite la concomitance de la présence des pollinisateurs et des fleurs matures. Nonobstant, la disponibilité des pollinisateurs ne représente pas la seule interaction biotique pouvant faire pression sur les dates de floraison et de fructification. En effet, la présence d'herbivores ou de prédateurs de graines peut également influencer la phénologie de la phase de reproduction des plantes (revue dans Elzinga *et al.* 2007).

Les pressions de sélection pesant sur la date de floraison et sur la date de fructification sont donc multiples. La date de floraison est alors un compromis induit par ces différentes pressions (Walther 2010). En compilant plusieurs études, Elzinga *et al.* (2007) mettent en évidence la complexité des réponses phénologiques face aux diverses pressions biotiques subies. La date de floraison est fortement influencée par les conditions abiotiques. Toutefois, en fonction de la pression de prédation et de la compétition pollinique, les végétaux peuvent afficher diverses stratégies d'évolution de la phénologie de floraison : (i) un décalage du pic de floraison permet à certaines espèces un évitement partiel de la prédation ; (ii) un étalement de la floraison qui diminue l'attrait du "parterre" de fleurs pour les prédateurs, mais qui diminue potentiellement aussi l'attrait pour les pollinisateurs et la disponibilité en partenaires sexuels ; (iii) une synchronisation accrue de la floraison peut diminuer les probabilités individuelles de prédation par effet de "saturation" ou de "satiété" chez le prédateur. A titre d'exemple, Lacey *et al.* (2003) mettent en avant chez le plantain lancéolé (*Plantago lanceolata*) une corrélation positive entre vitesse de germination et poids des

graines ainsi qu'une relation positive entre la date de production des graines et leur poids. Les graines produites en début de saison sont plus légères que les graines produites en fin de saison. On pourrait alors supposer que les graines produites en fin de saison, possédant plus de ressources internes à allouer à la germination, seraient favorisées par rapport aux graines produites en début de saison. Ainsi, à long terme et si le caractère est héritable, on pourrait s'attendre à observer un décalage du pic de floraison plus tard dans la saison, conférant ainsi une plus grande probabilité de germination et de survie aux descendants. Cependant, cette même étude a mis en évidence une plus forte prédation des graines en fin de saison de floraison. L'action conjointe de ces deux pressions de sélection pourrait en partie expliquer l'étalement de la floraison observé chez cette espèce (Lacey et al. 2003).

La phénologie de floraison semble capable d'évoluer relativement rapidement et peut montrer une variation au sein de l'aire de répartition des espèces, variation correspondant souvent à un gradient nord-sud (revue dans Levin, 2006). En compilant des études portant sur la phénologie et ses variations au sein des aires de répartition des espèces, Chuine (2010) met notamment en avant la variabilité des traits phénologiques observées le long de gradients climatiques, mais également la variabilité génétique associé à ces traits et leur forte héritabilité. Mimura & Aitken (2010) ont ainsi mis en évidence, grâce à des expérimentations en chambre de culture, une adaptation locale et une plasticité adaptative de la date de débourrement de l'épinette de Sitka (Picea sitchensis) en réponse aux variations des conditions climatiques observées dans son aire de répartition. La variabilité phénologique souvent observée entre populations d'une même espèce et au sein des populations, ajoutée à l'héritabilité de ces caractères phénologiques, confère à ces derniers un fort potentiel d'évolution rapide qui pourrait permettre aux espèces de suivre les changements climatiques en cours (Levin 2006; Chuine 2010). L'expérience de résurrection menée par Thomann et al. (2015), en est un bel exemple. Cette étude a en effet montré un changement sur 20 ans de la date de floraison du bleuet, les individus fleurissant plus précocement suite au réchauffement climatique. Une telle capacité d'adaptation est capitale face aux changements climatiques récents ou dans le cadre d'un front de colonisation le long d'un gradient climatique.

Par ailleurs, le régime de reproduction est également déterminant dans la capacité de colonisation de nouveaux milieux et la constitution génotypique des populations, et définira en partie l'intensité de la dérive génétique subie par les populations. Une évolution du régime de reproduction des individus conduisant vers une augmentation de l'autofécondation dans des populations où il existe une limitation pollinique, généralement attendue en limite d'aire de répartition des espèces, permettrait une assurance à la reproduction (Baker 1955).

3.2.2. Evolution du régime de reproduction chez les végétaux en limite d'aire de répartition géographique

Il existe trois types de régimes de reproduction : l'allofécondation stricte, l'autofécondation stricte et un régime de reproduction mixte qui présente un gradient de variation dans le taux d'autofécondation réalisé par les individus (Goodwillie *et al.* 2005; Grossenbacher *et al.* 2015; Moeller *et al.* 2017).

L'autofécondation confère une indépendance des individus vis-à-vis des partenaires pour la reproduction sexuée. L'allofécondation permet au contraire un brassage génétique au sein de la population et une diminution des risques liés à la dépression de consanguinité⁸. Toutefois, les individus présentant un régime de reproduction strictement allofécondant sont dépendants de la disponibilité des partenaires pour la reproduction. Un régime de reproduction mixte conjugue une pollinisation par allofécondation et par autofécondation, jusqu'à un certain degré qui dépend en partie de paramètres intrinsèques à l'auto-fertilité et des conditions environnementales.

Il est généralement supposé qu'il existe une probabilité élevée, en limite de répartition des espèces, d'observer (i) des densités de populations faibles, (ii) une limitation pollinique, (iii) des flux de gènes plus restreints ou plus déséquilibrés entre populations qu'au centre de l'aire de répartition. Dans ces conditions, il est généralement attendu que les niveaux d'autofécondation augmentent au sein des populations présentes à ces limites chez les espèces présentant un régime mixte de reproduction (Eckert *et al.* 2010; Pannell 2015).

Les attendus concernant l'évolution du régime de reproduction varient en fonction des conditions environnementales et de l'histoire évolutive de l'espèce. La densité de population, la capacité de dispersion, l'intensité des flux de gènes, la dépression de consanguinité, la fragmentation et la qualité de l'habitat joueront un rôle dans l'évolution du régime de reproduction (Hargreaves & Eckert 2014; Pannell 2015). Le Tableau 1 recense plusieurs caractéristiques démographiques pouvant se rencontrer en limite d'aire de répartition des espèces ainsi que les pressions évolutives associées pouvant jouer un rôle dans l'évolution du régime de reproduction.

Les populations composant un front de colonisation sont souvent issues de peu d'individus colonisateurs et présentent donc potentiellement de faibles densités de population. Dans le cas extrême où, suite à un évènement de dispersion à longue distance, un individu arriverait seul dans

39

⁸ Réduction de la valeur sélective de descendants consanguins par rapport à celle de descendants non consanguins par expression d'allèles délétères récessifs. Cette expression est rendue possible par une augmentation de l'homozygotie due à une reproduction consanguine.

un nouvel habitat, la réalisation d'un événement de reproduction par allofécondation serait possible uniquement à la condition que l'individu soit capable d'attendre l'arrivée d'autres individus conspécifiques et compatibles. Ceci reste possible si l'espèce est pérenne ; dans le cas contraire, la reproduction n'est possible que si cet individu est capable de s'autoféconder (Baker 1955; Pannell 2015, cf. Tableau 1b). Dans le cas d'une colonisation par un petit nombre d'individus fondateurs, la limitation pollinique sera tout de même plus forte que dans les populations de centre d'aire de répartition (cf. Tableau 1e). L'autofécondation représentant une assurance reproductive dans le cas de limitation en allo-pollen, et la limitation pollinique étant fortement probable en cas de faible densité de population et/ou en cas d'une limitation des vecteurs de pollinisation, on peut s'attendre à une évolution vers une augmentation des niveaux d'autofécondation dans ces conditions (cf. Tableau 1c, 1d et 1e; Moeller 2006; revue dans Hargreaves & Eckert 2014; Grossenbacher et al. 2015; Moeller et al. 2017). De plus, dans le cas d'une faible densité de population, la probabilité d'une reproduction allogame impliquant des individus génétiquement apparentés augmente, accroissant de fait l'expression de la dépression de consanguinité chez les descendants issus de cette reproduction consanguine. Si l'expression de la dépression de consanguinité augmente chez les descendants issus d'allofécondation, le gain compétitif de l'allofécondation par rapport à l'autofécondation diminue et peut aboutir à une purge des allèles délétères (cf. Tableau 1a, 1e ; Hargreaves & Eckert 2014). Cette purge des allèles délétères peut aboutir à un régime de reproduction purement autofécondant (Pujol et al., 2009 ; Pannell, 2015). Enfin, un flux de gènes asymétrique des populations centrales vers celles de limite d'aire peut avoir deux effets : (1) si les migrants ne partagent pas les mêmes allèles délétères que les individus des populations de limite d'aire de répartition, les descendants issus de croisement entre individus migrants et autochtones exprimeront donc moins de dépression de consanguinité et seront plus compétitifs, favorisant une sélection vers l'allofécondation (Hargreaves & Eckert 2014; Bontrager & Angert 2019) ; (2) dans le cas où les individus de limites d'aire de répartition présenteraient une adaptation locale, une reproduction allogame avec des migrants non adaptés diminuerait la valeur sélective des descendants dans le cas où l'adaptation locale présente un gain supérieur au coût de la dépression de consanguinité. Dans ce cas, il est possible que l'autofécondation soit sélectionnée (Tableau 1f).

De nombreuses études se sont penchées sur l'évolution du régime de reproduction des espèces du centre vers les limites de leur aire de répartition géographique. Si plusieurs ont mis en avant l'évolution attendue vers un régime de reproduction plus autofécondant dans les populations de limite d'aire de répartition (Mimura & Aitken, 2007; Darling et al., 2008; Griffin & Willi, 2014), d'autres ne l'ont pas observée (Herlihy & Eckert, 2005; Moeller et al., 2012). Grossenbacher et al. (2015) ont toutefois mis en évidence que les espèces qui sont capables d'autofécondation

présentent des aires de répartition plus étendues que les espèces taxonomiquement proches qui n'en sont pas capables.

Tableau 1 : Récapitulatif des caractéristiques démographiques pouvant être observées en limite d'aire de répartition et des pressions de sélection qui peuvent y influencer l'évolution du régime de reproduction. Les références en gras évoquent des études empiriques où ces caractéristiques démographiques sont abordées.

caractéristiques rencontrées en limite d'aire de répartition	Pressions évolutives	Sélection du régime de reproduction
(a) Structuration familiale (la parenté augmente avec la proximité)	Augmentation de la probabilité d'allofécondation consanguine Diminution de la différence de valeur sélective entre descendants d'allofécondation et d'autofécondation dans le cas d'une expression de dépression de consanguinité et d'une purge des allèles délétères	
(b) Isolement spatial / fragmentation Mimura & Aitken 2007	Augmentation de la limitation pollinique Augmentation de la structuration familiale voir (a) Pression de sélection pour une	Autofécondation +
(c) Expansion rapide de l'aire de répartition Moeller 2006	 Densité de population variable (dépend de l'abondance l'espèce à la limite d'aire de répartition étudiée) → Absence ou désynchronisation possible entre pollinisateurs et floraison 	
Qualité de l'habitat	Variation temporelle et/ou spatiale dans la présence des → AR pollinisateurs	Autofécondation +
Moeller 2006	Augmentation de l'expression de la dépression de consanguinité	Autofécondation -
(e) Densité de population Mimura & Aitken 2007; Darling et al. 2008; Griffin & Willi 2014	Augmentation de la limitation pollinique (par manque de partenaires à la reproduction ou par la faible attractivité d'une petite densité florale) Augmentation de la reproduction allogame consanguine Voir (a) et (b)	Autofécondation +
	Forte densité de partenaires à la reproduction Augmentation de la compétition intra-spécifique	Autofécondation -
(f) Flux de gènes asymétriques Sexton et al. 2011 Bontrager & Angert 2019	Adaptation locale en limite d'aire de répartition contrecarrée par un flux de gènes mal-adaptés	Autofécondation +
	Flux de gènes entrant partageant peu d'allèles délétères en commun avec les populations de limite d'aire de répartition Baisse de la dépression de consanguinité	Autofécondation -

Les patrons de variations observés en front de rétractation d'une espèce sont toutefois différents, même si certaines caractéristiques démographiques sont similaires. En effet, contrairement aux jeunes populations des fronts de colonisation, les populations situées en limite régressive sont d'anciennes populations stables qui voient la qualité ou la quantité de leurs habitats décliner. Leur croissance devient négative et leur densité décroit (Hampe & Petit 2005; Vilà-Cabrera et al. 2019). La baisse progressive de densité de population entraine (i) une diminution de l'attractivité pour les pollinisateurs, (ii) une baisse du nombre de partenaires pour la reproduction. Dans ces conditions, une évolution vers un régime de reproduction plus autofécondant peut être attendue, soit par fixation génétique des caractères liés à l'autofécondation, soit par plasticité (Levin 2012). Tout comme pour les fronts de colonisation, cette évolution n'est possible que si la

dépression de consanguinité n'est pas trop importante. Or la dépression de consanguinité augmente généralement dans des conditions défavorables (Armbruster & Reed 2005; Fox & Reed 2011).

Le lecteur trouvera dans la figure 7 un résumé des différents traits d'histoire de vie dont l'évolution en limite d'aire de répartition pourrait avoir une répercussion sur la dynamique des espèces à ces limites.

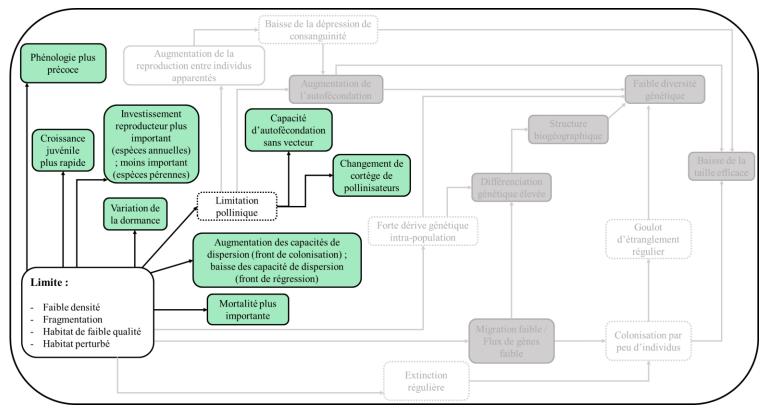


Figure 7: Schéma représentant les principales hypothèses ayant cours sur les caractéristiques et probables évolutions rencontrées en limite d'aire de répartition. Les encadrés en pointillés représentent des pressions de sélection potentiellement rencontrées en limite d'aire de répartition géographique, les encadrés verts représentent des évolutions de traits d'histoire de vie pouvant être attendues en limite d'aire de répartition.

4. Structure génétique des populations et flux géniques le long d'une aire de répartition géographique

4.1. Notions générales de génétique des populations

La diversité génétique n'est pas également répartie le long des aires de répartition géographique des espèces. Les patrons de variations géographiques observés dans la distribution d'un polymorphisme génétique peuvent s'expliquer par l'action des forces micro-évolutives qui

s'exercent sur les espèces en tout point de leur répartition spatiale : la sélection naturelle⁹, la dérive génétique¹⁰, la mutation¹¹ et la migration¹² (Wright, 1931). Or ces pressions évolutives peuvent être fortement influencées par la démographie, la structuration spatiale de l'aire de répartition de l'espèce et les gradients environnementaux au sein de cette aire (Eckert et al. 2008). De cette façon, dans un contexte de centre abondant, nous nous attendons à ce que ces pressions évolutives diffèrent le long de l'aire de répartition des espèces, ce qui pourrait expliquer une structure spatiale de la diversité génétique (Kawecki 2008). Or, cette diversité génétique et sa variation dans l'espace et le temps sont déterminants dans l'évolution des traits d'histoire de vie. Il est donc important de comprendre la structuration génétique et la dynamique des flux de gènes existant au sein de l'aire de répartition d'une espèce si l'on veut mieux comprendre les évolutions observées dans ses traits d'histoire de vie le long d'un gradient géographique.

Pour étudier la diversité génétique et les flux de gènes au sein d'une aire de répartition géographique, il faut pouvoir caractériser les génotypes multilocus des individus. Pour cela, nous pouvons nous appuyer sur les outils de génotypage dédiés à la caractérisation moléculaire des individus au moyen de marqueurs génétiques¹³ (Vignal et al. 2002). Le Tableau 2 présente divers types de marqueurs existants et pouvant servir à étudier la structure génétique des populations. Les marqueurs génétiques moléculaires permettent d'étudier l'évolution de la diversité génétique au niveau du génome entier et sont donc un bon moyen d'étudier la variabilité génétique globale au sein de l'aire de répartition des espèces, surtout si ces marqueurs sont nombreux et couvrent bien le génome étudié. Afin d'inférer des processus de dérive ou de flux migratoires, de bons marqueurs de la diversité génétique doivent être polymorphes et neutres, soit non soumis à la sélection, et non lié physiquement à un autre marqueur (Selkoe & Toonen 2006). Théoriquement, les marqueurs neutres, contrairement aux marqueurs soumis à la sélection naturelle, sont tous affectés de la même façon par la dérive et la migration et sont donc comparables. Enfin, les marqueurs liés entre eux ne varieront pas indépendamment les uns des autres et n'apporteront pas d'information complémentaire. Dans ce cas, un seul de ces marqueurs suffit. Dans le cadre de ce projet de thèse, nous utiliserons des marqueurs microsatellites neutres pour étudier la diversité et la structuration

_

⁹ Favorisation de certains allèles par rapport à d'autres, une sélection naturelle directionnelle aura tendance à diminuer la diversité génétique au sein des populations. Une sélection stabilisatrice aura l'effet inverse.

¹⁰ Fluctuation aléatoire des fréquences alléliques ; la dérive génétique a tendance à diminuer la diversité génétique au sein des populations.

¹¹ Apparition de nouveaux allèles, la mutation est par essence créatrice de diversité génétique.

¹² Mouvement de gènes entre populations. Si les flux de gènes sont assez importants ils auront, tout comme la mutation, tendance à augmenter les niveaux de diversité génétique locale.

¹³ Les marqueurs génétiques représentent un polymorphisme au niveau de l'ADN qui est facilement détectable. Ces marqueurs peuvent se trouver aussi bien dans une région codante que non-codante de l'ADN.

génétique entre les populations échantillonnées de deux espèces diploïdes (*Crithmum maritimum* et *Viola tricolor* subsp. *curtisii*).

Tableau 2 : Tableau résumant les caractéristiques des marqueurs moléculaires pouvant servir à étudier la diversité génétique.

Type de marqueurs	Biochimiques			Moléculaires		
Marqueurs	Protéines / Isozymes	RAPD	RFLP	AFLP	SSR/micro- satellites	SNP
Polymorphisme mis en évidence	Polymorphisme de charge électrique	Nombre de sites d'hybridation d'amorce	Polymorphisme de longueur de fragment de restriction	Polymorphisme de longueur et de sites d'hybridation	Nombre de répétitions	Polymorphisme de séquence de nucléotides
Technique	Électrophorèse	PCR	Digestion par des enzymes de restriction	Digestion par des enzymes de restriction + PCR	PCR + migration	PCR + séquençage
Limites / reproductibilité	Co-dominant, seulement sur des protéines exprimées	Dominant, dépend des condition de la PCR / pas répétable	Co-dominant, répétable	Dominant, répétable	Co-dominant, mise en place longue, allèles nuls. Répétable	Co-dominant, répétable

L'étude de la structure génétique des populations au sein d'une aire de répartition peut se faire au niveau intra et inter-population. Au niveau intra-population, il est possible d'évaluer les niveaux de diversité génétique ainsi que de définir sa constitution génotypique. Les niveaux de diversité génétique pourront être étudiés à l'aide de différents estimateurs dont un couramment utilisé: la richesse allélique (At). Si les effectifs d'échantillonnage diffèrent entre populations, cet estimateur peut être corrigé par un processus de raréfaction, c'est-à-dire de ré-échantillonnage des allèles avec une taille d'échantillonnage correspondant à la plus petite taille d'échantillonnage de l'étude (El Mousadik & Petit 1996). Sous l'hypothèse que la diversité génétique neutre reflète les niveaux potentiels de diversité génétique adaptative, cet estimateur nous informe en partie des capacités relatives de chaque population à répondre à la sélection naturelle et à s'adapter localement.

L'étude de la **constitution génotypique** d'une population peut être, quant à elle, une source de renseignement vis-à-vis du régime de reproduction en vigueur dans les populations ou encore de leur isolement géographique au sein de l'aire de répartition. Nous pouvons étudier cette constitution génotypique au travers de l'observation des fréquences génotypiques. Le taux d'hétérozygotie observé (H_0) peut alors être comparé au taux d'hétérozygotie attendu (H_E) sous les hypothèses de Hardy-Weinberg¹⁴. Cet écart de l'hétérozygotie observée par rapport à une situation idéalisée sous les hypothèses de Hardy-Weinberg peut être quantifié au moyen de l'indice

_

¹⁴ Le modèle de Hardy-Weinberg est un modèle de population ayant atteint un équilibre pour lequel les fréquences alléliques ne changent plus. Ce modèle suppose que l'on se trouve dans une population infinie, ou il n'y a ni sélection, ni mutation, ni migration, ni dérive, et où la reproduction est panmictique.

de fixation $F_{\rm IS}$ (Wright 1949). Sous les hypothèses de Hardy-Weinberg, le $F_{\rm IS}$ sera nul, dans le cas contraire cela dénote un excès ($F_{\rm IS} < 0$) ou un déficit ($F_{\rm IS} > 0$) en hétérozygotes. Un excès en hétérozygotes peut provenir soit de la remise en contact de deux pools d'individus qui étaient précédemment génétiquement différenciés depuis de nombreuses générations, soit d'un régime de reproduction favorisant l'appariement entre individus génétiquement dissemblables. Un déficit en hétérozygotes, au contraire, peut être le reflet d'une reproduction entre individus génétiquement apparentés et/ou d'une reproduction par autofécondation. Dans le cas où l'on observe un déficit en hétérozygotes, il est possible d'estimer le coefficient de consanguinité individuel ainsi que le taux moyen d'autofécondation (s) au sein des populations.

Enfin, la taille efficace des populations (N_e) peut être estimée à l'aide d'un estimateur fondé sur les déséquilibres de liaison (Waples 2006). Cette taille efficace correspond à la taille d'une population idéalisée sous le modèle de Wright-Fisher¹⁵ et qui subirait la dérive génétique avec la même force que la population étudiée. La taille efficace est considérée comme reflétant le nombre d'individus de la population prenant effectivement part à la reproduction.

L'étude de la structure génétique au niveau inter-population nous permet d'estimer la différenciation génétique et les échanges de flux géniques entre populations et d'en inférer leur isolement géographique. Cette étude de la structure inter-population fait classiquement appel aux F-statistiques de Wright (1949). L'estimation de la différenciation génétique entre populations peut ainsi être effectuée au moyen du calcul de l'indice de fixation F_{ST} . Les valeurs de F_{ST} étant comprises entre 0 et 1, plus le F_{ST} entre deux populations se rapprochera de 1 plus elles seront génétiquement différenciées l'une de l'autre et plus il se rapprochera de 0 moins elles seront divergentes. On peut alors supposer qu'une forte différenciation génétique entre populations traduira de faibles flux géniques entre elles, ces flux géniques pourront ensuite être estimés de manière indirecte. De plus, une différenciation génétique importante de l'une des populations avec toutes les autres populations échantillonnées dans l'aire de répartition pourra être interprétée comme le produit de l'isolement géographique de cette population. Il est également possible d'estimer la distance géographique à laquelle les flux de gènes sont significativement effectifs. Pour cela nous pouvons, entre autres méthodes, effectuer des tests d'autocorrélation spatiale qui consistent à étudier l'évolution du coefficient d'apparentement génétique en fonction de la distance géographique entre individus échantillonnés et géo-référencés. Si les résultats obtenus via l'indice de fixation F_{ST} et les autocorrélations spatiales tendent à montrer une possible structure génétique spatialisée, il est ensuite possible de la déterminer au travers d'analyses bayésiennes ou encore au moyen d'analyses

-

¹⁵ Population de taille constante où les individus hermaphrodites se reproduisent simultanément et de façon panmictique.

en composantes principales spatialisés (sPCA, Jombart et al. 2008). Le Tableau 3 présente une synthèse des outils statistiques évoqués dans ce paragraphe et de ce qu'ils permettent d'étudier.

Tableau 3: récapitulatif de différents estimateurs de la variabilité génétique des populations et d'outils statistiques permettant de caractériser une structure génétique spatiale.

Estimateurs ou outils d'analyse	Variable mesurée			
Intra-population				
Richesse allélique Ar	Estimateur non biaisé du nombre d'allèles par locus			
Fréquence allélique	Fréquence de présence de chaque allèle			
Taux d'hétérozygotie H _o	Fréquence observée d'hétérozygotes			
Diversité génétique H _E	Fréquence attendue d'hétérozygotes sous les hypothèses de Hardy-Weinberg			
Indice de fixation F _{IS}	Quantifie l'écart à la panmixie			
Coefficient de consanguinité	Probabilité qu'un individu reçoive, à un locus quelconque, des allèles identiques par descendance			
Taux d'autofécondation s	Estime la part relative d'autofécondation dans les évènements de reproduction. Ce taux peut être estimé (i) au niveau de la population adulte pouvant potentiellement participer à la reproduction ou (ii) au niveau de la descendance de mères connues via le génotype de leurs descendants avant l'action de pression de sélection autre que celles liées à la germination			
Taille efficace <i>Ne</i>	Estimation du nombre d'individus prenant effectivement part à la reproduction			
	Inter-population			
F _{ST}	Indice de différenciation génétique entre populations			
Auto-corrélogramme spatial	Evolution, par exemple, du coefficient d'apparentement en fonction de la distance géographique entre les individus			
Analyses Bayésiennes	Dans l'hypothèse de l'existence de K groupes génétiquement distincts : quantifie la probabilité pour un individu d'appartenir à chacun de ces groupes			
sPCA	Analyse en composante principale fondée sur l'étude de la variation des fréquences alléliques associées à chaque population et analysées conjointement avec une information spatiale. La sPCA permet de détecter s'il existe une structure spatialisée globale dans un échantillonnage et de la mettre en évidence			

Il existe plusieurs modèles théoriques de structuration des populations en métapopulations¹⁶, et l'estimation de la variabilité génétique et des flux de gènes au sein de l'aire de répartition géographique d'une espèce nous permet de déterminer le type de connectivité existant entre les différentes populations. Chaque modèle, de par les patrons de flux géniques qui le soustendent, aura une influence sur la dynamique intrinsèque de la métapopulation et donc sur l'évolution des traits d'histoire de vie et de la distribution géographique de la diversité génétique de l'espèce. La Figure 8 présente les principaux modèles de structure des populations en métapopulation.

¹⁶ Ensemble de populations géographiquement distinctes et pouvant être en déséquilibre démographique, reliées entre elles par des évènements de migration insuffisants pour que l'ensemble de ces populations vérifient la panmixie.

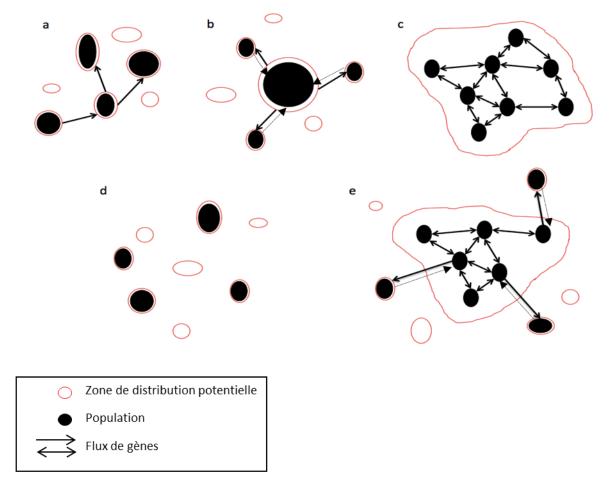


Figure 8: Modèles classique de structures de populations au sein d'aires de répartitions potentielles **a**. Modèle classique de métapopulation (Levins, 1969) **b**. Modèle "source-puits", une population de forte densité échange des flux asymétriques de gènes avec de petites populations autour d'elle, les flux sont plus importants de la population centrale vers les populations marginales que l'inverse (Pulliam 1988) **c**. Modèle de "populations fragmentées", il y a une maille de sous populations qui échangent des flux de gènes suffisamment importants pour qu'ils aient une influence forte sur la dynamique locale, les flux de gènes réduisent efficacement l'érosion génétique induite par la dérive **d**. Modèle de "populations fragmentées en déséquilibre" : absence totale de flux de géniques entre populations isolées les unes des autres **e**. Modèle intermédiaire, les populations centrales fonctionnent comme dans un modèle de populations fragmentées et cette maille centrale fonctionne comme une population source pour les populations périphériques. Figure inspirée de Harrison & Hastings (1996).

4.2. Evolution de la diversité génétique le long de l'aire de répartition géographique

Les caractéristiques génétiques des populations sont donc influencées par les forces microévolutives qui sont elles-mêmes dépendantes de la démographie et de la structure spatiale de l'espèce au sein de son aire de répartition. Or, si l'on se place de nouveau dans un patron de centre abondant, généralement attendu par les hypothèses de distribution géographique des espèces, on s'attend alors à observer une diminution de la densité de population et une augmentation de la fragmentation de l'habitat en limite d'aire de répartition des espèces (Brown, 1984). De fait, on s'attend également à observer une variation de la diversité génétique le long des aires de répartition des espèces biologiques (Eckert *et al.* 2008). La Figure 9 présente les grandes lignes de la structuration génétique attendue entre le centre d'une aire de répartition géographique et ses limites dynamiques.

De faibles densités de populations en limite d'aires de répartitions associées aux potentiels goulots d'étranglement et effets fondateurs peuvent engendrer une forte réduction de la diversité génétique aux limites de répartition géographique (revue dans Eckert et al. 2008; Samis et al. 2016). Une diminution de la richesse allélique est donc souvent attendue en limite d'aire de répartition. Une faible densité de population augmente également la probabilité de reproduction entre individus génétiquement apparentés, ce qui peut être à l'origine d'une augmentation de la consanguinité au sein de ces populations, comme le montrent les études de Arnaud-Haond et al. (2006) ou de Mimura & Aitken (2007). Cette augmentation de la reproduction entre apparentés pourrait engendrer une diminution de l'hétérozygotie observée en limite d'aire de répartition. L'autofécondation étant un cas extrême de reproduction consanguine, on peut supposer que cela accentuera cette diminution de l'hétérozygotie dans le cas d'espèces présentant un régime de reproduction mixte ou purement autofécondant (Xu et al. 2012). Or, une augmentation du taux d'autofécondation en limite d'aire de répartition est généralement attendue. Si cette augmentation est effectivement observée, alors les niveaux d'hétérozygotie observée diminueront et les niveaux de différenciation génétique entre populations augmenteront dans ces populations isolées (Hamrick & Godt 1996, cf. Tableau 1). De plus, une fragmentation de l'habitat en limite d'aire de répartition géographique peut engendrer une diminution des flux de gènes entre populations à la limite de ces distributions géographiques. Une baisse des flux migratoires devrait avoir pour conséquence une augmentation de la différenciation génétique entre populations. On s'attend donc à observer une augmentation de l'indice de fixation F_{ST} entre populations en limite d'aire de répartition (voir Arnaud-Haond et al., 2006 et Samis et al., 2016). Toutefois, dans le cas de limites d'aires de répartition dynamiques, on ne s'attend pas forcément à trouver les mêmes patrons de migration ni la même histoire évolutive en front de colonisation et en limite régressive. Ainsi, l'évolution de la variation de la diversité génétique attendue en limite d'aire de répartition peut être affinée au regard du type de limite que l'on étudie (Hampe & Petit 2005; Figure 9).

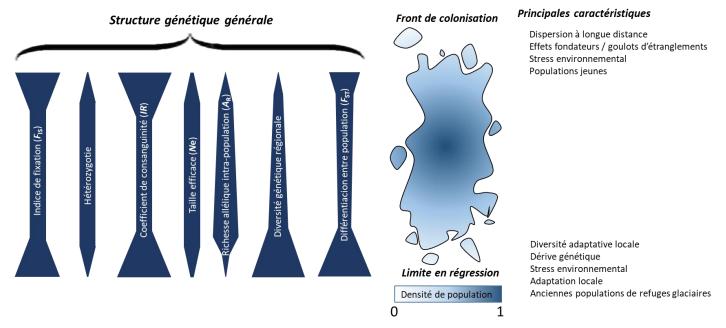


Figure 9 : Patron général de l'évolution de la structure génétique des populations attendue le long d'une aire de répartition présentant un front de colonisation et un front de rétractation, ainsi que les principales caractéristiques de ces limites pouvant y influencer l'évolution de la diversité génétique. Inspiré de Hampe & Petit (2005).

En effet, les populations situées en limite régressive subissent une diminution de leur surface habitable et une augmentation du stress environnemental (Hampe & Petit 2005; Vilà-Cabrera et al. 2019). Si la fragmentation de leur habitat diminue la connectivité et donc les flux de gènes au niveau de ces limites régressives, cela pourrait accentuer la différenciation génétique pouvant s'être mise en place au cours du temps et de l'histoire évolutive de ces populations, surtout s'il s'agit de reliquats d'anciens refuges glaciaires (Hampe & Petit 2005). On s'attend donc à y trouver une diversité génétique intra-population plus faible que dans les populations de centre d'aire de répartition. Ceci est dû à l'augmentation de la dérive sur de petites populations isolées et à une longue histoire adaptative en partie directionnelle. Une longue période d'adaptation locale et une évolution en quasi autarcie de chaque population peut être à l'origine d'une divergence génétique importante entre populations : ceci résulte en une diversité génétique importante au niveau régional (Figure 9). A contrario, au niveau des fronts de colonisation on trouve plutôt de "jeunes" populations de faible densité issues de la colonisation par des migrants de centre d'aire de répartition. On s'attend donc à y observer une baisse de la diversité génétique du fait de la dérive génétique et d'effets fondateurs, mais également une baisse de la diversité génétique régionale globale du fait de la courte histoire évolutive des populations (Figure 9). Dans le cas d'un front de colonisation, on peut également s'attendre à des flux de gènes plus importants qu'au niveau d'un front de rétractation. Ceci pourrait aboutir à un niveau intermédiaire de différenciation génétique interpopulation par rapport à celui entre populations de centre d'aire de répartition et entre celles

localisées en limite régressive (Figure 9). Les processus de dispersion jouent un rôle majeur dans la variation de ces patrons : en effet, plus la capacité et la distance de dispersion de l'espèce sera initialement grande et plus il sera probable d'observer une atténuation des variations de la diversité génétique attendue dans les populations du front de colonisation.

Le lecteur trouvera dans la figure 10 un résumé des différentes composantes de la structure génétique spatiale dont l'évolution en limite d'aire de répartition pourrait avoir une répercussion sur la dynamique des espèces à ces limites.

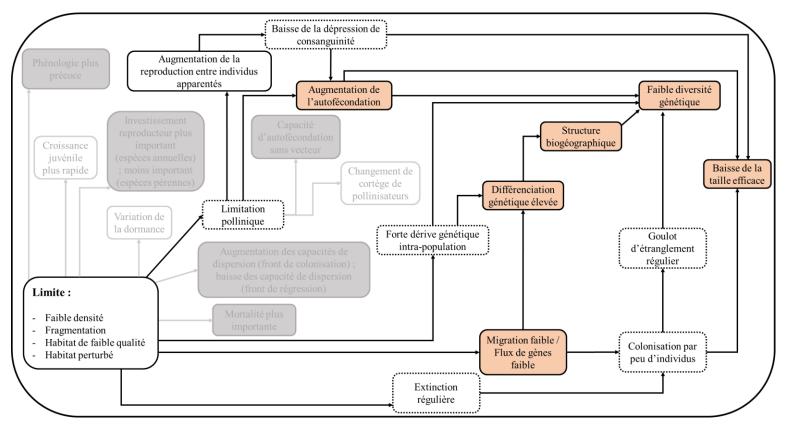


Figure 10 : Schéma représentant les principales hypothèses ayant cours sur les caractéristiques et probables évolutions rencontrées en limite d'aire de répartition. Les encadrés en pointillés représentent des pressions de sélection potentiellement rencontrées en limite d'aire de répartition géographique, les encadrés oranges représentent les caractéristiques potentielles de la structure génétique et des flux de gènes en limite d'aire de répartition.

5. Etude de l'évolution de traits d'histoire de vie et de la structuration génétique du centre vers la limite de répartition géographique de quatre espèces végétales

Pour tester les hypothèses évoquées précédemment concernant l'évolution des traits d'histoire de vie, de la diversité génétique et de la connectivité entre les populations le long de l'aire de répartition des espèces, ce projet de thèse s'est concentré sur la comparaison de populations échantillonnées du centre jusqu'à une limite dynamique de l'aire de répartition de quatre espèces végétales. Ici, nous considérons les populations comme des groupements d'individus en cohabitation et subissant les mêmes conditions de vie, géographiquement séparés les uns des autres par au moins 1 km. Les populations ont été considérées comme étant localisées en limite d'aire de répartition à partir du moment où elles se trouvent dans une zone géographique où les populations sont rares, isolées les unes des autres, et de faible effectif ou récemment fondées. Les quatre espèces choisies pour cette étude présentent toutes une distribution initialement côtière, ce qui rend plus simple l'identification des populations de centre et de limite d'aire de répartition. Ces espèces appartiennent toutes à une famille différente et présentent des cycles de vie différents également : il s'agit de la claytonie perfoliée, de la cochléaire du Danemark, du crithme maritime et de la pensée des dunes.

La claytonie perfoliée (*Claytonia perfoliata*) est une espèce de Montiacée américaine introduite et naturalisée, la cochléaire du Danemark (*Cochlearia danica*) est une Brassicacée native du Nordouest de l'Europe initialement côtière et devenue envahissante à l'intérieur des terres, le crithme maritime (*Crithmum maritimum*) est une Apiacée méditerranéenne colonisant les côtes nord de l'Europe, et enfin la pensée des dunes (*Viola tricolor* subsp *curtisii*) est une Violacée native des côtes Nord de l'Europe qui présente un front de rétractation à sa limite méridionale de répartition géographique.

5.1. Modèles biologiques

5.1.1. *Claytonia perfoliata*: une espèce introduite présentant un front de colonisation

La claytonie perfoliée est une espèce végétale annuelle mésophile et sciaphile, à ploïdie variable, de diploïde à décaploïde en fonction des populations, et originaire d'Amérique (Miller 1976; Miller 1978). Dans son aire de répartition d'origine elle se retrouve dans de nombreux habitats, des plateaux de hautes altitudes en Amérique latine aux terrains perturbés, éboulis ou pentes granitiques mais aussi dans des zones humides des sous-bois d'Amérique du Nord (Miller

1976). Cette espèce qui est consommée sous forme de salade, comme son nom anglais "miner's lettuce" le laisse entendre, a été introduite en Europe au cours du 19^e siècle en vue d'une utilisation maraichère. Elle est connue en France sous le nom de Pourpier d'hiver (Le Gendre 1911; de Litardière 1932).

En France, on retrouve la claytonie perfoliée principalement sur les côtes où elle est particulièrement fréquente dans les habitats sablonneux et ombragés. Des populations ont toutefois également été recensées à l'intérieur des terres. L'origine de ces populations semble provenir d'échappées de cultures (de Litardière 1932). La claytonie présente un taux d'autofécondation variable parfois proche de 1, et présente une capacité d'autopollinisation (Rausch 2008). Il est possible d'observer deux plages temporelles de germination, une première à l'automne avec des plantules qui passent l'hiver sous forme de rosette (Figure 11b), et une seconde au printemps. Entre avril et juin, la floraison laisse apparaître de petites fleurs blanches au centre d'un involucre formé de deux bractées soudées et qui semblent peu attractives pour les pollinisateurs (Figure 11d; observations personnelles). La fructification s'étale de juin à août et produit de nombreux fruits, des capsules contenant trois graines chacune et à déhiscence explosive. Les graines de la claytonie présentent donc une première dispersion par expulsion de la plante mère, cette dispersion peut encore s'accroitre dans un second temps via une dispersion myrmécochore (Handel 1978). En effet, les graines noires et lisses de la claytonie présentent un élaïosome blanc et attractif pour les fourmis (Figure 11e).

Dans le nord de la France, l'espèce est principalement répartie le long de la côte dans les dunes où elle est fréquemment observée (de Litardière 1932). Certaines populations, plus rares cependant, sont pourtant observables à l'intérieur des terres sur les bords de routes de campagne principalement le long des champs. Nous avons échantillonné six populations de claytonie au sein de sa répartition dans le nord de la France : trois populations récoltées sur la côte, au sein de ce que l'on considèrera comme le centre de la répartition, et trois populations à l'intérieur des terres qui, après prospection, semblent isolées et représenteront les populations du front de colonisation de cette espèce (Figure 11a).

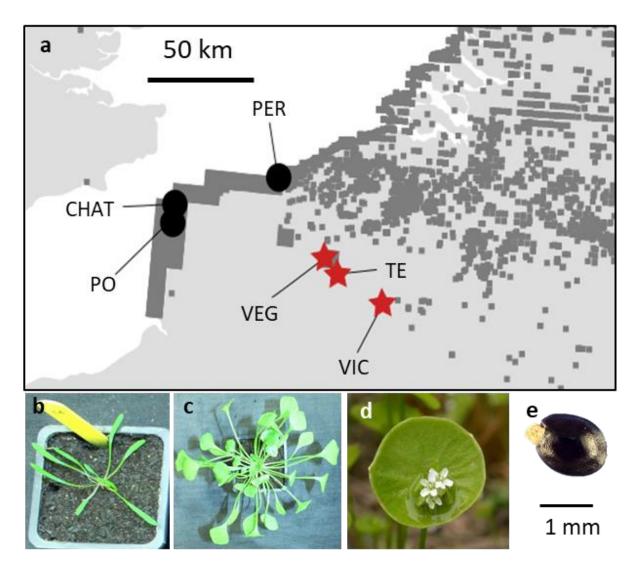


Figure 11 : Illustration (photographies personnelles) a. de la distribution géographique des populations de claytonie échantillonnées avec les populations centrales représentées par un cercle plein et les populations de limite d'aire de répartition représentées par une étoile (données issues de siflore et gbif) ; b. d'une plantule de quelques jours issue des semis en serre ; c. d'une plante avant formation des hampes florales ; d. d'une hampe florale avec des fleurs ouvertes e. d'une graine de claytonie avec l'élaïosome visible en blanc sur le côté gauche de la graine.

5.1.2. *Cochlearia danica*: une espèce native devenue envahissante

La cochléaire du Danemark est une espèce végétale annuelle hexaploïde native des côtes du nord-ouest de l'Europe. Cette espèce halophile est devenue envahissante à l'intérieur des terres le long des routes et autoroutes subissant un salage hivernal (Cochard 2005). Cette colonisation des bords de routes depuis les côtes jusqu'à l'intérieur des terres a été observée dans divers pays d'Europe au cours des dernières décennies : dans les années 1970 au Pays-Bas, dans les années 1980 en Allemagne et au Royaume-Uni, dans les années 1990 en Suisse, Belgique et France, dans les années 2000 en Autriche et plus récemment en Hongrie (Cochard 2005; Hohla & Raabe 2012;

Fekete et al. 2018). En Angleterre l'expansion de la cochléaire a été phénoménale depuis sa première observation à l'intérieur des terres en 1989 (Day 2002). Day (2002) note qu'en l'espace de 13 ans la colonisation de l'espèce s'est étendue sur 427 km, soit une moyenne de colonisation de plus de 30 km/an. La distance maximale de dispersion efficace relevée par Day (2002) est de 18 km avec une dispersion moyenne de 10 à 15 km, ce qui explique en partie la grande vitesse de colonisation présentée par cette espèce. Une étude plus récente de Fekete *et al.* (2018) est beaucoup plus alarmiste et parle d'une vitesse de colonisation pouvant atteindre les 60 km/an sur le continent.

Sur la côte, on retrouve cette espèce là où des sources d'eau douce sont présentes, tandis que dans l'intérieur des terres elle se cantonne au terre-plein central des voies rapides et à la lisière entre le goudron et la végétation vivace localisée sur le bord des routes (Cochard 2005 ; Figure 12b-d). Au nord-ouest de la France la cochléaire fleurit d'avril à juillet, formant de petites fleurs blanches rosées en grappe qui sont largement auto-compatibles et capables d'autopollinisation. Ces fleurs sont également visitées par divers insectes en fonction de leur localisation géographique (Gill 1976; Lambinon & Verloove 2012 ; observation personnelles ; Figure 12e). Ses fruits sont des siliques qui, une fois mûres, libèrent des graines à dispersion anémochore et en partie hydrochore (Day 2002; Cochard 2005).

Les populations de cochléaire échantillonnées dans le cadre de ce projet de thèse sont toutes situées dans la région des Hauts-de-France. Cinq populations ont été échantillonnées sur la côte, qui représente l'aire de répartition d'origine de l'espèce, et cinq autres ont été échantillonnées le long des autoroutes A25, A27 et A23 qui constituent des axes de colonisation pour la cochléaire (Figure 12a).

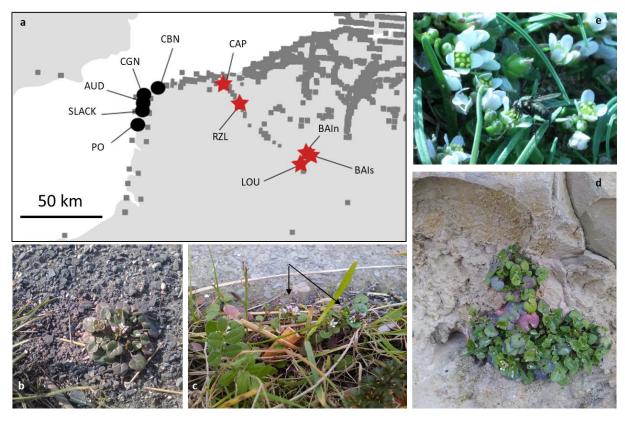


Figure 12 : Illustration (photographies personnelles) **a.** de la distribution géographique des populations de cochléaire échantillonnées, avec les populations centrales représentées par un cercle plein et les populations de limite d'aire de répartition représentées par une étoile (données issues de siflore et gbif) ; **b.** et **c.** plantes matures en floraison sur du goudron et le long de la chaussée sous la glissière sur le bord de l'autoroute A25 ; **d.** plante mature en floraison sur une falaise rocheuse au pied du cap Blanc-Nez ; **e.** fleurs de cochléaire dans une population de pelouse sur le cap Gris-nez et visitées par un diptère.

5.1.3. *Crithmum maritimum*: une espèce thermosensible colonisant de nouveaux habitats au niveau de sa limite d'aire septentrionale

Le Crithme maritime est une espèce végétale halophyte pérenne diploïde qui vit dans des habitats rocheux le long de la côte, à une distance de jusqu'à une cinquantaine ou une centaine de mètres du rivage. On le retrouve sur des substrats rocheux pauvres en couverture végétale et dépourvus de sol, falaises ou jetées de galets, mais également dans les ports et digues du pourtour méditerranéen jusqu'en Bretagne et Basse Normandie (Figure 13b et c). Depuis quelques dizaines d'années on le trouve également dans le nord de la France et jusqu'au Pays-Bas (Lambinon & Verloove 2012). Cette espèce est thermophile et les populations méditerranéennes représentent d'anciens refuges glaciaires (Kadereit *et al.* 2005). Le crithme maritime colonise les côtes européennes de plus en plus au nord de son ancienne aire de répartition en bénéficiant à la fois du réchauffement climatique et de nouveaux habitats favorables à portée de dispersion de ses graines

(Kadereit et al. 2005). Dans le nord de l'Europe, son substrat naturel est rare, et on retrouve cette espèce de façon quasi exclusive dans les ports, sur des digues ou dans d'autres milieux anthropisés.

Le crithme maritime passe l'hiver sous forme de rhizome avec des parties aériennes limitées, voire inexistantes. La croissance de la plante reprend au printemps, entre mars et avril. De multiples ombelles composées de petites fleurs blanches fortement attractives pour divers insectes apparaissent de juillet à octobre (Figure 13d). Enfin, la fructification a lieu de septembre à novembre (Okusanya 1979; Figure 13e). Le crithme forme des akènes liégeux, lorsque ceux-ci sont mûrs, ils tombent au sol ou sont emportés par les grandes marées. Ces fruits peuvent flotter de nombreux mois avant d'atteindre un nouvel habitat et potentiellement se fixer (Ridley 1931). Cette espèce peut donc potentiellement présenter une dispersion à longue distance de ses graines par le biais des courants marins majeurs.

La distribution linéaire du crithme le long de la côte nous a permis une prospection minutieuse et un échantillonnage qui semble être le plus représentatif de sa répartition dans le nord de son aire de répartition. 22 populations ont été échantillonnées du sud de la Bretagne jusqu'à Breezanddijk sur l'Afsluitdijk, ou digue de fermeture, aux Pays-Bas (Figure 13a). Les populations sont de plus en plus isolées géographiquement au fur et à mesure que l'on se rapproche de la limite septentrionale de l'aire de répartition.

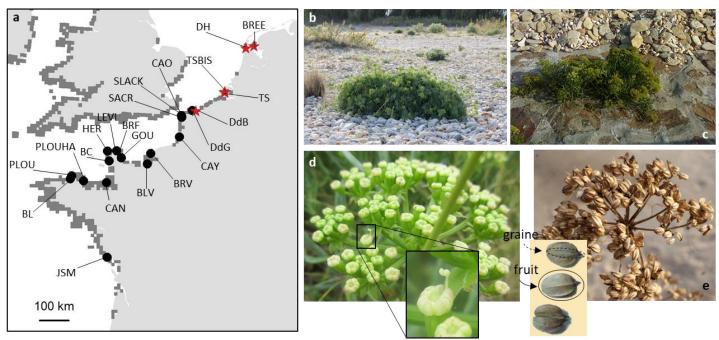


Figure 13: Illustration (sauf indication, photographies personnelles) **a**. de la distribution géographique des populations de crithme échantillonnées, avec les populations centrales représentées par un cercle plein et les populations de limite du front de colonisation représentées par une étoile (données issues de siflore et gbif); **b**. individu poussant sur une levée de galets en milieu naturel (photographie obtenue sur tela-botanica.org); **c**. individu poussant sur une construction anthropique, ici une digue; **d**. ombelle en fleur avec agrandissement d'une fleur de crithme et de deux akènes; **e**. ombelle de fruit mûrs (photographie obtenue sur tela-botanica.org).

5.1.4. *Viola tricolor* subsp. *curtisii* : une espèce native thermosensible présentant une limite de répartition régressive à sa limite méridionale

La Pensée des dunes est une sous-espèce de pensée tricolore, diploïde, thermosensible, bisannuelle à pérenne, et native des côtes du nord-ouest de l'Europe (Rix 2014). On la trouve sur de jeunes dunes semi-stabilisées avec, la plupart du temps, très peu de couvert végétal tout le long des côtes du Pays-Bas et jusque dans le nord de la France. Dans la partie septentrionale de sa répartition, les populations sont nombreuses et leur densité est très forte avec plusieurs centaines d'individus par population (Figure 14b), tandis que dans la partie méridionale de sa répartition la densité de population est très faible, quelques dizaines d'individus seulement. L'anthropisation des côtes et la fixation des dunes dans la partie méridionale de son aire de répartition diminue la taille des habitats favorables à son développement et réduit la connectivité entre les populations (Clabaut et al. 2000). Ainsi, la pensée des dunes est une espèce protégée en France.

La pensée des dunes possède des fleurs terminales uniques très colorées, montrant un gradient d'intensité de bleu/violet en fonction des populations et présentant une tache centrale jaune très attractive. Elle est pollinisée par des hyménoptères (Figure 14d). Entre mai et août, dans ses populations de centre d'aire de répartition, elle forme de vastes parterres de fleurs attractifs (Figure 14b). Dans les populations de limite d'aire les parterres de fleurs sont beaucoup plus petits et épars (Figure 14c). Les premiers fruits formés sont matures dès le milieu de l'été et on en trouve jusqu'en fin d'été (Figure 14e). La dispersion des graines, après une première dispersion par explosion du fruit, se fait dans un second temps par myrmécochorie (Figure 14f; Oostermeijer 1989; Rix 2014).

Des populations de pensée des dunes ont été échantillonnées depuis le centre de sa répartition au Pays-Bas jusqu'en France où toutes les populations recensées ont été prélevées. En tout, 19 populations ont été échantillonnées, dont 6 en France qui représentent les populations isolées de la limite régressive de l'espèce (Figure 14a).

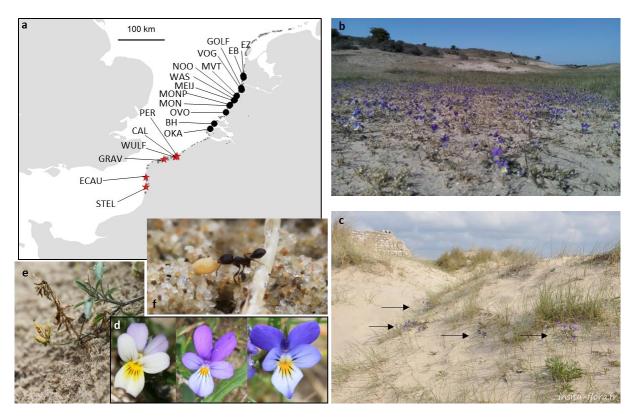


Figure 14: Illustration (sauf indication, photographies personnelles) a. de la distribution géographique des populations de pensées échantillonnées, avec les populations centrales représentées par un cercle plein et les populations de limite régressive représentées par une étoile (données issues de siflore et gbif); b. d'une population en fleur dans une dune du Pays-Bas (photographie fournie par Mark van Til, société Waternet, Pays-Bas); c. d'une population en fleur dans une dune française (photographie obtenue sur insitu-flora.fr); d. de fleurs de pensée de trois populations différentes; e. de fruits mûrs; f. et d'une fourmi emportant une graine de pensée.

5.1.5. Attendus concernant les variations spatiales des traits d'histoire de vie étudiés chez la claytonie, la cochléaire, le crithme et la pensée

Les quatre espèces présentées ci-dessus et sur lesquelles se concentrent ces travaux de thèse présentent toutes une limite d'aire de répartition dynamique. Comme cela a été souligné jusqu'ici, il existe potentiellement des variations de traits d'histoire de vie le long des aires de répartition, et l'on s'attend notamment à observer des différences entre les populations du centre d'aire et celles de limite d'aire de répartition. Cependant, l'évolution attendue des traits d'histoire de vie du centre vers la limite de répartition des espèces n'est pas la même en fonction des cycles de vie et des patrons de flux de gènes entre les populations au sein de leurs aires de répartition. Or les espèces étudiées dans cette thèse possèdent des cycles de vie et des patrons de flux de gènes variés.

Concernant les traits d'histoire de vie qui ont été suivis au cours de cette thèse, nous avons décidé de nous concentrer sur des traits liés à la capacité de colonisation et plus particulièrement

liés à la dispersion, la survie et la reproduction. Ces différents traits d'histoire de vie sont résumés dans la figure 15.

Afin de nous affranchir des effets des variations environnementales pouvant engendrer des variations plastiques, et de déterminer s'il existe une évolution génétique des traits d'histoire de vie, nous avons constitué un jardin commun dans lequel nous avons suivi des plantes issues de graines récoltées *in natura* dans les populations présentées dans les figures 11a, 12a, 13a et 14a. Les graines ont été semées dans des conditions optimales en serre et pour chaque population de chaque espèce des plantules ont été repiquées en extérieur dans des cages en moustiquaires pour contrôler la pollinisation (Figure 15).

Matériel biologique	Plantes mères récoltées in natura	Graines semées en terrain expérimental	Graines collectées sur le terrain expérimental
Niveau des mesures	Fratrie	Individu	Population
Traits mesurés	- Poids des graines - Taux de germination	- Temps avant germination - Date d'apparition du premier bouton floral - Date de floraison - Date de fructification - Nombre de fruits - Poids des graines récoltées sur le terrain expérimental - Biomasse végétative - Taille finale de la plante - Effort reproducteur	- Taux de germination des graines issue de fécondation libre ou d'autofécondation sans vecteur sur le terrain expérimental
Mise en place du terrain expérimental	In natura	x populations centrales x populations de limite d'aire Terrain exp	érimental

Figure 15 : schématisation de la mise en place du terrain expérimental et résumé des traits d'histoire de vie relevés à chaque niveau du cycle de vie de la graine prélevée *in natura* à la graine récoltée sur le terrain expérimental.

Conformément à l'hypothèse du village olympique, nous supposons que les espèces présentant un front de colonisation pourraient être caractérisées par des capacités de **dispersion** plus importantes au sein des populations localisées en limite d'aire de répartition. Toutefois, le crithme semble posséder une très grande capacité de dispersion, ce dernier pourrait donc ne pas montrer de différences dans ses capacités de dispersion quelle que soit sa localisation géographique. Pour la pensée des dunes, les populations sont très fragmentées sur le front de rétractation et son

mode de dispersion est de type myrmécochore. Nous nous attendons donc à n'observer aucune modification de ses capacités de dispersion ou une légère diminution de celles-ci au niveau de son front de rétractation. En effet, le mode de dispersion majoritairement myrmécochore de la Pensée des dunes rend sa dispersion dépendante de ses disperseurs. Or les fourmis subissent elles aussi les effets de la fragmentation de l'habitat, ce qui pourrait avoir une influence sur la connectivité entre les populations.

Par ailleurs, l'isolement et la faible densité des populations au niveau des limites d'aires de répartition nous laisserait supposer une augmentation possible des niveaux **d'autofécondation** dans ces populations marginales, ceci pour nos quatre espèces.

Dans un autre ordre d'idée, la **phénologie** des différentes phases du cycle de vie des espèces détermine leurs capacités à s'implanter dans le milieu au travers, par exemple, de l'adéquation entre leur floraison et la présence des pollinisateurs pour les espèces à fécondation entomophile. Une germination précoce favorisant l'implantation dans un milieu déjà végétalisé, on peut s'attendre à observer une phénologie différente et notamment une précocité dans les premières phases du développement des végétaux au niveau des fronts de colonisation. Ainsi, pour la claytonie et la cochléaire nous pouvons nous attendre à observer une phénologie plus précoce dans les populations de limites d'aires. Le Crithme maritime et la Pensée des dunes, indépendamment de la dynamique de leur limite de répartition, présentent une distribution nord-sud qui peut influencer fortement leur phénologie. Nous nous attendons donc, sur le terrain expérimental, à observer une phénologie plus précoce pour les populations les plus septentrionales de la répartition géographique de ces deux espèces, ce qui correspond aux populations du front de colonisation du Crithme maritime et celles de centre d'aire de la Pensée des dunes.

Enfin, l'investissement des ressources entre croissance et reproduction peut également varier entre habitat favorable et habitat stressant. Ainsi, l'investissement dans la **reproduction** peut être favorisé aux dépends de l'investissement dans la production végétative dans le cas des espèces annuelles en limite d'aire de répartition, on observerait alors un effort reproducteur plus important dans les populations de limite d'aire que dans les populations de centre d'aire. Les espèces pérennes pourraient présenter une stratégie inverse et investir plus dans la survie individuelle en stockant par exemple plus de réserves, aux dépends de l'investissement dans la reproduction, on pourrait alors s'attendre à observer un effort reproducteur plus important dans les populations de centre d'aire de répartition comparativement aux populations de limite d'aire de répartition. Le lecteur trouvera ci-dessous le Tableau 4 récapitulant les évolutions attendues concernant les traits d'histoire de vie que nous avons étudiés au cours de ce projet de thèse pour nos quatre espèces d'intérêt.

Concernant l'évolution de la structure génétique le long d'une aire de répartition géographique, les flux de gènes et la diversité génétique neutre ont également été analysés par le biais de marqueurs microsatellites pour nos deux espèces diploïdes : le crithme maritime et la pensée des dunes. Ces deux espèces présentent une forte fragmentation de leurs aires de répartition au niveau de leur front de colonisation pour le Crithme maritime et de rétractation pour la Pensée des dunes. On pourrait alors s'attendre à ce que les populations n'échangent que peu de flux de gènes et à ce que la différenciation génétique augmente au niveau de ces limites d'aires. La densité des populations de limite d'aire de ces deux espèces est faible, cela additionné à la possible isolation génétique des populations nous amène à supposer une baisse de la diversité génétique intrapopulation dans ces populations, du fait de la dérive génétique.

L'étude combinée des traits d'histoire de vie, des flux de gènes et de la diversité génétique le long de leurs aires de répartitions pourrait nous permettre par la suite de mieux comprendre l'histoire démo-évolutive de ces deux espèces au sein de leurs aires de répartition, ainsi que la dynamique de ces espèces au sein de leurs limites d'aire de répartition respectives.

Tableau 4 : tableau récapitulatif des attendus de variation des traits d'histoire de vie entre les populations de centre et de limite d'aire de répartition pour nos quatre espèces d'intérêt.

Traits d'histoire de vie	Claytonie	Cochléaire	Pensée	Crithme
Phénologie	Plus précoce en limite d'aire de répartition	Plus précoce en limite d'aire de répartition	Plus précoce en centre d'aire de répartition	Plus précoce en limite d'aire de répartition
Effort à la reproduction	Plus important en limite d'aire de répartition	Plus important en limite d'aire de répartition	Pas de variation ou plus important en centre d'aire de répartition	Pas de variation ou plus important en centre d'aire de répartition
Régime de reproduction	Plus d'autofécondation en limite d'aire de répartition	Plus d'autofécondation en limite d'aire de répartition	Plus d'autofécondation en limite d'aire de répartition	Plus d'autofécondation en limite d'aire de répartition
Capacité de dispersion	Plus importante en limite d'aire de répartition	Plus importante en limite d'aire de répartition	Pas de changement ou dispersion moins importante en limite d'aire de répartition	Pas de changement

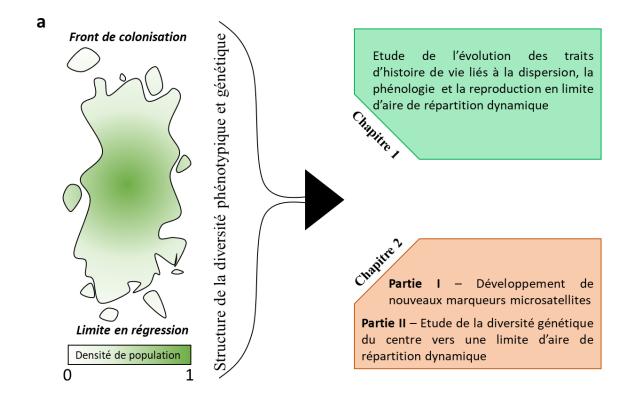
5.2. Description et objectif de la thèse

Comme nous l'avons vu précédemment, les espèces ne répondent pas toutes de la même façon aux changements environnementaux auxquels elles sont confrontées. Les évolutions attendues, qu'il s'agisse de l'expression des traits d'histoire de vie ou de la répartition de la diversité génétique, sont dépendantes de la dynamique préexistante au sein de l'aire de répartition d'origine de l'espèce, de son cycle de vie, ou encore des interactions dans lesquelles elle est engagée. Les

espèces dont les aires de répartition évoluent suite aux changements environnementaux récents sont nombreuses. Mieux comprendre les évolutions sous-jacentes à ces changements d'aire de répartition permettrait aux gestionnaires de mieux appréhender les possibles répercussions que cela pourrait avoir sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi il est primordial d'étudier les facteurs caractérisant et favorisant les colonisations et les régressions rapides des aires de répartition des espèces.

Dans cette thèse, nous nous attelons à vérifier empiriquement les prédictions théoriques portant sur l'évolution de traits d'histoire de vie pour quatre espèces végétales (cf. Tableau 4), présentant toutes une limite d'aire de répartition dans le nord de la France. Nous nous intéresserons particulièrement à l'étude de traits clefs d'histoire de vie dans la dynamique de colonisation de nouveaux habitats comme la phénologie, le régime de reproduction et la capacité de dispersion de ces espèces. Dans ce but, un terrain expérimental a été mis en place pour permettre une étude comparative des individus de la graine à la graine, en fonction de leur origine géographique, tout en s'affranchissant des variations environnementales. Nous avons cherché ensuite à savoir comment les flux de gènes influencent la diversité génétique le long de l'aire de répartition des deux espèces diploïdes de cette étude (le crithme maritime et la pensée des dunes). Pour des raisons pratiques nous n'avons pu faire cette étude pour les deux espèces polyploïdes. L'étude de la diversité génétique le long de l'aire de répartition de ces deux espèces a été effectuée via des prélèvements foliaires in natura réalisés du centre vers la limite de l'aire de répartition de ces espèces. Une étude de la structure génétique spatiale et des flux de gènes existant le long du gradient de répartition géographique nous a permis de mieux comprendre les évolutions, observées ou non, des traits d'histoire de vie du centre vers la limite d'aire de répartition de ces espèces.

Cette thèse s'articule donc en deux grands axes (Figure 16) : (i) l'étude de l'évolution de traits d'histoire de vie liés à la phénologie, au système de reproduction et à la dispersion, ceci le long de l'aire de répartition de quatre espèces végétales qui montrent toutes une limite de répartition géographique dans le Nord de la France (la claytonie perfoliée, la cochléaire du Danemark, le crithme maritime et la pensée des dunes), et (ii) la détermination de la structure génétique spatiale et des patrons de flux géniques du centre vers les limites de répartition géographique (en régression ou en expansion) du crithme maritime et de la pensée des dunes.



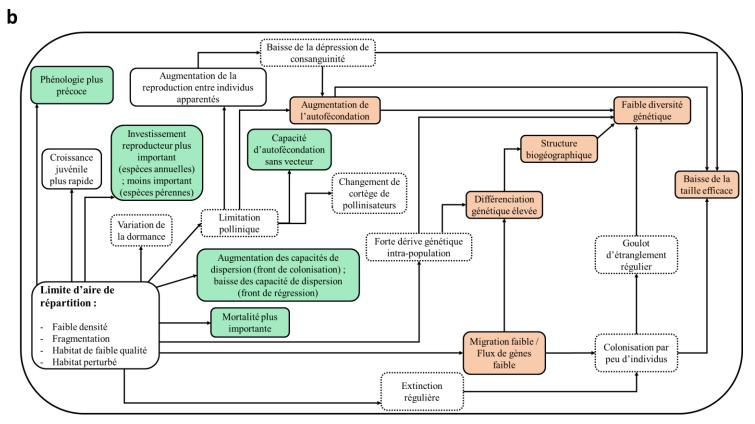


Figure 16 : Schéma a résumant la structure du manuscrit et b représentant les principales hypothèses ayant cours sur les caractéristiques et probables évolutions rencontrées en limite d'aire de répartition. Les encadrés en pointillés représentent des pressions de sélection potentiellement rencontrées en limite d'aire de répartition géographique. Les encadrés verts représentent des hypothèses d'évolutions de traits d'histoire de vie qui sont testées au cours du chapitre 1, les encadrés oranges représentent les hypothèses concernant les caractéristiques de la structure génétique et des flux de gènes en limite d'aire de répartition qui sont testées au cours du chapitre 2 et enfin, les encadrés blancs représentent des traits d'histoire de vie dont les données sont acquises mais non traitées pour le moment.

Bibliographie

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evol. Appl. 1:95–111.
- Alp M, Keller I, Westram AM, Robinson CT. 2012. How river structure and biological traits influence gene flow: A population genetic study of two stream invertebrates with differing dispersal abilities. Freshw. Biol. 57:969–981.
- Angert AL, Crozier LG, Rissler LJ, Gilman SE, Tewksbury JJ, Chunco AJ. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? Ecol. Lett. 14:677–689.
- Armbruster P, Reed DH. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. Heredity (Edinb). 95:235–242.
- Arnaud-Haond S, Teixeira S, Massa SI, Billot C, Saenger P, Coupland G, Duarte CM, Serrão EA. 2006. Genetic structure at range edge: Low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. Mol. Ecol. 15:3515–3525.
- Baker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution. 9:347–349.
- Baskin C, Baskin J. 1998. Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination.
- Baskin JM, Baskin CC. 1972. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. Am. Midl. Nat. 88:318–323.
- Blois JL, Zarnetske PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S. 2013. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. Science. 341:499–504.
- Bontrager M, Angert A. 2019. Gene flow improves fitness at a range edge under climate change. Evol. Lett. 3:55–68.
- Boussellaa W, Neifar L, Goedknegt MA, Thieltges DW. 2018. Lessepsian migration and parasitism: richness, prevalence and intensity of parasites in the invasive fish *Sphyraena chrysotaenia* compared to its native congener *Sphyraena sphyraena* in Tunisian coastal waters. PeerJ 6:e5558.
- Bradford KJ, Nonogaki H. 2007. Seed development, dormancy and germination. Blackwell
- Bridle JR, Vines TH. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? Trends Ecol. Evol. 22:140–147.
- Brown JH. 1971. Mechanisms of Competitive Exclusion Between Two Species of Chipmunks. Ecology 52:305–311.
- Brown JH. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. Am. Nat. 124:255–279.

- Burkle LA, Marlin JC, Knoght TM. 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurence and function. Science. 339:1611–1615.
- Carboni M, Guéguen M, Barros C, Georges D, Boulangeat I, Douzet R, Dullinger S, Klonner G, van Kleunen M, Essl F, et al. 2018. Simulating plant invasion dynamics in mountain ecosystems under global change scenarios. Glob. Chang. Biol. 24:e289–e302.
- Chase JM, Leibold MA. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. (Press U of C, editor.).
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science. 333:1024–1026.
- Cheptou P-O, Carrue O, Rouifed S, Cantarel A. 2008. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. Proc. Natl. Acad. Sci. 105:3796–3799.
- Chuang A, Peterson CR. 2016. Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. Glob. Chang. Biol. 22:494–512.
- Chuine I. 2010. Why does phenology drive species distribution? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365:3149–3160.
- Clabaut P, Chamley H, Marteel H. 2000. Évolution récente des dunes littorales à l'est de Dunkerque (Nord de la France) / Recent coastal dunes evolution, East of Dunkirk, Northern France. Géomorphologie Reli. Process. Environ. 6:125–136.
- Clark JS. 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. Am. Nat. 152:204–224.
- Cochard P-O. 2005. *Cochlearia danica* L., une halophyte adventice des autoroutes. Symbioses 13:69–74.
- Cochrane A, Yates CJ, Hoyle GL, Nicotra AB. 2015. Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? Glob. Ecol. Biogeogr. 24:12–24.
- Collins SJ, Russell RW. 2009. Toxicity of road salt to Nova Scotia amphibians. Environ. Pollut. 157:320–324.
- Cruaud A, Ronsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE, et al. 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. Syst. Biol. 61:1029–1047.
- Danner M-C, Robertson A, Behrends V, Reiss J. 2019. Antibiotic pollution in surface fresh waters: Occurrence and effects. Sci. Total Environ. 664:793–804.
- Darling E, Samis KE, Eckert CG. 2008. Increased seed dispersal potential towards geographic range limits in a Pacific coast dune plant. New Phytol. 178:424–435.

- Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. Murray.
- Day J. 2002. The use of old records-some worked examples. Worcs. Rec. 12.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, et al. 2010. Plant mating systems in a changing world. Trends Ecol. Evol. 25:35–43.
- Eckert CG, Samis KE, Lougheed SC. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. Mol. Ecol. 17:1170–1188.
- Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. Trends Ecol. Evol. 22:432–439.
- Estrada A, Morales-Castilla I, Caplat P, Early R. 2016. Usefulness of species traits in predicting range shifts. Trends Ecol. Evol. 31:190–203.
- Etterson JR, Shaw RG. 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global warming. Science. 294:151–154.
- Fahrig L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation *per se.* Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 48:1–23.
- Fekete R, Mesterházy A, Valkó O, Molnár A V. 2018. A hitchhiker from the beach: the spread of the maritime halophyte *Cochlearia danica* along salted continental roads. Preslia 90:23–37.
- Fenner. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 1:78–91.
- Fordyce JA. 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. J. Exp. Biol. 209:2377–2383.
- Fox CW, Reed DH. 2011. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. Evolution. 65:246–258.
- Garrido B, Hampe A, Marañón T, Arroyo J. 2003. Regional differences in land use affect population performance of the threatened insectivorous plant *Drosophyllum lusitanicum* (Droseraceae). Divers. Distrib. 9:335–350.
- Gaston K. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. Trends Ecol. Evol. 11:197–201.
- Gaston KJ. 1998. Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. Philos. Trans. R. Soc. London 353:219–230.
- Gaston KJ. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford: Oxford University Press
- Gause GF. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science. 79:16–17.

- Gaylord B, Gaines SD. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. Am. Nat. 155:769–789.
- Le Gendre C. 1911. Le plateau de Millevaches restauré. La Rev. Sci. Limousin 10:168–170.
- Gill JJB. 1976. Cytogenetic studies in *Cochlearia* L. (*Cruciferae*). The chromosomal constitution of *C. danica* L. Genetica 46:115–127.
- Gilman SE, Urban MC, Tewksbury J, Gilchrist GW, Holt RD. 2010. A framework for community interactions under climate change. Trends Ecol. Evol. 25:325–331.
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36:47–79.
- Griffin PC, Willi Y. 2014. Evolutionary shifts to self-fertilisation restricted to geographic range margins in North American *Arabidopsis lyrata*. Ecol. Lett. 17:484–490.
- Griggs. 1914. Observations on the behavior of some species at the edges of their ranges. Bull. Torrey Bot. Club 41:25–49.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. Auk 34:427–433.
- Grossenbacher D, Briscoe Runquist R, Goldberg EE, Brandvain Y. 2015. Geographic range size is predicted by plant mating system. Ecol. Lett. 18:706–713.
- Guo F, Lenoir J, Bonebrake TC. 2018. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. Nat. Commun. 9:1315.
- Hadfield MG, Miller SE, Carwile AH. 1993. The decimation of endemic hawaiian tree snails by alien predators. Am. Zool. 33:610–622.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. Ecol. Lett. 8:461–467.
- Hamrick J, Godt MJW. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. 351:1291–1298.
- Handel SN. 1978. New ant-dispersed species in the genera *Carex*, *Luzula*, and *Claytonia*. Can. J. Bot. 56:2925–2927.
- Hardin G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. Science. 131:1292–1297.
- Hargreaves AL, Eckert CG. 2014. Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: Implications for shifting ranges. Funct. Ecol. 28:5–21.
- Hargreaves AL, Samis KE, Eckert CG. 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. Am. Nat. 183:157–173.
- Harris GA. 1977. Root phenology as a factor of competition among grass seedlings. J. Range Manag. 30:172–177.

- Harrison S, Hastings A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. Trends Ecol. Evol. 11:180–183.
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. J. Ecol. 97:393–403.
- Herlihy CR, Eckert CG. 2005. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). Am. J. Bot. 92:744–751.
- Hohla M, Raabe U. 2012. *Cochlearia danica* das Dänische Löffelkraut kein überraschender Neuzugang der Flora von Oberösterreich Material und Methoden. STAPFIA 97:206–209.
- Holt RD. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. Evol. Ecol. Res. 5:159–178.
- Huang F, Peng S, Chen B, Liao H, Huang Q, Lin Z, Liu G. 2015. Rapid evolution of dispersal-related traits during range expansion of an invasive vine *Mikania micrantha*. Oikos 124:1023–1030.
- De Humboldt A, Bonpland A. 1805. Essai sur la géographie des plantes.
- Hutchinson GE. 1957. Population studies-animal ecology and demography Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22:415–427.
- Jombart T, Devillard S, Dufour AB, Pontier D. 2008. Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. Heredity (Edinb). 101:92–103.
- Kadereit JW, Arafeh R, Somogyi G, Westberg E. 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. Taxon 54:861–876.
- Kawecki TJ. 2008. Adaptation to marginal habitats. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 39:321–342.
- Kelly AE, Goulden ML. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 105:11823–11826.
- Kinzie III RA. 1992. Predation by the introduced carnivorous snail *Euglandina rosea* Ferussac on endemic aquatic lymnaeid snails in Hawaii. Biol. Conserv. 60:149–155.
- Kjellberg F, Gouyon P, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G. 1987. The Stability of the Symbiosis between Dioecious Figs and Their Pollinators: A Study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. Evolution. [Internet] 41:693–704. Available from: http://www.jstor.org/stable/2408881%0Ahttp://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp
- Krapek J, Buma B. 2018. Limited stand expansion by a long-lived conifer at a leading northern range edge, despite available habitat. J. Ecol. 106:911–924.
- Kroiss SJ, Hillerislambers J. 2015. Recruitment limitation of long-lived conifers: implications for

- climate change responses. Ecol. Soc. Am. 96:1286–1297.
- Kroschel J, Sporleder M, Tonnang HEZ, Juarez H, Carhuapoma P, Gonzales JC, Simon R. 2013. Predicting climate-change-caused changes in global temperature on potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) distribution and abundance using phenology modeling and GIS mapping. Agric. For. Meteorol. 170:228–241.
- Lacey EP, Roach DA, Herr D, Kincaid S, Perrott R. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. Ecol. Soc. Am. 84:2462–2475.
- Lambinon J, Verloove F. 2012. Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines. 6th edn. Meise, Belgium: Jardin Botanique National de Belgique
- Lenoir J, Svenning JC. 2015. Climate-related range shifts a global multidimensional synthesis and new research directions. Ecography (Cop.). 38:15–28.
- Lenormand T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. Trends Ecol. Evol. 17:183–189.
- Levin DA. 2006. Flowering phenology in relation to adaptive radiation. Syst. Bot. 31:239–246.
- Levin DA. 2012. Mating system shifts on the trailing edge. Ann. Bot. 109:613–620.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environnemental heterogeneity for biological control. Bull. Entomol. Soc. Am. 15:237–240.
- Von Der Lippe M, Kowarik I. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. Conserv. Biol. 21:986–996.
- de Litardière R. 1932. Le *Claytonia perfoliata* Donn en France. Bull. la Société Bot. Fr. 79:65–68.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. 2009. The velocity of climate change. Nature 462:1052–1055.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (vol.12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.
- Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Rhodes JR. 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. Glob. Chang. Biol. 18:1239–1252.
- Marks M, Prince S. 1981. Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. Oikos 36:326–330.
- Matías L, Jump AS. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. For. Ecol. Manage. 282:10–22.
- Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, Tershy BR, Zavaleta ES, Donlan CJ, Keitt BS, Le Corre M,

- Horwath S V., Nogales M. 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. Glob. Chang. Biol. 17:3503–3510.
- Miller J. 1976. Variation in populations of *Claytonia perfoliata* (Portulacaceae). Syst. Bot. 1:20–34.
- Miller J. 1978. Phenotypic variation, distribution and relationships of diploid and tetraploid populations of the *Claytonia-Perfoliata* complex (Portulacaceae). Syst. Bot. 3:322–341.
- Mimura M, Aitken SN. 2007. Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae). Am. J. Bot. 94:991–998.
- Mimura M, Aitken SN. 2010. Local adaptation at the range peripheries of *Sitka spruce*. J. Evol. Biol. 23:249–258.
- Ministère Français de l'Ecologie équipe O. 2015. Plan National d'Action 2011-2015 : Agir pour les *Maculinea*. Available from: www.maculinea.pnaopie.fr
- Moeller DA. 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination. Ecology 87:1510–1522.
- Moeller DA, Geber MA, Eckhart VM, Tiffin P. 2012. Reduced pollinator service and elevated pollen limitation at the geographic range limit of an annual plant. 93:1036–1048.
- Moeller DA, Runquist RDB, Moe AM, Geber MA, Goodwillie C, Cheptou PO, Eckert CG, Elle E, Johnston MO, Kalisz S, et al. 2017. Global biogeography of mating system variation in seed plants. Ecol. Lett. 20:375–384.
- El Mousadik A, Petit RJ. 1996. High level of genenetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. Theor. Appl. Genet. 92:832–839.
- Murrell C, Gerber E, Krebs C, Parepa M, Schaffner U, Bossdorf O. 2011. Invasive knotweed affects native plants through allelopathy. Am. J. Bot. 98:38–43.
- Nentwig W. 2007. Biological invasions. Springer, Berlin Heidelberg
- O'Dowd DJ, Green PT, Lake PS. 2003. Invasional "meltdown" on an oceanic island. Ecol. Lett. 6:812–817.
- Okusanya OT. 1979. An experimental investigation into the ecology of some maritime cliff species: IV. cold sensitivity and competition studies. J. Ecol. 67:591–600.
- Oostermeijer JGB. 1989. Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. Oecologia 78:302–311.
- Pannell JR. 2015. Evolution of the mating system in colonizing plants. Mol. Ecol. 24:2018–2037.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37:637–669.
- Perglová I, Pergl J, Skálová H, Moravcová L, Jarošík V, Pyšek P. 2009. Differences in germination

- and seedling establishment of alien and native *Impatiens* species. Preslia 81:357–375.
- Phillips BL, Brown GP, Shine R. 2010. Life-history evolution in range-shifting populations. Ecology 91:1617–1627.
- Pigliucci M. 2001. Phenotypic plasticity beyond nature and nurture. JHU Press
- Post E, Forchhammer MC. 2008. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 363:2369–2375.
- Pujol B, Zhou S-R, Sanchez Vilas J, Pannell JR. 2009. Reduced inbreeding depression after species range expansion. Proc. Natl. Acad. Sci. 106:15379–15383.
- Pulliam HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. Am. Nat. 132:652-661.
- Rausch JH. 2008. The evolution of selfing, inbreeding depression, and polyploidy in the Claytonia perfoliata complex (Portulacaceae). Washingt. State Univ. Sch. Biol. Sci. PhD thesis.
- Ridley. 1931. The dispersal of plants throughout the world. Nature 127:399–400.
- Rix M. 2014. Viola tricolor subsp. curtisii (Violaceae). Curtis's Bot. Mag. 31:17–25.
- Rodríguez A, Delibes M. 2004. Patterns and causes of non-natural mortality in the Iberian lynx during a 40-year period of range contraction. Biol. Conserv. 118:151–161.
- Roy DB, Sparks TH. 2000. Phenology of British butterflies and climate change. Glob. Chang. Biol. 6:407–416.
- Sagarin RD, Gaines SD. 2002. The "abundant centre" distribution: To what extent is it a biogeographical rule? Ecol. Lett. 5:137–147.
- Samis KE, López-Villalobos A, Eckert CG. 2016. Strong genetic differentiation but not local adaptation toward the range limit of a coastal dune plant. Evolution. 70:2520–2536.
- Schwartz N, Rohde S, Dobretsov S, Hiromori S, Schupp PJ. 2017. The role of chemical antifouling defence in the invasion success of *Sargassum muticum*: A comparison of native and invasive brown algae. PLoS One 12:e0189761.
- Selkoe KA, Toonen RJ. 2006. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. Ecol. Lett. 9:615–629.
- Sexton JP, McInyre PJ, Angert AL, Rice KJ. 2009. Evolution and ecology of species range limits. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40:415–436.
- Sexton JP, Strauss SY, Rice KJ. 2011. Gene flow increases fitness at the warm edge of a species' range. Proc. Natl. Acad. Sci. 108:11704–11709.
- Sheth SN, Angert AL. 2018. Demographic compensation does not rescue populations at a trailing range edge. Proc. Natl. Acad. Sci. 115:2413–2418.
- Soberon J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodivers. Informatics 2:1–10.

- Sordello R, Trombert R. 2017. UMS 2006 Patrimoine Naturel Prise en compte mutuelle des schemas régionaux de cohérence écologiques et des plans nationaux d'actions pour les espèces menacées.
- Standish RJ, Cramer VA, Wild SL, Hobbs RJ. 2007. Seed dispersal and recruitment limitation are barriers to native recolonization of old-fields in western Australia. J. Appl. Ecol. 44:435–445.
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, Rixen C, Winkler M, Bardy-Durchhalter M, Barni E, et al. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. Nature 556:231–234.
- Thomann M, Imbert E, Engstrand RC, Cheptou PO. 2015. Contemporary evolution of plant reproductive strategies under global change is revealed by stored seeds. J. Evol. Biol. 28:766–778.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira De Siqueira M, Grainger A, Hannah L, et al. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427:145–148.
- Thomas CD, Franco AMA, Hill JK. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. Trends Ecol. Evol. 21:415–416.
- Torchin ME, Mitchell CE. 2004. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. Front. Ecol. Environ. 2:183–190.
- Travis JMJ, Dytham C. 2002. Dispersal evolution during invasions. Evol. Ecol. Res. 4:1119–1129.
- Trombulak SC, Frissell CA. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conserv. Biol. 14:18–30.
- Ungerer MJ, Ayres MP, Lombardero MJ. 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmerman (Coleoptera: Scolytidae). 26:1133–1145.
- Venable DL, Brown JS. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. Am. Nat. 131:360–384.
- Vignal A, Milan D, SanCristobal M, Eggen A. 2002. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. Genet. Sel. Evol. 34:275–305.
- Vilà-Cabrera A, Premoli AC, Jump AS. 2019. Refining predictions of population decline at species' rear edges. Glob. Chang. Biol. in press.
- Vitalis R, Rousset F, Kobayashi Y, Olivieri I, Gandon S. 2013. The joint evolution of dispersal and dormancy in a metapopulation with local extinctions and kin competition. Evolution. 67:1676–1691.
- Wagmann K, Hautekèete N-C, Piquot Y, Meunier C, Schmitt SE, Van Dijk H. 2012. Seed dormancy distribution: explanatory ecological factors. Ann. Bot. 110:1205–1219.

- Waldock C, Stuart-Smith RD, Edgar GJ, Bird TJ, Bates AE. 2019. The shape of abundance distributions across temperature gradients in reef fishes. Ecol. Lett. in press.
- Walther G-R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365:2019–2024.
- Waples RS. 2006. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. Conserv. Genet. 7:167–184.
- Went FW. 1952. The effect of temperature on plant growth. Annu. Rev. Plant. Physiol. 4:347–362.
- Wilson JRU, Dormontt EE, Prentis PJ, Lowe AJ, Richardson DM. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. Trends Ecol. Evol. 24:136–144.
- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16:97–159.
- Wright S. 1949. The genetical structure of populations. Ann. Eugen. 15:323–354.
- Xu H, Tremblay F, Bergeron Y, Paul V, Chen C. 2012. Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range. Ecol. Evol. 2:2506–2515.
- Zachos FE, Althoff C, Steynitz Y v., Eckert I, Hartl GB. 2006. Genetic analysis of an isolated red deer (*Cervus elaphus*) population showing signs of inbreeding depression. Eur. J. Wildl. Res. 53:61–67.

Chapitre I

Evolution en limite d'aire de répartition géographique : étude de traits d'histoire de vie en centre et limite d'aires présentant une dynamique de colonisation ou de rétractation

La gestion du territoire par l'homme ainsi que les changements climatiques modifient profondément les conditions environnementales et la connectivité entre les habitats au sein des aires de répartition géographique des espèces biologiques. Les populations naturelles se trouvant dans un environnement perturbé, si elles ne disparaissent pas, peuvent faire face à ce stress en modifiant leur répartition géographique ou en s'adaptant in situ aux nouvelles conditions environnementales (Aitken et al., 2008). Ainsi, les études reportant des changements d'aire de répartition géographique ou des changements dans la biodiversité des milieux suite aux changements environnementaux sont de plus en plus nombreuses (Parmesan, 2006; Steinbauer et al., 2018). La transformation des aires de répartition géographique des espèces crée des limites dynamiques, aussi bien des fronts de colonisation que des fronts de rétractation. En limite d'aire de répartition, où les populations sont généralement plus petites et plus isolées qu'au centre de l'aire de répartition, une limitation en partenaires sexuels est attendue. Chez les plantes, ceci se traduit par une limitation pollinique. Cette limitation pollinique pourrait entrainer une augmentation des niveaux d'autofécondation au sein des populations marginales pour les espèces présentant un régime mixte de reproduction (Moeller 2006; Mimura & Aitken 2007; Griffin & Willi 2014; Pannell 2015). Un changement de phénologie, et notamment une précocité de celle-ci dans des habitats perturbés de limite de répartition, pourrait également constituer une assurance de reproduction. Enfin, dans le cas d'un front de colonisation ou d'une répartition au sein d'un habitat fragmenté, on peut s'attendre à observer une augmentation des propensions ou distances de dispersion des espèces (Phillips et al. 2010; Hargreaves & Eckert 2014). Ainsi, l'étude de l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces entre le centre et la limite de leur répartition géographique est un enjeu majeur dans la compréhension des processus sous-jacents à la réussite ou à l'échec de l'implantation des populations sur un front de colonisation et à la persistance des populations sur un front de rétractation.

Dans ce chapitre, nous avons donc cherché à déterminer s'il existe une variation du centre vers la limite des aires de répartition de caractères phénotypiques liés à la dispersion, la phénologie et la reproduction chez des espèces végétales. Afin de répondre à cette question nous nous sommes intéressés à quatre espèces végétales présentant toutes une limite de répartition dynamique dans le nord de la France : la Claytonie perfoliée, la Cochléaire du Danemark, le Crithme maritime et la Pensée des dunes. Ces espèces appartiennent chacune à une famille différente et possèdent toutes une biologie, une histoire évolutive et des dynamiques différentes. Dans les cas où nous constations une différence des traits d'histoire de vie étudiés entre centre et limite d'aire de répartition, cette variation a été confrontée aux prévisions théoriques. Pour finir, les résultats obtenus pour chacune

de nos espèces ont été analysés conjointement afin de mettre en exergue un potentiel patron évolutif commun aux limites d'aires de répartition géographique.

Afin de nous affranchir d'effets environnementaux et de variations plastiques qu'ils pourraient produire, nous avons mis en place un terrain expérimental en environnement commun. Concernant l'échantillonnage, nous avons prospecté les aires de répartition de nos quatre espèces d'étude suivant un gradient centre/limite. Pour chacune de ces espèces, de 6 à 10 populations ont été échantillonnées du centre vers la limite de l'aire de répartition. Pour les deux espèces en expansion dans les terres, la Claytonie perfoliée et la Cochléaire du Danemark, les populations non côtières ont été définies comme marginales et les populations côtières comme centrales. Pour le Crithme maritime et la Pensée des dunes la définition des populations centrales et marginales reflète la structure génétique spatiale des deux espèces (*Chapitre 2 part. 2*). Nous avons récolté les graines d'une vingtaine de plantes mères par population et les mesures de traits d'histoire de vie ont ensuite été effectuées de la graine à la graine, depuis les graines récoltées *in natura* jusqu'aux graines de la génération suivante récoltées en conditions contrôlées en terrain expérimental.

Des différences phénotypiques significatives ont été observées entre les populations centrales et marginales pour trois de nos espèces étudiées. Toutefois, aucun patron évolutif commun n'a pu être mis en évidence au cours de cette étude. En effet, le Crithme maritime n'a montré aucun changement significatif de traits d'histoire de vie entre les populations du centre et celles de la limite de son aire de répartition géographique. Les variations phénotypiques observées chez les trois autres espèces étaient cohérentes avec la biologie de chacune d'elle. Ainsi, la Pensée des dunes, qui est la seule espèce pérenne parmi les trois, a présenté des variations qui favorisent la survie individuelle à la reproduction en limite d'aire de répartition. Au contraire, les deux autres espèces annuelles ont montré des variations portant sur la phénologie des premiers stades du cycle de vie. De plus, la Claytonie perfoliée présente également un taux de germination plus important en limite d'aire de répartition. Enfin, la Cochléaire du Danemark semble présenter des capacités de dispersion plus importantes en limite d'aire.

Pour chacune de nos espèces, les populations de limite d'aire de répartition sont situées dans des milieux extrêmement perturbés par la gestion humaine, contrairement aux populations de centre d'aire de répartition. Si la dynamique observée en limite d'aire de répartition pour la Claytonie perfoliée et la Cochléaire du Danemark peuvent en partie s'expliquer par l'évolution observée de certains de leurs traits d'histoire de vie, ceci n'est pas le cas du Crithme maritime. Ainsi, à la suite de cette étude nous pouvons nous interroger sur l'importance de la prise en compte de l'influence de l'utilisation des territoires dans des études visant à une meilleure compréhension et

une meilleure gestion des populations localisées en limites d'aires de répartitions dynamiques. Dans le cas de nos espèces étudiées, la prise en compte de l'influence humaine pourrait s'effectuer par un suivi temporel additionnel du front de colonisation avec certaines pratiques comme le salage des routes pour la Cochléaire du Danemark ou bien l'anthropisation des côtes pour le Crithme maritime.

Bibliographie

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evol. Appl. 1:95–111.
- Griffin PC, Willi Y. 2014. Evolutionary shifts to self-fertilisation restricted to geographic range margins in North American *Arabidopsis lyrata*. Ecol. Lett. 17:484–490.
- Hargreaves AL, Eckert CG. 2014. Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: Implications for shifting ranges. Funct. Ecol. 28:5–21.
- Mimura M, Aitken SN. 2007. Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae). Am. J. Bot. 94:991–998.
- Moeller DA. 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination. Ecology 87:1510–1522.
- Pannell JR. 2015. Evolution of the mating system in colonizing plants. Mol. Ecol. 24:2018–2037.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37:637–669.
- Phillips BL, Brown GP, Shine R. 2010. Life-history evolution in range-shifting populations. Ecology 91:1617–1627.
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, Rixen C, Winkler M, Bardy-Durchhalter M, Barni E, et al. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. Nature 556:231–234.

Evolution on the edge: empirical evidences of idiosyncratic shifts in life-history traits towards geographic range edges

Mathilde Latron, Eric Schmitt, Jean-François Arnaud, Anne Duputié*

Address

Univ. Lille, CNRS, UMR 8198 – Evo-Eco-Paleo, F-59000 Lille, France

* Corresponding author

E-mail: anne.duputie@univ-lille.fr

Running title

Rangewide life-history trait variation

Keywords

Claytonia perfoliata, Cochlearia danica, Crithmum maritimum, edge populations, expanding and receding geographical ranges, life-history traits, Viola tricolor ssp. curtisii.

Abstract

Land-use and climate change drive shifts in species' geographical distributions and increase the occurrence of marginal populations, either on leading or trailing edges. Under accelerated expanding or receding range shifts in response to environmental changes, both theoretical predictions and empirical observations support substantial evolution in life-history traits (LHT), often involving changes in dispersal and reproductive abilities. We tested these predictions on a set of dynamic expanding or receding plant species with contrasting LHT in common gardens, using offspring from populations collected on a spatial gradient extending from range core to range edge habitats. We monitored individual LHT related to dispersal, growth rate and phenology, survival, reproductive output and allocation to reproduction. Significant shifts in LHT among core and marginal populations rarely occurred and were mostly species-specific. In the annual expanding Danish scurvygrass, marginal populations showed smaller seeds that likely increased dispersal abilities. Marginal populations of the annual expanding Miner's lettuce exhibited higher germination rates than core populations. No differences in LHT were detected among populations of the expanding and long-distance dispersed Rock samphire. Lastly, marginal populations of the receding Dune pansy exhibited a low reproductive output presumably due to increased interspecific competition and difference in plant architecture. Altogether, our results indicated that shifts in species distributions mostly drive idiosyncratic changes in LHT and that a general syndrome may be difficult to depict towards the edge of a species' geographic distribution. Our findings thus have important implications to draw predictive projections of species distribution shifts under current global change.

Introduction

Accelerating human-mediated modifications of natural habitats is a common feature of the onset of Anthropocene. Reports on broad-scale ecological and biotic responses to accelerated global warming across spatial and temporal extents are accumulating and have far-reaching consequences for biodiversity, ecosystem functioning and services (e.g. Parmesan, 2006; Steinbauer et al., 2018). In particular, species' geographical distributions and biogeographical patterns are increasingly altered by climate change, and there is ample evidence that global warming is reshuffling the geographical distribution of many taxa worldwide (Parmesan, 2006; Urban, 2015; Niskanen et al., 2019; Vilà-Cabrera et al., 2019). Natural populations may face climate change by shifting their geographical distribution and by overcoming stressful conditions through plastic changes or adaptive evolution of dispersal abilities, phenology and reproductive strategies (Parmesan, 2006; Franks et al., 2007; Hoffmann & Sgrò, 2011; Piao et al., 2019). Biological responses may include (i) successful dispersal events to track suitable environmental conditions, resulting in range shifts, (ii) plastic responses to altered conditions within established populations, or (iii) adaptive evolution to novel environmental conditions (Angert et al., 2011; Hoffmann & Sgrò, 2011; Estrada et al., 2016). Finally, species geographical distributions are also strongly influenced by habitat fragmentation and land-use change, resulting in local extinctions or in phenotypic modifications, with notable examples of species benefitting from these habitat changes (Cheptou et al., 2017; Fahrig, 2017). Therefore, Life-history trait (LHT) differences arising between range edge and core populations found in the centre of species' geographical distribution have major implications for invasion and conservation biology to set management guidelines, to assess extinction risks, and to preserve the functioning of species' community structure (Angert et al., 2011; Urban, 2015; Chuang & Peterson, 2016; Vilà-Cabrera et al., 2019).

Species' range boundaries often display a close association with particular environmental and climatic features along altitudinal or latitudinal gradients (Jump & Woodward, 2003; Phillips et al., 2010). In such a case, constraints in species geographical distribution involve niche limitations that do not necessarily imply dispersal inability to move toward new suitable habitats (Phillips et al., 2010; Hargreaves et al., 2014; Krapek & Buma, 2018; Bontrager & Angert, 2019). Nonetheless, there are accumulating evidences of dynamic geographical range shifts in response to ongoing global change, with populations at expanding margins evolving distinctive phenotypic traits when compared to core populations (Phillips et al., 2010; Hoffmann & Sgrò, 2011; Chuang & Peterson, 2016). Accelerated range shifts lead to non-equilibrium populations experiencing new selective pressures that may strongly impact the evolution of species' LHT, with far-reaching consequences over ecological timescale (Lustenhouwer et al., 2019). During range expansions, the establishment

of newly self-sustaining populations arises from successful dispersal events of individuals away from a geographical core distribution where well-settled populations are characterized by a stable equilibrium (Phillips et al., 2010; Estrada et al., 2016). Therefore, species' capacity to face and track climate change via range shifts depends on the abilities to successfully colonize new areas and establish viable populations (Angert et al., 2011). In this way, dynamic range expansions may drive rapid LHT evolution despite successive founder events which are likely to enhance the loss of standing genetic variation (Pannell, 2015; Lustenhouwer et al., 2019). Within the general context of expanding or receding range shifts in response to environmental changes, both theoretical predictions and empirical observations often support the intuitive view of shifts in LHT implying increased dispersal and reproductive abilities (Estrada et al., 2016; Lustenhouwer et al., 2019). Moreover, some studies on leading edges highlight the importance that early phenology can have on colonization capacity. For example, invasive Impatiens species showed earlier and higher germination rate as compared to native congenerics (Perglová et al., 2009). Selfing ability is also of crucial importance for successful colonization, because selfing species do not suffer from mate limitation (Baker, 1955; Grossenbacher et al., 2015; Pannell, 2015).

It is thus generally expected that evolving traits in marginal expanding populations imply high dispersal abilities, ecological generalization, phenological shifts, substantial reproductive rates and/or higher selfing rates (Parmesan, 2006; Hargreaves & Eckert, 2014; Estrada et al., 2016). Provided that dispersal is heritable and that there is no Allee effects, dispersal rates on the expanding edge are expected to evolve upwards due to a runaway evolutionary process during population spread, i.e. assortative mating by dispersal ability through the so-called Olympic village effect (Phillips et al., 2010; Hargreaves & Eckert, 2014; Chuang & Peterson, 2016; MacLean & Beissinger, 2017). Strong dispersal ability and ecological generalization were indeed found to be reliable predictive traits having a positive effect on range size and on range shift capabilities in plants (Angert et al., 2011; Hargreaves & Eckert, 2014; Estrada et al., 2016; see however MacLean & Beissinger, 2017). LHT such as earlier germination, early reproduction or high fecundity should also increase colonization opportunities by enhancing propagule pressure (Franks et al., 2007; Perglová et al., 2009; Angert et al., 2011). Empirical evidences for evolving changes in LHT features on expanding ranges are accumulating (e.g. Bontrager & Angert, 2019; Lustenhouwer et al., 2019). For instance, numerous rapid shifts in dispersal features can be found in sessile organisms like plants where gene flow within and among populations are mediated by pollen and seed dispersal whereas colonization only occur through seed dispersal (Hargreaves & Eckert, 2014a; Auffret et al., 2017). Traits facilitating efficient dispersal, such as decreased seed size and mass and plume or wing loading, have been shown to evolve in marginal populations of Lodgepole pine (Pinus contorta),

bitter vine (*Mikania micrantha*) or brown anole (*Anolis sagrei*, reviewed in Phillips *et al.*, 2010 and Chuang & Peterson, 2016). With regard to reproductive traits, shifts toward shorter generation time, earlier phenology or greater reproductive output were also observed (Franks *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2010; reviewed in Chuang & Peterson, 2016 and Piao *et al.*, 2019; see however Krapek & Buma, 2018).

In contrast to generally high-latitude expanding edges in response to modern climate change, rear or trailing-edge populations often located at low latitudes of species' ranges remain poorly studied, although they are acknowledged to be of crucial importance in terms of genetic and ecological distinctiveness conferring great potential for local adaptation (Hampe & Petit, 2005; Hargreaves & Eckert, 2014). Current low-latitude eroding species' margins indeed deserve conservation priorities to preserve the genetic legacies shaped by past climate-driven range dynamics and to determine the evolutionary potential to face current environmental changes. This was recently exemplified in the annual wild flower *Clarkia pulchella*, with gene flow from historically warm locations contributing to adaptive genetic variation in populations located at the northern edge (Bontrager & Angert, 2019).

However, the above mentioned empirical and theoretical expectations for LHT changes are not systematically observed and there is still no real consensus regarding the actual relationships between expanding range shifts and LHT under rapid environmental changes (Angert et al., 2011; Estrada et al., 2016; MacLean & Beissinger, 2017; Piao et al., 2019). The infrequent nature of new colonisation and successful settlement events, jointly with elevated extinction risks during initial stages of range expansion, may allow sufficient stochasticity to offset clear-cut deterministic signals of LHT shifts during range expansion (Angert et al., 2011; Krapek & Buma, 2018). Moreover, selection for enhanced rates of dispersal and reproduction has numerous phenotypic targets and trade-offs may often occur and lead to negative effects for individual fitness such as reduced individual lifespan and/or survival rate (Burton et al., 2010; Chuang & Peterson, 2016). Overall, the predicted relationships between leading LHT and patterns of range shifts still remain puzzling, even when taking the variability of mating system into account (Jump et al., 2003; Grossenbacher et al., 2015; Park et al., 2018).

This study is thus devoted to provide some clues on the variation of LHT that may help deciphering ongoing range dynamics in seed plants. Using key traits related to (i) dispersal abilities, (ii) reproductive output and (iii) phenology, we aimed at presenting a broad view of variation in traits surveyed across the geographical range of several plant species with expanding or receding geographical ranges. To this end, we used three expanding plant species: the Danish scurvygrass

(Cochlearia danica, L., Brassicaceae), the Miner's lettuce (Claytonia perfoliata, Donn ex Willd, Montiaceae), and the Rock samphire (Crithmum maritimum, L., Apiaceae). We also determined whether LHT shifts occurred in a receding species, the vulnerable Dune pansy (Viola tricolor subsp. curtisii [E. Forst] Syme, Violaceae) whose low-latitude rear-edge populations face severe habitat fragmentation. As compared to central populations, we expected more dispersive seeds in marginal leading populations, i.e. smaller seeds for wind-dispersed species and larger seeds for hydrochorous species. As a trade-off may occur, we also expected that smaller seeds displayed lower germination rates. Increased interspecific competition in marginal expanding or receding populations may also trigger selection for earlier and more synchronous phenology. This could result in lower vegetative biomass and lower reproductive investment.

To test the ability of self-fertilization without pollen vectors and to measure LHT related to dispersal abilities, phenology and lifetime reproductive success of individuals issued from core and marginal populations of each species, we set-up a common garden experiment over two generations using seeds of mother plants collected *in natura*. We specifically asked the following questions:

- (1) Do marginal populations show a shift in dispersal ability, phenology and reproductive output as compared to core populations?
- (2) If so, do the observed differences match the theoretical predictions of increased dispersal and reproductive rate expected at range margins for dynamic range distribution and if so, to what extent?
- (3) Are these life-history traits undergoing adaptive divergence through a genetic basis or are they showing phenotypic plasticity in response to new environmental conditions at range margins?
- (4) Can we draw general conclusions in terms of range shift forecast for expanding species and in terms of conservation management of rear edge populations for low-latitude retracting ranges?

Materials and Methods

Study species and sampling

For four plant species exhibiting different dynamics in spatial distribution range and life histories, we sampled individuals from populations located along a gradient from geographical range centers to range edges. All species were initially restricted to coastal habitats, which makes

the identification of central and marginal population easy. While Rock samphire and Dune pansy show a strictly coastal – *i.e.* somewhat linear – distribution, Miner's lettuce and Danish scurvygrass started colonizing inland habitats in the past decades. Figure 1.1 shows the native distribution and dynamics of the range of each species. For all study species, core populations benefit from larger suitable habitats than do edge populations. For each species, we sampled 6 to 10 populations, half of them in core habitats and half in marginal sites. Sampling included mature fruits or seeds from 20 mother plants in each population; details on population locations are provided in Table S1.1.

Miner's lettuce is an annual shade-tolerant plant. This species flowers from April to June with small unattractive white flowers. Fruits are mature from June to August, each generally contains three seeds which are dispersed by myrmecochory after fruit dehiscence (Handel, 1978). Self-pollination and self-fertilisation are possible with varying levels (Rausch, 2008). This species is native to the west coast of North America and was introduced in Europe around 1860 as a market garden plant (de Litardière, 1932; Miller, 1978; McIntyre, 2012). In northern France, Miner's lettuce was initially restricted to dunes and to private gardens along the coastline. Starting in 1910-1920, escapees from cultivation occurred in scattered inland sites (de Litardière, 1932). We sampled three putative core populations along the coastline of Northern France and three leading edge populations in inland habitats located in Northern France (Figure 1.1A).

Danish scurvygrass is a European annual halophyte, flowering from April to July. After silique dehiscence, the tiny seeds can be transported over short spatial distances by wind. This species is largely self-pollinating and self-fertilising (Gill, 1976). Danish scurvygrass was originally restricted to the coasts of Northern and Western Europe until the 1970s, but expanded inland along salted road banks in the past decades. Danish scurvygrass was first observed along inland road banks in the 1970's in Netherlands, in the 1980's in Germany and the UK, in the 1990's in Switzerland, Belgium and France, in the 2000's in Austria and is still expanding in central Europe (Cochard, 2005; Hohla & Raabe, 2012). This species tolerates high amounts of salt and seeds are dispersed by car and lorry wheels, resulting in an expansion speed over 60 km/year (von der Lippe & Kowarik, 2007; Fekete *et al.*, 2018). In Northern France, the species was first documented along motorway A25 in the 2000s. We sampled ten Danish scurvygrass populations, all located in Northern France. Central populations were defined as coastal populations (five populations), while inland populations were considered as leading edge populations (five roadside populations along A25, Figure 1.1B).

Rock samphire is a heliophilous perennial halophyte found on rocky shores in Western Europe. The species is restricted to a thin stripe along the shoreline, just above the highest tide level. In winter, most aerial parts are absent and reserves are stored in a rhizome. The plants flower in middle summer, with large umbels attracting various floral visitors, and fructifies in early fall. Fruits are achenes with a spongy cork which allows them to be drifted through marine currents. Seeds remain viable after several months drifting in salted water (Ridley, 1930). The possibility for long-distance seed dispersal and a large propensity for selfing makes Rock samphire prone to successful colonization (Latron et al., chapter 2 part. 2). Rock samphire has long been present around the Mediterranean and Atlantic coasts, up to the British Islands. For the past decades, its geographical distribution is expanding northwards in man-made habitats along the coastlines of Northern France, Belgium and the Netherlands. Newly founded populations are often located on the south-facing parts of seawalls or other man-made structures (Crawford, 1982; Lambinon et al., 2012). We defined core and marginal populations of Rock samphire according to biogeographical patterns identified in Latron et al. (chapter 2 part. 2). Namely, core populations were located along the Atlantic and English Channel coasts, while expanding marginal populations were located along the North Sea shoreline. Sampling included five core populations located from Brittany (Western France) to Northern France, along the Atlantic and English Channel coastlines, and five leading edge populations situated from Northern France to Northern Netherlands, along the North Sea coastline (Figure 1.1C).

Dune pansy is an endangered perennial plant native to semi-stabilized sand dunes along the English Channel and North Sea. It produces bright flowers which are attractive to many insects from mid-spring to the end of summer. Yet, natural populations are often characterized by substantial selfing rates (Latron et al., chapter 2 part. 2). Capsules are mature from mid-summer to late fall, with seeds dispersed over short distance by ants (Oostermeijer, 1989; Rix, 2014). In Northern France, urbanization and dune management policies have made Dune pansy's habitats scarcer. While populations located in the Netherlands are large and less fragmented, trailing edge populations in Northern France are of low census size and strongly fragmented, with substantial selfing rates (Latron et al., chapter 2 part. 2). Core and edge populations were defined according to spatial genetic structure described in Latron et al. (Chapter 2 part. 2). We sampled five central populations of Dune pansy in the Netherlands, and five trailing edge populations in Northern France (Figure 1.1D).

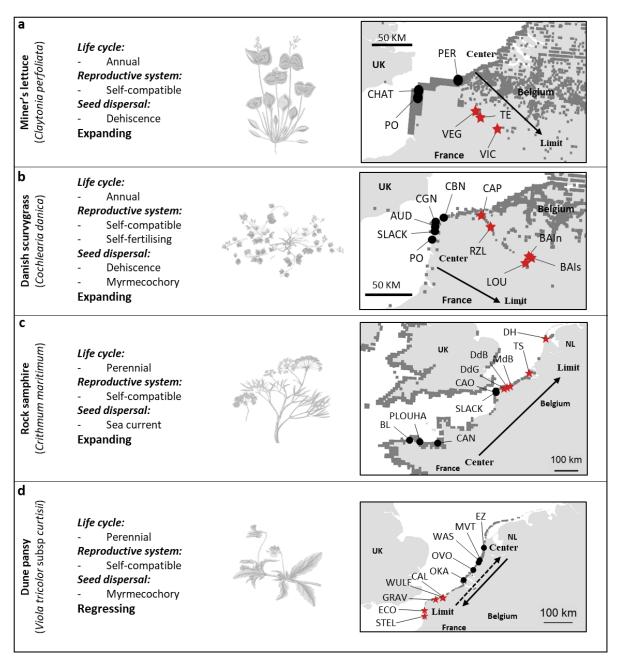


Figure 1. 1: Geographical distribution of Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy (data from GBIF https://www.gbif.org/ and SIFLORE https://www.gbif.org/ and SIFLORE https://www.gbif.org/ and SIFLORE https://siflore.fcbn.fr/). Populations sampled and sown in the common garden are indicated by circles (central populations) and stars (marginal populations). Key life-history traits of the species are provided.

Common garden design

To investigate whether LHTs related to dispersal abilities, ability to self-fertilization without pollination vector and phenology differed among central and marginal populations, we set up a common garden experiment using seeds collected *in natura*. Seeds were kept dried and at room temperature until sowing. Just prior to sowing, seeds of Miner's lettuce were stored 10 days at 5°C to release seed dormancy. Preliminary germination tests indicated that no treatment was needed to

achieve germination in the other studied species. For all populations of each species, we sowed 150 seeds and randomly transplanted 40 seedlings in a common garden where we monitored LHTs for one growing season (*i.e.* over the lifetime of the two annuals, and during the second growing season of the two perennial species). The common garden was located at the University of Lille, France (50.607°N, 3.143°E).

Seeds of Miner's lettuce and Danish scurvygrass were sown in commercial loam, in a frost-free greenhouse. For both species, seedlings were transplanted outdoors in 7*7*8 cm flower pots full of loam, with roots allowed to colonize the topsoil after the last frosts. Achenes of Rock samphire and seeds of Dune pansy were sown in a 50:50 sand-loam mixture in a 20°C greenhouse. Seedlings were then transplanted in the common garden in buried 11*11*12 cm and 9*9*9.5 cm flower pots, respectively. For all studied species, phenological traits were measured until plant senescence which were then harvested and dried for vegetative biomass assessment.

To control for the potential paternal effects on seed traits, we applied two pollination treatments: (i) free intra-population mating (with a possibility for selfing); (ii) forced selfing, with no pollination vector. To achieve this, we created one block per population per species, where 40 plants were arranged in staggered rows and enclosed in a mosquito net cage that prevented insect pollination among surveyed populations. Each cage was successively open during the flowering season for several hours. This allowed cross-pollination among individuals within each population. To test for the occurrence of autonomous self-fertilization, we bagged one flower stalk for ten randomly chosen plants in each population block. Upon harvest of aerial or root vegetative parts, seeds or achenes were collected for germination survey.

To sum up, we monitored LHTs from *in natura* collected seeds to offspring seedlings in controlled conditions. Therefore, trait differences measured in the common garden mirrored either maternal effects or genetically-based variation among populations. The Figure 1.2 presents the flowchart of the common garden experiment and of LHT measurements.

	G ₀	G_1			
Plant materiel	Mother plant in natura	Seed sowen in common garden	Seed collected in common garden		
Mesurment level	Seedling family	individual	population		
Traits mesured	- Seed weight (Seed.W.G ₀) - Germination rate (Germ.R.G ₀)	Time to germination (T.G) Time to first flower bud (T.B) Time to first flowering (T.FI) Time to first fructification (T.Fr) Number of fruits (Num.Fr) Seed weight (Seed.W.G ₁) Vegetative biomass (Veg.B) Final plant high (H) Reproductive effort (Repro.Ef): Num.Fr / Veg.B*100 or total fruit weight / Veg.B*100 Fitness: Num.Fr*Germ.R.Free.G ₁	- Germination rate of free crossing (Germ.R.Free.G ₁)		
Flow chart	x central populations x marginal populations				
	In natura	In common garden			

Figure 1. 2: Flow chart of the common-garden experiment and of the traits measured at the individual or population level for in natura sampled individuals and on the common-garden raised G_1 and their offspring.

LHT measurements

The data collected were sorted by generation, with G_0 referring to the progenitor plants whose seeds were collected *in natura*, G_1 referring to the plants grown from these seeds in the common garden together with their offspring. All traits were measured at the individual level except traits related to the offspring of G_1 (Figure 1.2).

For each G_0 mother plant growing *in natura*, we measured mean seed weight (Seed.W. G_0), germination rate (Germ.R. G_0) and germination phenology (T.G). Because seeds and achenes were tiny, they were weighed by lots of at least 50. 8.6 \pm 5.8 seeds per G_0 mother plant. Seeds were thereafter sown in the greenhouse as described above. Germination was monitored every two days until no new germination was observed for a full week. This provided a measure of the mean germination rate and germination time of the offspring of each G_0 mother plant.

For each population, 28 to 40 (mean =39, SD =3, Table S1.1) plants were transplanted in common gardens to constitute the generation G_1 . Phenology was monitored twice a week until ending of fructification time. For Rock samphire, we only monitored germination rate and timing during the first growing season in order to allow the plants to acclimate to the common garden and

to develop until fructification. We monitored the remaining traits during their second growing season. For each G_1 individual, we recorded the date of first flower bud (T.B), first open flower (T.Fl), and first mature fruit (T.Fr) and we measured mean G_1 seed weight (Seed.W. G_1). For 20 randomly chosen G_1 individuals of each population, the total number of fruits (Num.Fr) was counted. For Rock samphire, we also measured the size of achenes (Seed.Size. G_1) produced by G_1 plants in their second year with an optical sensor (Elmor C3, Elmor Angewandte Elektronik, Schwyz, Switzerland). We weighed dried harvested plants (Veg.B) after brushing. Veg.B represents the biomass of aerial parts for Miner's lettuce, Danish scurvygrass and Dune pansy, and underground parts for Rock samphire. Reproductive effort (Repro.Ef) was defined as the ratio Num.Fr to Veg.B. For Dune pansy, we additionally measured plant height at senescence.

To get further information on reproductive output of G_1 plants, we finally sowed 150 seeds produced by open pollination in each G_1 population to assess germination rate and phenology, as described above (Germ.R.Open. G_1). The same was applied for seeds obtained by forced selfing when autonomous selfing occurred (Germ.R.Self. G_1). Finally, we computed G_1 individuals' fitness as Num.Fr * Germ.R.Free. G_1 * survival rate. This fitness estimation thus accounted for reproductive output and offspring early survival.

Data analysis

To determine which surveyed LHTs correlated and whether central and marginal populations differed for a given set of LHTs, we performed a Principal Component Analysis (PCA) followed by multivariate ANOVA (function adonis in R library vegan). PCA gives information on correlations among variables and on variables contributing most to the variance of the data. Multivariate ANOVA gives insights into whether groups of points differ, *i.e.* into the LHT differentiation among central and marginal populations in a multidimensional space.

For uncorrelated traits we contrasted trait values of individuals from central and marginal groups of populations. We thus compared traits related to seed quality, seed dispersal, phenology and reproductive investment among central and marginal populations. Data were not normally distributed and there were substantial population effects. Hence, to investigate the effects of geographical origin on trait values, we fit Generalized Linear Mixed Models (GLMM) with populations as random variables. We used a gamma distribution with log link function for phenological traits and fitness and negative binomial distribution with a log-link function for other traits.

Finally, we investigated whether the differences in seed weight, seed size and seed germination rates observed *in natura* were genetically based or were mostly due to phenotypic plasticity. To this end, we assessed the reaction norms of central and marginal populations from G_0 to G_1 . All analyses were performed in R 3.5.0 using packages vegan and lme4.

Results

LHT covariation

Overall, the first two dimensions of PCA expressed 37 to 52 % of total inertia, depending on species (Figure S1.1). The first two axes were correlated to (i) phenological variables and (ii) to reproductive effort and to fruit number. Seed traits mostly contributed to dimensions 3, 4 and 5 (Figure S1.2). The first two dimensions of PCA further indicated that individuals of central or marginal origin differentiated for Miner's lettuce, Danish scurvygrass and Dune pansy (permutation ANOVA, all at P < 0.05; Figure 1.3), indicating a global shift in LHTs between central and marginal

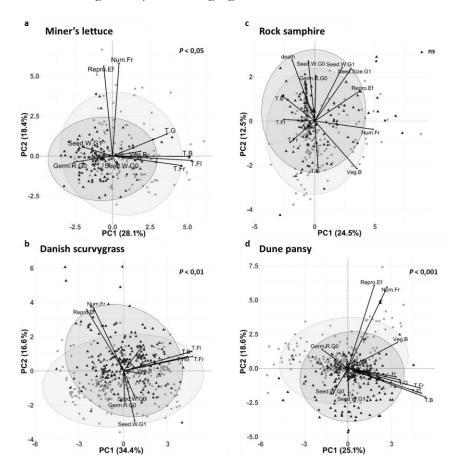


Figure 1. 3: Principal component analysis (PCA) on life history traits for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Ellipses gather 95 % of individuals from central sites (light grey) or marginal sites (darker grey). Level of significance of the multivariate ANOVA testing for difference among the suite of traits are indicated on each panel: ns: non significant.

populations for these species. To further characterize LHT variation among central and marginal populations, we focused on LHTs that were not or weakly correlated (Figure S1.3): seed weight *in natura* (Seed.W.G0) and their germination rate (Germ.R.G0), time to germination (T.G), reproductive effort (Repro.Ef), vegetative biomass (Veg.B) and seed weight of common-garden obtained seeds (Seed.W.G1).

LHT variations among central and marginal populations

Table 1.1 summarizes the main observed differences in LHTs among central and marginal populations. Central and marginal populations of each species differed for some LHTs, but no common pattern was observed across species.

Table 1. 1: Expected and observed differences in life-history traits among central (C) and marginal (M) populations of the Danish scurvygrass (Cochlearia danica L., Brassicaceae), the Miner's lettuce (Claytonia perfoliata Donn ex Willd, Montiaceae), the Rock samphire (Crithmum maritimum L., Apiaceae) and the Dune pansy (Viola tricolor subsp. curtisii [E.Forst] Syme, Violaceae). Shifts in life-history traits that followed theoretical expectations appear in bold face, while observations that went against theoretical expectations are underlined.

Traits	General expectation (range edge vs core)	Miner's lettuce	Danish scurvygrass	Rock samphire	Dune pansy
Diaspore weight and size	Expanding species: more dispersive diaspores; <i>i.e.</i> smaller in wind-dispersed species, larger [more floatable] in sea-dispersed species. Receding species: no expectations	C > M (G0) ? (G1)	C > M (G0) ? (G1)	C < M ? (G1)	C ~ M (G0 and G1)
		Obs in G0 and G1: C ~ M	Obs in G1: C > M	Obs in G1: C ~ M	
Germination success	More variable environments → more dormancy <i>i.e.</i> lower germination success Can be modulated by seed quality: larger seeds are likely to show a higher germination rate?	<u>C > M (G0)</u> ? (G1)	C > M (G0) ? (G1)	C > M (G0) ? (G1)	C > M (G0) ? (G1)
		Obs in G0 and G1: C < M	Obs in G1: C ~ M	Obs in G0: C ~ M Obs in G1: C < M	Obs in GO and G1: C ~ M
Time to germination	Lower habitat quality, unpredictable habitat, and colder climates should select for earlier phenology: expected in expanding species. Receding species: marginal populations are at low latitudes: delayed phenology	C > M	<u>C > M</u>	C > M	C < M
Reproductive effort	Lower in marginal populations (allocating more to survival, especially perennial ones)	C > M	C > M	C > M	C > M
Fitness	Expanding species: increased fitness of marginal populations in optimal conditions (common garden). Receding species: lower fitness (genetic impoverishment)	C < M	C < M	C < M	C > M

In natura, seeds of marginal populations were lighter than those of central populations for the wind-dispersed Danish scurvygrass (P < 0.05, Fig. 1.4B). In contrast, seeds of marginal in natura populations of the Rock samphire were heavier than seeds of central populations (P < 0.05, Fig.

1.4C). For the Dune pansy and Miner's lettuce, no significant differences in seed weight were observed among central and marginal populations (Fig. 1.4A, D). Seeds of marginal Miner's lettuce populations showed higher germination rate compared to those from central populations (P < 0.001; Fig. 1.5A) while the opposite was found for populations of Danish scurvygrass (P < 0.05; Fig. 1.5B). Finally, seeds from central and marginal populations of Rock samphire and Dune pansy did not differ in germination rate (Fig. 1.5C, D).

In terms of timing of germination, seeds from marginal populations of Miner's lettuce germinated faster than those from central populations (P < 0.05; Figure 1.6A) while the opposite was true in Danish scurvygrass (P < 0.05; Figure 1.6B). No significant differences were observed in the other two species (Figure 1.6). For all studied species, no significant differences were observed among central and marginal populations for later phenological events: dates of first flower bud, first flowering and first fructification. The only exception occurred for marginal Dune pansy populations that significantly delayed flowering as compared to central populations (Figures S1.4 to S1.6).

While the bagged inflorescences of Miner's lettuce and Danish scurvygrass produced seeds by autonomous selfing, those of Dune pansy and Rock samphire did not. Seeds produced by selfing germinated better than those produced by open-pollination in Miner's lettuce (P < 0.001), and had the same germination rate in Danish scurvygrass.

Finally and for all studied species, no significant differences in vegetative biomass or in reproductive effort was observed among central and marginal individuals at the end of the growing season (Figure S1.7). The only exception was marginal populations of the receding Dune pansy that showed reduced fruit number. This resulted in lower fitness estimates of marginal Dune pansy populations as compared to central populations (Fig. S1.8D, S1.9D). In contrast, higher germination rates of marginal populations resulted in higher fitness for marginal populations in Miner's lettuce (P < 0.05). No significant differences in fitness were observed among central and marginal populations in Danish scurvygrass and Rock samphire (Figure S1.9).

Bases of phenotypic variation in seed traits

Seed weight, germination rate and timing of germination were measured on seeds collected in natura (G_0) and on their common-garden raised free-crossed offspring (G_1). In Miner's lettuce and Rock samphire, G_1 seed weight converged, suggesting that variations observed in natura (G_0) were mostly attributable to phenotypic plasticity (Fig. 1.7A, C). In Danish scurvygrass and Dune pansy, seeds from central and marginal populations raised in the common garden were consistently

heavier than those collected in natura. The reaction norms for seed weight of range limit and central populations had similar slopes (Fig. 1.7C, D). This indicated that seed weight was plastic but that the observed differences among central and marginal populations had a genetic basis.

Miner's lettuce

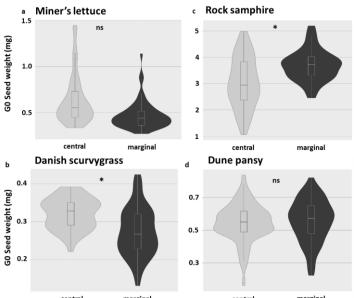


Figure 1.4: Seed weight of individuals from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Results of the test for difference in seed weight is provided: ns: non significant; *: P < 0.05.

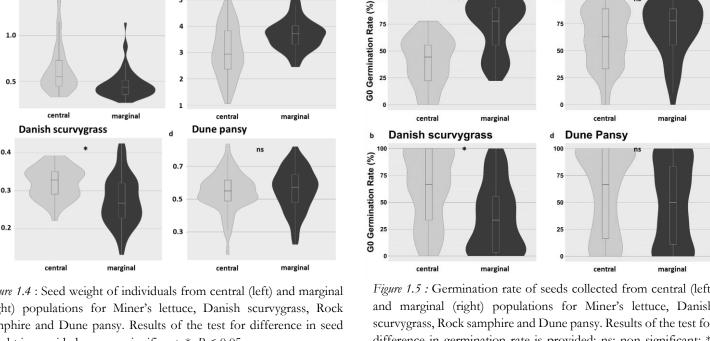


Figure 1.5: Germination rate of seeds collected from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Results of the test for difference in germination rate is provided: ns: non significant; *: P < 0.05.; ***: P < 0.001.

Rock samphire

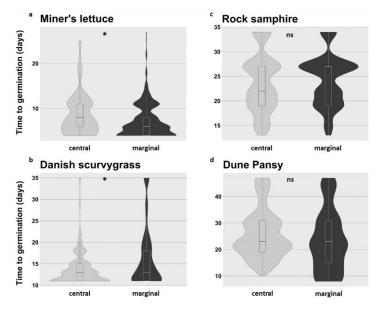


Figure 1.6: Time to germination for seeds collected from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Results of the test for difference in germination time is provided: ns: non significant; *: P < 0.05.

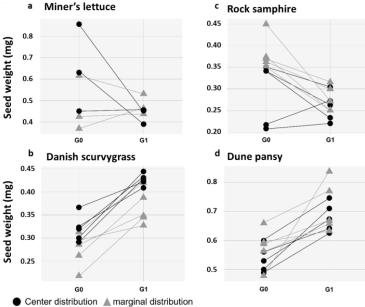


Figure 1.7: Mean seed weight of seeds collected in central populations (black symbols) and marginal populations (grey symbols) in natura (G₀) and for their common-garden raised offspring (G1) for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy.

For all species except Danish scurvygrass, the reaction norms for germination rates of range limit and central populations showed similar slopes, indicating that the differences among central and range limit populations were conserved from the field to the common garden (Fig. S1.11). In Miner's lettuce and Rock samphire, G_0 field-collected seeds showed higher and earlier germination rate compared to G_1 common-garden seeds. In Dune pansy, G_1 seeds exhibited a delayed germination along with a higher germination rate compared to G_0 seeds reared in common gardens. For Danish scurvygrass, germination rate and timing to of germination showed high plasticity with crossing reaction norms.

Geographical origin and mating system effects on seed traits

In contrast to Miner's lettuce and Danish scurvygrass, the Dune pansy and the Rock samphire did not produce seeds in self-pollination bags, providing lines of evidence for the need of pollination vectors even if they are known to display a mixed mating system (see Latron et al. chapter 2 part. 2).

In Miner's lettuce, open-pollinated seeds were lighter than were selfed seeds, both for central and for marginal populations (all at P < 0.001). Yet, while open-pollinated seeds of marginal populations were heavier and germinated faster than seeds of central populations, these differences were not observed for selfed seeds (Figure S1.12A). In autonomous self-fertilizing Danish scurvygrass, open-pollinated seeds were heavier than were selfed seeds, both in marginal and in central populations (all at P < 0.05). Moreover, seeds from central populations were consistently heavier than seeds from marginal populations (P < 0.001; Figure S1.12B), with no significant differences in germination rate.

Discussion

Restriction in species' geographical ranges may stem from declining environmental suitability with increasing distance from the core of the species' range (Parmesan, 2006; Phillips et al., 2010; Bontrager & Angert, 2019). This can result into a decrease of growth and reproductive output for peripheral populations, especially for expanding or receding populations that face suboptimal environmental conditions. These new environmental conditions are expected to select for modifications of LHT via phenotypic plasticity and/or microevolutionary responses (Hoffmann & Sgrò, 2011). In marginal populations, small population size increases mate limitation, which potentially drives a shift towards higher propensity for self-fertilization, especially when no

pollen vector is required (Hargreaves & Eckert, 2014; Pannell, 2015). Increased environmental variability should also trigger faster life cycles and favour bet-hedging strategies, such as increased dormancy or increased spatial dispersal abilities, especially for expanding species, with positive feedback due to spatial sorting of dispersive genotypes (e.g. Phillips *et al.*, 2010b; Shine *et al.*, 2011; Lombaert *et al.*, 2014). We tested these predictions on a set of plant species with contrasting dynamics and LHTs by comparing key traits related to dispersal and reproductive abilities among central and range-edge populations.

While some predictions were validated for at least one species, none of them held for all studied plant species. Instead, each species showed distinct evolutionary shifts only for some of the surveyed life-history traits. This indicated that no evolutionary syndrome emerged towards range edges and that studied species showed idiosyncratic responses to geographical range expansion or retraction.

Miner's lettuce: marginal populations showed increased germination rates

The most salient differences among central and marginal populations of the annual Miner's lettuce was earlier and higher germination rate of seeds from marginal sites, resulting in an overall higher individual fitness. Faster germination of seeds from expanding populations is expected from theoretical and empirical works (Phillips *et al.*, 2010; Chuang & Peterson, 2016).

A shift towards loss of seed dormancy in expanding marginal populations of Miner's lettuce could explain the observed higher germination rate: seed dormancy loss can speed up colonization of marginal sites. Indeed, invasive species often show low dormancy (Baskin & Baskin, 2014). Seed dormancy is highly labile and varies strongly among populations (Allen & Meyer, 1998; Cochrane *et al.*, 2015). This trait is known to be highly heritable but can also show substantial phenotypic plasticity (Donohue *et al.*, 2005; Wagmann *et al.*, 2012; Blossey *et al.*, 2017). One plausible explanation would be that marginal populations were founded by escapees from cultivation and that seed dormancy had been selected against in cultivated populations, as it is commonly observed in cultivated crops (Fuller & Allaby, 2009). Alternatively, seeds from marginal populations may be of higher intrinsic quality than those of central populations. Nonetheless, significant differences in germination rate persisted even after one generation in the common garden.

This translates into a much higher fitness for marginal populations of Miner's lettuce – at least in the absence of competition as in our common garden experiment. This is both predicted by simulations (Burton *et al.*, 2010) and documented in numerous expanding or invading species (Colautti & Barrett, 2013; Lustenhouwer *et al.*, 2018).

With regard to mating system, both central and marginal populations can autonomously self, with no evidence for inbreeding depression in early life stages. This is in line with previous works on North-American Miner's lettuce populations, some of which showed high selfing (Miller, 1978). Besides, selfed seeds germinated with a higher rate than open-pollinated ones. Altogether, earlier and higher seed germination rate, along with self-fertilization, make the Miner's lettuce a good candidate of expansive dynamics.

Danish scurvygrass: smaller seeds in marginal populations

For the past two decades and thanks to transport by motor vehicles, this coastal annual halophyte periodically colonized salted roadsides in Europe at the impressive speed of up to 60 km/year (von der Lippe & Kowarik, 2007; Fekete *et al.*, 2018). Because seeds are very small, they can also be efficiently dispersed at long distance by wind. It is thus not surprising that individuals from marginal roadside populations produced smaller seeds when compared to individuals from central populations. This finding held both for seeds collected *in natura* and after one generation in the common garden. This may be indicative of an evolutionary shift driving to smaller seeds in marginal populations.

However, dispersal may trade-off with other components of individual fitness, especially those related to reproductive success (Burton *et al.*, 2010; Chuang & Peterson, 2016). Indeed, seeds from marginal populations showed a delayed germination and a lower germination rate than those from central populations. Two hypotheses can be put forward: smaller seeds could show reduced germination success (Moles & Westoby, 2004). Alternatively, weak competition in marginal habitats – the first few centimeters from the asphalt along highways – could release the pressure for earlier germination in marginal populations (Rathcke & Lacey, 1985). Earlier germination of marginal seeds was only observed from seeds collected *in natura* but not for seeds grown from common gardens: the timing of germination is likely a result of phenotypic plasticity induced by maternal environment (Roach & Wulff, 1987; Baskin & Baskin, 2014). Light quality and quantity, water or temperature stress are indeed known to impact offspring development (Roach & Wulff, 1987).

Despite delayed germination, the phenology of marginal populations of Danish scurvygrass did not differ from core populations for later life stages, indicating faster development. This feature has already been observed at the northern range edge of expanding *Dittrichia graveolens* and *Lythrum salicaria* (Colautti & Barrett, 2013; Lustenhouwer *et al.*, 2018).

With regard to mating system, bagged inflorescences were able to set fruits and seeds that germinated at least as well as free-crossed flowers for all marginal and central populations. This

result is indicative of autonomous selfing with no or weak inbreeding depression whatever the geographical location, at least until the seedling stage. As for Miner's lettuce, this last feature makes the Danish scurvygrass a good candidate for rapid expansion and may explain the rapid and successful colonization of roadsides in Europe.

Rock samphire: no obvious differences between central and marginal populations

Most traits in Rock samphire showed large inter-individual and inter-population variance that did not follow a core-to-edge geographical trend. Marginal populations of Rock samphire showed slightly larger achenes than did core populations, which might translate into higher floatability with the potentiality to be drifted over long-distance by marine currents. Yet, achenes are dispersed by sea currents and seeds remain viable for several months in sea water, making this species a very good colonizer regardless of achene size (Ridley, 1930). Overall, LHT differences among Rock samphire core and marginal populations were very weak, consistent with previous results showing that long-distance dispersal may be common and induced no marked spatial genetic structure in this species (Latron et al. chapter 2 part. 2; Kadereit et al. 2005): continuous gene flow among populations probably rapidly wipes out phenotypic differentiation over large spatial scales.

Finally, we showed that autonomous selfing was not possible in this species. However, genotyping of progeny arrays and population genetic structure suggested high selfing rates in central and marginal populations, supporting the view that the Rock samphire may be a good colonizer free of mate limitation in marginal habitats (Latron *et al.*, *chapter 2 part. 2*).

Trailing edge populations of Dune pansy showed reduced individual fitness

While marginal and central populations did not differ in seed size and weight, individuals from central populations flowered earlier and had a stronger reproductive output than individuals located in marginal populations, resulting in an overall higher individual fitness. Low reproduction success is thus likely to threaten the persistence of marginal receding populations of Dune pansy. This low reproductive success may result from the plant architecture. *In natura*, Dune pansies were small with many stems and ramifications in central populations. In marginal sites, individuals were tall with a single stem and fewer ramifications. This could result from increased competition for light with taller plants such as gorse and marram grass. This difference in plant architecture persisted in the common garden, resulting in striking differences in flower number and in reproductive output. Thus, in concert with habitat fragmentation, dune management strategies in marginal sites have indirectly driven lower seed production through increased interspecific

competition for light, which brings into question the long-term demographic stability and persistence of rear-edge Dune pansy populations.

Finally, we showed that Dune pansy individuals were not able to autonomously self-fertilize. Nonetheless, pollen and mate limitation may be an additional factor threatening marginal populations of Dune pansy by increasing levels of inbreeding. We indeed found that, along with reduced levels in genetic diversity, a significant increase in selfed progeny occurred in rear-edge populations (Latron *et al. chapter 2 part. 2*).

Multi-species comparison, caveats and perspectives

Does self-fertilization increase in marginal populations?

If marginal populations are of small size, self-fertilization should be favoured by natural selection, regardless of whether these populations are on the leading or trailing edge of their distribution (Levin, 2012; Grossenbacher *et al.*, 2015; Pannell, 2015). Receding populations of Dune pansy indeed showed higher selfing rates than did core populations. This trend was not observed in Rock samphire, whose populations consistently showed high selfing rates (Latron *et al.*, *chapter 2 part. 2*). We did not investigate this prediction in the Danish scurvygrass and the Miner's lettuce using genetic markers. However, we found that central and marginal populations of both species were able to self-fertilize autonomously, consistent with previous observations (Gill, 1976; Miller, 1978; Rausch, 2008) and with theoretical predictions for successful colonizers (Levin, 2012; Hargreaves & Eckert, 2014).

Does dispersal ability increase in marginal expanding populations?

Species' capacity to face and track climate change *via* range shifts depends on the abilities to successfully colonize new areas through increased dispersal (Angert *et al.*, 2011). Expanding populations are thus expected to show high dispersal ability through spatial sorting (Phillips *et al.*, 2010; Shine *et al.*, 2011). We only observed this in Danish scurvygrass, and to a lesser extent in the Rock samphire for which larger diaspores were observed in marginal populations. High rates of gene flow occurred among populations of Rock samphire, indicating efficient migration over long distances regardless of population locations (Latron *et al, Chapter 2 part. 2*). Suitable habitat availability and the directions of sea currents are thus more likely to facilitate the Rock samphire expansion than increased dispersal abilities.

Miner's lettuce did not display shifts in dispersal traits expected for expanding populations. Several reasons can explain this: first, elaiosome size or composition could have been better proxies for seed dispersal than seed size or weight. Second, the increase in dispersal abilities is likely to be transient in colonizing populations (Pannell, 2015). This is exemplified by the prompt decrease in dispersal abilities in Asteraceae after island colonization (Cody & Overton, 1996). In this respect, an investigation of the biogeographical history of Miner's lettuce populations would be of interest. Finally, dispersal abilities may trade-off with other traits related to colonization (Burton *et al.*, 2010; Chuang & Peterson, 2016). As such, an increase in dispersal abilities is not always observed in expanding populations, as documented in *Senecio madagascariensis* in Australia (Bartle *et al.*, 2013) and in Miner's lettuce (our study) where dispersal may trade off with germination rate.

Do marginal populations show faster life cycles?

Earlier phenology is expected in unpredictable environments and when interspecific competition is high (Cohen, 1966, 1971; Rathcke & Lacey, 1985; Mazer & Schick, 1991). Colder climates also select for lower warmth needs to complete plant development. This results in high-latitude plants being more precocious than low-latitude plants when raised in a common environment, as exemplified in the expanding plant species *Dittrichia graveolens* (Lustenhouwer *et al.*, 2018). Earlier phenology of marginal populations was observed only in Miner's lettuce. For Danish scurvygrass, marginal sites tend to have a warm microclimate and individuals face low competition, which is not expected to select for faster development. Rock samphire extends towards colder sites, therefore marginal populations would have been expected to show advanced phenology. However, efficient gene flow is likely to prevent local adaptation in this species. Dune pansies from receding marginal populations showed delayed flowering as compared to core populations. This occurs because individuals from marginal populations grew to taller sizes before producing flowers. This erect plant architecture can be a response to shading, as observed for *Solidago* species (Abrahamson & Gadgil, 1973). This plant architecture persisted in a common environment with low competition, indicating a genetic basis or maternal effects.

Influence of landscape management and conservation perspectives

Land use clearly affects habitat availability and connectivity for all studied species we surveyed. In contrast to England or Belgium, Danish scurvygrass has not yet colonized secondary road networks in France. Two hypotheses can be put forward: (i) salinity levels may differ, (ii) plant community composition may differ, with competitors hampering Danish scurvygrass to colonize the secondary road network in France. Alternatively, this may just be a matter of time. Further investigations are needed as to the habitat requirements and colonization dynamics of this species. For Miner's lettuce, further investigation of (i) seed dormancy and seed viability, (ii) the population

genetic structure and levels of ploidy, and (iii) the locations where Miner's lettuce was cultivated would help understand the salient pattern of higher germination success found within marginal populations. Despite careful prospections, we were unable to find Rock samphire in natural habitats along the North Sea coast: all populations were found on man-made rocky habitats. Thus, this thermophilic species may benefit from climate warming but its northeastwards expansion seems to be limited by the availability of anthropogenic rocky shores. This stresses the importance of habitat availability during migration in response to climate change (Guo *et al.*, 2018).

Finally, dune fixation and fragmentation generates habitat loss and fragmentation towards the trailing edge of the distribution of Dune pansy. As compared to central populations, trailing-edge populations showed a higher genetic differentiation and a lower genetic diversity, indicating a loss of efficient connectivity in Northern France (Latron *et al.*, *chapter 2 part. 2*). Higher vegetation cover in these habitats might increase the level of competition for light, selecting for taller plants with lower reproductive output. Preliminary inter-population crosses did not reveal outbreeding depression in this species, an encouraging result for potential reinforcement of marginal populations with seeds from central Dutch populations.

Conclusion

Our results showed that marginal populations of studied plant species displayed somewhat different LHTs as compared to core populations. Some of these shifts were conserved in common gardens, indicating evolutionary shifts or maternal effects. Expanding populations of Danish scurvygrass exhibited a shift towards increased dispersal ability and a delayed timing of germination offset by accelerated later development, resulting in no decrease in reproductive output. In Miner's lettuce, expanding marginal populations likely showed a loss of seed dormancy, resulting in advanced phenology and higher reproductive output, thereby increasing their colonization ability. Marginal expanding populations of Rock samphire showed little change as compared to core populations, which is likely due to long-distance seed dispersal ability: Rock samphire expansion seems to be limited by habitat requirements rather than by demographic or dispersal traits. Finally, receding populations of Dune pansy displayed a shift towards a plant architecture maximizing the survival but reducing the individual reproductive success. For this species, rear-edge populations indeed matched all definitions of marginality by their ecological and genetic distinctiveness and by their declining demography (Vilà-Cabrera et al., 2019).

This study stressed that different traits can evolve towards the edges of geographical distributions. However, it remains difficult to draw a general pattern of shift in LHT that are essentially species-specific, involving idiosyncratic responses to ongoing range expansion or retractation. This raises concerns as to our capacity for forecasting shifts in species distribution, since dispersal abilities or other ecological niche-related traits may evolve very fast and modify the outputs of species distribution models.

Acknowledgements

We are grateful to Chloé Ponitzki and Cédric Glorieux for help in the common garden. We thank Peter Maas, Casper Zuyderduyn, Harrie van der Hagen, Mark van Til, Tycho Hoogstrate, and Jan IJff for letting us access Dune pansy populations in the Netherlands. ML benefitted from a doctoral grant from the French Ministry for Higher Education and Research and the Hauts-de-France Regional Council (AREoLAiRe project). We thank the European Regional Development Fund (CLIMIBIO project) for financial support.

References

- Abrahamson, W.G. & Gadgil, M. (1973) Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *The American Naturalist*, **107**, 651–661.
- Allen, P.S. & Meyer, S.E. (1998) Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*, **8**, 183–192.
- Angert, A.L., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Gilman, S.E., Tewksbury, J.J. & Chunco, A.J. (2011) Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters*, **14**, 677–689.
- Auffret, A.G., Rico, Y., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Pakeman, R.J., Soons, M.B., Suárez-Esteban, A., Traveset, A., Wagner, H.H. & Cousins, S.A.O. (2017) Plant functional connectivity integrating landscape structure and effective dispersal. *Journal of Ecology*, **105**, 1648–1656.
- Baker, H.G. (1955) Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, **9**, 347–349.
- Bartle, K., Moles, A.T. & Bonser, S.P. (2013) No evidence for rapid evolution of seed dispersal ability in range edge populations of the invasive species *Senecio madagascariensis*. *Austral Ecology*, **38**, 915–920.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2014) Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, Academic Press, New York.
- Blossey, B., Nuzzo, V. & Dávalos, A. (2017) Climate and rapid local adaptation as drivers of germination and seed bank dynamics of *Alliaria petiolata* (garlic mustard) in North America.

- *Journal of Ecology*, **105**, 1485–1495.
- Bontrager, M. & Angert, A.L. (2019) Gene flow improves fitness at a range edge under climate change. *Evolution Letters*, **3**, 55–68.
- Burton, O.J., Phillips, B.L. & Travis, J.M.J. (2010) Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters*, **13**, 1210–1220.
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A.L., Bonte, D. & Jacquemyn, H. (2017) Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **372**, 20160037.
- Chuang, A. & Peterson, C.R. (2016) Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. *Global Change Biology*, **22**, 494–512.
- Cochard, P.-O. (2005) *Cochlearia danica* L., une halophyte adventice des autoroutes. *Symbioses*, **13**, 69–74.
- Cochrane, A., Yates, C.J., Hoyle, G.L. & Nicotra, A.B. (2015) Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 12–24.
- Cody, M.L. & Overton, J.M. (1996) Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology*, **84**, 53–61.
- Cohen, D. (1971) Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *Journal of Theoretical Biology*, **33**, 299–307.
- Cohen, D. (1966) Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, **12**, 119–129.
- Colautti, R.I. & Barrett, S.C.H. (2013) Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant. *Science*, **342**, 364–367.
- Crawford, R.M.M. (1982) Habitat specialisation in plants of cold climates. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, **44**, 1–11.
- Donohue, K., Dorn, L., Griffith, C., Kim, E., Aguilera, A., Polisetty, C.R. & Schmitt, J. (2005) Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution*, **59**, 740.
- Estrada, A., Morales-Castilla, I., Caplat, P. & Early, R. (2016) Usefulness of species traits in predicting range shifts. *Trends in Ecology and Evolution*, **31**, 190–203.
- Fahrig, L. (2017) Ecological responses to habitat fragmentation per se. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48, 1–23.
- Fekete, R., Mesterházy, A., Valkó, O. & Molnár, A. V. (2018) A hitchhiker from the beach: the spread of the maritime halophyte Cochlearia danica along salted continental roads. *Preslia*, **90**,

- 23-37.
- Franks, S.J., Sim, S. & Weis, A.E. (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 1278–1282.
- Fuller, D.Q. & Allaby, R. (2009) Seed dispersal and crop domestication: shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation. *Annual Plant Reviews*, **38**, 238–295.
- Gill, J.J.B. (1976) Cytogenetic studies in *Cochlearia* L. (Cruciferae). The chromosomal constitution of *C. danica* L. *Genetica*, **46**, 115–126.
- Grossenbacher, D., Briscoe Runquist, R., Goldberg, E.E. & Brandvain, Y. (2015) Geographic range size is predicted by plant mating system. *Ecology Letters*, **18**, 706–713.
- Guo, F., Lenoir, J. & Bonebrake, T.C. (2018) Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. *Nature Communications*, **9**, art. no. 1315.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461–467.
- Handel, N. (1978) New ant-dispersed species in the genera *Carex, Luzula*, and *Claytonia. Canadian Journal of Botany*, **56**, 2925–2927.
- Hargreaves, A.L. & Eckert, C.G. (2014) Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: implications for shifting ranges. *Functional Ecology*, **28**, 5–21.
- Hargreaves, A.L., Samis, K.E. & Eckert, C.G. (2014) Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *The American Naturalist*, **183**, 157–173.
- Hoffmann, A.A. & Sgrò, C.M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470**, 479–485.
- Hohla, M. & Raabe, U. (2012) *Cochlearia danica* das Dänische Löffelkraut kein überraschender Neuzugang der Flora von Oberösterreich. *STAPFLA*, **97**, 206–209.
- Jump, A.S. & Woodward, F.I. (2003) Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species. *New Phytologist*, **160**, 349–358.
- Jump, A.S., Woodward, F.I. & Burke, T. (2003) *Cirsium* species show disparity in patterns of genetic variation at their range-edge, despite similar patterns of reproduction and isolation. *The New Phytologist*, **160**, 359–370.
- Kadereit, J.W., Arafeh, R., Somogyi, G. & Westberg, E. (2005) Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. *Taxon*, **54**, 861–876.
- Krapek, J. & Buma, B. (2018) Limited stand expansion by a long-lived conifer at a leading northern

- range edge, despite available habitat. Journal of Ecology, 106, 911–924.
- Lambinon, J., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J. (2012) Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines, 6th edn. Jardin Botanique National de Belgique.
- Latron, M., Arnaud, J.-F., Ferla, H., Godé, C. & Duputié, A. Effects of dynamic geographical distribution range on patterns of genetic structure and mating system. *submitted*.
- Levin, D.A. (2012) Mating system shifts on the trailing edge. *Annals of Botany*, **109**, 613–620.
- von der Lippe, M. & Kowarik, I. (2007) Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, **21**, 986–996.
- de Litardière, R. (1932) Le *Claytonia perfoliata* Donn en France. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **79**, 65–68.
- Lombaert, E., Estoup, A., Facon, B., Joubard, B., Grégoire, J.C., Jannin, A., Blin, A. & Guillemaud, T. (2014) Rapid increase in dispersal during range expansion in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 508–517.
- Lustenhouwer, N., Williams, J.L. & Levine, J.M. (2019) Evolution during population spread affects plant performance in stressful environments. *Journal of Ecology*, **107**, 396–406.
- Lustenhouwer, N., Wilschut, R.A., Williams, J.L., Putten, W.H. Van Der & Levine, J.M. (2018) Rapid evolution of phenology during range expansion with recent climate change. *Global Change Biology*, **24**, e534–e544.
- MacLean, S.A. & Beissinger, S.R. (2017) Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: a review and meta-analysis. *Global Change Biology*, **23**, 4094–4105.
- Mazer, S.J. & Schick, C.T. (1991) Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. II. Effects of planting density on phneoitype and heritability estimates. *Evolution*, **45**, 1888–1907.
- McIntyre, P.J. (2012) Polyploidy associated with altered and broader ecological niches in the *Claytonia perfoliata* (Portulacaceae) species complex. *American Journal of Botany*, **99**, 655–662.
- Miller, J.M. (1978) Phenotypic variation, distribution and relationships of diploid and tetraploid populations of the *Claytonia perfoliata* complex (Portulacaceae). *Systematic Botany*, **3**, 322–341.
- Moles, A.T. & Westoby, M. (2004) Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, **92**, 372–383.
- Niskanen, A.K.J., Niittynen, P., Aalto, J., Väre, H. & Luoto, M. (2019) Lost at high latitudes: arctic and endemic plants under threat as climate warms. *Diversity and Distributions*, in press.
- Oostermeijer, J.G.B. (1989) Myrmecochory in Polygala vulgaris L., Luzula campestris (L.) DC. and

- Viola curtisii Forster in a Dutch dune area. Oecologia, 78, 302-311.
- Pannell, J.R. (2015) Evolution of the mating system in colonizing plants. *Molecular Ecology*, **24**, 2018–2037.
- Park, D.S., Ellison, A.M. & Davis, C.C. (2018) Mating system does not predict niche breath. *Global Ecology and Biogeography*, **27**, 804–813.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Perglová, I., Pergl, J., Skálová, H., Moravcová, L., Jarošík, V. & Pyšek, P. (2009) Differences in germination and seedling establishment of alien and native *Impatiens* species. *Preslia*, **81**, 357–375.
- Phillips, B.L., Brown, G.P. & Shine, R. (2010a) Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology*, **91**, 1617–1627.
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I.A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M. & Zhu, X. (2019) Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Global Change Biology*, in press.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 179–214.
- Rausch, J.H. (2008) The evolution of selfing, inbreeding depression, and polyploidy in the Claytonia perfoliata complex (Portulacaceae). *PhD thesis, Washington State University*, 166.
- Ridley, H.N. (1930) *The dispersal of plants throughout the world*, L. Reeve & Company, Limited, Ashford, Kent.
- Rix, M. (2014) Viola tricolor subsp. curtisii (Violaceae). Curtis's Botanical Magazine, 31, 17–25.
- Roach, D.A. & Wulff, R.D. (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 209–235.
- Shine, R., Brown, G.P. & Phillips, B.L. (2011) An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 5708–5711.
- Steinbauer, M.J., Grytnes, J.A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., Winkler, M., Bardy-Durchhalter, M., Barni, E., Bjorkman, A.D., Breiner, F.T., Burg, S., Czortek, P., Dawes, M.A., Delimat, A., Dullinger, S., Erschbamer, B., Felde, V.A., Fernández-Arberas, O., Fossheim, K.F., Gómez-García, D., Georges, D., Grindrud, E.T., Haider, S., Haugum, S. V., Henriksen, H., Herreros, M.J., Jaroszewicz, B., Jaroszynska, F., Kanka, R., Kapfer, J., Klanderud, K., Kühn, I., Lamprecht, A., Matteodo, M., Di Cella, U.M., Normand, S., Odland, A., Olsen, S.L., Palacio, S., Petey, M., Piscová, V., Sedlakova, B., Steinbauer, K., Stöckli, V.,

- Svenning, J.C., Teppa, G., Theurillat, J.P., Vittoz, P., Woodin, S.J., Zimmermann, N.E. & Wipf, S. (2018) Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*, **556**, 231–234.
- Urban, M.C. (2015) Accelerating extinction risk from climate change. Science, 348, 571–573.
- Vilà-Cabrera, A., Premoli, A.C. & Jump, A.S. (2019) Refining predictions of population decline at species' rear edges. *Global Change Biology*, in press.
- Wagmann, K., Hautekèete, N.-C., Piquot, Y., Meunier, C., Schmitt, S.E. & Van Dijk, H. (2012) Seed dormancy distribution: explanatory ecological factors. *Annals of Botany*, **110**, 1205–19.

Supplementary Information

species	population	abbreviation	origine	latitude	longitude	habitat	Number of mother contributing to the	Number of plants in
							common garden	the common garden
	Pointe aux oies	PO	centre	50,78752	1,606035192	dune	18	40
	Dunes du Châtelet	Chat	centre	50,87339	1,616953	dune	17	40
Miner's	Dunes du Perroquet	PER	centre	51,08188	2,52494894	sand along car-park	17	40
ettuce	Fort Vert Galant	Veg	limite	50,69236	3,01742998	parking in-land	18	40
	Terrain Expérimental	TE	limite	50,6077	3,1435	chist field	20	40
	Vieux Condé	Vic	limite	50,28422	3,340498	fallow fields	19	40
	Slack	Slack	centre	50.8043	1.6027	dune	20	40
	Audreselles	Aud	centre	50,82599	1,589589868	beach	several	31
	Cap Gris Nez	CGN	centre	50,86373	1,580872782	lawn along cliff	several	40
	Wissant	WIS	centre	50.8865	1.6573	dune	several	40
Danish	Cap Blanc Nez	CBN	centre	50,9222	1,70311985	cliff	14	34
scurvygrass	Capelle-la-grande	CAP	limite	50,9888	2,35831713	motorway A25	15	40
	Herzeele	RZL	limite	50,88719	2,5145085	motorway A25	16	40
	Baisieux côté sud	BaiS	limite	50,60245	3,23222256	motorway A27	6	28
	Baisieux côté nord	BaiN	limite	50,60284	3,23217992	motorway A27	14	40
	Louvil	Lou	limite	50,54599	3,19152674	motorway A23	10	34
	Beg Leguer	BL	centre	48,73666	-3,549981868	rock along beach	19	40
	Plouha plage Bonaparte	PLOUHA	centre	48,70793	-2,92501978	rock cliff	9	40
	Cancale	CAN	centre	48,70229	-1,84907543	cliff	18	40
-	Slacke	SLACK	centre	50,80462	1,60332228	pebble beach	16	40
Kock	Cran aux œufs	CAO	centre	50,85054	1,58147299	pebble beach	19	40
J	Digue de Gravelines	Dpq6	limite	51,01071	2,09962101	dike	4	40
	Digue du Braek	DdB	limite	51,04789	2,28655767	dike	18	40
	Middelkerk-Bad	MdB	limite	51,21063	2,867142	along beach road	2	40
	Tophuis	TS	limite	51,61632	3,687018	dike	20	40
	Den Helder	DH	limite	52,96504	4,778606	baot-port	8	40
	Egmond aan Zee	EZ	centre	52,60996	4,634249	large dunes	22	40
	MVT	MVT	centre	52.29934	4.487763	large dunes	15	40
	Wassenaar	WAS	centre	52,14116	4,348003	large dunes	21	40
	Oostvoorne	000	centre	51,90629	4,06628	forest dunes	14	40
	OostKapelle	OKA	centre	51,58833	3,562637	sandbanks set back large dunes	10	40
Dune pansy	Calvaire	CAL	limite	51,07477	2,5205687	Small area of dunes surrounded by vegetation in city	23	40
	DeWulf	WULF	limite	51,06546	2,47203262	roadside of path in small vegetated dunes	17	40
	Gravelines	GRAV	limite	51,0156	2,1271	Small area of gorse dunes	6	40
	Ecault	ECO	limite	50,66336	1,574041	vegetated dunes	11	36
	Stella	STEL	limite	50,47629	1,58412877	Small dunes in city	20	40

Table S1.1: Geographical locations and characteristics of the populations sampled for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy

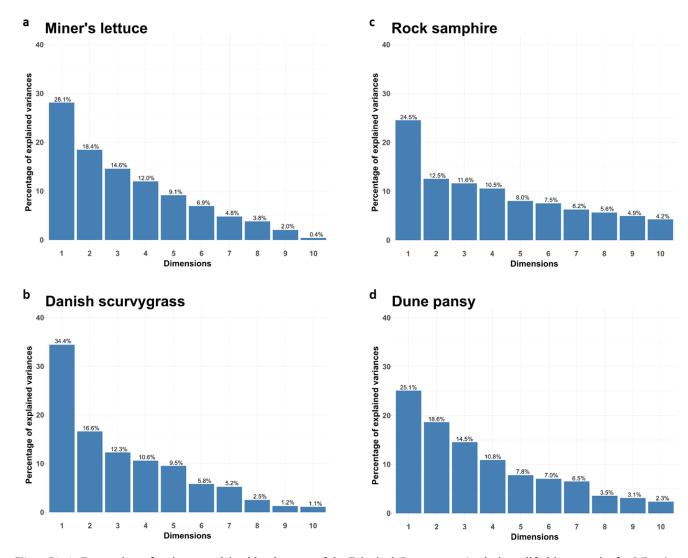


Figure S1. 1: Proportion of variance explained by the axes of the Principal Component Analysis on life-history traits for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy.

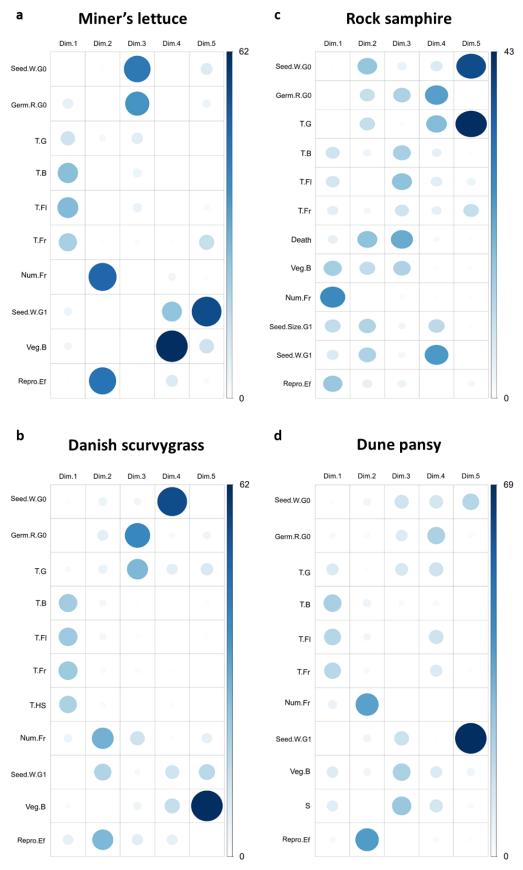


Figure S1. 2: Contribution of each life-history trait to each of the first fives axes of the Principal Component Analysis of life-history traits. For all species except Rock samphire, phenological traits contributed to the first axis and reproductive output to the second axis, with seed traits and vegetative biomass contributing to the subsequent axes. In Rock samphire, life-history traits related to reproductive output and vegetative biomass contributed most to the first axis, and seed traits to the second axis. Color scale: darker shades correspond to higher contribution (expressed in %).

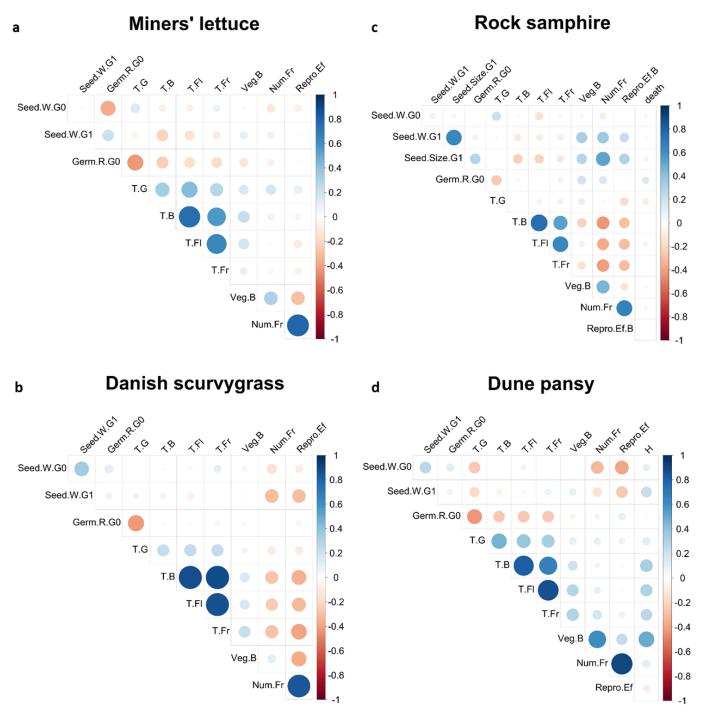


Figure S1. 3: Correlations among life-history traits for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Darker shades indicate larger correlations, with blue shades corresponding to positive correlations and red shades to negative correlations. Notably, variables related to phenology were strongly correlated in all species.

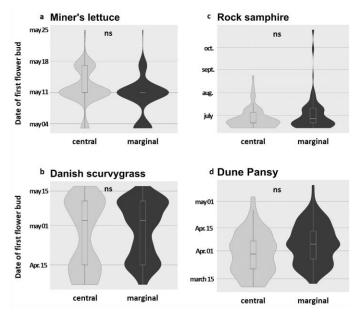


Figure S1. 4: Flower bud phenology for plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. ns: non significant.

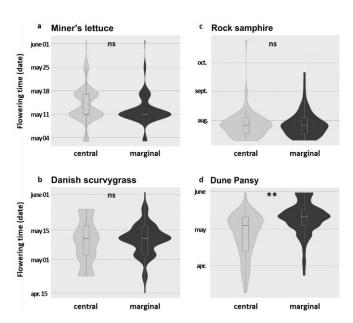


Figure S1. 5: Phenology of first flowering for plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Results of the test for difference in phenology is provided: ns: non significant; **: P < 0.01.

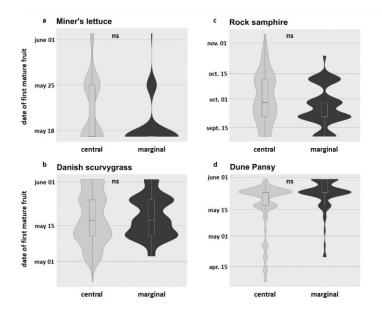


Figure S1. 6: Phenology of first fructification for plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. ns: non significant.

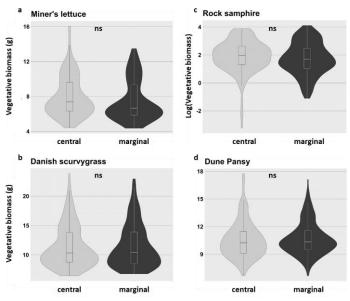


Figure S1. 7: Vegetative biomass of plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. ns: non significant.

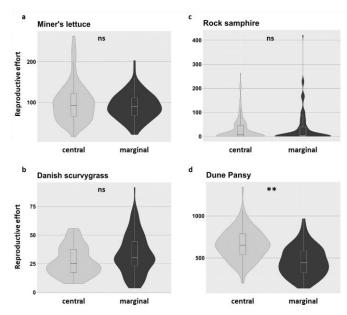


Figure S1. 8: Reproductive effort of plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Level of significance for difference in reproductive effort is provided: ns: not significant; **: P < 0.01. Reproductive effort is defined as the Number of fruits/vegetative biomass [g]*100.

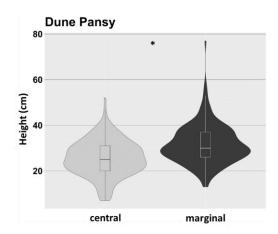


Figure S1. 10: Height of G_1 adult Dune pansies cultivated in the common garden and issued from central (left) and marginal (right) populations (cm). *: P < 0.05.

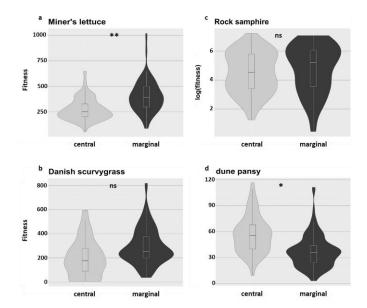


Figure S1. 9: Fitness of plants cultivated in the common garden issued from central (left) and marginal (right) populations for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy. Results of the test for difference in reproductive effort is provided: ns: non significant; *: P < 0.05; **: P < 0.01. Fitness was defined as the Number of fruits * germination rate of the seeds produced for Miner's lettuce, Danish scurvygrass and Dune pansy. For Rock samphire, fitness was defined as the Number of fruits * germination rate of the seeds produced * rate of survival along two first years of life.

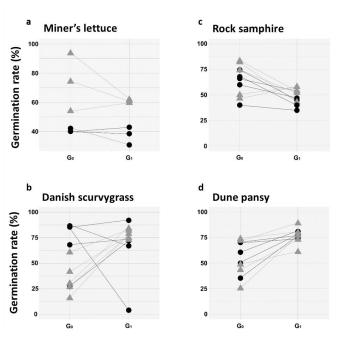


Figure S1. 11: Mean germination rate of seeds collected in central populations (black symbols) and marginal populations (grey symbols) in natura (G_0) and of their common-garden raised offspring (G_1) for Miner's lettuce, Danish scurvygrass, Rock samphire and Dune pansy.

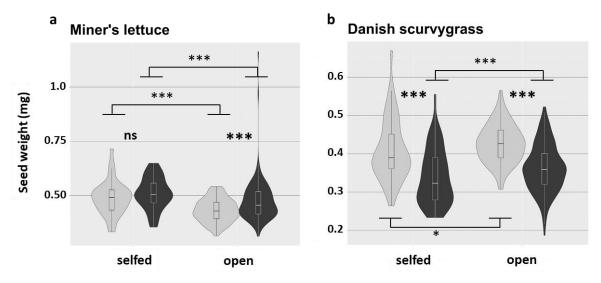


Figure S1. 12: Mean seed weight from selfed-bags and free pollination for central population (light grey) and marginal population (dark grey) for Miner's lettuce and Danish scurvygrass. Results for significant differences in seed weight among selfed and outcrossed pollination and among geographical origins is provided: ns: non significant; *: P < 0.05; ***: P < 0.001.

Chapitre II

Etude de la structure génétique des populations de Crithme maritime et de Pensée des dunes

Partie I : Développement de marqueurs génétiques neutres permettant d'étudier la structure génétique des populations chez le Crithme maritime et la Pensée des dunes Les marqueurs moléculaires de type microsatellites ou SNPs sont des outils indispensables à l'étude des patrons de structure génétique des populations (Ellegren & Galtier 2016). Les marqueurs d'ADN microsatellites sont classiquement utilisés depuis plus d'une vingtaine d'années car ils présentent un grand nombre d'allèles du fait d'un fort taux de mutation, et sont la plupart du temps sélectivement neutres. Cela les rend extrêmement efficaces dans le cadre de l'étude des processus de migration, du système de reproduction, des niveaux d'apparentement génétique ou encore de la taille efficace des populations. Ces marqueurs sont constitués de répétitions en tandem d'une courte séquence de nucléotides, souvent de 2 à 6 pb, le nombre de répétitions variant généralement de 5 à 40 (Selkoe & Toonen 2006). Ces répétitions sont fréquentes dans le génome de la plupart des taxons eucaryotes, ce qui a largement contribué à leur utilisation courante.

Les changements globaux qui s'exercent sur les habitats naturels ces dernières décennies et les impacts que cela entraine sur la répartition géographique des espèces rend d'autant plus importante l'étude de la structure génétique spatiale des espèces au sein de leurs aires de répartition (Hampe & Petit 2005; Johnson *et al.* 2016). En effet, l'identification des schémas spatiaux de différenciation génétique dans l'aire de répartition d'une espèce est essentielle à la prise de décisions en matière de conservation et de restauration des milieux où l'espèce est présente. C'est dans le but de cartographier la structure de la diversité génétique du Crithme maritime et de la Pensée des dunes du centre vers leurs limites d'aires de répartition que s'inscrivent le développement et l'utilisation en routine des marqueurs microsatellites présentés dans ce chapitre.

D'autres sous-espèces de Pensée ont déjà fait l'objet d'étude concernant leur structure génétique spatiale (pour exemple Slomka et al. 2011). Toutefois, cela n'a jamais été le cas concernant la Pensée des dunes. Le Crithme maritime avait déjà fait l'objet d'une étude portant sur la structuration génétique au sein de son aire de répartition, du pourtour méditerranéen jusqu'à la mer du Nord. Toutefois, cette étude a été réalisée par le biais de marqueurs de type AFLP qui ne sont pas co-dominants et sur de faibles échantillonnages intra-population (Kadereit et al. 2005). Pour ces raisons, des marqueurs microsatellites ont été développés dans le cadre de ces travaux de thèse afin de permettre une étude précise de la connectivité et de la dynamique des flux de gènes entre le centre et la limite de l'aire de répartition de nos deux espèces d'intérêt, et de déterminer de façon fiable leur régime de reproduction le long de leur répartition géographique.

Un total de 21 et 12 marqueurs microsatellites ont été développés avec succès pour le Crithme maritime et la Pensée des dunes, respectivement. Ces marqueurs ne présentent pas de déséquilibres de liaison apparents et sont tous polymorphes avec de 3 à 12 allèles et de 2 à 15 allèles pour les locus isolés chez le Crithme maritime et la Pensée des dunes, respectivement. Les valeurs

de $F_{\rm IS}$ présentées par 20 des 21 locus du Crithme maritime sont significativement différentes de ce qui est attendu sous un régime panmictique et varient de 0.162 à 0.583. Ceci tend à mettre en évidence un régime de reproduction plutôt autofécondant. Les valeurs de $F_{\rm IS}$ présentés par les locus microsatellites chez la Pensée des dunes tendent à montrer un régime de reproduction mixte avec certains locus présentant des valeurs conformes à ce qui est attendu sous un régime panmictique (de -0.054 à 0.093) et d'autres présentant des déficits en hétérozygotie (de 0.193 à 0.659). Ces marqueurs soulignent également une différenciation génétique importante entre populations, ce qui en fait de parfaits outils moléculaires pour étudier les flux de gènes entre populations, la diversité génétique intra-spécifique ainsi que les niveaux de consanguinité locale.

Bibliographie

- Ellegren H, Galtier N. 2016. Determinants of genetic diversity. Nat. Rev. Genet. 17:422–433.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. Ecol. Lett. 8:461–467.
- Johnson JS, Gaddis KD, Cairns DM, Lafon CW, Krutovsky K V. 2016. Plant responses to global change: next generation biogeography. Phys. Geogr. 37:93–119.
- Kadereit JW, Arafeh R, Somogyi G, Westberg E. 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. Taxon 54:861–876.
- Selkoe KA, Toonen RJ. 2006. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. Ecol. Lett. 9:615–629.
- Słomka A, Sutkowska A, Szczepaniak M, Malec P, Mitka J, Kuta E. 2011. Increased genetic diversity of Viola tricolor L. (Violaceae) in metal-polluted environments. Chemosphere 83:435– 442.

Polymorphic nuclear markers for coastal plant species with dynamic geographic distributions, the rock samphire (*Crithmum maritimum*) and the vulnerable dune pansy (*Viola tricolor* subsp. *curtisii*)

Mathilde Latron, Jean-François Arnaud, Héloïse Ferla, Cécile Godé and Anne Duputié*

Author affiliation

Univ. Lille, CNRS, UMR 8198 - Evo-Eco-Paleo, F-59000 Lille, France

* Corresponding author

E-mail: Anne Duputié, anne.duputie@univ-lille1.fr

Concise title

Polymorphic markers for two range-shifting species

ORCID: Jean-François Arnaud 0000-0001-5009-7144; Anne Duputié 0000-0003-2213-7940

Keywords

gene flow, geographic range shifts, global change, nuclear microsatellites, plant mating system, population genetic structure

Molecular Biology Reports (2018) 45:203–209 https://doi.org/10.1007/s11033-018-4153-4

SHORT COMMUNICATION



Polymorphic nuclear markers for coastal plant species with dynamic geographic distributions, the rock samphire (*Crithmum maritimum*) and the vulnerable dune pansy (*Viola tricolor* subsp. *curtisii*)

 $Mathilde\ Latron^1 \cdot Jean-François\ Arnaud^1 \underline{o} \cdot H\'elo\"ise\ Ferla^1 \cdot C\'ecile\ God\'e^1 \cdot Anne\ Duputi\'e^1 \underline{o}$

Received: 13 October 2017 / Accepted: 31 January 2018 / Published online: 5 February 2018 © Springer Science+Business Media B.V., part of Springer Nature 2018

Abstract

Background: Identifying spatial patterns of genetic differentiation across a species range is critical to set up conservation and restoration decision-making. This is especially timely, since global change triggers shifts in species' geographic distribution and in the geographical variation of mating system and patterns of genetic differentiation, with varying consequences at the trailing and leading edges of a species' distribution.

Methods and Results: Using 454 pyrosequencing, we developed nuclear microsatellite loci for two plant species showing a strictly coastal geographical distribution and contrasting range dynamics: the expanding rock samphire (*Crithmum maritimum*, 21 loci) and the highly endangered and receding dune pansy (*Viola tricolor* subsp. *curtisii*, 12 loci). Population genetic structure was then assessed by genotyping more than 100 individuals from four populations of each of the two target species. Rock samphire displayed high levels of genetic differentiation (F_{ST} =0.38), and a genetic structure typical of a mostly selfing species (F_{IS} ranging from 0.16 to 0.58). Populations of dune pansy showed a less pronounced level of population structuring (F_{ST} =0.25) and a genotypic structure more suggestive of a mixed-mating system.

Conclusions: These results demonstrate that the genetic markers developed here are useful to assess the mating system of populations of these two species. They will be tools of choice to investigate phylogeographical patterns and variation in mating system over the geographical distribution ranges for two coastal plant species that are subject to dynamic evolution due to rapid contemporary global change.

Introduction

In an age of rapid contemporary global change, understanding the processes and the factors that shape geographical patterns of genetic differentiation is a critical prerequisite to acquire biologically meaningful predictions of plant evolution, and for designing efficient conservation and restoration practices (Etterson *et al.* 2016; Broadhurst *et al.* 2017). Indeed, global environmental changes induce shifts in the geographical range of many plant species owing to habitat change and/or climate change (Opdam & Wascher 2004; Chen *et al.* 2011). Species respond differently to these rapid environmental changes, according to their life-history attributes such as dispersal and competitive abilities, and their capacity to evolve by phenotypic plasticity or by genetic adaptation, which is dependent on standing genetic variation (Thomann *et al.* 2015).

Towards the edges of a species' distribution, populations are generally thought to be characterized by reduced population size compared to well-established populations localized at the center of the range, although this feature is not always observed (Sagarin et al. 2006). Low effective population size could result in increased random effect of genetic drift and a subsequent reduced level of genetic diversity that can impede adaptive ability to respond to environmental changes, a common pattern observed in many taxa (Davis & Shaw 2001; Eckert et al. 2008; Levin 2012). Therefore, at the leading edge of a species' distribution, newly settled populations are founded by a few migrants, and are thus expected to harbor low levels of genetic diversity and large dispersal abilities (Travis & Dytham 2002). On the other hand, at the trailing edge of a species' distribution, remnant populations are expected to exhibit larger levels of genetic diversity, a testimony of formerly larger population size, and their dispersal abilities may be lower. With respect to the evolution of reproductive attributes, small population sizes may drive a shift towards more inbred mating systems at both the leading and the trailing edge of a species' distribution (Darling et al. 2008). Investigating how spatial patterns of population genetic features vary across species geographical range needs efficient polymorphic molecular markers to understand a species demographic history and to set up broadscale predictions facilitating conservation decision-making (Davis & Shaw 2001). Here, we describe the first nuclear microsatellite markers for two coastal plant species facing rapid environmental changes, one common species expanding its geographical range northwards, and one endangered species of high conservation value with a contracting geographical distribution.

The rock samphire, *Crithmum maritimum*, is a perennial Apiaceae, found on rocky shores, cliffs and man-made environments such as harbors and dikes along most of the shores of the Black Sea, the Mediterranean basin, the Atlantic coast and up to the North Sea (Figure 2.1a). The species

appeared on the coasts of Belgium and the Netherlands only at the beginning of the 20th century, where most populations are found in disturbed man-made environments, which suggests a recent origin (Lambinon *et al.* 2012). The distribution of this species is limited by temperature and is likely currently expanding northwards (Crawford 1982; Metzing & Gerlach 2001). Leaves are rich in vitamin C and were used by sailors to prevent scurvy. Seeds may drift over long distances through major sea currents (Kadereit *et al.* 2005). The Dune pansy, *Viola tricolor* subsp. *curtisii*, is a perennial Violaceae found on young dunes along the coast of the North Sea, from northern islands in the Netherlands to Northern France (Figure 2.1b). In Northern France, where the species reaches its trailing edge, populations are receding due to habitat loss. Seeds are mostly dispersed over short distances by various ant species (Oostermeijer 1989).

Due to their strictly coastal – i.e. linear – geographic distribution, both species are perfect models to investigate the variation of genetic diversity, mating system and dispersal abilities throughout a gradient from geographical range center to geographical range edge (northward leading edge for rock samphire and southward trailing edge for dune pansy).

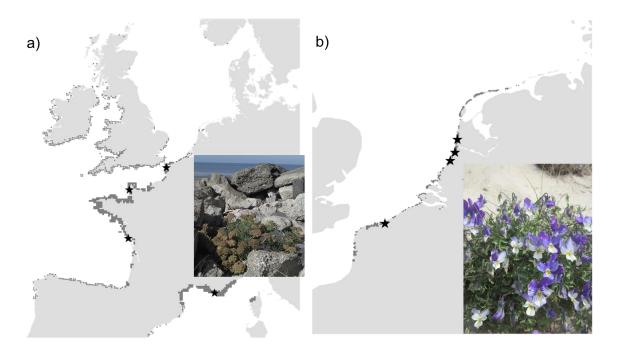


Figure 2. 1: Distribution ranges of a) rock samphire, b) dune pansy. Dark grey indicates occurrences according to the Federation of French botanical conservatories (http://siflore.fcbn.fr; larger squares) and the Global Biodiversity Information Facility (http://www.gbif.org/; smaller squares). Black stars indicate the locations of the populations genotyped in this study.

Material and methods

Total genomic DNA from C. maritimum and V. tricolor subsp. curtisii was isolated using the NucleoSpin 96 plant II kit (MACHEREY-NAGEL, Duren, Germany) following the manufacturer instructions and was sent to the GENOSCREEN genomic platform, Lille, France (www.genoscreen.fr). A random pool of 10 individuals was chosen for Shotgun sequencing of 38.88 ng and 22.82 ng genomic library for C. maritimum and V. tricolor subsp. curtisii, respectively. A high-throughput method for isolating high-quality microsatellite markers for non-model organisms was then used as described in Malausa et al. (Malausa et al. 2011). 1 µg of genomic DNA was mechanically fragmented and enriched for the following eight probes: TG, TC, AAC, AAG, AGG, ACG, ACAT and ACTC repeat motifs. Enriched fragments were subsequently amplified. PCR products were purified, quantified and GS-FLX librairies were then realized according to manufacturer's protocols and sequenced on a GS-FLX Titanium PicoTiterPlate (Roche Diagnostics, Mannheim, Germany), as in Faucher et al. (Faucher et al. 2016). Of 33 284 and 33 931 randomly fragmented sequences, 2 151 and 1 408 non-compound sequences containing microsatellite motifs were retained for C. maritimum and V. tricolor subsp. curtisii, respectively. A total of 134 and 146 sequences likely to contain suitable highly polymorphic markers, excluding microsatellite motif shorter than five repeats, were then kept for C. maritimum and V. tricolor subsp. curtisii. Among these, 47 loci with the longest repeat sequences (at least eight repeat motifs) were tested for efficient low-cost genotyping.

PCR reactions were performed in optimized cost-effective multiplexes that comprised sets ranging from 4 to 9 microsatellite loci in a single PCR reaction (see Table 2.1). Forward primers for successfully amplified microsatellite loci were labelled with AT565TM (Eurofins Scientific, Luxembourg), or 6-FAMTM fluorescent dye (Applied Biosystems, Foster City, California, USA). We used 10 μL volume including 1X multiplex PCR master mix (QIAGEN Hilden, Germany), 3 μL (5-20 ng) of genomic DNA, and 0.2 μM of labelled forward and reverse primer. The PCR cycling program had an initial denaturation of 95°C for 15 min; 28-32 cycles of 94°C for 30 s, annealing temperature of 55°C for 90 s, and 72°C for 1 min; and a final extension at 60°C for 30 min. PCR was conducted on a Eppendorf Mastercycler pro 384 (Applied Biosystems). 1.5 μL of PCR amplicon was pooled with 0.25 μL of GeneScan 500 LIZ size standard (Applied Biosystems) and 9.75 μL of deionized formamide (Applied Biosystems), electrophoresed and finally sized using an ABI PRISM 3130 Sequencer (Applied Biosystems) and the software GENEMAPPER version 5 (Applied Biosystems), respectively.

To screen the polymorphism of most suitable microsatellite loci, four populations were sampled for each species, totalizing 107 and 113 individuals with sampling size ranging from 19 to 35 and from 23 to 30 individuals for *C. maritimum* and *V. tricolor* subsp. *curtisii*, respectively. Species geographical distribution and locations of collected populations are shown in Figure 2.1. Using FSTAT version 2.9.3 (Goudet 1995), linkage disequilibrium among loci and the following standard population genetic parameters were estimated for each locus across the surveyed populations: the number of alleles (A_n), the allelic richness (A_r) corrected for minimum sampling size, the observed (H_0) and expected (H_0) heterozygosity under Hardy-Weinberg equilibrium, and the unbiased fixation index (F_{1S}). Statistical significance of single-locus F_{1S} estimates were tested using 10 000 random permutations of alleles among individuals. Mean levels of genetic differentiation (F_{ST}) among populations were also calculated for each locus using FSTAT. Significance of single-locus F_{ST} values were assessed using a G test by randomly permuting genotypes among populations, as suggested by Goudet et al. (Goudet *et al.* 1996) when populations are suspected to deviate from random mating.

Results and discussion

Out of 47 microsatellite loci tested for each species, 21 (*C. maritimum*) and 12 (*V. tricolor* subsp. *curtisii*) were polymorphic with easily readable electrophenograms, no dubious genotypes, and clear PCR amplification product sizing. No significant linkage disequilibrium was observed for any pairs of loci for either species, after Bonferroni corrections (Rice 1989). Primer pairs were successfully combined into multiplexes to reduce time and genotyping costs: three (*C. maritimum*) and two (*V. tricolor* subsp. *curtisii*) multiplexes were optimized, each including from 4 to 9 loci successfully amplified (Table 2.1).

Substantial polymorphism was observed for both species: for *C. maritimum* the number of alleles ranged from 3 to 12 among loci for a total of 110 alleles; for *V. tricolor* subsp. *curtisii* 2 to 15 alleles were observed among loci for a total of 88 alleles. Allelic richness ranged from 1.98 to 9.3 and from 1.46 to 10.71 for *C. maritimum* and *V. tricolor* subsp. *curtisii* respectively. *C. maritimum* unambiguously displayed a genotypic structure typical of what can be observed in predominantly selfing species (Hamrick & Godt 1996; Nybom 2004): H_0 and H_e ranged from 0.036 to 0.434 and to 0.061 to 0.622 respectively, with all but one locus showing significant $F_{\rm IS}$ estimates ranging from 0.162 to 0.583 (Table 2.1). In contrast, *V. tricolor* subsp. *curtisii* exhibited a genotypic structure suggestive of a more mixed-mating system, with H_0 and H_e varying from 0.009 to 0.600 and from 0.025 to 0.780, with $F_{\rm IS}$ values being either suggestive of significant heterozygote deficiencies or

perfect match with Hardy-Weinberg expectations, with two loci characterized by heterozygote excess (loci VTC 37 and VTC 41). As a result, genetic differentiation was significant for *C. maritimum* for all loci but one, with $F_{\rm ST}$ values ranging from 0.035 to 0.756 with a mean multilocus value of 0.384 ($P < 10^{-3}$). Genetic differentiation was less pronounced for *V. tricolor* subsp. *curtisii*, but still significant except for one locus: single-locus $F_{\rm ST}$ estimates varied from 0.092 to 0.508 (all at P < 0.05, Table 2.1) with a mean multilocus value of 0.250 ($P < 10^{-3}$).

Overall, low-cost high throughput genotyping showed that these newly nuclear microsatellite loci exhibited substantial polymorphism and significant genetic divergence among populations that make them makers of choice for determining inbreeding levels, patterns of gene flow among populations and contrasts in intraspecific genetic diversity over the geographical distribution of both species. Further studies of the genetic diversity distribution, large-scale population structuring, paternity analyses and evolution of mating system at the leading and trailing edges of species distribution in these two species of contrasting life-history traits will help understand the demography of shifting distribution range edges and the adaptive evolution imposed by selective pressures due to rapid changing environment (Levin 2012; Thomann *et al.* 2015).

population fixation index (Fis, a measure of departure from panmixia) and the accession numbers for 21 and 12 highly polymorphic microsatellite markers isolated in Table 2. 1: Name, species identity, primer sequence (5'-3'), repeat motif from the original sequence, allelic size range (bp), multiplex number, Dye used, the total number of allele (An), the allelic richness (Ar) adjusted for a minimum sample size of 18-21 individuals, mean observed (Ho) and expected (He) heterozygosity, mean intrathe common rock samphire, Crithmum maritimum (CM), and the endangered dune pansy, Viola tricolor subsp. curtisii (VTC), respectively. * P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001; NS: non-significant. All results were estimated over four populations in each species (N= 107 and 113 individuals for Crithmum maritimum and Viola tricolor subsp. curtisii, respectively).

Locus name	Species	Locus name Species Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	Repeat motif Allelic size range	Mul- tiplex number	Dye /	A_n A_r	, Но		H _e F	F	F _{st}	Accession no.
CM03	CM	F: GCTTACTTAGTTGAGATCCAGTGTTT R: TCCACGACTACGAGAGGG	(AAG) ₁₉	105-159	_	HEX	12	9.30 0.	0.434 0	0.622	0.311***	0.321***	MG009034
CM04	CM	F: AAAACATTCATCTCCTGCACTC R: TGAAAATTTTGAACTGTGAGTTTGA	(TTC) ₁₈	157–200	_	AT550	01	8.13 0.	0.332 0	0.644	0.441***	0.217**	MG009035
CM06	CM	F: ATTACCGGCTGACTCGTGAT R: AGGACTTGTGTGACTTGCAGAA	(AC) ₁₅	185–189	_	AT565	m	1.98 0.	0.036 0	0.061	0.474*	0.035*	MG009036
CM07	CM	F: GCGTGATTCAAGGATCAAGAAC R: GGAAGCTTTCTTCTACCATTGC	(AAC) ₁₅	262–288	_	6-FAM	4	3.14 0.	0.068 0	0.153	0.583***	0.756***	MG009037
CM19	CM	F: TGATGAGACCAAGAAGGAGA R: CACTCACATCAACCTGGTTCT	(AG)11	177–181	_	6-FAM	m	2.87 0.	0.160 0	0.226	0.317**	0.068***	MG009042
CM20	CM	F: AGCTGCTCCCTACTIT R: TGAACACTCGGTTAAGCAGTTC	(AG)11	283–291	_	HEX	4	3.31 0.	0.101.0	0.147	0.326*	0.709***	MG009043
CM35	CM	F: ATGTGCATCATAAGTCGATTCC R: TTGATCGGGAGCTTTGGA	(AG) ₁₀	282–296	_	AT565	80	3.66 0.	0.227 0	0.342	0.319***	0.448***	MG009051
CM36	CM	F: CGAGTCAAGGAATGAGAGGG R: CGCACTGGTTCTTCCATAGAGT	(AC) ₁₀	326–335	_	AT550	m	2.99 0.	0.159 0	0.367	0.538***	0.142***	MG009052
CMII	CM	F: GAAATAAAGAAAGCAACTGGTGG R: TGGATCAGAGCACA	(AG) ₁₃	140-153	2	6-FAM	9	5.35 0.	0.282 0	0.346	0.162*	0.535**	MG009038
CM12	CM	F: TGTGATTCTTGTTTGTTTGCTGT R: GAACACACATGGCATGAACAA	(AG) ₁₃	166–186	2	HEX	7	4.48 0.	0.089 0	0.209	0.570***	0.598***	MG009039
CM14	CM	F: CACCTCAATTCCCGAATACAA R: TTGCCCTATCTTCTGTTCTTCA	(AC) ₁₃	181–209	2	AT550	7	4.70 0.	0.311 0	0.436	0.287**	0.430***	MG009040
CM15	CM	F: CATGGAGCAACACATCAAGAA R: TGGTCCTAAGCCTATTCAGGTC	(CA) ₁₃	99–110	2	AT565	7	4.46 0.	0.236 0	0.397	0.409***	0.390***	MG009041
CM21	CM	F: GCAAAGCTTTCAGCAGACCT R: GCATACATAGCAGGTAGAGCAA	(AC) ₁₁	296–302	2	AT565	4	3.24 0.	0.124 0	0.217	0.407**	0.166***	MG009044
CM27	CM	F: TCAAGTTCTTTCCAAGATTTCAA R: CAGGAGAGCAAGTGATAATCAGAG	(AG) ₁₀	231–235	2	6-FAM	ю	2.68 0.	0.127 0	0.139	0.075 ^{NS}	0.704***	MG009045
CM28	CM	F: GCTCGTACGATCTTGTAAACATACC R: AACAGGCTCGGCAAAGATAA	(AC) ₁₀	284–288	2	HEX	m	2.97 0.	0.156 0	0.222	0.302**	0.548***	MG009046
CM30	CM	F: GTGCCATTGGAGTCCAGTTC R: TTGAATCTGAGTTTGAGCCG	(AG) ₁₀	253–259	2	AT565	4	3.18 0.	0.303 0	0.409	0.286***	0.006 ^{NS}	MG009047
CM33	CM	F: TCTCTGATTGCTTTGTCTCTATGC R: CAAGATTTACATCGGGTTCTTG	(AG) ₁₀	301–318	2	NED	9	4.47 0.	0.336 0	0.513	0.378**	0.378*** 0.214***	MG009049

Locus name	Species	Locus name Species Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	Repeat motif Allelic size range	Mul- tiplex number	Dye	A. A	Α,	Н,	H_c	T.	$F_{\rm sr}$	Accession no.
CM31	CM	E: TGATGGGTCGGGTTTAATTT R: CATGGCTTCTCTCTCCCTC	(AG) ₁₀	253–259	6	NED	4	3.04	0.284	0.430	0,474**	0.003 ^{NS}	MG009048
CM34	CM	F: ACCTAGGCAAGTGATCAGTTTATTTC R: ACTATCATCATTTCGCATCCC	(AG) ₁₀	289–312	е	6-FAM	7	4.56	0.083	0.171	0.517***	0.656***	MG009050
CM38	CM	F: TTCAGCTTGGCATTCACATC R: TGATCAAAGTTTGCCATCCA	(CAT) ₁₀	128-132	е	AT565	ĸ	2.99	0.300	0.464	0.336**	0.240***	MG009053
CM41	CM	F: CACACCGGATCCACAGT R: TGATTGAGTTGAAGTGATGGTG	(AG) ₉	113–121	6	HEX	5	3.21	0.292	0.459	0.354***	0.158***	MG009054
VTC02	VTC	F: AACATGCGCCAGTTCATT R: CTGAATGGAAAGGTACATCAA	(AAC) ₁₅	110–168	4	6-FAM	15 1	10.71	0.600	0.780	0.232***	0.092***	MG009055
VTC03	VTC	F: AGTTGTCGCCAGTTTACGAT R: AGAAATGGCACACAATCCTT	(AAAG) ₁₄	259–321	4	6-FAM	4	8.45	0.538	0.664	0.193***	0.205***	MG009056
VTC07	VTC	F: TTTGATTCTCAGGAGGAAGA R: GACAGCAGAGCTATGACCAG	(AGG) ₁₁	106–132	4	AT550	7	5.32	0.416	0.440	0.063 ^{NS}	0.107***	MG009057
VTC08	VTC	F: CGCAGGTTAGCCAATGTAT R: GAATTCGGGCAGATGATTT	(AG) ₁₀	168-206	4	AT565	6	5.45	0.557	0.605	0.093 ^{NS}	0.238***	MG009058
VTC13	VTC	F: TAGTACGTTGCTTGCTGGAG R: GCTTTGCCTCTCTTACA	(AG) ₈	156–169	4	HEX	∞	6.49	0.357	0.489	0.282***	0.410***	MG009060
VTC15	VTC	F: GCAGTCCAATCACTATAAGCC R: TCGTTTGTCACCTTCATCTG	(AG) ₈	301–307	4	AT565	4	3.02	0.250	0.253	0.007 ^{NS}	0.065***	MG009061
VTC23	VTC	F: GAGCTTCTCTACAATTACTTTTGTCC R: AGATCATTGAGTTGGTGGGC	(CI),	316–319	4	HEX	33	60	0.242	0.320	0.224**	0.508***	MG009063
VTC09	VTC	F: CAAAGTTGTTCCAGCGATGA R: AAATCTGACCCGGTTCTCG	(TGA)10	82-151	2	6-FAM	15	9.32	0.373	0.586	0.368***	0.324***	MG009059
VTC22	VTC	F: GCCTCAGAGTCATCCAAAGG R: GCTGTGCATCTTCCTCCCT	(AGA) ₈	88-100	2	AT565	2	4.17	0.539	0.498	-0.054 ^{NS}	0.124***	MG009062
VTC34	VTC	F: CTGGATCATGAAATCGGGTC R: GAGTGAAAGCGCAACAATCA	(TA) ₆	269–271	5	HEX	2	1.46	0.009	0.025	0.659**	0.022 ^{NS}	MG009064
VTC37	VTC	F: GGCTTGCGATCCAATGTTAT R: AACCCTACGACAGGTTGCAT	(AGA) ₆	159–168	5	AT565	2	1:99	0.287	0.179	-0.579***	0.340***	MG009065
VTC41	VTC	F: CCATGATCAGTTCTCCAGCA R: GAAAGTGGGATGAATGACTTGA	(AG) ₆	127–135	2	нех	4	2.89	0.379	0.279	-0.377*** 0.171***	0.171***	MG009066

Acknowledgments

We wish to thank Vincent Comor, Chloé Ponitzki and Eric Schmitt for help in collecting populations. This work was funded by the "Région Nord–Pas-de-Calais" (AREOLAIRE project). This work was also supported by a PhD fellowship from the French Research Ministry and from the "Région Nord–Pas-de-Calais" (AREOLAIRE project) to Mathilde Latron. This work is also a contribution to the CPER research project CLIMIBIO. The authors thank the French Ministry for Higher Education and Research, the Hauts de France Regional Council and the European Regional Development Fund for their financial support to this project.

Data Availability

Nuclear DNA sequences used to design the 33 microsatellite loci primers have been assigned the following GenBank numbers: MG009034-MG009066. Microsatellite genotypes for each population were deposited in the Dryad repository: doi:xxx.

References

- Broadhurst L, Breed M, Lowe A, Bragg J, Catullo R, Coates D, Encinas-Viso F, Gellie N, James E, Krauss S, et al. 2017. Genetic diversity and structure of the Australian flora. Divers. Distrib. 23:41–52.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science. 333:1024–1026.
- Crawford RMM. 1982. Habitat specialisation in plants of cold climates. Trans. Bot. Soc. Edinburgh 44:1–11.
- Darling E, Samis KE, Eckert CG. 2008. Increased seed dispersal potential towards geographic range limits in a Pacific coast dune plant. New Phytol. 178:424–435.
- Davis MB, Shaw RG. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. Science. 292:673–679.
- Eckert CG, Samis KE, Lougheed SC. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. Mol. Ecol. 17:1170–1188.
- Etterson JR, Schneider HE, Soper Gorden NL, Weber JJ. 2016. Evolutionary insights from studies of geographic variation: Contemporary variation and looking to the future. Am. J. Bot. 103:5–9.
- Faucher L, Godé C, Arnaud J-F. 2016. Development of nuclear microsatellite loci and

- mitochondrial single nucleotide polymorphisms for the natterjack toad, *Bufo (Epidalea) calamita* (Bufonidae), using next generation sequencing and Competitive Allele Specific PCR (KASPar). J. Hered. 107:660–665.
- Goudet J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. J. Hered. 86:485–486.
- Goudet J, Raymond M, De Meeüs T, Rousset F. 1996. Testing differentiation in diploid populations. Genetics 144:1933–1940.
- Hamrick J, Godt MJW. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. 351:1291–1298.
- Kadereit JW, Arafeh R, Somogyi G, Westberg E. 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. Taxon 54:861–876.
- Lambinon J, Delvosalle L, Duvigneaud J. 2012. Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines. 6th ed. Meise, Belgium: Jardin Botanique National de Belgique
- Levin DA. 2012. Mating system shifts on the trailing edge. Ann. Bot. 109:613–620.
- Malausa T, Gilles A, Meglécz E, Blanquart H, Duthoy S, Costedoat C, Dubut V, Pech N, Castagnone-Sereno P, Délye C, et al. 2011. High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. Mol. Ecol. Resour. 11:638–644.
- Metzing D, Gerlach A. 2001. Climate change and coastal flora. In: Walther G-R, Burga CA, Edwards PJ, editors. "Fingerprints" of Climate Change. Springer Science + Business Media. p. 185–202.
- Nybom H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. Mol. Ecol. 13:1143–1155.
- Oostermeijer JGB. 1989. Myrmecochory in Polygala vulgaris L., Luzula campestris (L.) DC. and Viola curtisii Forster in a Dutch dune area. Oecologia 78:302–311.
- Opdam P, Wascher D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. Biol. Conserv. 117:285–297.
- Rice WR. 1989. Analysing tables of statistical tests. Evolution. 43:223–225.
- Sagarin RD, Gaines SD, Gaylord B. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. Trends Ecol. Evol. 21:524–530.
- Thomann M, Imbert E, Engstrand RC, Cheptou PO. 2015. Contemporary evolution of plant reproductive strategies under global change is revealed by stored seeds. J. Evol. Biol. 28:766—

778.

Travis J, Dytham C. 2002. Dispersal evolution during invasions. Evol. Ecol. Res. 4:1119–1129.

Partie II : Structure génétique des populations et régime de reproduction le long de l'aire de répartition géographique de deux espèces végétales : le Crithme maritime et la Pensée des dunes

Les populations de limites d'aires sont souvent de petites tailles et spatialement isolées dans un paysage d'habitats non favorables. La connectivité entre populations est donc souvent réduite (Kawecki 2008). De plus, ces petites populations isolées subissent souvent des effets de dérive génétique importants, des goulots d'étranglement réguliers, des flux de gènes entre populations réduits et/ou irréguliers ainsi qu'une potentielle limitation pollinique dans le cas d'espèces végétales (Eckert et al. 2008). Tous ces éléments réunis peuvent être à l'origine d'une plus grande différenciation génétique allant de pair avec l'éloignement par rapport au centre de l'aire de répartition (voir pour exemple Samis et al. 2016). On s'attend également à observer une plus faible diversité génétique intra-population et une augmentation du taux d'autofécondation au sein de ces limites d'aires (Baker 1955; Hargreaves & Eckert 2014). Ces hypothèses sont très répandues dans le domaine de l'étude des changements d'aires de répartition face au changement climatique et conduisent à de nombreuses conjectures concernant les capacités de migration et d'adaptation des espèces face aux changements environnementaux (Grossenbacher et al. 2015; Moeller et al. 2017). Ceci rend important leurs vérifications empiriques. C'est dans le but de tester la généralisation de ces hypothèses que nous avons évalué la structure génétique spatiale et le régime de reproduction de deux espèces pérennes présentant des capacités de dispersion, des cycles biologiques et des dynamiques de limites d'aires de répartition contrastées.

La Pensée des dunes (*Viola tricolor* subsp. *curtisit*) est en régression dans le Nord de la France, avec une augmentation flagrante de la fragmentation de son habitat en limite de répartition. Le Crithme maritime (*Crithmum maritimum*) est, quant à lui, en expansion. Pour chacune de ces deux espèces, nous avons prospecté et échantillonné des populations d'un point central de leur distribution géographique jusqu'à la limite de leur aire de répartition géographique. La limite de répartition a été prospectée avec minutie et toutes les populations recensées ont été échantillonnées. En tout, 19 populations de Pensée des dunes et 22 populations de Crithme maritime ont été échantillonnées et leur structure génétique a été analysée par le biais de marqueurs microsatellites décrits dans la première partie de ce chapitre. De plus, des graines d'individus échantillonnés dans les populations naturelles ont été semées en serre expérimentale. Leurs premières feuilles ont ensuite été récoltées à des fins de génotypage afin d'estimer par analyses de descendance maternelle la proportion de graines obtenues par autofécondation. Cette estimation du taux d'autofécondation par analyse de descendance a été effectuée pour 6 populations de Crithme maritime ainsi que 5 populations de Pensée des dunes.

Les principaux résultats nous montrent que la Pensée des dunes présente une structuration génétique prononcée avec deux groupes biogéographiques bien distincts. Ce résultat n'est pas retrouvé chez le Crithme maritime. Les populations marginales de la Pensée des dunes présentent

des niveaux élevés de différenciation génétique et de consanguinité locale ainsi qu'une diversité génétique réduite par rapport aux populations de centre d'aire de répartition. Au contraire, les populations de Crithme maritime montrent une structure biogéographique relativement inexistante. Concernant le régime de reproduction, les niveaux d'autofécondation augmentent dans les populations marginales de Pensée des dunes, comme attendu en cas de limitation pollinique en limite d'aire de répartition. Ce résultat n'a pas été vérifié dans le cas du Crithme maritime pour lequel la proportion d'individus issus d'autofécondation varie entre populations, ceci indépendamment de la localisation géographique de ces populations.

Ces résultats contrastés peuvent s'expliquer en partie par les capacités de dispersion et les régimes de reproduction de chacune de ces deux espèces. La dispersion de la Pensée des dunes s'effectue par myrmécochorie. Ceci se traduit par des distances de dispersion de quelques mètres à quelques dizaines de mètres, tandis que la dispersion du Crithme maritime s'effectuerait en partie par les courants marins sur de longues distances. De plus, si le taux d'autofécondation observé dans les populations centrales de Pensée des dunes est faible et plutôt représentatif d'un régime de reproduction mixte, le Crithme maritime présente des taux d'autofécondation bien plus importants que ce soit en centre ou en limite de répartition. Ainsi, la Pensée des dunes semble plus sujette à être affectée par la fragmentation de son habitat. On notera enfin que les estimations de taux d'autofécondation obtenues via une analyse de descendance maternelle montrent constamment des niveaux d'autofécondation plus élevés que ceux estimés indirectement, par des approches de structure génétique des populations. Ce dernier résultat tendrait à montrer un certain niveau de dépression de consanguinité exprimé aux premiers stades du cycle de vie chez nos deux espèces.

Au final, cette étude souligne l'importance que les traits d'histoire de vie peuvent avoir visà-vis de l'évolution de la structure génétique et du régime de reproduction le long de l'aire de répartition des espèces. Ces traits d'histoire de vie ont ainsi une importance dans le cadre d'un changement dans l'aire de répartition des espèces en jouant un rôle sur les niveaux de diversité génétique et les niveaux de flux de gènes entre populations dans un paysage d'habitats fragmentés.

Bibliographie

Baker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution. 9:347–349.

Eckert CG, Samis KE, Lougheed SC. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. Mol. Ecol. 17:1170–1188.

- Grossenbacher D, Briscoe Runquist R, Goldberg EE, Brandvain Y. 2015. Geographic range size is predicted by plant mating system. Ecol. Lett. 18:706–713.
- Hargreaves AL, Eckert CG. 2014. Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: Implications for shifting ranges. Funct. Ecol. 28:5–21.
- Jump AS, Peñuelas J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. Ecol. Lett. 8:1010–1020.
- Kawecki TJ. 2008. Adaptation to marginal habitats. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 39:321–342.
- Moeller DA, Runquist RDB, Moe AM, Geber MA, Goodwillie C, Cheptou PO, Eckert CG, Elle E, Johnston MO, Kalisz S, et al. 2017. Global biogeography of mating system variation in seed plants. Ecol. Lett. 20:375–384.
- Samis KE, López-Villalobos A, Eckert CG. 2016. Strong genetic differentiation but not local adaptation toward the range limit of a coastal dune plant. Evolution. 70:2520–2536.

Effects of dynamic species distribution range on patterns of genetic structure and mating system

Mathilde Latron, Jean-François Arnaud, Héloïse Ferla, Cécile Godé, & Anne Duputié*

Address

Univ. Lille, CNRS, UMR 8198 – Evo-Eco-Paleo, F-59000 Lille, France

* Corresponding author

E-mail: anne.duputie@univ-lille.fr

running title

Rangewide genetic structure and mating system

Keywords

Expanding and contracting range edges, genetic differentiation, genetic diversity, mating system, peripheral populations, range limit

Author Contributions

ML, JFA, AD designed the study; ML and AD collected the biological material; ML, CG, HF performed the molecular biology work; all authors analyzed data; ML, JFA and AD wrote the paper.

Abstract

Shifting geographical ranges increase the occurrence of marginal populations which are often sparse and fragmented. Due to magnified genetic drift effects, marginal populations are expected to show higher genetic differentiation and lower genetic diversity. Low mate availability may also drive evolutionary shifts towards a higher propensity for selfing in these marginal populations. We tested these hypotheses by assessing the spatial patterns of genetic structure and mating system across the geographical range of two coastal plant species characterized by contrasting range dynamics and seed dispersal abilities: the receding myrmecochorous dune pansy (Viola tricolor subsp. curtisii) and the widespread expanding hydrochorous rock samphire (Crithmum maritimum). A significant biogeographical break was observed between central and marginal populations of the dune pansy. Trailing-edge populations showed higher levels of genetic differentiation, higher levels of inbreeding and reduced genetic diversity. In contrast, genetic structuring was weak in the rock samphire, with no contrasting spatial trends along the species' distribution, likely the result of efficient long-distance seed dispersal by sea-surface currents. Rock samphire populations exhibited a higher propensity for selfing than those of the dune pansy. Selfing rate estimates based on progeny arrays were generally much larger than those estimated using population structure approaches, suggesting some level of inbreeding depression acting at the seedling level. Consistent with low mate availability, selfing rates estimated through progeny arrays increased at range edges in dune pansy. Our study highlights that life-history traits can modify the expected evolutionary changes in genetic structure and mating system across species' geographic ranges.

Introduction

Numerous ecological and evolutionary processes shape the geographical distribution of species, including climate features, the strength of biotic interactions, habitat and resource availability, anthropogenic habitat modifications, and key life-history traits such as dispersal and competitive capabilities or mating system variation (Eckert et al., 2010; Gaston, 2009; Grossenbacher et al., 2015; Moeller et al., 2017). For centuries, human activities have greatly contributed to shaping the geographical distributions of various taxa (e.g. Boivin et al., 2016). Nonetheless, the ongoing human-driven environmental changes give rise to rapid changes in species' distributions through numerous anthropogenically related processes (Steinbauer et al. 2018). For example, land-use change and eutrophication affect habitat and resource availability. Habitat fragmentation may decrease population connectivity by lowering dispersal events among suitable remnant areas. Fossil fuel combustion and land-use conversion affect climate. Finally, pesticide and herbicide use, exotic species introduction, and climate and habitat changes affect biotic interactions as well. Taken together, all these factors can act in synergy and lead to modifications in species' geographical distributions in terms of their extent, their degree of fragmentation and the location of their boundaries (Guo et al., 2018). In particular, climate change is projected to reduce the distribution range of the vast majority of species (Warren et al., 2018). Most species have already shown drastic changes in their distribution ranges in the past decades, whether due to fragmentation, colonization of new sites and/or regression from former sites (Chen et al., 2011). Finally, temporal variation in the spatial extent of suitable habitats triggers both geographical range shifts and local adaptation to changing conditions through the evolution of key life-history traits related to dispersal and reproductive traits, especially in sessile organisms such as plant species (e.g. Aitken et al., 2008; Jump & Peñuelas, 2005). In this respect, this study focuses on spatial patterns of genetic structure and mating system across two plant species' geographical ranges characterized by contrasting dynamics of expansion and contraction.

Understanding spatial genetic structure across species' ranges using core populations and expanding or contracting range populations is motivated by evolutionary and management/conservation concerns. Shifting geographical ranges increase the occurrence of marginal populations, which are often sparse and strongly fragmented within a matrix of unhospitable habitats (Kawecki, 2008). Contracting or expanding populations located at range margins are thus generally geographically isolated and of low population size. Therefore, when compared to core populations, the levels of genetic diversity are expected to decrease in marginal

populations because of magnified genetic drift effects through reduced effective population size and founder effects (e.g. Hewitt 2000; Lönn & Prentice 2002; Leys et al. 2014; reviewed in Eckert et al. 2008). At the same time, an increase in among-population genetic differentiation is also expected owing to reduced levels of gene flow at range margins compared with core populations (e.g. Husband & Barrett, 1995; Samis et al., 2016). Although both types of effects on genetic structure are supported by a large body of empirical work, they are difficult to generalize and differences in genetic structure between core and marginal populations are often somewhat low (Eckert et al., 2008; López-Villalobos & Eckert, 2018). Counterintuitive patterns of genetic structure can arise for several reasons. First, if the geographic range of the species is not constrained by unfavorable habitat quality, marginal populations may be somewhat larger and more genetically diverse than core populations, and/or more connected by efficient gene flow (Eckert et al., 2008; Sagarin et al., 2006). Second, different dynamics are expected at the trailing or leading edges of a species' distribution: lower levels of genetic diversity in recently founded leading-edge populations due to founder effects and associated bottlenecks, but higher genetic diversity may persist in remnant trailing-edge populations, especially in fast range contractions (Arenas et al., 2012; Hampe & Petit, 2005). Third, long-distance dispersal may also quickly increase the levels of genetic diversity at the leading edge of the distribution (Bialozyt et al., 2006; Leys et al., 2014). Likewise, if longdistance dispersal events are frequent or directed towards the leading edge of a species' geographical distribution, gene flow may be efficient in connecting fragmented populations, thereby decreasing the among-population genetic differentiation (Eckert et al., 2008). In addition, dispersal capabilities may increase at leading edges (e.g. Darling et al., 2008; Ramakrishnan et al., 2010; see for review Hargreaves & Eckert, 2014), leading to high gene flow and further blurring the expected pattern of increased genetic differentiation among marginal populations. Finally, species may also expand their geographical range through local adaptation to marginal environments. In this respect, migration to marginal populations, although increasing genetic diversity, may have mixed evolutionary impacts. Migration can prevent local adaptation at stable or expanding range edges, but also facilitate adaptive responses to changing conditions at trailing edges (Lenormand, 2002; Sexton et al., 2011).

Mating system variation can also play a role in successful colonization of marginal habitats characterized by low densities of conspecifics and/or poor pollination opportunities (Jain, 1976; Moeller *et al.*, 2017; Pannell, 2015). Mate availability in newly settled habitats may indeed affect species' geographical range size by driving evolutionary shifts in the mating system (Grossenbacher *et al.*, 2015). Provided that inbreeding depression is low and/or mildly deleterious alleles are purged,

self-fertilization is thought to facilitate the expansion of selfing species compared with strictly outcrossing species, because selfing species do not suffer from mate limitation or Allee effects (Baker, 1955; Pannell, 2015). Based on this so-called Baker's law, species with a mixed-mating system should undergo evolutionary shifts toward increased selfing at range margins, thereby driving striking differences in mating system across the species' range (e.g. Darling et al., 2008; Griffin & Willi, 2014; López-Villalobos & Eckert, 2018). This prediction holds particular concerns for trailing-edge populations, where high selfing rates may accelerate the depletion of standing genetic variation and hinder further adaptation to rapidly changing environmental conditions (Levin, 2012). Loss of low latitude-trailing edge populations may then be detrimental for long-term species' persistence in a warming world (Hampe & Petit, 2005; Hargreaves & Eckert, 2014; Jump & Peñuelas, 2005). Many empirical studies suggest that the propensity for selfing is higher in marginal populations and explains disparities in geographical range size between selfing and outcrossing species (Darling et al., 2008; Griffin & Willi, 2014; Grossenbacher et al., 2015). However, when marginal populations are as dense as core populations, the expected increase in selfing rates is not observed (Herlihy & Eckert, 2005). In addition, selfing may be counter-selected in marginal populations if inbreeding depression is magnified in harsh marginal environments (Hargreaves & Eckert, 2014).

Broadly speaking, newly established populations at expanding leading edges are expected to show low effective population sizes and moderate levels of genetic diversity, high selfing rates, and possibly low incoming gene flow through long-distance dispersal events relative to core populations. On the other hand, trailing-edge populations are expected to face a high degree of habitat fragmentation and degraded environmental conditions, triggers of high genetic differentiation among populations. However, relatively high levels of genetic diversity may still linger as a genetic legacy of formerly diverse populations at gene flow/drift equilibrium, and the selfing rate may increase if mating opportunities are not optimal.

Overall, empirical evidence of concomitant changes in mating system and patterns of gene flow for contracting and expanding ranges is still lacking (Hargreaves & Eckert, 2014). In this study, we tested whether such predicted changes are relevant using two plant species with contrasting life-history traits: the widespread rock samphire (*Crithmum maritimum*) which is expanding in northwestern Europe, and the endangered dune pansy (*Viola tricolor* subsp *curtisii*) which is receding in northern France (Figure 3.1). Both species are perennial and self-compatible and have a strictly coastal distribution, which facilitates categorization into central (core) and marginal populations.

Nonetheless, these two focal species differ in their habitats (cliffs, rocks, ditches and harbors for rock samphire, and semi-stabilized dunes for dune pansy) and seed dispersal mode (hydrochory and likely associated long-distance dispersal events through marine currents for rock samphire, short-distance dispersal events through myrmecochory for dune pansy). Using a set of nuclear microsatellite loci, we investigated the large-scale phylogeographical and spatial patterns of genetic structure of a comprehensive sampling of populations, collected from the range center to the leading (rock samphire) or trailing edge (dune pansy) of their geographical distribution. We specifically addressed the following questions:

- 1. Do marginal populations display lower census and effective population size? If so, are they more genetically depauperate than core populations? Due to strong genetic drift effects, we expect low genetic diversity in expanding colonizing populations of rock samphire. For the receding populations of dune pansy, however, there may be a genetic legacy of high genetic diversity at the trailing edge of the species' range.
- 2. Do marginal populations show higher levels of genetic differentiation compared with core populations and if so, to what extent? Given the mitigating effect of long-distance dispersal events through hydrochory, we expect stronger levels of genetic differentiation for rock samphire populations at expanding range margins due to sequential founder effects, and less pronounced results for trailing-edge populations of dune pansy due to biogeographical legacy effects.
- 3. Does asymmetrical gene flow occur from core to marginal populations, and can we detect fine-scale genetic discontinuities mirroring past or contemporary range shifts in these species' geographical distributions?
- 4. Finally, is there a shift towards a higher propensity for selfing in marginal populations, as predicted by Baker's law? We predicted higher self-fertilization for leading-edge populations in the rock samphire and less marked results for trailing-edge dune pansy populations, because no clear expectations are available for receding geographical distributions.

Our results are discussed from both evolutionary and conservation point of views, with a special emphasis on delineating relevant conservation units in dune pansy for endangered and geographically marginal populations at risk of anthropogenic disturbance.

Materials and Methods Study species, sampling and genotyping

For two focal plant species exhibiting different dynamics in their spatial distribution range, the rock samphire (*Crithmum maritimum* L., Apiaceae) and the dune pansy (*Viola tricolor* subsp. *curtisii* [E.Forst] Syme, Violaceae), we sampled individuals from populations located along a gradient from their geographical range center to their leading or trailing edges. Both species show a strictly coastal – i.e. somewhat linear – distribution, which facilitated categorizing central and marginal populations.

Crithmum maritimum (2n=20) is a perennial halophyte and heliophilous coastal plant. This species grows on rocky shores along European coasts, mainly around the Mediterranean basin, and in Western Europe up to the Netherlands and the British Isles (Figure 3.1A). Flowering starts in mid-summer and flowers attract many pollinators, especially flies. The species is restricted to a thin strip along the shoreline, just above the highest tide level. In early fall, individuals produce small akenes with a spongy cork. These fruits can drift through marine currents and remain viable over several months (Ridley, 1930). Aerial parts then regress and reserves are stored in the rhizome until the following spring. This species has long been present around the Mediterranean and Atlantic coasts, up to the British Isles. In the past decades, its geographical distribution has expanded northwards in man-made habitats along the coastlines of northern France, Belgium and the Netherlands, most often on the south-facing parts of dikes, pontoons, pilings, riprap and other artificial structures (Crawford 1982; Lambinon et al. 2012). Central populations of C. maritimum are found in the Mediterranean and along the European Atlantic coast. Sampling included populations up to the leading edge of the species distribution, situated in the Netherlands (Figure 3.1A).

Viola tricolor subsp. curtisii (2n=26) is an endangered perennial species commonly found on semi-stabilized sand-dunes on the coasts of the English Channel and North Sea (Figure 3.1B). Flowering spans several months, from mid-spring to the end of summer (Rix, 2014). Insect pollination is mainly mediated by hymenopterans (pers. obs.). Capsules are mature from mid-summer to late fall, and seeds are mostly dispersed over short distances by myrmecochory (Rix, 2014). Over the past decades, dune pansy has lost habitats in northern France, due to urbanization and to dune fixation in peri-urban areas, and is now protected. We thus sampled populations of dune pansy from northern France, at the trailing edge of the distribution, to more central populations located in the Netherlands (Figure 3.1B).

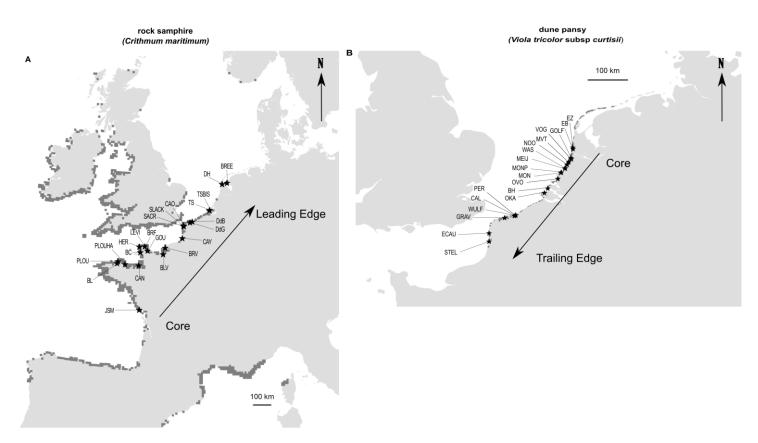


Figure 3. 1: Species' geographical distribution (grey squares) and geographical locations of sampled populations (black stars) for Crithmum maritimum (A) and Viola tricolor subsp. curtisii (B). Sources of distribution data: http://siflore.fcbn.fr and http://www.gbif.org/.

For both species, we sampled marginal populations as exhaustively as possible. We screened every accessible habitat near range edges and collected several accessible and well-distributed populations in the center of their distribution ranges (Figure 3.1; Tables 3.1 and 3.2). For rock samphire, sampling was almost exhaustive from Den Helder (DH) to Breezanddijk (BREE, the Netherlands), and scattered southwards on. For dune pansy, population sampling was exhaustive from Stella (STEL) to Gravelines (GRAV, France), and scattered northwards on. To

get a representative picture of intra-population genetic diversity and avoid family structure due to genetically related individuals, we collected leaves from randomly distributed individuals within each population. We also assessed the number of individuals in each population to get a census population size (Tables 3.1 and 3.2).

Overall, we sampled 22 rock samphire populations and 19 dune pansy populations, with sampling size varying from 3 to 39 individuals (24.3 ± 11.1) and from 23 to 30 individuals (29.6 ± 1.6), respectively (Figure 3.1, Tables 3.1 and 3.2), for a total of 508 and 563 fresh leaf samples, respectively. WGS 84 coordinates of each individual were recorded. Leaves were dried for 3 days at 50° C and were subsequently stored in silica gel at ambient temperature prior to DNA extraction.

DNA was extracted from dried leaves with the NucleoSpin 96 Plant II kit (Macherey Nagel, Duren, Germany) according to the manufacturer's recommendations. All sampled individuals were genotyped at 21 and 10 nuclear microsatellite loci (Table S3.1) for rock samphire and dune pansy, respectively, as described in Latron *et al.* (2018). PCR products were sized using an ABI PRISM 3130 Sequencer and the software GENEMAPPER version 5 (Applied Biosystems). All genotypes were independently checked by two operators. Amplification failure was observed with very low frequency (0-2.1 % in rock samphire, with 0.4 % mean across loci, and 0-5 % in dune pansy with 0.9 % mean missing alleles across loci).

Levels of genetic diversity, genetic differentiation and effective population size (Ne)

Using SPAGEDI version 1.5 (Hardy & Vekemans, 2002), we calculated the following descriptive statistics: the number of alleles (A_n) and allelic richness (A_r) per locus and population, and the levels of observed heterozygosity (H_0) and genetic diversity (H_0) sensu Nei & Chesser (1983). Allelic richness was estimated using a rarefaction procedure based on a minimal sample size of 11 and 23 individuals for rock samphire and dune pansy, respectively. As a complementary measure of multilocus individual level of inbreeding, we estimated the internal relatedness (IR, Amos *et al.* 2001) for each individual by using the algorithm implemented in the R package GENHET (Coulon, 2010). Mean departures from panmixia were quantified by the intra-population fixation index (F_{IS}) following the Weir & Cockerham (1984) ANOVA procedure and tested for significance using 10 000 permutations

Pop	Lat	Lon	N	Ar	H_0	$H_{ m E}$	F_{IS}	IR	sF_{IS}	sID	sPA	Sp	Ne	Census size
JSM	46.41	-1.61	19	2.47	0.19	0.32	0.40***	0.51	0.57	0.35	-	-0.003	20	≥ 100
BL	48.74	-3.55	20	1.85	0.23	0.27	0.14*	0.34	0.25	0.15	0.80	0.005	22	≥ 300
PLOU	48.83	-3.49	20	2.00	0.07	0.24	0.72***	0.83	0.84	0.89	-	0.152**	-	≥ 100
PLOUHA	48.71	-2.92	11	1.66	0.15	0.18	0.17	0.50	0.28	0.08	-	0.030	2	≥ 500
CAN	48.70	-1.85	20	1.52	0.09	0.13	0.32***	0.75	0.48	0.77	0.72	0.048**	-	≥ 50
BC	49.37	-1.80	25	1.14	0.03	0.04	0.32*	0.90	0.48	-	-	-0.006	-	≥ 300
HER	49.66	-1.88	36	2.14	0.25	0.35	0.30***	0.35	0.47	0.47	-	0.070***	4	\geq 2000
LEVI	49.70	-1.47	35	2.22	0.21	0.31	0.34***	0.41	0.51	0.31	-	0.043***	22	≥ 1000
BRF	49.67	-1.26	35	2.50	0.21	0.34	0.39***	0.41	0.56	0.40	-	0.017**	47	≥ 500
GOU	49.49	-1.26	35	2.34	0.13	0.33	0.61***	0.64	0.76	0.82	-	0.062***	4	≥ 300
BLV	49.34	0.03	26	1.78	0.02	0.19	0.88***	0.93	0.93	0.94	-	0.224***	-	≥ 50
BRV	49.66	0.16	38	1.38	0.05	0.09	0.46***	0.85	0.63	0.53	-	0.111***	6	≥ 100
CAY	50.19	1.50	16	1.33	0.08	0.10	0.24*	0.78	0.38	0.44	-	0.036	11	≥ 300
SACR	50.81	1.60	20	2.68	0.22	0.36	0.39***	0.40	0.56	0.58	-	0.004	18	≥ 50
SLACK	50.80	1.60	23	2.32	0.21	0.31	0.33***	0.39	0.50	0.47	0.84	0.040**	6	≥ 100
CAO	50.85	1.58	19	1.11	0.02	0.03	0.46*	0.96	0.63	0.72	-	0.079	-	≥ 100
DdG	51.01	2.10	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
DdB	51.05	2.29	22	2.05	0.16	0.30	0.47***	0.56	0.64	0.54	0.79	0.115***	2	≥ 300
TS	51.62	3.69	39	1.69	0.05	0.18	0.74***	0.86	0.85	0.92	0.88	0.170***	-	≥ 60
TSBIS	51.64	3.71	35	1.38	0.13	0.15	0.17**	0.64	0.29	0.25	-	0	13	35
DH	52.96	4.78	14	1.68	0.11	0.23	0.53***	0.71	0.69	-	1	0.216**	-	≥ 30
BREE	53.02	5.20	3	-	-	-	_	-	-	-	-	-	-	3

Table 3. 1: Summary statistics of genetic diversity, selfing rates, and fine-scale spatial genetic structure in Crithmum maritimum, based on 21 nuclear microsatellite loci. Populations are listed from southern (core) populations to northern (leading-edge) populations. Pop: Population name; N: sample size, A_r : allelic richness; H_0 : observed heterozygosity; H_E : genetic diversity; F_{IS} : intrapopulation fixation index; IR: internal relatedness; sF_{IS} : selfing rates based on F_{IS} ; sID: selfing rates based on identity disequilibrium; sPA: selfing rate estimated from progeny-array analyses (SD < 0.001 for all populations); Sp: strength of spatial genetic structure; Ne: effective population size; census size: field estimate of population census size. *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001.

Pop	Lat	Lon	N	Ar	Но	<i>H</i> e	F_{IS}	IR	sF_{IS}	sID	sPA	Sp	Ne	Census size
EZ	52.61	4.63	30	3.90	0.45	0.52	0.14***	0.27	0.25	0.09	0.19	0.037***	46	≥ 5000
EB	52.58	4.64	30	3.91	0.47	0.54	0.14***	0.25	0.25	0.14	-	0.040***	22	≥ 5000
GOLF	52.37	4.56	23	4.13	0.48	0.53	0.09*	0.19	0.17	0.06	-	0.013	32	≥ 100
VOG	52.34	4.57	30	4.43	0.44	0.56	0.22***	0.28	0.36	0	-	0.016*	330	≥ 5000
MVT	52.22	4.40	30	4.22	0.38	0.51	0.26***	0.32	0.41	0.32	-	0.015**	113	≥ 5000
NOO	52.22	4.42	30	3.36	0.40	0.44	0.10*	0.29	0.19	0.16	-	0.034**	31	≥ 5000
WAS	52.14	4.35	30	3.28	0.33	0.41	0.19***	0.39	0.33	0.19	0.35	-0.005	105	≥ 5000
MEIJ	52.13	4.32	30	3.42	0.40	0.47	0.14***	0.31	0.25	0.14	-	0.038***	38	≥ 5000
MONP	52.05	4.19	30	3.06	0.32	0.41	0.22***	0.43	0.36	0.34	-	0.037***	21	≥ 50
MON	52.04	4.18	30	3.42	0.34	0.47	0.29***	0.40	0.45	0.15	-	0.033**	76	≥ 3000
OVO	51.91	4.07	30	2.85	0.37	0.41	0.11*	0.31	0.20	0.20	0.23	0.029**	15	≥ 500
BH	51.69	3.69	30	2.60	0.30	0.40	0.24***	0.45	0.39	0	-	0.052***	10	≥ 1000
OKA	51.59	3.56	30	1.61	0.24	0.16	-0.46***	0.50	0	0	-	0.004	2	≥ 1000
PER	51.08	2.53	30	2.09	0.14	0.29	0.53***	0.75	0.69	0	-	0.147***	2	≥ 500
CAL	51.07	2.52	30	1.89	0.15	0.19	0.19**	0.72	0.32	0.41	-	0.028***	22	≥ 200
WULF	51.07	2.47	30	2.28	0.23	0.30	0.23***	0.57	0.38	0.30	0.61	0.022**	23	≥ 500
GRAV	51.02	2.13	30	1.00	0	0	-	1	-	-	-	-	-	30
ECAU	50.66	1.57	30	1.30	0.10	0.09	-0.14	0.8	0	0	-	0.011	-	30
STEL	50.48	1.58	30	3.12	0.43	0.46	0.06	0.26	0.11	0.000	0.75	0.025**	19	≥ 300

Table 3. 2: Summary statistics of genetic diversity, selfing rates, and fine-scale spatial genetic structure in Viola curtisii, based on 10 nuclear microsatellite loci. Populations are listed from northern (core) populations to southern (trailing-edge) populations Pop: Population name; N: sample size, A_r : allelic richness; H_0 : observed heterozygosity; H_E : genetic diversity; F_{IS} : intrapopulation fixation index; IR: internal relatedness; sF_{IS} : selfing rates based on F_{IS} ; sID: selfing rates based on identity disequilibrium; sPA: selfing rate estimated from progeny-array analyses (SD < 0.002 for all populations); Sp: strength of spatial genetic structure; Ne: effective population size; census size: field estimate of population census size. *: p < 0.05, **: p < 0.01, ***: p < 0.001.

of alleles among individuals, as implemented in SPAGEDI. Similarly, we quantified mean levels and pairwise genetic differentiation of populations using F_{ST} estimates and tested for significance using 10 000 random permutations of multilocus genotypes among populations. Contemporary effective population size (N_e) was estimated using a single-time estimator based on levels of linkage disequilibrium observed within populations, described in Waples (2006) and implemented in NEESTIMATOR v2.1 (Do *et al.*, 2014). Because N_e estimates are very sensitive to small sample sizes (see Wang 2016), we only performed analyses for populations with sample sizes of \geq 10 individuals.

Population genetic affiliation

To identify broad-scale and cryptic geographical variation in allele frequencies depicting population boundaries, we performed a spatial principal component analysis (sPCA) as described in Jombart et al. (2008) and implemented in the ADEGENET R package (Jombart, 2008). sPCA makes no assumptions with regard to mating system or population genetic hypotheses, such as linkage disequilibrium or departures from Hardy-Weinberg expectations. The principle of this analysis is to find independent synthetic components that maximize the product of (i) spatial autocorrelation calculated on a set of allelic frequencies using the Moran's I (see Sokal & Oden 1978) and (ii) the genetic variance among entities, i.e. populations in our case study. The most informative independent components found by sPCA are associated with the highest eigenvalues (reflecting what is called "global structure" associated with positive spatial autocorrelation) and lowest eigenvalues (associated with negative spatial autocorrelation that depicts repulsion patterns, i.e. "local structure", see Jombart et al., 2008, 2009). Analyses were carried out using a minimum spanning tree network connecting populations, and significance of global and local structure were tested using random redistribution of genetic variation on the connection network.

As a complementary approach, we tested whether the genetic differentiation among sampled locations mirrored the occurrence of distinct genetic pools by carrying out a non-spatially explicit Bayesian genetic clustering, as implemented in the software INSTRUCT (Gao *et al.*, 2007). In contrast to the seminal procedure of Pritchard *et al.* (2000), individual assignments to the most likely number K of population grouping do not assume random mating, making it more suitable for mixed-mating or predominantly selfing species. We ran 35 Markov chain Monte Carlo (MCMC) chains for each value of K, ranging from 1 to the actual number of sampled populations for each species. Each run consisted in 200 000 initial burn-in iterations followed by 10^6 MCMC iterations. We used both the *ad hoc* statistic ΔK (Evanno *et al.*, 2005) and the DIC criterion to assess the most likely number of clusters (K). For the optimal values of K, similarity coefficients between replicated

runs and average matrices of individual membership proportions were analyzed using CLUMPP (Jakobsson & Rosenberg, 2007).

Large- and fine-scale spatial genetic structure

To assess the occurrence of large-scale (among-population level) or fine-scale (within-population level) spatial genetic structure (SGS), we studied the relationship between genetic relatedness and geographical distance among individuals through unidirectional spatial correlograms based on pairwise individual kinship coefficients (F_{ij} , Loiselle *et al.*, 1995). To visualize a progressive decline in kinship coefficients with geographical distance, expected under an isolation by distance (IBD) process at gene flow/genetic drift equilibrium, F_{ij} estimates between individuals were averaged and plotted over a set of 10 distance intervals defined to contain nearly identical number of pairwise comparisons. Standard errors of each F_{ij} estimation were estimated using a multilocus jackknife estimator and confidence intervals (95%) were generated using 10 000 permutations of individual locations. To complement the visualization of SGS and to facilitate the comparison of its strength among populations, we also calculated the Sp statistic described in Vekemans & Hardy (2004). This statistic is independent of the sampling scheme that can vary across populations and is defined as $-b_F/(1-F_1)$, where b_F is the regression slope of F_{ij} against the logarithm of geographical distance between sampled individuals, and F_1 is the mean multilocus kinship coefficient for nearest neighbors.

Assessment of recent migration rates among populations

To assess whether recent migration events among populations were asymmetrical, we used Bayesian inferences implemented in BAYESASS (Wilson & Rannala, 2003), which estimates relative rates of gene flow over the last few generations, without requiring genetic equilibrium. Each run of analysis included 20.10⁶ MCMC iterations, with a burn-in of 4.10⁶ iterations and mixing parameters of 0.3 (0.6) for allele frequencies and 0.5 (0.7) for inbreeding coefficients in dune pansy (respectively in rock samphire). Several runs were launched with different seeds, and convergence was further assessed using TRACER v1.7 (Rambaut *et al.*, 2018).

Inference of mating system variation

Within-population selfing rates (s) were determined using three independent methods, one based on the within-population genotypic structure (s F_{IS}), the second being derived from the

multilocus correlation structure (standardized identity disequilibrium, sID), the third relying on a progeny-array design (sPA).

The first indirect selfing rate estimation sF_{IS} comes from the classical relationship $s=2F_{IS}/(1+F_{IS})$ assuming inbreeding equilibrium in an infinite population for which the mating system is thought to be the most salient source of inbreeding (Hedrick, 2011). The second indirect selfing rate estimation sID was derived from maximum likelihood estimates based on the distribution of multilocus heterozygosity over the set of microsatellite loci (David *et al.*, 2007). sID calculations were carried out using the software SPAGEDI. sF_{IS} and sID estimates are thus based on a population structure approach (Bürkli *et al.*, 2017; Jarne & David, 2008).

The last direct estimation of selfing rate, sPA, was based on a progeny-array (PA) analysis using a set of maternal plants and offspring genotypes. Mating system parameters were then estimated at the population level using a maximum-likelihood approach under a mixed-mating system model described in Ritland & Jain (1981) and in Ritland (2002). Multilocus selfing rates were calculated following the numeric Newton-Raphson algorithm and population gene frequencies, using the MLTR v3.2 software (Ritland 2002). Standard errors of selfing rates were estimated with 1000 bootstraps using progeny arrays as resampling units within families. $sF_{\rm IS}$ and sID were estimated for all populations, but sPA was only determined for five or six populations in each species (Tables 3.1 and 3.2). For each of these populations, 6 ± 1.58 sampled individuals were used as mother plants with 12.5 \pm 2.1 seeds per plant. Seeds were randomly chosen for greenhouse germination, genotyping and progeny analyses, totaling 75 \pm 25.1 seedlings genotyped per population, for a grand total of 506 and 375 genotyped seedlings for rock samphire and dune pansy, respectively.

Results

Spatial distribution of populations and census population size

Overall, we observed the expected pattern of continuous distributions in central areas, where populations are closely spaced, and more scattered populations near the range margins. Most marginal populations showed low census population sizes (3 to 100 for rock samphire and 30 to 300 for dune pansy), with a few marginal populations exhibiting high census size for both species (\geq 300 for both species; Tables 3.1 and 3.2).

Levels of genetic diversity, effective population size (Ne) and genetic differentiation

In rock samphire, moderate levels of genetic diversity were observed across loci (Table 3.1). Allelic richness (A_r) ranged from 1.11 to 2.68 (mean 1.86, SD = 0.47). Expected (H_e) and observed (H_e) heterozygosity ranged from 0.03 to 0.36 (0.22 ± 0.11) and from 0.02 to 0.25 (0.13 ± 0.08), respectively. None of these estimates of genetic diversity significantly correlated with geographical location along the distribution range of this species (r^2 ranging from 0.03 to 0.06, all at P > 0.05; Figure 3.2A-B; Figure S3.1B). Linkage-based estimates of N_e were generally low (range: 2-47, mean = 13.54) and did not show significant spatial trends (Figure S3.1D).

In contrast, dune pansy exhibited higher levels of genetic diversity (Table 3.2 and Figure 3.2C-D). Allelic richness ranged from 1.00 to 4.43 (2.94 \pm 1.01) and significantly decreased with the distance to the most central populations ($r^2 = 0.61$, P < 0.001; Figure 3.2C). H_e and H_o varied from 0.00 to 0.56 (0.38 \pm 0.16) and from 0.00 to 0.48 (0.31 \pm 0.14), respectively, and also decreased from central to marginal populations (H_o ; $r^2 = 0.51$, P < 0.001, H_c ; $r^2 = 0.54$, P < 0.001; Figures 3.2D and S3.2B). Two populations showed slightly different patterns: (i) population OKA showed either fixed homozygosity or strong heterozygote excesses (Table 3.2), and (ii) the most marginal population STEL had levels of genetic diversity similar to those found in central populations. In one trailing-edge population, GRAV, all individuals showed the same fully homozygous genotype. Estimates of N_e varied greatly among populations (1.6-330.2, mean = 53.3), with no clear geographical trend (Figure S3.2D).

With respect to mean levels of genetic differentiation, populations were highly differentiated in both species. In rock samphire, $F_{\rm ST}$ ranged from 0.03 to 0.90 with a mean multilocus $F_{\rm ST}$ estimate of 0.37 (\pm 0.20). Among 190 pairwise $F_{\rm ST}$ values, only two were not significant, indicating substantial genetic differentiation among almost all populations. However, pairwise $F_{\rm ST}$ values showed no significant correlation with pairwise coastal geographical distances (r_z = 0.024, Mantel test, P > 0.05). In dune pansy, a mean multilocus $F_{\rm ST}$ of 0.33 was observed among populations, with pairwise $F_{\rm ST}$ estimates ranging from 0.04 to 0.90 (0.33 \pm 0.20), all but one remaining highly significant at P < 0.05 after Bonferroni correction. Pairwise $F_{\rm ST}$ estimates correlated significantly with coastal geographical distances among populations (r_z = 0.500, Mantel test, P < 0.001).

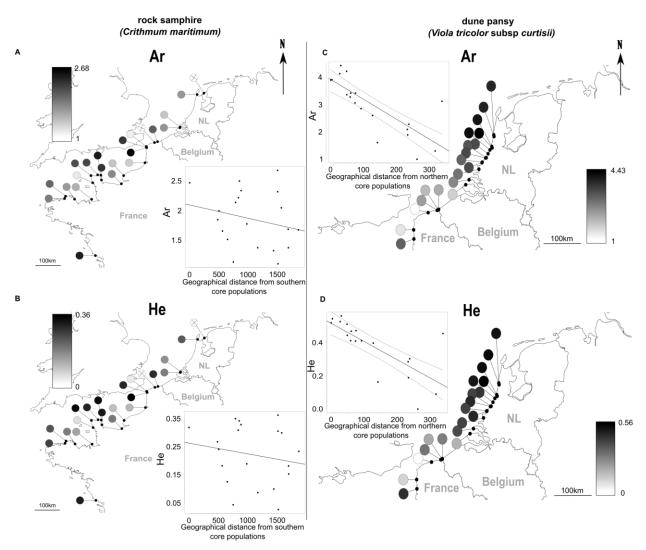


Figure 3. 2: Geographical distribution of genetic diversity in populations of Crithmum maritimum (A-B) and Viola tricolor subsp. curtisii (C-D). A and C: allelic richness (A_t); B and D: expected heterozygosity (H_E). Insets show the estimates of genetic diversity with respect to the coastline geographical distance to central (core) populations; i.e. from the southernmost population for Crithmum maritimum and the northernmost population for Viola tricolor ssp. curtisii. For significant correlations, dashed lines indicate the confidence interval.

Population genetic affiliation and large- and fine-scale spatial genetic structure

Contrasting geographical partitions of populations were observed for the two focal species (Figure 3). Rock samphire showed significant global structure (G-test = 0.11, P = 0.024). Four spatially structured groups were identified by the first three axes of the sPCA (Moran's I = 0.72, 0.59, 0.49 with var = 0.29, 0.23 and 0.17 respectively; Figure S3.3). The first group encompassed southern populations from the Atlantic coast up to northern Brittany, the second group comprised neighboring eastern populations, the third group included more scattered populations from northern France, while the fourth group contained isolated marginal populations

in the Netherlands (Figure 3.3A). The same four groups were obtained when analyzing pairwise F_{ST} values, with three genetic breaks mirrored by very high F_{ST} values among pairs of neighbouring populations (Figure 3.4A). No significant differences in mean within-group pairwise F_{ST} were observed among the four groups (Figure 3.4B). Bayesian clustering accounting for partial selfing identified different numbers of clusters depending on the *ad hoc* statistic used. The ΔIK method identified K = 3 as the most likely number of clusters, but the DIC was minimal for 19 clusters. In both cases, inferred clusters did not correspond to well-defined geographically delimited genetic entities (Figure S3.4).

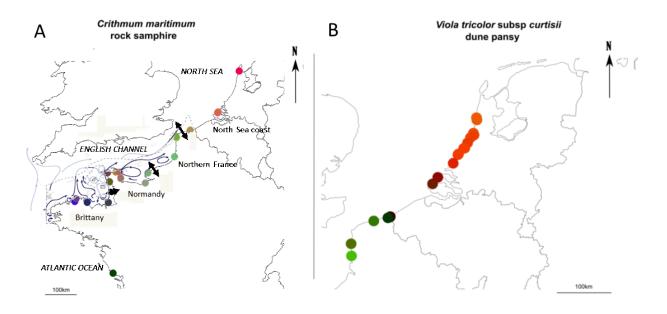


Figure 3. 3: Population genetic affiliations using sPCA analysis for *Crithmum maritimum* (A) and for *Viola tricolor* subsp. *curtisii* (B). Synthetic maps were designed through a color scale following Menozzi *et al.* (1978), using the first three axes of the sPCA analysis for *Crithmum maritimum* and the first two axes of the sPCA analysis for *Viola tricolor* subsp. *curtisii*. For *Crithmum maritimum*, the main sea surface currents are also shown (taken from Lazure & Desmare, 2012) as well as breaks between genetic clusters (black arrows).

Dune pansy showed striking geographical structuring, giving two differentiated lineages (Figure 3.3B). The sPCA global test clearly supported this genetic discontinuity (G-test = 0.14, P < 0.001) and the first two sPCA axes accounted for most of the spatial genetic patterning in the data (Moran's I = 0.88 and 0.69 with var = 0.77 and 0.18, respectively). The first axis separated northern from southern populations, the latter including all French and the two southernmost Dutch populations. The second axis highlighted a genetic break located more southerly, with only the three southernmost French populations included in the southern group (Figure S3.5). This suggests admixed ancestry for the southernmost Dutch populations and northernmost French populations. Bayesian clustering clearly confirmed these two clusters (Figure S3.6). In this latter

analysis, all individuals of the southernmost Dutch population OKA and southernmost French population STEL showed a mixed affiliation with both groups. Accordingly, the southernmost French population STEL showed low pairwise genetic differentiation with Dutch populations (Figure 4C). In contrast to southern receding populations, core Dutch populations showed lower pairwise genetic differentiation (mean pairwise F_{ST} estimates of 0.200 compared with 0.542 for marginal populations; P < 0.01; Figure 3.4D).

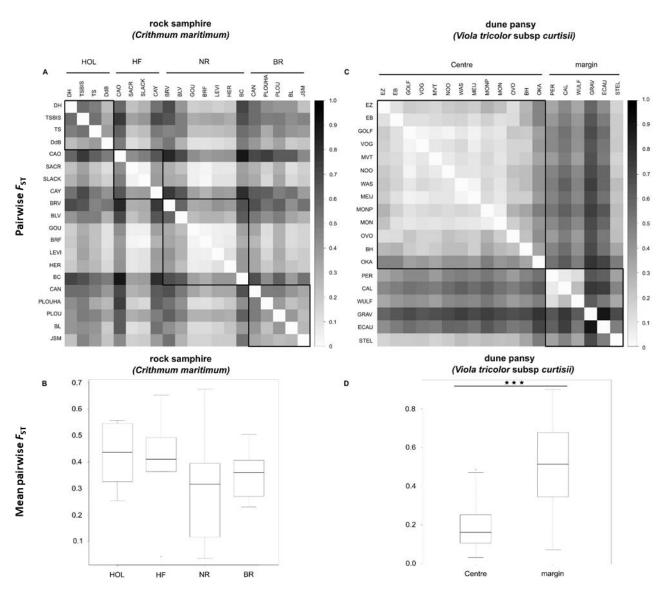


Figure 3. 4: Pairwise F_{ST} estimates for Crithmum maritimum (A-B) and Viola tricolor subsp. curtisii (C-D). A and C: Matrices of pairwise F_{ST} values for both species. Populations are listed from north to south in both cases. Black lines indicate population clusters, as determined by comparison of pairwise F_{ST} among neighboring populations. High F_{ST} values among two neighboring populations defined a break among clusters. Cluster names are given above the matrices. B and D: distribution of pairwise F_{ST} values within each cluster.

As expected from the high genetic differentiation and the geographical patterns of population affiliation previously observed, both species showed significant SGS with a clear decrease in genetic similarity among individuals with increasing geographical distance (Figures 3.5A, 3.5C). However, this SGS did not reflect an IBD process *per se* implying gene flow/drift equilibrium. In particular, positive spatial autocorrelation only occurred at the intra-population level in rock samphire (Figure 3.5A). When performing this analysis at the most appropriate level, *i.e.* genetic clusters identified by the sPCA and pairwise F_{ST} , a strong signal of IBD was observed for both species (Figures 3.5B, 3.5D), the strength of SGS being clearly stronger for receding populations than for core populations in dune pansy (Figure 3.5D).

Finally, a significant IBD pattern was observed within populations for both species. The *Sp* statistic indicated significant IBD patterns in 63% of populations of rock samphire and in 78% of dune pansy populations. However, *Sp* did not show any trends along the geographical distribution for either of the species (Tables 3.1 and 3.2).

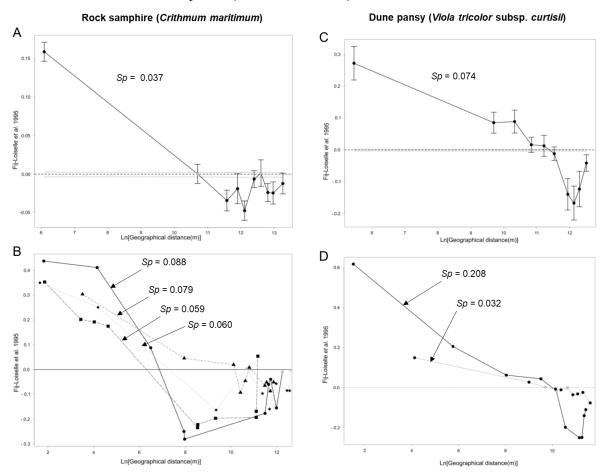


Figure 3. 5: Spatial autocorrelograms depicting the relationship between pairwise kinship coefficients F_{ij} (Loiselle et al., 1995) among individuals of rock samphire (A-B) or dune pansy (C-D), and the logarithm of coastal geographical distances. A and C: among all individual samples; B and D: within spatial clusters determined by the sPCA analysis. Solid lines correspond to the most marginal cluster, and dashed and dotted lines to the more central clusters. On all autocorrelograms, black symbols indicate values of F_{ij} that are significantly different from zero. The Sp statistic is given for each autocorrelogram (all at P < 0.05).

Estimation of recent migration rates

Estimated migration rates among populations were generally low: the proportion of individuals identified as originating from their own population ranged from 67 to 88% in both species (Tables S3.2 and S3.3). For dune pansy, a mean of 19% immigration events was observed, with consistent asymmetrical gene flow involving the central populations WAS, MEIJ and MONP which contributed to a large part of emigration events to diverse central populations (Table S3.2). The trailing-edge population CAL was inferred to send migrants to both neighboring populations. Two other central populations, GOLF and MON, were inferred to receive incoming gene flow from various other central populations. Surprisingly, populations OKA and STEL, which appeared of mixed ancestry, were not inferred to send nor to receive large proportions of migrants. For rock samphire, inferred migration rates were slightly larger, with a mean incoming gene flow of 22%, and there was strong evidence for asymmetrical gene flow (Table S3.3). Populations from the Normandy peninsula (BC, HER, LEVI, GOU, BRV and BRV) tended to send migrants, with dispersal events occurring randomly, irrespective of population location. The smallest marginal populations did not show higher immigration rates than core populations (20 to 23% immigrants in the four population clusters identified by the sPCA; Table S3.3).

Geographical variation in mating system along the distribution range

In rock samphire, significant departures from Hardy-Weinberg (HW) equilibrium were detected in all but one population, with substantial $F_{\rm IS}$ estimates ranging from 0.14 to 0.88, mean 0.41 \pm 0.22, all at P < 0.05 (Table 1 & Figure S3.1A). The only population that did not show significant departures from HW expectations was PLOUHA ($F_{\rm IS} = 0.17$), probably due to sampling effects: only 11 individuals were sampled out of a much larger population of inaccessible plants on a cliff. As a result, individual internal relatedness estimates (IR) were high, ranging from 0.34 to 0.96 (0.64 \pm 0.21; Table 3.1), but did not show any spatial trends (Figure S3.1C). Selfing rate estimates supported a predominant self-fertilization mating system, regardless of the statistical method used to infer them. Mean selfing rate over populations was 0.57 \pm 0.20, 0.53 \pm 0.26 and 0.84 \pm 0.10 using s $F_{\rm IS}$, sID and sPA metrics, respectively (Figure 6A and Table 3.1). Selfing rates based on $F_{\rm IS}$ and on ID were strongly correlated ($r^2 = 0.78$, P < 0.001; Figure S3.7A). However, selfing rates estimated from PA analyses did not correlate with the former two estimates (P > 0.05; Figure S3.7A). Notably, sPA estimates of selfing rates were generally much higher than s $F_{\rm IS}$ and sID (Figures 3.6 and S3.7A). Although selfing rates based on $F_{\rm IS}$ and on ID did not show any

geographical trends (all at P > 0.05), selfing rates derived from progeny arrays showed a marginal trend for increasing selfing rates in leading-edge populations ($r^2 = 0.54$, P = 0.097; Figure S3.7B).

Dune pansy showed a genotypic structure more suggestive of a mixed-mating system with a lower propensity for selfing. Significant departures from HW expectations were observed in 17 out of 19 populations, with $F_{\rm IS}$ values ranging from 0.09 to 0.53 (0.20 \pm 0.11) with no geographical trend emerging (Table 3.2 & Figure S3.2A). One population (OKA) that was previously identified as being strongly admixed was characterized by a significant heterozygote excess, with a mean multilocus $F_{\rm IS}$ value of -0.46 (P < 0.001). Overall, these results are consistent with relatively high individual IR estimates, varying from 0.19 to 1.00 (0.45 \pm 0.22; Table 3.2) and significantly increasing from central to trailing-edge populations ($r^2 = 0.50$, P < 0.001; Figure S3.2C). Selfing rates estimated by $F_{\rm IS}$ and ID methods were moderately correlated ($r^2 = 0.23$, P = 0.06; Figure S3.8A) and indicated a mixed-mating system (mean s $F_{\rm IS} = 0.27 \pm 0.17$, sID = 0.14 \pm 0.13), but did not show any significant geographical patterning from core to edge populations (Figures 3.6B and S3.8B). Nonetheless, the progeny-based selfing rate estimations (mean sPA = 0.42 \pm 0.25) showed an increase in selfing rates towards the receding range margin (P < 0.01; Figures 3.6B and S3.8B).

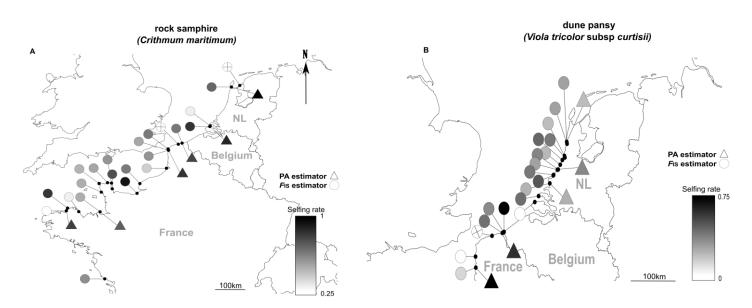


Figure 3. 6: Geographical distribution of selfing rates estimated using the intra-population fixation index F_{IS} (circles) and progeny array (PA) analyses (triangles) in Crithmum maritimum (A) and in Viola tricolor subsp. curtisii (B).

Discussion

The two study species showed contrasting geographical range dynamics. In both species, marginal populations were more scattered than central populations and of lower census size. However, a reduction in genetic diversity and an increase in genetic differentiation in marginal populations was only observed near the trailing edge of dune pansy. Consistently, SGS was of great magnitude in dune pansy, and less conspicuous in rock samphire. Both species displayed a mixed-mating system across their whole geographical distribution, but neither species showed the expected increase in selfing rates in marginal populations when considering estimates based on population genetic structure. However, progeny arrays suggested that most seeds were sired by selfing in marginal populations, which may indicate the occurrence of some degree of inbreeding depression in both species.

Variation of genetic diversity, effective population size and genetic differentiation along the geographical range

The study species are characterized by contracting and expanding dynamics, and we expected to find scattered populations of low census size towards the edges of their distribution ranges. We indeed found this pattern in both species. Due to geographical isolation and reduced census population size, lower levels of genetic diversity and effective population size, and higher levels of genetic differentiation are expected within and among marginal populations relative to core populations (Eckert *et al.*, 2008; Lawton, 1993; Samis *et al.*, 2016; Vucetich & Waite, 2003). These changes in genetic structure are likely attenuated in successful colonizer species with efficient dispersal capabilities. Nevertheless, they are also likely to be reduced near trailing edges, due to the legacy of past diversity and of past population connectedness, such as in dune pansy (Arenas *et al.*, 2012; Hampe & Petit, 2005; Hewitt, 2000).

Although no obvious spatial trends in genetic diversity were observed along the geographical range of rock samphire, a significant decrease in allelic richness was observed near the trailing edge of the dune pansy. Dune pansy seeds are generally dispersed over short spatial distances, first by fruit explosion then by myrmecochory (Oostermeijer, 1989; Rix, 2014). Thus, spatial isolation due to habitat fragmentation is likely to be the most salient factor impeding migration events. Consistent with expectations for species characterized by limited dispersal capabilities, the dune pansy showed a consistent IBD pattern. This suggests spatially restricted dispersal enhancing genetic drift effects, in line with patterns of genetic structure observed in various plant species with similar life-history traits (Browne & Karubian, 2018; Hamrick & Godt,

1996; Hirai et al., 2012; Lönn & Prentice, 2002). In dune pansy, isolated trailing-edge populations showed low levels of genetic diversity. The most salient feature of genetically depauperate trailing-edge population was exemplified by the population labelled GRAV, where all sampled individuals shared the same fully homozygous genotype. This population was found on a fixed dune colonized by several competitive species such as gorse (*Ulex europaeus*). However, the southernmost dune pansy population, STEL, exhibited levels of genetic diversity comparable to core populations. This population may benefit from the favorable habitat characterized by a large unmanaged dune complex and may have retained its former rear-edge polymorphism (Hampe & Petit, 2005). Another non-exclusive hypothesis may involve genetic admixture between the northern and southern cluster as depicted by Bayesian clustering. Therefore, rare long-distance dispersal events from diverse core populations, e.g. through human-mediated sand transport, cannot be ruled out.

Surprisingly, no spatial trends in genetic diversity or N_e was observed across the range-wide distribution of rock samphire. N_e estimates were particularly low, a finding expected for perennial species with a large propensity for selfing (Ellegren & Galtier, 2016; Hamrick & Godt, 1996). The lack of significant differences between core and marginal populations in terms of mean level of genetic diversity may be attributable to seed dispersal by hydrochory. Hydrochory may indeed be an efficient dispersal mode by connecting plant populations through long-distance gene flow events (Favre-Bac et al., 2016; Fievet et al., 2007; Kudoh & Whigham, 1997; Leys et al., 2014). Occasional long-distance dispersal events mediated by seeds drifting along major sea currents may partially offset the effects of geographical isolation of marginal populations. This may explain the lack of any genetic drift effect in colonizing populations (Bialozyt et al., 2006). In line with confounding effects of long-distance seed dispersal, no significant IBD pattern was observed among rock samphire populations, and a SGS only occurred at the intra-population level. Finally, the lack of reduced N_e at leading range margins suggested that newly established populations are likely to be founded by several individuals. The three individuals exhaustively sampled at the northernmost site BREE accordingly differed in their allelic composition, indicating settlement by at least two founder individuals. Overall, long-distance seed dispersal by hydrochory may compensate for spatially restricted pollen flow (e.g. Favre-Bac et al., 2016; Kudoh & Whigham, 1997) and may lead to departures from the common view of reduced genetic diversity for leadingedge populations, as observed for cytoplasmic polymorphism in sea beet, a coastal plant species with identical habitat requirements (Leys et al., 2014).

Both species were highly genetically differentiated. In terms of mean level of genetic differentiation, higher levels of genetic differentiation were expected in the endangered and receding dune pansy than in the more widespread rock samphire. However, the opposite effect was observed. Rock samphire populations were highly structured genetically (mean $F_{ST} = 0.37$), harbored significant intra-population kinship structure and, beyond the population scale, did not follow an IBD pattern reflecting a gene flow/drift equilibrium. Along with reduced $N_{\rm e}$, such findings are typical of predominantly selfing perennial species (Eckert *et al.*, 2008; Ellegren & Galtier, 2016; Hamrick & Godt, 1996; Jain, 1976; Vekemans & Hardy, 2004). Accordingly, predominant selfing increases the among-population genetic variance, enhances local inbreeding level, and decreases pollen flow compared with species that exhibit a mixed mating system with a higher propensity for outcrossing, as in dune pansy.

Large- and fine-scale spatial genetic structure

Different biogeographical patterns between the two focal species are expected, because they are undergoing opposing range distribution changes (Arenas et al., 2012; Hampe & Petit, 2005; Hargreaves & Eckert, 2014; Hewitt, 2000). Pollen and seed dispersal distance are crucial in determining population genetic connectedness in light of ongoing rapid environmental changes and alteration (Aparicio et al., 2008; Browne & Karubian, 2018; Favre-Bac et al., 2016; López-Villalobos & Eckert, 2018). In dune pansy, most pollen and seed dispersal are likely to occur over short spatial distances. Consequently, a significant fine-scale SGS along with striking biogeographical patterns would be expected in this species compared with rock samphire (Gelmi-Candusso et al., 2017; Hamrick & Godt, 1996; Vekemans & Hardy, 2004).

Owing to habitat fragmentation and disturbance, population structuring is expected to be further increased towards the trailing edge of the dune pansy distribution (Collingham & Huntley, 2000; Eckert et al., 2008; Pannell, 2015). Indeed, habitat fragmentation and degradation affect the extent of pollen and seed dispersal, especially for insect-pollinated and ant-dispersed plants (Gelmi-Candusso et al., 2017; Ismail et al., 2018; Leal et al., 2014; Ness, 2004). The pattern observed in dune pansy was consistent with these expectations. First, the recent migration rates among populations indicated low levels of contemporary gene flow, involving only short-distance dispersal events. Second, we clearly depicted the occurrence of a genetic discontinuity mirroring two genetically differentiated lineages, the first encompassing all core Dutch populations and the second including marginal French populations. This clustering highlighted a clear genetic break, probably mirroring the disruption of gene flow with admixed ancestry for the southernmost Dutch population (labelled

OKA) located in between the two lineages. Third, pairwise F_{ST} estimates suggested moderate genetic structuring among core populations and a stronger level of genetic differentiation for trailing-edge populations. This pattern is consistent with expectations, under slow range contraction (see Arenas *et al.*, 2012), of increasing spatial isolation among marginal receding populations located within a matrix of inhospitable habitats (Eckert *et al.*, 2008; Hargreaves & Eckert, 2014; Husband & Barrett, 1995; Samis *et al.*, 2016). In contrast, gene flow was not impeded among central populations benefiting from nearly continuous suitable dune habitats. Consistent with increasing geographical isolation, the strength of within-population SGS and IBD patterns were clearly stronger for southern marginal populations than for the central populations. In marginal populations, contemporary migration events were only evident for three neighboring populations located on the same, partly fragmented, dune complex. Connectedness was, however, stronger for central populations, with migration events occurring at longer distances.

A somewhat different pattern of large-scale spatial genetic structure was observed in rock samphire. Rock samphire is an entomophilous species with spatially-restricted pollen flow mostly occurring within populations. As such, a significant SGS due to kinship structure was observed within most populations, a common pattern found in many plant species (Browne & Karubian, 2018; Favre-Bac et al., 2016; Hamrick & Godt, 1996; Loiselle et al., 1995; Samis et al., 2016; Vekemans & Hardy, 2004). At a larger geographical scale, no clear biogeographical patterns related to either recent range expansion or postglacial recolonization could be identified using non-spatially explicit Bayesian clustering and associated ad hoc statistics: most populations were admixed among different genetic lineages irrespective of their geographical locations. This lack of global structure is consistent with the relatively high estimated levels of contemporary migration events throughout the distribution of the species and a slightly smaller proportion of non-migrants as compared to dune pansy. Therefore, despite overall substantial genetic differentiation among populations, genetic drift appeared to be the most salient evolutionary process shaping large-scale genetic patchiness. However, sPCA analyses with spatial priors allowed us to depict broad genetic breaks, matching some main marine currents trajectories along the Atlantic, English channel and North sea coastlines, as observed in hydrochorous coastal plant species with similar habitat requirements (Bond et al., 2005; Fievet et al., 2007; Kadereit et al., 2005; Leys et al., 2014; Figure 3A). Southern populations from Brittany and Normandy clustered separately, suggesting a barrier to gene flow modulated by long-term sea-surface current forking (Fievet et al., 2007; Salomon & Breton, 1993). Populations from Normandy displayed the highest levels of genetic diversity and appeared more genetically related with moderate pairwise genetic differentiation, which may suggest efficient seedmediated connectivity by hydrochory matching continuous and swirling currents in this area (Bond et al., 2005; Salomon & Breton, 1993). Accordingly, these populations were inferred to contribute to incoming gene flow to diverse populations along the Atlantic, English Channel and North Sea coasts, suggesting efficient seed transport by currents with shifting directions. A second split occurred in eastern Normandy and may also be attributed to sea current forking. Finally, a zone of sharp genetic change coincided with a promontory, marking a physical boundary separating the English Channel from the North Sea. The fact that the biogeographical signature of major marine current trajectories only appeared using a spatial prior in rock samphire suggests that long-distance seed dispersal, together with high seed longevity, partly erased the patterns of genetic variation expected under a simple IBD model under drift/gene flow equilibrium (Arafeh & Kadereit, 2006; Bialozyt et al., 2006). Finally, the strength of SGS signatures appeared clearer for the northernmost marginal populations, probably owing to the low density and the scarcity of populations at range limits.

Mating system across the geographical range

Geographical variation and shift in mating system may result from a diverse array of selective pressures across biogeographical ranges and determine opportunities for further adaptive evolution in rapidly changing human-altered environments (Eckert *et al.*, 2010; Grossenbacher *et al.*, 2015; Jain, 1976; Moeller *et al.*, 2017; Pannell, 2015). Mating system features influence key population genetic parameters including recombination, N_e , the extent of gene flow and the partitioning of genetic diversity within and among populations (Ellegren & Galtier, 2016; Hamrick & Godt, 1996). Selfing rates were estimated using two approaches: (i) an indirect approach involving multilocus genetic structure of adult individuals sampled (sF_{1S} and sID; Jarne & David 2008; Bürkli *et al.* 2017) and (ii) a direct approach through the use of progeny arrays, *i.e.* multilocus genotypes of mother plants together with their progeny (sPA; Ritland, 2002). Rock samphire and dune pansy showed mixed-mating systems, as demonstrated by relatively high mean F_{1S} values of 0.42 and of 0.14, respectively. Likewise, mean levels of internal relatedness, a measure of individual inbreeding, was high: 0.64 for rock samphire and 0.45 for dune pansy. Accordingly, both direct and indirect estimates of selfing rate point to substantial selfing, especially in rock samphire.

Leading-edge rock samphire populations exhibited lower census sizes than core populations. Selfing rates estimated from population structure were all greater than 25% and reached up to 94%, consistent with the occurrence of generally very low N_e (Ellegren & Galtier, 2016). Low mate availability and pollen limitation in expanding leading-edge populations may thus

lead to an adaptive shift in the mating system by favoring selfers (Eckert et al., 2008; Moeller et al., 2017; Pannell, 2015). Nonetheless, indirect estimates of selfing rates did not indicate a higher propensity for selfing in marginal populations. This finding may suggest an attenuated effect of founder events during colonization. Provided that rock samphire underwent long-distance seed dispersal through marine hydrochory, this life-history trait related to dispersal makes this species a potentially efficient colonizer (Kadereit et al., 2005; Ridley, 1930). As such, multiple colonization events from diverse sources may offset drift effects and mate limitation due to founder effects (Baker, 1955; Bialozyt et al., 2006; Pannell, 2015). Thus, expanding species may not always follow the expected pattern of increased selfing in newly established populations, either because (i) some traits related to dispersal make them efficient colonizers with large population census sizes near the leading range limits (e.g. Herlihy & Eckert, 2005), (ii) population expansion is limited only by pollinator availability per se, rather than by the ability to self-fertilize (Moeller et al., 2012; Pannell, 2015), or (iii) colonization events are old enough for plants to have shifted back towards a more open mating system (Pannell, 2015).

Owing to urbanization and to diverse dune management strategies along the coast of Northern France, trailing-edge dune pansy populations are much more geographically isolated and of lower census population size than core populations. Human disturbances may lead to a shift in mating system by negatively impacting plant-pollinator interactions in predominantly outcrossing plant species (Eckert *et al.*, 2010). Therefore, mate limitation is expected in trailing-edge populations facing anthropogenic disturbances, which would drive an evolutionary shift towards more selfed progeny, as observed in other coastal dune plants (Darling *et al.*, 2008; López-Villalobos & Eckert, 2018). Direct estimates based on progeny arrays suggested such an increase in selfing rates in trailing-edge populations. However, indirect estimates of selfing rates based on population genetic structure did not show this expected increase in selfing rates in trailing-edge populations of dune pansy, which highlighted the need to use both direct and indirect estimators of selfing rates to avoid overinterpretation (Bürkli *et al.*, 2017).

Overall, progeny arrays suggested an increased level of selfed progeny in marginal populations for both species. This increased selfing appears to indicate pollen limitation and seed discounting in harsh marginal environments for receding or expanding populations. In addition, selfing rate estimates using progeny arrays were consistently higher than those estimated using population structure. This may be due to the time-lag necessary to approach genetic equilibrium in receding or expanding populations (Epps & Keyghobadi, 2015; Pannell, 2015). Alternatively, this

may suggest the existence of some level of inbreeding depression acting at early developmental stages in both species, with selfed offspring showing lower survival than outcrossed offspring. Inbreeding depression could, in addition, be magnified in stressful marginal environments (Hargreaves & Eckert, 2014). Thus, thinning effects may explain why the difference in estimated selfing rates between central and marginal populations diminishes along life stages. Overall, in line with the conclusions of Bürkli *et al.* (2017), our results suggest that direct and indirect selfing rate estimates are not necessarily correlated, because they capture selfing rates at different stages of the life cycle of the organism. Thus, to draw correct inferences on mating system, selfing rates need to be estimated, whenever possible, using both direct and indirect approaches, especially for populations with dynamic geographical ranges.

Conclusion

From a conservation perspective, the southernmost trailing-edge dune pansy population showed surprisingly high levels of neutral genetic diversity and appeared of admixed ancestry with core populations. However, we did not observe any private alleles in this population, as would be expected for remnant marginal populations (Hampe & Petit, 2005). The conservation status of this critical southernmost population is thus questionable. The maintenance of different conservation units or evolutionarily significant units is of crucial importance for maximizing the potential for adaptive evolution to ongoing and future environmental changes, especially for rear-edge populations (Funk *et al.*, 2012; Hampe & Petit, 2005). In this respect, beyond a snapshot of neutral genetic variation, understanding adaptive differentiation will help design efficient management strategies to decide which dune pansy populations should be used as seed sources for translocation, supplementation or assisted migration to preserve trailing-edge populations (Aitken *et al.*, 2008; Funk *et al.*, 2012). Studies of genome-wide variation are thus required to capture cryptic adaptive loci, so as to delineate relevant evolutionarily significant units of high genetic and ecological distinctiveness.

Although several assumptions can be made as to the variation in genetic diversity, genetic differentiation, and mating system across a species' geographic range (Eckert *et al.*, 2008; Hargreaves & Eckert, 2014; Pannell, 2015), this study lends further support to the importance of life-history traits in shaping genetic structure (Hamrick & Godt, 1996; Moeller *et al.*, 2017). Lower genetic diversity and higher genetic differentiation can reasonably be expected in marginal populations of fragmented, short-dispersed taxa. However, these assumptions do not necessarily

hold for widespread species, especially for successful self-compatible colonizers such as rock samphire (see Grossenbacher *et al.*, 2015 for review). Other key life-history traits, such as dispersal abilities, seed dormancy or phenology may also vary across a species' geographical range and may further mitigate these expectations (Moeller *et al.*, 2017). Additional surveys of life-history trait variation across species' geographical distribution are therefore needed to gain insight into the adaptive potential, genetic and ecological distinctiveness of marginal populations.

Acknowledgements

We are grateful to Vincent Comor, Chloé Ponitzki and Eric Schmitt for their help in population sampling, and to Peter Maas and Casper Zuyderduyn (Staatsbosbeheer Hollands Duin), Harrie van der Hagen (Dunea), Mark van Til (Waternet), Tycho Hoogstrate (PWN), and Jan IJff (Kennemer Golf and Country Club) for facilitating access to dune pansy populations in the Netherlands. This work was funded by the Hauts-de-France Regional Council (AREOLAIRE project). This work was also supported by a PhD fellowship from the French Research Ministry and from the Hauts-de-France Regional Council to Mathilde Latron. This work is a contribution to the CPER research project CLIMIBIO. The authors thank the French Ministry for Higher Education and Research, the Hauts-de-France Regional Council and the European Regional Development Fund for their financial support for this project.

References

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Amos, W., Wilmer, J. W., Fullard, K., Burg, T. M., Croxall, J. P., Bloch, D., & Coulson, T. (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268(1480), 2021–2027. doi: 10.1098/rspb.2001.1751
- Aparicio, A., Albaladejo, R. G., Olalla-Tárraga, M. Á., Carrillo, L. F., & Rodríguez, M. Á. (2008). Dispersal potentials determine responses of woody plant species richness to environmental factors in fragmented Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2894–2906. doi: 10.1016/j.foreco.2008.01.065
- Arafeh, R., & Kadereit, J. W. (2006). Long-distance seed dispersal, clone longevity and lack of phylogeographical structure in the European distributional range of the coastal *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. (Convolvulaceae). *Journal of Biogeography*, 33(8), 1461–1469. doi:

- 10.1111/j.1365-2699.2006.01512.x
- Arenas, M., Ray, N., Currat, M., & Excoffier, L. (2012). Consequences of range contractions and range shifts on molecular diversity. *Molecular Biology and Evolution*, 29(1), 207–218. doi: 10.1093/molbev/msr187
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution*, 9(3), 347–349. doi: 10.2307/2405656
- Bialozyt, R., Ziegenhagen, B., & Petit, R. J. (2006). Contrasting effects of long distance seed dispersal on genetic diversity during range expansion. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(1), 12–20. doi: 10.1111/j.1420-9101.2005.00995.x
- Boivin, N. L., Zeder, M. A., Fuller, D. Q., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J. M., ... Petraglia, M. D. (2016). Ecological consequences of human niche construction: examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(23), 6388–6396. doi: 10.1073/pnas.1525200113
- Bond, J. M., Daniels, R., & Bioret, F. (2005). Genetic diversity in *Crambe maritima* along the English Channel: the role of ocean currents in determining population structure. *Ecography*, 28(3), 374–384. doi: 10.1111/j.0906-7590.2005.04148.x
- Browne, L., & Karubian, J. (2018). Habitat loss and fragmentation reduce effective gene flow by disrupting seed dispersal in a Neotropical palm. *Molecular Ecology*, 27(15), 3055–3069. doi: 10.1111/mec.14765
- Bürkli, A., Sieber, N., Seppälä, K., & Jokela, J. (2017). Comparing direct and indirect selfing rate estimates: when are population-structure estimates reliable? *Heredity*, 118(6), 525–533. doi: 10.1038/hdy.2017.1
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. doi: 10.1126/science.1206432
- Collingham, Y. C., & Huntley, B. (2000). Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. *Ecological Applications*, 10(1), 131–144. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0131:IOHFAP]2.0.CO;2
- Coulon, A. (2010). GENHET: An easy-to-use R function to estimate individual heterozygosity. Molecular Ecology Resources, 10(1), 167–169. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02731.x
- Crawford, R. M. M. (1982). Habitat specialisation in plants of cold climates. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 44(1), 1–11.
- Darling, E., Samis, K. E., & Eckert, C. G. (2008). Increased seed dispersal potential towards

- geographic range limits in a Pacific coast dune plant. New Phytologist, 178(2), 424–435. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02349.x
- David, P., Pujol, B., Viard, F., Castella, V., & Goudet, J. (2007). Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology*, 16(12), 2474–2487. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03330.x
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J., & Ovenden, J. R. (2014). NeEstimator v2: Re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (Ne) from genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 14(1), 209–214. doi: 10.1111/1755-0998.12157
- Eckert, C. G., Kalisz, S., Geber, M. A., Sargent, R., Elle, E., Cheptou, P. O., ... Winn, A. A. (2010). Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(1), 35–43. doi: 10.1016/j.tree.2009.06.013
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Lougheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170–1188. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422–433. doi: 10.1038/nrg.2016.58
- Epps, C. W., & Keyghobadi, N. (2015). Landscape genetics in a changing world: disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Molecular Ecology*, 24(24), 6021–6040. doi: 10.1111/mec.13454
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Favre-Bac, L., Mony, C., Ernoult, A., Burel, F., & Arnaud, J.-F. (2016). Ditch network sustains functional connectivity and influences patterns of gene flow in an intensive agricultural landscape. *Heredity*, 116, 200–212. doi: 10.1038/hdy.2015.90
- Fievet, V., Touzet, P., Arnaud, J. F., & Cuguen, J. (2007). Spatial analysis of nuclear and cytoplasmic DNA diversity in wild sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations: Do marine currents shape the genetic structure? *Molecular Ecology*, 16(9), 1847–1864. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03208.x
- Funk, W. C., McKay, J. K., Hohenlohe, P. A., & Allendorf, F. W. (2012). Harnessing genomics for delineating conservation units. *Trends in Ecology and Evolution*, *27*(9), 489–496. doi: 10.1016/j.tree.2012.05.012

- Gao, H., Williamson, S., & Bustamante, C. D. (2007). A Markov Chain Monte Carlo approach for joint inference of population structure and inbreeding rates from multilocus genotype data. *Genetics*, 176, 1635–1651. doi: 10.1534/genetics.107.072371
- Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1661), 1395–1406. doi: 10.1098/rspb.2008.1480
- Gelmi-Candusso, T. A., Heymann, E. W., & Heer, K. (2017). Effects of zoochory on the spatial genetic structure of plant populations. *Molecular Ecology*, 26(21), 5896–5910. doi: 10.1111/mec.14351
- Griffin, P. C., & Willi, Y. (2014). Evolutionary shifts to self-fertilisation restricted to geographic range margins in North American *Arabidopsis lyrata*. *Ecology Letters*, 17(4), 484–490. doi: 10.1111/ele.12248
- Grossenbacher, D., Runquist, R. B., Goldberg, E. E., & Brandvain, Y. (2015). Geographic range size is predicted by plant mating system. *Ecology Letters*, 18(7), 706–713. doi: 10.1111/ele.12449
- Guo, F., Lenoir, J., & Bonebrake, T. C. (2018). Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. *Nature Communications*, *9*, 1315. doi: 10.1038/s41467-018-03786-9
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8(5), 461–467. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x
- Hamrick, J., & Godt, M. J. W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *351*(1345), 1291–1298. doi: 10.1098/rstb.1996.0112
- Hardy, O. J., & Vekemans, X. (2002). Spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, 2, 618–620. doi: 10.1046/j.1471-8278
- Hargreaves, A. L., & Eckert, C. G. (2014). Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: implications for shifting ranges. *Functional Ecology*, 28, 5–21. doi: 10.1111/1365-2435.12170
- Hedrick, P. W. (2011). Genetics of Populations (4th Editio). Jones & Bartlett Learning.
- Herlihy, C., & Eckert, C. (2005). Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 92(4), 744–751. doi: 10.3732/ajb.92.4.744
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 405(6789), 907–913. doi:

- 10.1038/35016000
- Hirai, M., Kubo, N., Ohsako, T., & Utsumi, T. (2012). Genetic diversity of the endangered coastal violet *Viola grayi* Franchet et Savatier (Violaceae) and its genetic relationship to the species in subsection Rostratae. *Conservation Genetics*, 13(3), 837–848. doi: 10.1007/s10592-012-0333-2
- Husband, B. C., & Barrett, S. C. H. (1995). Estimates of gene flow in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): effects of range substructure. *Heredity*, 75(6), 549–560. doi: 10.1038/hdy.1995.174
- Ismail, S. A., Duwe, V. K., Zippel, E., & Borsch, T. (2018). Assessment of current genetic structure from local to geographic scales indicates brake down of historically extensive gene flow in the dry grassland species *Scabiosa canescens* Waldst. & Kit. (Dipsacaceae). *Diversity and Distributions*, 24(2), 233–243. doi: 10.1111/ddi.12667
- Jain, S. K. (1976). The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 469–495. doi: 10.1146/annurev.es.07.110176.002345
- Jakobsson, M., & Rosenberg, N. A. (2007). CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23(14), 1801–1806. doi: 10.1093/bioinformatics/btm233
- Jarne, P., & David, P. (2008). Quantifying inbreeding in natural populations of hermaphroditic organisms. *Heredity*, 100(4), 431–439. doi: 10.1038/hdy.2008.2
- Jombart, T. (2008). Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11), 1403–1405. doi: 10.1093/bioinformatics/btn129
- Jombart, T., Devillard, S., Dufour, A. B., & Pontier, D. (2008). Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity*, 101(1), 92–103. doi: 10.1038/hdy.2008.34
- Jombart, T., Pontier, D., & Dufour, A. B. (2009). Genetic markers in the playground of multivariate analysis. *Heredity*, 102(4), 330–341. doi: 10.1038/hdy.2008.130
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Kadereit, J. W., Arafeh, R., Somogyi, G., Westberg, E., Westberg, E., & Kadereit, J. W. (2005). Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. *Taxon*, *54*(4), 861–876. doi: 10.2307/25065473
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 321–342. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622
- Kudoh, H., & Whigham, D. F. (1997). Microgeographic genetic structure and gene flow in Hibiscus

- moscheutos (Malvaceae) populations. American Journal of Botany, 84(9), 1285–1293. doi: 10.2307/2446054
- Lambinon, J., Delvosalle, L., & Duvigneaud, J. (2012). Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (6th edn.). Jardin Botanique National de Belgique.
- Latron, M., Arnaud, J.-F., Ferla, H., Godé, C., & Duputié, A. (2018). Polymorphic nuclear markers for coastal plant species with dynamic geographic distributions, the rock samphire (Crithmum maritimum) and the vulnerable dune pansy (*Viola tricolor* subsp. *curtisii*). *Molecular Biology Reports*, 45(3), 203–209. doi: 10.1007/s11033-018-4153-4
- Lawton, J. H. (1993). Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(11), 409–413. doi: 10.1016/0169-5347(93)90043-O
- Lazure, P., & Desmare, S. (2012). Caractéristiques physiques et état écologique Manche Mer du Nord Etat physique et chimique, caractéristiques physiques, courantologie. Ifremer/Agence des aires marines protégées. Retrieved July 9, 2018, from https://www.ifremer.fr/sextant_doc/dcsmm/documents/Evaluation_initiale/MMN/EE/MMN_EE_06_Courantologie.pdf
- Leal, L. C., Andersen, A. N., & Leal, I. R. (2014). Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, 174(1), 173–181. doi: 10.1007/s00442-013-2740-6
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(4), 183–189. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02497-7
- Levin, D. A. (2012). Mating system shifts on the trailing edge. *Annals of Botany*, 109(3), 613–620. doi: 10.1093/aob/mcr159
- Leys, M., Petit, E. J., El-Bahloul, Y., Liso, C., Fournet, S., & Arnaud, J. F. (2014). Spatial genetic structure in *Beta vulgaris* subsp. *maritima* and *Beta macrocarpa* reveals the effect of contrasting mating system, influence of marine currents, and footprints of postglacial recolonization routes. *Ecology and Evolution*, 4, 1828–1852. doi: 10.1002/ece3.1061
- Loiselle, B. A., Sork, V. L., John, N., & Graham, C. (1995). Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 82(11), 1420–1425. doi: 10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x
- Lönn, M., & Prentice, H. C. (2002). Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos*, *99*(3), 489–498. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.11907.x

- López-Villalobos, A., & Eckert, C. G. (2018). Consequences of multiple mating-system shifts for population and range-wide genetic structure in a coastal dune plant. *Molecular Ecology*, 27(3), 675–693. doi: 10.1111/ijlh.12426
- Moeller, D. A., Briscoe Runquist, R. D., Moe, A. M., Geber, M. A., Goodwillie, C., Cheptou, P. O., ... Winn, A. A. (2017). Global biogeography of mating system variation in seed plants. *Ecology Letters*, 20(3), 375–384. doi: 10.1111/ele.12738
- Moeller, D. A., Geber, M. A., Eckhart, V. M., & Tiffin, P. (2012). Reduced pollinator service and elevated pollen limitation at the geographic range limit of an annual plant. *Ecology*, *93*(5), 1036–1048. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22764490
- Nei, M., & Chesser, R. K. (1983). Estimation of fixation indices and gene diversities. *Ann. Hum. Genet.*, 47, 253–259.
- Ness, J. H. (2004). Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia*, 138(3), 448–454. doi: 10.1007/s00442-003-1440-z
- Oostermeijer, J. G. B. (1989). Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. *Oecologia*, 78, 302–311. doi: 10.1007/BF00379102
- Pannell, J. R. (2015). Evolution of the mating system in colonizing plants. *Molecular Ecology*, 24(9), 2018–2037. doi: 10.1111/mec.13087
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945–959. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x
- Ramakrishnan, A. P., Musial, T., & Cruzan, M. B. (2010). Shifting dispersal modes at an expanding species' range margin. *Molecular Ecology*, 19(6), 1134–1146. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04543.x
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901–904. doi: 10.1093/sysbio/syy032
- Ridley. (1930). The dispersal of plants throughout the world. Retrieved from https://archive.org/details/TheDispersalOfPlantsThroughoutTheWorld
- Ritland, K. (2002). Extensions of models for the estimation of mating systems using n independent loci. *Heredity*, 88, 221–228. doi: 10.1038/sj.hdy.6800029
- Ritland, K., & Jain, S. (1981). A Model for the Estimation of Outcrossing Rate and Gene Frequencies Using in Independent Loci. *Heredity*, 47, 35–52. doi: 10.1038/hdy.1981.57
- Rix, M. (2014b). Viola tricolor subsp. curtisii (Violaceae). Curtis's Botanical Magazine, 31(1), 17–25. doi: 10.1111/curt.12054

- Sagarin, R. D., Gaines, S. D., & Gaylord, B. (2006). Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(9), 524–530. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.008
- Salomon, J. C., & Breton, M. (1993). An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanologica Acta*, 16, 439–448. doi: not available but see open access version at http://archimer.ifremer.fr/doc/00099/21068/
- Samis, K. E., López-Villalobos, A., & Eckert, C. G. (2016). Strong genetic differentiation but not local adaptation toward the range limit of a coastal dune plant. *Evolution*, 70(11), 2520–2536. doi: 10.1111/evo.13047
- Sexton, J. P., Strauss, S. Y., & Rice, K. J. (2011). Gene flow increases fitness at the warm edge of a species' range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(28), 11704–11709. doi: 10.1073/pnas.1100404108
- Sokal, R. R., & Oden, N. L. (1978). Spatial autocorrelation in biology: 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10(2), 199–228. doi: 10.1111/j.1095-8312.1978.tb00013.x
- Steinbauer, M. J., Grytnes, J. A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., ... Wipf, S. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*, 556(7700), 231–234. doi: 10.1038/s41586-018-0005-6
- Vekemans, X., & Hardy, O. J. (2004). New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology*, 13(4), 921–935. doi: 10.1046/j.1365-294X.2004.02076.x
- Vucetich, J. A., & Waite, T. A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, 4(5), 639–645. doi: 10.1023/A:1025671831349
- Wang, J. (2016). A comparison of single-sample estimators of effective population sizes from genetic marker data. *Molecular Ecology*, 25(19), 4692–4711. doi: 10.1111/mec.13725
- Waples, R. S. (2006). A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics*, 7(2), 167–184. doi: 10.1007/s10592-005-9100-y
- Warren, R., Price, J., Graham, E., Forstenhaeusler, N., & VanDerWal, J. (2018). The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5°C rather than 2°C. *Science*, 360(6390), 791–795. doi: 10.1126/science.aar3646
- Weir, B. S., & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution*, 38(6), 1358–1370. doi: 10.2307/2408641

Wilson, G. A., & Rannala, B. (2003). Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics*, 163(3), 1177–1191. doi: 10.1073/pnas.081068098

Supplementary Information

Crithmum maritimum

Crithmum maritimum										
locus	An	Но	He	F IS	F _{ST}					
CM03	13	0.268	0.815	0.440***	0.427***					
CM04	9	0.237	0.734	0.459***	0.416***					
CM06	3	0.012	0.027	0.556*	0.027***					
CM07	4	0.073	0.131	0.373***	0.121***					
CM11	4	0.148	0.404	0.356***	0.446***					
CM12	5	0.077	0.146	0.309***	0.252***					
CM14	5	0.242	0.549	0.379***	0.300***					
CM15	6	0.130	0.449	0.547***	0.372***					
CM19	2	0.120	0.251	0.356***	0.267***					
CM20	3	0.020	0.050	0.558***	0.117***					
CM21	2	0.020	0.050	0.553***	0.125***					
CM26	4	0.133	0.170	0.169***	0.062***					
CM27	3	0.034	0.045	0.215*	0.041**					
CM28	3	0.038	0.115	0.644***	0.079***					
CM30	4	0.121	0.468	0.535***	0.457***					
CM31	4	0.158	0.368	0.495***	0.158***					
CM33	4	0.124	0.388	0.374***	0.502***					
CM35	6	0.191	0.455	0.361***	0.355***					
CM36	5	0.164	0.540	0.521***	0.377***					
CM38	3	0.228	0.636	0.469***	0.338***					
CM41	4	0.207	0.504	0.385***	0.342***					
Viola tricolor subsp. curtisii										
locus	An	Но	He	F _{IS}	F _{ST}					
VTC02	16	0.492	0.836	0.259***	0.215***					
VTC03	14	0.447	0.789	0.227***	0.277***					
VTC07	8	0.359	0.513	0.023	0.294***					
VTC08	12	0.383	0.742	0.169***	0.391***					

locus	An	Но	He	F _{IS}	F _{ST}
VTC02	16	0.492	0.836	0.259***	0.215***
VTC03	14	0.447	0.789	0.227***	0.277***
VTC07	8	0.359	0.513	0.023	0.294***
VTC08	12	0.383	0.742	0.169***	0.391***
VTC09	18	0.38	0.710	0.235***	0.311***
VTC13	10	0.251	0.706	0.270***	0.526***
VTC15	6	0.237	0.384	0.218***	0.219***
VTC22	8	0.361	0.426	-0.086*	0.228***
VTC23	3	0.233	0.546	0.019	0.579***
VTC34	2	0.002	0.005	0.658	0.024*

Table S3. 1: Estimates of genetic diversity for each locus in Crithmum maritimum and Viola tricolor subsp. curtisii. An: allele number; He: observed heterozygosity; Ho: observed heterozygosity; F_{IS} : intrapopulation fixation index; F_{ST} : mean levels of genetic differentiation across sampled populations. *: p < 0.05, **: p < 0.01, ***: p < 0.001.

Proportion migrating from population

North		North			Central				Marginal populations							South					
	S		EZ	EB	GOLF	VOG	MVT	NOO	WAS	MEIJ	MONP	MON	ovo	ВН	OKA	PER	CAL	WULF	GRAV	ECAU	STEL
migrating to population	Marginal Central populations	EZ	0.845	0.008	0.007	0.009	0.008	0.010	0.008	0.008	0.008	0.007	0.010	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.012	0.007	0.020
		EB	0.024	0.816	0.007	0.008	0.008	0.013	0.014	0.022	0.017	0.007	0.009	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		GOLF	0.008	0.009	0.675	0.026	0.010	0.117	0.016	0.028	0.029	0.008	0.008	0.009	0.008	0.008	0.008	0.008	0.008	0.008	0.008
		VOG	0.007	0.008	0.007	0.839	0.013	0.011	0.011	0.014	0.011	0.007	0.008	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.014
		MVT	0.010	0.009	0.007	0.018	0.772	0.014	0.028	0.053	0.012	0.007	0.009	0.009	0.009	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009
		NOO	0.009	0.009	0.007	0.008	0.009	0.859	0.009	0.012	0.012	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		WAS	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008	0.010	0.727	0.132	0.023	0.007	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		MEIJ	0.007	0.008	0.007	0.010	0.007	0.008	0.073	0.796	0.012	0.007	0.007	0.011	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		MONP	0.007	0.007	0.007	0.009	0.008	0.008	0.011	0.018	0.855	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009
		MON	0.007	0.007	0.007	0.007	0.012	0.008	0.008	0.041	0.166	0.674	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
Œ.		OVO	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008	0.008	0.008	0.009	0.009	0.007	0.868	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
Proportion		ВН	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008	0.874	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		OKA	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008	0.007	0.008	0.007	0.875	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
		PER	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.673	0.210	0.007	0.007	0.007	0.007
		CAL	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.878	0.007	0.007	0.007	0.007
		WULF	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.211	0.674	0.007	0.007	0.007
		GRAV	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.878	0.007	0.007
	\downarrow	ECAU	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.878	0.007
South		STEL	0.009	0.007	0.007	0.007	0.008	0.007	0.008	0.008	0.010	0.007	0.010	0.008	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.861

Table S3. 2: Estimates of contemporary relative gene flow between pairwise populations of Viola tricolor subsp. curtisii, as derived using BAYESASS (Wilson & Rannala, 2003). Source populations appear in columns and receiving populations appear in lines. Proportion of non-migrant individuals appear on the diagonal. Higher values are shown in grey. Despite convergence being achieved within the burn-in period, some inferences of migration slightly differed among runs. Bold face values indicate values with a coefficient of variation (ratio of standard deviation over mean) below 20 % over three runs.

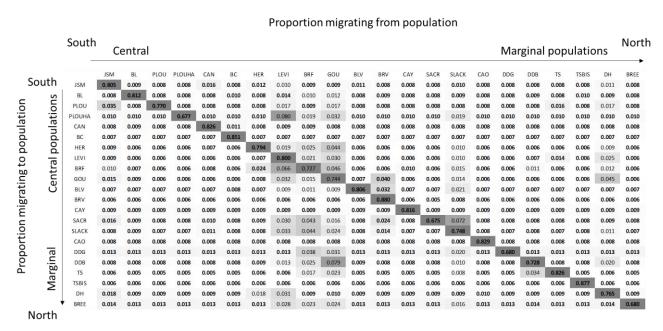


Table S3. 3: Contemporary relative gene flow between pairwise populations of Crithmum maritimum, as estimated using BAYESASS (Wilson & Rannala, 2003). Source populations appear in columns and receiving populations appear in lines. Proportion of non-migrant individuals appear on the diagonal. Despite convergence being achieved within the burn-in period, some inferences of migration slightly differed among runs. Bold face values indicate values with a coefficient of variation (ratio of standard deviation over mean) below 20 % over four runs.

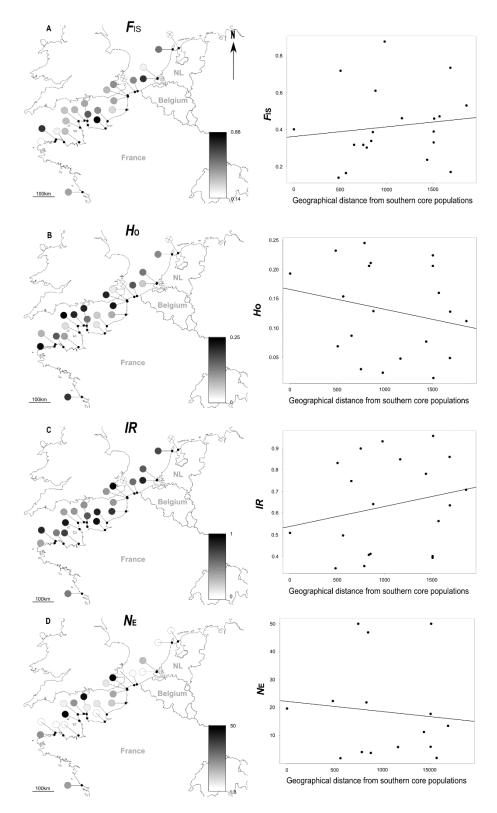


Figure S3. 1: Geographical distribution of genetic diversity in populations of rock samphire, Crithmum maritimum. A: intrapopulation fixation index $F_{\rm IS}$; B: observed heterozygosity H_0 ; C: internal relatedness IR; D: effective population size N_E . Panels on the right show the estimates of genetic diversity as a function of the coastal distance to the core

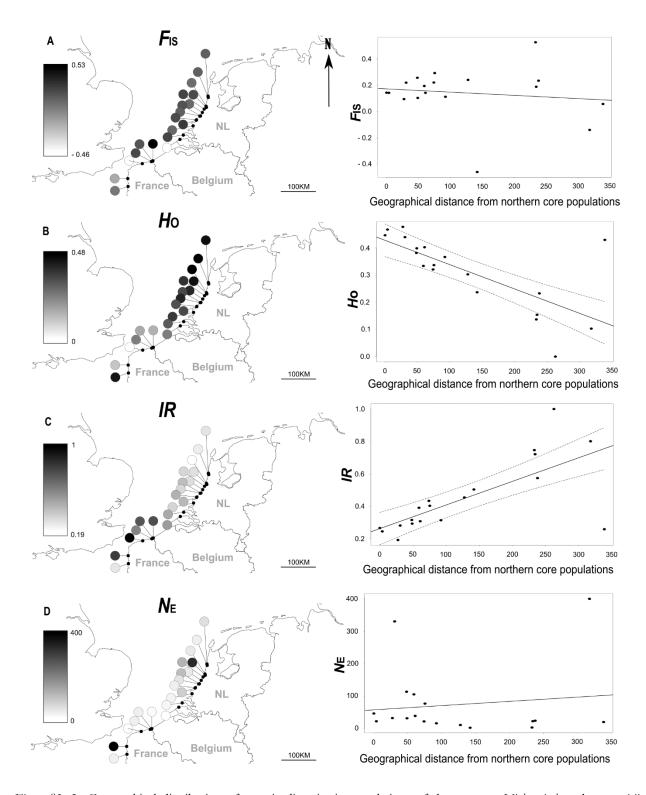


Figure S3. 2: Geographical distribution of genetic diversity in populations of dune pansy, Viola tricolor subsp. curtisii. A: intrapopulation fixation index F_{IS} ; B: observed heterozygosity H_0 ; C: internal relatedness IR; D: effective population size Ne. Panels on the right show the estimates of genetic diversity as a function of the coastal distance to the core populations; i.e. from the northernmost population. 95% confidence intervals are indicated by dashed lines for statistically significant relationships.

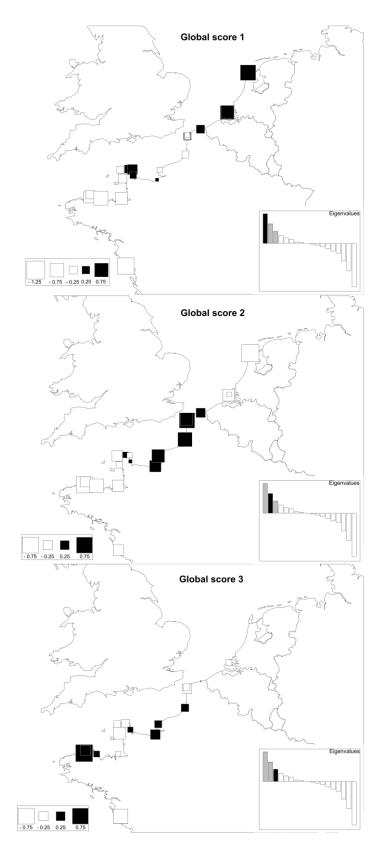


Figure S3. 3: Geographic map of the first three sPCA global scores in rock samphire Crithmum maritimum. Each square represents a population. Populations that are more closely related in multivariate space share the same color of squares. Sizes of squares indicate the magnitude of spatial positive autocorrelation.

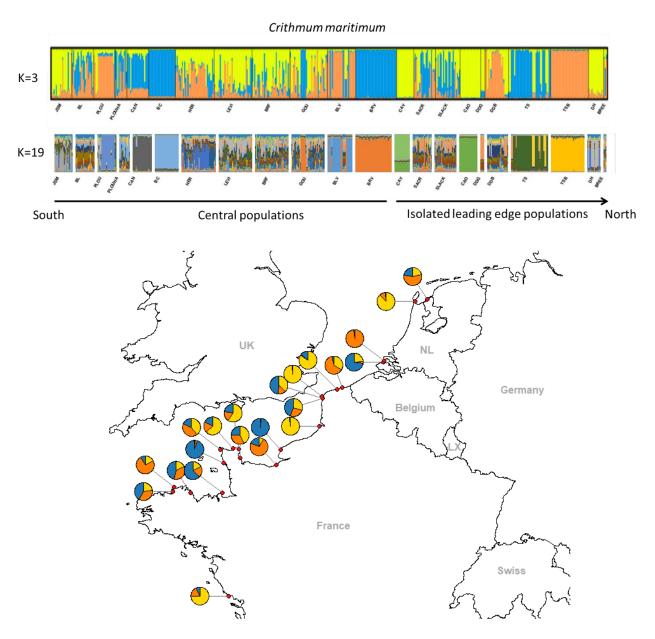


Figure S3. 4: Bayesian clustering of individuals of Crithmum maritimum for K=3 and K=19 clusters, using the software INSTRUCT (Gao, Williamson, & Bustamante, 2007) which does not assume random mating. Each individual is represented by a vertical line partitioned into three or 19 colored segments that represent the individual's estimated membership to each cluster. K=3 was determined using the ΔK method (Evanno, Regnaut, & Goudet, 2005) while K=19 was the most likely number of clusters determined using the DIC criterion. The map shows the mean population membership to each cluster for K=3.

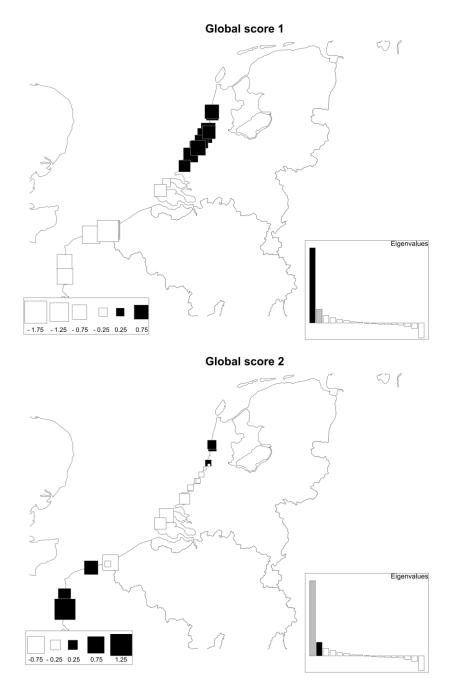


Figure S3. 5: Geographic map of the first three sPCA global scores in dune pansy Viola tricolor subsp curtisii. Each square represents a population. Populations that are more closely related in multivariate space share the same color of squares. Sizes of squares indicate the magnitude of spatial positive autocorrelation.

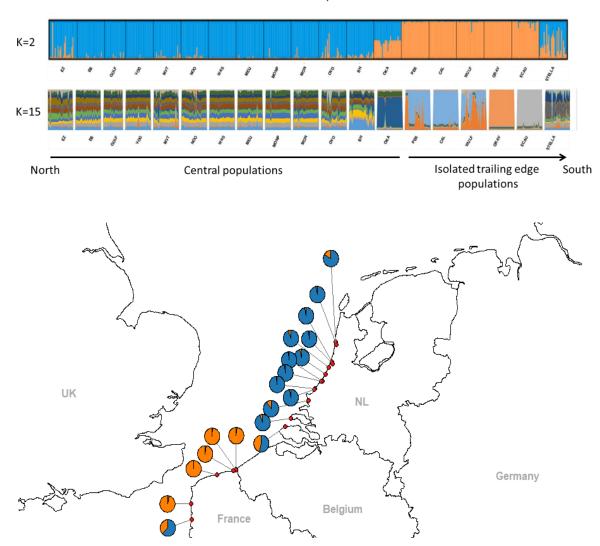


Figure S3. 6: Bayesian clustering of individuals of Viola tricolor subsp. curtisii for K=2 and K=15 clusters, using the software INSTRUCT (Gao et al., 2007) which does not assume random mating. Each individual is represented by a vertical line partitioned into two or 15 colored segments that represent the individual's estimated membership to each cluster. K=2 was determined using the ΔK method (Evanno et al., 2005), while K=15 was the most likely number of clusters determined using the DIC criterion. The map shows the population membership to each cluster for K=2.

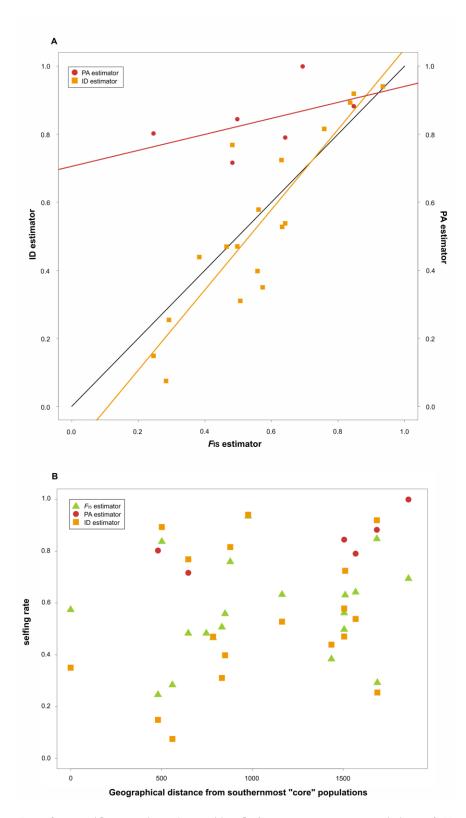


Figure S3. 7: Selfing rates in rock samphire Crithmum maritimum. A: Correlations of sID (orange) and sPA (red) with sF_{1S} (abscissas). The 1:1 line appears in black. B: Variation of the three estimated selfing rates from core (left) to marginal (right) populations, as a function of their geographical distance to the southernmost (central) population.

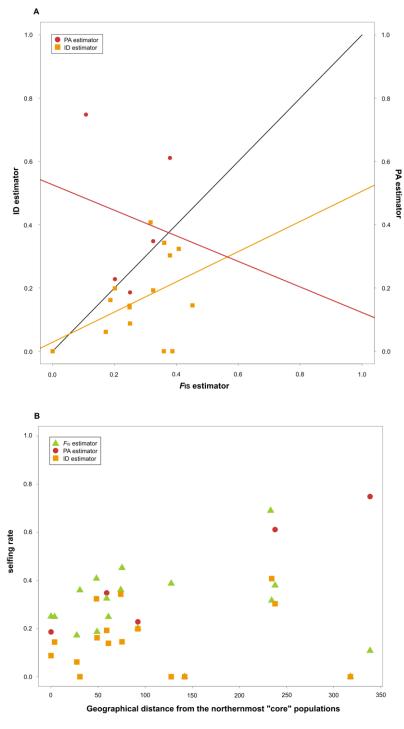


Figure S3. 8: Selfing rates in dune pansy, Viola tricolor subsp curtisii. A: Correlations of sID (orange) and sPA (red) with sF_{IS} (abscissas). The 1:1 line appears in black. B: Variation of the three estimated selfing rates from core (left) to marginal (right) populations, as a function of their geographical distance to the northernmost (central) population.

References

- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, *14*(8), 2611–2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Gao, H., Williamson, S., & Bustamante, C. D. (2007). A Markov Chain Monte Carlo approach for joint inference of population structure and inbreeding rates from multilocus genotype data. *Genetics*, 176, 1635–1651. doi: 10.1534/genetics.107.072371
- Wilson, G. A., & Rannala, B. (2003). Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics*, 163(3), 1177–1191. doi: 10.1073/pnas.081068098

Discussion et perspectives



Crithme martime ayant colonisé une fissure de la roche

Les changements environnementaux observés actuellement ont eu pour effet la mise en place de nombreux plans de gestion ayant pour but de maintenir la biodiversité actuelle en limitant le développement des espèces considérées comme envahissantes et en protégeant les espèces natives considérées en danger d'extinction. De fait, comprendre l'évolution des espèces au niveau de leurs limites d'aires de répartitions dynamiques et les processus qui la dirigent est l'un des grands défis contemporains en écologie évolutive. Les grandes hypothèses concernant les populations de limite d'aire de répartition s'accordent, entre autres caractéristiques, à les décrire comme des populations de faible densité, isolées au sein d'habitats favorables fragmentés avec une diversité génétique faible et échangeant peu de flux de gènes avec les autres populations. Ces hypothèses, généralement admises par la communauté scientifique, conduisent à des conjectures concernant les capacités des espèces à faire face aux changements environnementaux, que ce soit par l'adaptation ou la migration. Elles ne sont toutefois pas toujours observées dans la nature et ne prennent pas toujours en compte les facteurs liés à l'anthropisation des milieux qui peuvent interférer avec les processus dynamiques et évolutifs des espèces. C'est pour ces raisons qu'il est important, avant la mise en place de tout plan de gestion, d'étudier spécifiquement les caractéristiques des espèces visées.

Les objectifs de cette thèse étaient de tester ces hypothèses sur quatre espèces végétales pouvant, à court ou moyen terme, faire l'objet de plans de gestion dans le Nord de la France. Audelà de la recherche d'une généralisation de ces hypothèses sur différentes familles végétales caractérisées par des traits biologiques différents, cette étude a eu pour but de mettre en évidence l'histoire de la dynamique des fronts de colonisation et de régression d'espèces pour lesquelles l'influence humaine au cours de leurs histoire démo-évolutive récente semble très forte.

Nos hypothèses de travail concernant chacune des espèces étudiées et les résultats obtenus dans le cadre de ces travaux de thèse sont résumés dans le tableau 4.1 ci-dessous. Chacune des hypothèses portant sur les populations de limite d'aire de répartition a été validée au moins une fois au cours de notre étude. Toutefois, aucun patron évolutif ou structurel commun n'a pu être mis en évidence pour l'ensemble de nos quatre espèces étudiées.

Tableau 4. 1 : récapitulatif de chaque attendu théorique concernant l'évolution de traits d'histoire de vie clés et les patrons de structure génétique en limite d'aire de répartition géographique. Les résultats représentent la validation , ou non , de ces hypothèses. Les hypothèses non testées sont signalées par ...

Espèces	Récapitulatif des attendus théoriques concernant l'évolution des traits d'histoire de vie et la structure génétique spatiale en limite d'aire de répartition	Résultats
Claytonie perfoliée (Claytonia perfoliata)	→ Augmentation de la capacité de dispersion	X
Espèce annuelle à dispersion myrmécochore	→ Phénologie plus précoce et/ou cycle de reproduction plus court	J
présentant un front de colonisation allant de la côte vers l'intérieur des terres. La	→ Effort de reproduction plus important	X
claytonie est capable d'autofécondation et d'auto-pollinisation.	→ Baisse ou absence de dépression de consanguinité	$\sqrt{}$
	→ Augmentation de l'autofécondation	NA
Cochléaire (Cochlearia danica)		
	→ Augmentation de la capacité de dispersion	$\sqrt{}$
Espèce annuelle à dispersion anémochore présentant un front de colonisation allant de	→ Phénologie plus précoce et/ou cycle de reproduction plus court	$\sqrt{}$
la côte vers l'intérieur des terres en suivant l'autoroute A25 dans le nord de la France. La	→ Effort de reproduction plus important	X
cochléaire est capable autofécondation et d'auto-pollinisation.	→ Baisse ou absence de dépression de consanguinité	$\sqrt{}$
a uno pominonioni	→ Augmentation de l'autofécondation	NA
Crithme maritime (Crithmum maritimum)		
	→ Pas de changement de la capacité de dispersion	$\sqrt{}$
Espèce pérenne thermosensible à dispersion hydrochore <i>via</i> les courants marins et	→ Phénologie plus précoce	X
présentant un front de colonisation dans le Nord de l'Europe. Le Crithme vit sur un	→ Effort de reproduction moins important	X
substrat rocheux avec peu de couverture végétale.	Taux de mortalité plus important	J
	Capacité d'autopollinisation sans vecteur	X
	→ Augmentation du taux d'autofécondation	X
	➡ Baisse de la diversité génétique intra-population	X
	→ Augmentation de la différenciation génétique entre populations	X
	→ Structuration génétique spatiale prononcée	X
Pensée des dunes (Viola tricolor subsp. curtisii)	→ Pas de changement de la capacité de dispersion	J
Espèce pérenne thermosensible à dispersion	 → Phénologie plus précoce et/ou cycle de reproduction plus court 	X
myrmécochore et présentant un front de rétractation dans le Sud de sa répartition	Effort de reproduction moins important	_1
géographique. La Pensée vit sur de jeunes dunes avec peu de couverture végétale.		V
	Augmentation de la dormance	X
	Capacité d'autopollinisation sans vecteur	X
	→ Augmentation du taux d'autofécondation	\checkmark
	→ Baisse de la diversité génétique intra-population	$\sqrt{}$
	→ Augmentation de la différenciation génétique entre populations	J
	→ Structuration génétique spatiale prononcée	$\sqrt{}$

- 1. Apports et perspectives de l'étude des traits d'histoire de vie sur la connaissance de deux espèces annuelles et sur les modalités de leurs fronts de colonisation
 - 1.1. Que nous apprend l'étude des traits d'histoire de vie de la Claytonie perfoliée sur sa dynamique de colonisation dans le Nord de la France ?

Le large spectre d'habitats naturels au sein desquels la Claytonie perfoliée peut prospérer favorise la colonisation de nouveaux habitats au-delà des zones géographiques où elle est déjà naturalisée et des secteurs où elle est cultivée (Miller 1976). La propension de cette espèce à l'autofécondation, sa capacité d'autopollinisation sans vecteur de pollinisation et la grande quantité de graines produites par chaque individu la rendent d'autant plus apte à réussir la colonisation de nouveaux habitats impliquant un faible nombre d'individus fondateurs (Rausch 2008). De fait, la pression de propagules souvent évoquée dans le succès des espèces envahissantes, et de façon plus générale le long des fronts de colonisation, semble assurée chez la Claytonie perfoliée par un stock de semences important renouvelé à chaque saison et un taux de germination élevé (Figure 4.1). La différence observée dans les niveaux de germination entre centre et limite d'aire de répartition pourrait provenir d'une qualité de semences intrinsèquement supérieure en limite d'aire de répartition ou encore d'une baisse de la dormance des graines en limite d'aire. Or, la baisse, voire la perte de la dormance est un processus de sélection commun chez les espèces cultivées, produit de ce que l'on nomme "syndrome de domestication" (Pernès 1986; Fuller & Allaby 2009). Il est donc envisageable que certaines lignées de Claytonie perfoliée introduites présentent cette diminution de la dormance. De plus, une germination précoce et rapide pouvant conférer un avantage lors de l'établissement des semis (Harris 1977; Perglová et al. 2009), il est possible que ces lignées soient en partie à l'origine de la dynamique de colonisation de la Claytonie perfoliée. DeFalco et al. (2003) ont ainsi mis en évidence, parmi d'autres traits d'histoire de vie, une absence de dormance chez Bromus madritensis subsp. rubens, ce qui lui confère un avantage compétitif sur des espèces natives dont les graines présentent une forte dormance. Dans le même ordre d'idée, des tests préliminaires portant sur la comparaison des graines issues de fécondation libre et d'autofécondation montrent une germination bien plus importante pour les graines issues d'autofécondation. A nouveau, la question peut se poser de savoir s'il s'agit d'une meilleure qualité intrinsèque des graines issues d'autofécondation ou d'une dormance plus faible associée au régime de reproduction par autofécondation.

Une étude plus approfondie de la dormance et de la viabilité des graines en fonction du régime de reproduction et de la localisation géographique pourrait nous éclairer sur la possible relation entre origine géographique, régime de reproduction, dormance et qualité des graines. De plus, une estimation du taux d'autofécondation fondée sur une étude de descendance maternelle pourrait nous renseigner sur la potentielle existence d'une augmentation des évènements de reproduction par autofécondation dans les populations de limite d'aire de répartition géographique. Par ailleurs, aucune différence n'a été observée dans le poids des graines qui nous a servi de proxy concernant la capacité de dispersion. Il serait toutefois intéressant, au vu de la dispersion en grande partie myrmécochore de la Claytonie perfoliée, de regarder s'il existe une différence entre la composition chimique ou encore la structure ou la taille des élaïosomes des graines en fonction de l'origine géographique des plantes mères. Dans le même ordre d'idée, il serait possible de tester la préférence des fourmis en mettant en place une expérience de choix proposant aux fourmis deux types de graines, provenant soit de populations de limite d'aire de répartition soit de populations de centre d'aire.

D'autre part, la Claytonie perfoliée étant une espèce introduite pour la culture maraichère et étant encore cultivée sporadiquement de nos jours, il pourrait être intéressant d'avoir un suivi temporel à la fois de son front de colonisation mais aussi des parcelles où elle est cultivée. En effet, dans le cadre de cette thèse nous avons utilisé la totalité des données de présence répertoriées par le conservatoire national basé à Bailleul ; cependant nous suspectons que ces données ne sont pas totalement exhaustives, notamment concernant les populations à l'intérieur des terres. Ce type de suivi nous permettrait de connaître les localisations actuelles où ses populations pourraient bénéficier de renforcement par le biais des échappés de culture, mais également de regarder s'il existe un lien entre la localisation des parcelles cultivées au cours du temps et l'avancée du front de colonisation de l'espèce.

Variations observées en limite d'aire par rapport au centre de l'aire de répartition géographique

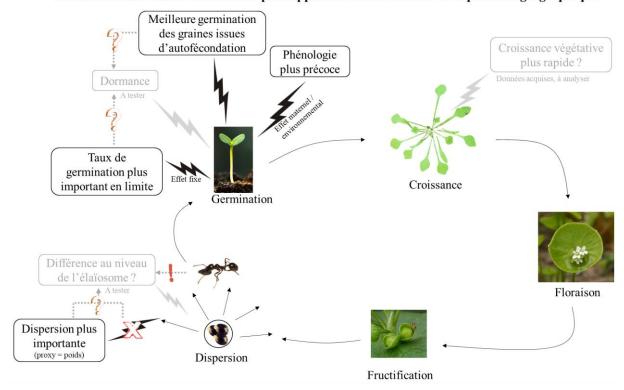


Figure 4. 1 : schéma du cycle de vie de la Claytonie perfoliée avec, en noir, un résumé des observations faites lors de l'étude des traits d'histoire de vie de cette espèce et, en gris, des propositions de traits d'histoire de vie intéressants à étudier.

1.2. Que nous apprend l'étude des traits d'histoire de vie de la Cochléaire du Danemark sur sa dynamique de colonisation ?

A l'instar de la Claytonie perfoliée, la Cochléaire du Danemark est capable à la fois d'autofécondation et d'autopollinisation sans vecteur de pollinisation, sans que les graines issues de ce régime de reproduction ne montrent de différence en ce qui concerne leurs taux de germination. Ceci tend à montrer qu'il n'existe pas ou peu de dépression de consanguinité chez cette espèce. Cela réduit les problèmes liés à la limitation pollinique que de faibles densités de populations pourraient engendrer (Eckert et al. 2010; Pannell 2015). De plus, la Cochléaire semble présenter une évolution vers une plus grande capacité de dispersion en limite d'aire de répartition ce qui, additionné aux couloirs de micro-courants aériens provoqué par les véhicules automobiles, augmenterait d'autant plus sa vitesse d'invasion. Cette augmentation des capacités de dispersion due à une reproduction non aléatoire des individus les plus dispersants à la limite de répartition de l'espèce est connu sous le nom d'hypothèse du village olympique (Phillips et al. 2010). La grande productivité de semences des individus de Cochléaire du Danemark, son assurance pour la reproduction et l'augmentation de ses capacités de dispersion confèreraient à cette espèce une forte

pression de propagules, ceci même au sein de jeunes populations nouvellement fondées. Ces différents éléments militeraient en faveur d'une bonne capacité d'invasion de cette espèce.

Toutefois, contrairement à la Claytonie perfoliée, la Cochléaire du Danemark ne semble présenter aucun changement phénotypique tendant à augmenter le taux de germination de ses semences de limite d'aire de répartition géographique. A contrario, le taux et la vitesse de germination des graines de Cochléaire semblent liés aux conditions environnementales des plantes mères au moment de la maturation des fruits. En effet, si les graines récoltées in natura dans les populations de limite d'aire de répartition montrent des taux de germination significativement plus faibles et une germination significativement plus tardive que les graines récoltées dans les populations de centre d'aire de répartition, ces différences ne sont pas présentes chez les graines récoltées sur le terrain expérimental. Les individus G₁, qui se sont développés dans des conditions optimales similaires quelles que soient leurs origines géographiques, ont montré une convergence à la fois dans le taux et la vitesse de germination de leurs descendances qui présentent toutes un taux de germination et une vitesse de germination élevés. Ceci suggèrerait un effet maternel sur ces traits d'histoire de vie et limiterait en partie la vitesse de progression de l'espèce au niveau de son front de colonisation. Cet effet de l'environnement maternel sur la qualité et la phénologie de germination des graines est relativement courant et peut être observé chez d'autres espèces végétales lorsque l'habitat est peu favorable au moment de la maturation des fruits (Roach & Wulff 1987). Nous pouvons citer en exemple le Pin maritime (Pinus pinaster) dont les graines présentent une germination plus faible et plus tardive lorsqu'elles sont produites par des individus en conditions stressantes (Cendán et al. 2013). Se développant à la frontière entre l'asphalte et la couverture végétale du bord de route, les populations de limite d'aire de répartition de la Cochléaire du Danemark subissent en effet, entre autres stress, la pollution automobile, le fauchage annuel, les travaux routiers et de fortes chaleurs emmagasinées par la route. Le cantonnement de la Cochléaire à la lisière du bord de route, là où aucune autre espèce ne se développe, nous permet également de penser que cette espèce est peu compétitrice. Cependant, la Cochléaire du Danemark est une espèce halophile et bénéficie donc d'une bonne résistance au stress qu'induit le salage hivernal chez les espèces de bord de route. Ceci lui confèrerait un avantage compétitif dans ce type d'habitat. En effet, Bakker et al. (1985) ont mis en évidence la relative résistance au sel de la Cochléaire du Danemark qui présente encore un taux de germination supérieur à 50% lorsque son eau d'arrosage présente une salinité de 10g de NaCl par litre.

Contrairement à la colonisation des routes anglaises, le front de colonisation de la Cochléaire du Danemark en France est pour l'instant restreint aux seules autoroutes et n'a pas encore investi les routes de plus petite envergure. Une étude des niveaux de salinité du sol le long de ces différents

axes routiers couplée à une étude de la capacité de compétition de la Cochléaire du Danemark avec les espèces végétales présentes dans ses habitats de limite d'aire de répartition, pourrait aider à comprendre quelle barrière, s'il en existe une, endigue pour le moment sa colonisation. Tout comme pour la Claytonie perfoliée, une étude de la variation du niveau d'autofécondation le long de l'aire de répartition de la Cochléaire du Danemark par le biais d'étude de descendance maternelle est envisageable. La Figure 4.2 illustre les différences observées entre les populations de centre et de limite d'aire de répartition chez la Cochléaire du Danemark.

Pas de dépression de Phénologie: cycle Croissance végétative consanguinité constatée de vie plus court plus rapide? Taux de germination moins Effet maternel Croissance important en limite environnemental Germination Floraison Dispersion plus Dispersion

Variations observées en limite d'aire par rapport au centre de l'aire de répartition géographique

Figure 4. 2 : schéma du cycle de vie de la Cochléaire du Danemark avec, en noir, un résumé des observations faites lors de l'étude des traits d'histoire de vie de cette espèce et, en gris, des propositions de traits d'histoire de vie intéressants à étudier.

importante en limite (proxy = poids) Fructification

Les résultats que nous avons obtenus lors de l'étude de l'évolution des traits d'histoire de vie de la Claytonie perfoliée et de la Cochléaire du Danemark nous offrent des pistes de réflexion concernant les raisons de la réussite des fronts de colonisation de ces deux espèces annuelles. Toutefois, outre leur capacité d'autofécondation et d'autopollinisation, la dynamique d'expansion de ces deux espèces ne semble pas liée aux mêmes traits d'histoire de vie, bien que ceux-ci se concentrent sur les premières étapes du cycle de vie des deux espèces (Figures 4.1 et 4.2).

Enfin, le Crithme maritime et la Pensée des dunes ont fait l'objet à la fois d'une étude de la variation des traits d'histoire de vie le long de leurs aires de répartition, mais également d'une

analyse de structuration génétique des populations. Il est alors intéressant de constater que les deux études, qui ont été effectuées en deux temps et qui peuvent s'analyser séparément, donnent une vue plus globale et complète de la dynamique de ces espèces pérennes au niveau de leurs limites de répartition lorsqu'elles sont analysées conjointement.

2. Bénéfice d'une étude conjointe de la variation des traits d'histoire de vie et de la diversité génétique le long de l'aire de répartition géographique des espèces

2.1. Comment l'étude de la diversité génétique le long de l'aire de répartition d'une espèce peut mettre en lumière les observations faites lors de l'étude de la variation des traits d'histoire de vie le long de cette même aire de répartition et contribuer à expliquer la dynamique de l'espèce en limite d'aire : cas du Crithme maritime

Le Crithme maritime n'a présenté aucune variation de traits d'histoire de vie pouvant expliquer sa forte capacité de colonisation. Seule une tendance allant vers une mortalité plus élevée pour les individus issus des graines récoltées dans les populations de limite d'aire de répartition est observée. Cette première étude portant sur les traits d'histoire de vie ne nous a donc apporté aucune information pertinente pouvant expliquer la réussite du front de colonisation du Crithme maritime (Figure 4.3). Cela ne signifie pas obligatoirement qu'il n'existe pas de différences dans l'expression de ces traits d'histoire de vie le long de l'aire de répartition échantillonnée, mais que nous n'en avons tout simplement pas détecté. Il est possible que certains traits présentent une plasticité phénotypique que nous n'avons pas pu mettre en évidence sur notre terrain expérimental. Si cette plasticité phénotypique est avérée, il serait intéressant d'étudier sa variation en mettant en place d'autres terrains expérimentaux le long de l'aire de répartition que nous avons échantillonnée.

Par ailleurs, le Crithme maritime ne présente pas les patrons de structure génétique spatiale attendus dans le cas d'une limite de répartition présentant de petites populations isolées géographiquement. En effet, nous n'observons par exemple pas de diminution de la diversité génétique ou de la taille efficace de population (N_e) dans les habitats de limite d'aire de répartition géographique. Ces écarts aux prédiction théoriques s'expliqueraient par de forts flux de gènes opérant à large échelle spatiale. Ces flux de gènes substantiels pourraient être le fait de la capacité de dispersion à très longue distance des fruits du Crithme maritime. Chacun de ces fruits renferme une unique graine contenue dans une coque liégeuse imperméable et capable de flotter pendant plusieurs semaines, voire plusieurs mois (Ridley 1931). Ces flux de gènes nous éclairent également

sur l'absence de différence observée dans l'étude des traits d'histoire de vie le long de notre échantillonnage. En effet, des flux de gènes réguliers entre les populations maintiennent et homogénéisent la diversité génétique, contrecarrant ainsi les processus de dérive génétique pouvant s'exercer dans de petites populations. Ces flux de gènes peuvent également empêcher la mise en place d'adaptations locales en limite d'aire de répartition (Hargreaves & Eckert 2014).

Au regard de ces possibles flux de gènes à longue distance, il est raisonnable de se demander si l'aire géographique échantillonnée est suffisamment vaste pour détecter d'éventuelles variations de traits d'histoire de vie entre populations centrales et marginales. En effet, il est possible que notre échantillonnage ne nous permette pas de détecter de différences en raison de la forte capacité de dispersion de cette espèce dont l'aire de répartition couvre les côtes Européennes, depuis le pourtour méditerranéen jusqu'à la mer du Nord en longeant les côtes Atlantiques. Elargir la couverture d'échantillonnage sur tout le pourtour de la Bretagne et des Pays de la Loire, voire jusqu'au pourtour méditerranéen, tout en intégrant des populations du Sud de l'Angleterre qui doivent échanger des flux de gènes réguliers avec les populations du Nord de la France, pourrait nous apporter une meilleure compréhension de la dynamique de colonisation de l'espèce.

Par ailleurs, le Crithme maritime ne présente aucune capacité d'autopollinisation sans vecteur de pollinisation, et aucune variation du niveau d'autofécondation n'est observée dans les populations via des estimateurs indirects fondés sur la structure génétique ou génotypique des populations. Néanmoins, une augmentation de l'autofécondation semblerait être détectée lorsque l'on utilise des estimateurs directs fondés sur des analyses de descendances maternelles. On peut alors supposer que le pourcentage de fleurs pollinisée par autofécondation augmente bel et bien en limite d'aire de répartition, mais qu'il existe une dépression de consanguinité qui s'exprime précocement chez les individus issus d'autofécondation. Cette hypothèse pourrait expliquer la tendance à une mortalité plus importante sur le terrain expérimental des individus issus de graines récoltées in natura dans les populations de limite d'aire de répartition. Pour savoir si cette dépression de consanguinité existe, et savoir si elle est responsable du taux de mortalité plus important des individus de limite d'aire de répartition, il faudrait mettre en place de nouveaux plans d'expériences dédiés à des études de survie. Ces expériences porteraient sur la survie de graines récoltées dans les populations sauvages, et seraient couplées à une analyse de descendance maternelle qui assignerait à chaque individu le type de fécondation dont il est issu : autofécondation versus allofécondation.

Enfin, le long de son aire de répartition, le Crithme maritime passe d'habitats majoritairement naturels dans le Sud de sa répartition à des habitats constitués de ports et de digues sur son front de colonisation. On peut donc se demander, au-delà du bénéfice que le réchauffement climatique

peut avoir apporté à cette espèce thermophile dans sa colonisation des côtes septentrionales de l'Europe, dans quelle mesure la simple absence d'habitats présentant un substrat favorable à l'implantation du Crithme a endigué sa remontée vers le Nord de l'Europe. Une étude temporelle mettant en parallèle la dynamique de colonisation du Crithme maritime dans le Nord de l'Europe, la dynamique d'anthropisation de ces mêmes côtes et les variations climatiques, pourrait nous éclairer sur ce qui a permis l'essor du front de colonisation de cette espèce. La Figure 4.3 illustre les différences observées entre les populations de centre et de limite d'aire de répartition chez le Crithme maritime.

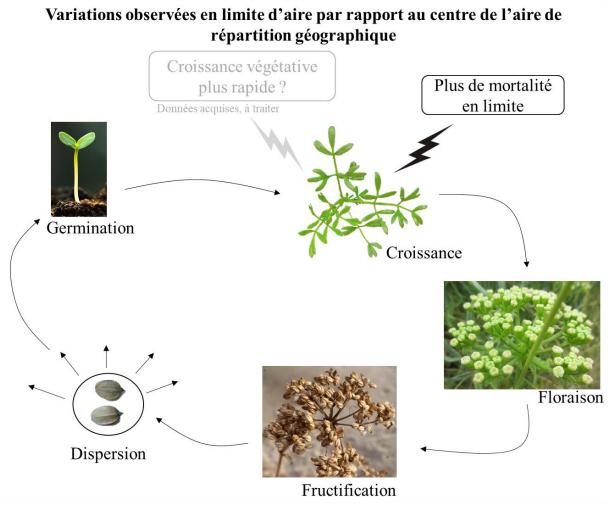


Figure 4. 3 : schéma du cycle de vie du Crithme maritime avec, en noir, un résumé des observations faites lors de l'étude des traits d'histoire de vie de cette espèce et, en gris, des propositions de traits d'histoire de vie intéressants à étudier.

2.2. Comment l'étude combinée de la variation des traits d'histoire de vie et de la diversité génétique au niveau du front de rétractation de la Pensée des dunes peut permettre une caractérisation détaillée des risques d'extinctions locale à cette limite ?

La Pensée des dunes est une espèce affiliée aux jeunes dunes peu végétalisées des côtes Nord de l'Europe. Dans le Sud de son aire de répartition géographique, ses populations se raréfient et présentent de faible densité de population. Les raisons en sont l'industrialisation des côtes et la fixation des dunes tout au long de ces dernières décennies qui ont fortement diminué la surface d'habitats favorables à l'espèce ainsi que leur connectivité (Clabaut et al. 2000). Les variations observées dans l'expression de ses traits d'histoire de vie laisseraient supposer une adaptation locale dirigée vers une favorisation de la survie individuelle par rapport à l'investissement reproducteur en limite d'aire de répartition (Figure 4.4). En effet, dans les habitats de centre d'aire de répartition qui sont peu végétalisés, les individus sont de petites tailles et rampants avec de nombreuses hampes florales. Au contraire, les individus que nous avons récoltés dans les habitats avec une forte couverture végétale en limite d'aire sont bien plus grands et dressent leurs hampes florales au travers des herbes et parfois des buissons. Cette différence phénotypique a également été observée sur le terrain expérimental dans des conditions environnementales favorables, comprenant l'absence de compétition, et similaires pour tous les individus, quelles que soient leurs origines géographiques. Ceci peut permettre de penser qu'il s'agit bien d'une évolution d'ordre adaptatif opérant au sein des populations de limite d'aire de répartition. Cette diminution dans l'investissement reproducteur pourrait compromettre le renouvellement de ces populations méridionales et donc, à long terme, être dommageable pour la pérennité de ces populations. L'observation de deux morphes différents entre populations centrales et marginales trouve également un écho dans l'observation d'une très forte structuration génétique séparant les populations françaises des populations hollandaises. Un renouvellement de l'expérience sur des individus de génération 2, issus des plantes cultivées en conditions favorables sur le terrain expérimental, pourrait toutefois permettre d'exclure définitivement la possibilité d'un effet maternel.

Par ailleurs, les flux de gènes entre les populations du front de rétractation de l'aire de répartition sont réduits et l'on note également une baisse de la diversité génétique intra-populationnelle à cette limite. Si la diversité génétique neutre est informative de la diversité adaptative, alors tous ces éléments réunis ne semblent pas favorables au maintien de ces populations par adaptation aux changements environnementaux en cours et semblent plutôt indiquer que la dynamique de rétractation de l'aire de répartition de la Pensée des dunes va

s'accroitre. Notons toutefois que l'augmentation du taux d'autofécondation avec vecteur de pollinisation observée en limite d'aire de répartition pourrait retarder la disparition de ces populations en diminuant les effets négatifs d'une réduction du nombre de partenaires pour la reproduction. En effet, la diversité génétique nulle observée dans la population située dans les dunes de Gravelines dans le Nord de la France (Grav) tend à montrer que tous les individus sont génétiquement identiques et homozygotes et que la population aurait donc survécu à un goulot d'étranglement très intense. Les flux de gènes a priori inexistants entre les populations françaises et hollandaises pourraient également être dommageables pour l'espèce dans le cas où les populations françaises présenteraient une meilleure résistance aux fortes chaleurs. En effet, Bontrager & Angert (2019) ont montré chez la plante à fleur Clarkia pulchella que les descendants issus d'une reproduction croisée entre individus de populations septentrionales et méridionales présentaient une meilleure résistance à de fortes chaleurs que les descendants issus de reproduction entre deux individus issus de populations septentrionales. Des tests de culture en températures contrôlées, mimant par exemple des variations climatiques estivales fondées sur des scénarios de réchauffement climatique, pourraient nous informer sur l'existence d'un potentiel avantage des individus de Pensée des dunes provenant des populations françaises par rapport à des individus provenant de populations hollandaises face à une augmentation des températures.

Dans le cas d'espèces présentant de fortes diminutions de densité de population dans certaines parties de leur aire de répartition, il est possible de mettre en place des renforcements de populations en introduisant des individus de la même espèce provenant d'autres localisations géographiques. Cette stratégie est bien connue pour avoir été mis en place dans le cas de nombreuses espèces animales telles que le Vautour Percnoptère, le Castor, le Lynx, le Caribou ou encore le Lapin de garenne (Raffin 1990; Terrasse 1990; Letty et al. 2003; Smith & Pittaway 2008). Mais elle existe aussi dans le cas d'espèces végétales où nous pouvons citer par exemple l'Aster des Pyrénées, la Violette de Rouen ou la Biscutelle de Neustrie (Bensettiti et al. 2002; Conservatoire d'espace naturels 2012; Cambecèdes 2013). De tels renforcements permettent d'enrichir la diversité génétique locale tout en augmentant la densité de population et ainsi diminuer la limitation en partenaires pour la reproduction et la consanguinité locale. Il est toutefois important de noter qu'une étude portant sur la diversité génétique des populations que l'on souhaite renforcer et celles que l'on souhaite utiliser pour ce renforcement est fortement conseillée afin de vérifier la divergence génétique existant entre elles. L'existence d'allèles diagnostiques permet par la suite de vérifier facilement si le renforcement a fonctionné et si les individus introduits et natifs se sont reproduits ensemble en génotypant la progéniture (Letty et al. 2003). Pour que ces renforcements réussissent, il faut en effet que les individus introduits et les individus natifs soient compatibles.

Dans cet ordre d'idée et dans le cadre de notre étude, des cages dites "inter-populations" ont été mises en place. Ces cages étaient constituées de cinq individus de chaque population, toutes origines géographiques confondues, et la pollinisation a été laissée libre. Les tests de germination effectués sur les graines issues de pollinisations libres dans les cages intra- et inter-populations ne montrent aucune différence. Ainsi, si les graines produites par les individus des cages inter-populations sont bien des graines issues d'une reproduction aléatoire entre tous les individus présents, cela permettrait de confirmer la compatibilité entre individus de toute l'aire de répartition échantillonnée. Afin de vérifier ce dernier point, il serait possible, ayant à disposition des échantillons de feuilles de tous les individus de ces cages et les graines qui y ont été produites pour chaque plante mère, d'effectuer des tests de parentés par analyse de descendance. Une autre technique de renforcement consisterait à récolter des graines dans la nature, les faire germer en serre, puis les réimplanter dans leur population d'origine. Cette technique permet d'augmenter la densité de population sans apporter de gènes extérieurs dans le cas d'une adaptation ou d'une diversité génétique locale spécifique (Smith & Pittaway 2008). La Figure 4.4 illustre les différences observées entre les populations de centre et de limite d'aire de répartition chez la Pensée des dunes.

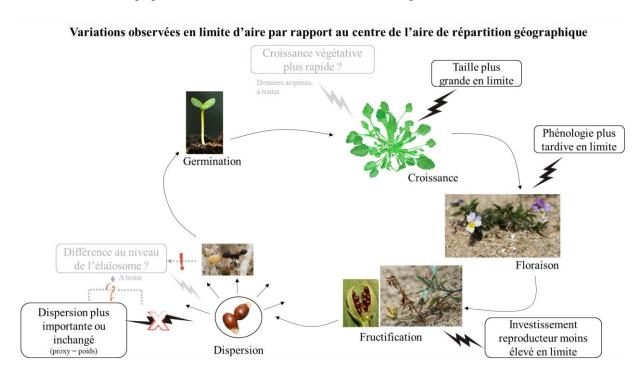


Figure 4. 4 : schéma du cycle de vie de la Pensée des dunes avec, en noir, un résumé des observations faites lors de l'étude des traits d'histoire de vie de cette espèce et, en gris, des propositions de traits d'histoire de vie intéressants à étudier.

Ainsi, l'étude de la variation des traits d'histoire de vie peut être extrêmement informative concernant la compréhension de la dynamique des populations en limite d'aire de répartition, que ce soit pour montrer une adaptation à de petites densités de populations dans un habitat fragmenté,

ou pour expliquer la capacité de colonisation d'espèces au niveau de front de colonisation. Néanmoins, cette étude seule peut présenter des limites comme nous l'ont montré l'étude du Crithme maritime et de la Pensée des dunes. De fait, l'étude de la diversité génétique et des flux de gènes entre populations géo-localisées permet de mettre en relief et de mieux comprendre les informations apportées par l'étude des traits d'histoire de vie, mais aussi de mettre en avant les possibles biais ou limites d'échantillonnages. Enfin, dans le cadre de plan de gestion visant la protection et le maintien d'espèces, la connaissance approfondie de toutes les caractéristiques des populations concernées par le plan est indispensable pour sa réussite.

3. Généralisation des hypothèses portant sur l'évolution de la structure génétique et des traits d'histoire de vie en limite d'aire de répartition : réalité ou utopie ?

Dans le contexte actuel où les changements globaux modifient les pressions de sélection exercées sur les espèces en modifiant les conditions biotique et abiotiques des habitats, les études mettant en évidence des mouvements d'aires de répartitions se multiplient quel que soit le taxon considéré (Perry et al. 2005; Tingley et al. 2009; Chen et al. 2011; Steinbauer et al. 2018; revue dans Parmesan 2006). Comprendre les caractéristiques qui façonnent la réussite ou l'échec du changement des aires de répartitions des espèces est donc devenu l'un des enjeux majeurs de la recherche en écologie et biologie évolutive (Chuang & Peterson 2016). Découvrir un patron évolutif commun de traits d'histoire de vie ou de structure génétique sous-jacent à la dynamique des limites d'aires en déplacement permettrait de mieux prédire les évolutions futures de la biodiversité. Parmi les divers traits d'histoire de vie jouant potentiellement un rôle dans la réussite de la colonisation, de l'implantation et de la stabilisation de populations dans des habitats fragmentés, nous pouvons citer la capacité à l'autofécondation, une capacité à la pollinisation sans vecteur biotique extérieur, une pression de propagule importante, une diminution de la dépression de consanguinité, l'augmentation de la capacité de dispersion ou encore une précocité de germination (Baker 1955; DeFalco et al. 2003; Perglová et al. 2009; Phillips et al. 2010; Hoffmann & Sgrò 2011; Hargreaves & Eckert 2014). Dans ce cadre, de nombreuses études se sont focalisées sur l'étude de la variation des traits d'histoire de vie et de la diversité génétique d'espèces le long de leurs aires de répartition et plus particulièrement en limite d'aire. Qu'il s'agisse d'études portant sur une espèce cible ou des méta-analyses de plusieurs espèces, les caractéristiques des populations de limites d'aires de répartitions sont passées au crible (Vilà-Cabrera et al. 2019). Si certaines évolutions de traits d'histoire de vie ou certaines structurations de la diversité génétique ont été observées de

façon récurrente dans diverses études, aucune ne semble toutefois unanimement exprimée (Jump & Woodward 2003; Burton *et al.* 2010; Chuang & Peterson 2016; cette thèse). Le lecteur trouvera quelques exemples d'études portant sur la caractérisation de populations de limite d'aire de répartition dans le tableau 4.2.

Tableau 4. 2 : Résumé de quelques études portant sur l'étude de la variation de traits d'histoire de vie le long de l'aire de répartition des espèces végétales et des observations faites au niveau des populations localisées en limite d'aire de répartition.

Famille	Nom de l'espèce	Origine de l'espèce	Traits testés	observations en limite d'aire de répartition	citation
Asteraceae	Mikania micrantha	Introduite	- Dispersion	 Baisse du poids de graine Diminution de la taille de graine → Augmentation de la capacité de dispersion 	Huang (2015)
Asteraceae	Senecio madagascariensis	Introduite	 Dispersion Phénologie de floraison Succès de la germination Taille des individus à la floraison 	- Taux de germination plus important → Augmentation de la pression de propagule	Bartle (2013)
Caprifoliaceae	Lonicera japonica	Introduite	 Nombre de branches produites sur 2 ans Biomasse végétative produite sur 2 ans Survie sur 2 ans 	 Plus de branches Biomasse plus importante Taux de survie plus important → Implantation rapide dans le nouvel habitat 	Kilkenny & Galloway (2012)
Lythraceae	Lythrum salicaria	Introduite	Date de floraisonTaille des fleursValeur sélective	 Plus petites fleurs Floraison plus précoce Investissement moindre dans le développement végétatif → Adaptation locale de la phénologie de floraison 	Colautti & Barrett (2013)
Brassicaceae	Arabidopsis lyrata	Native	 Inférence du régime de reproduction par analyse moléculaire 	 Augmentation du niveau d'autofécondation en limite d'aire de répartition pour les deux groupes génétiquement distinct trouvés. → Assurance de reproduction 	Griffin & Willi (2014)
Nyctaginaceae	Abronia umbellata	Native	 Taille des ailes des graines Vitesse seuil de vent pour la dispersion Taille des fleurs Importance de l'herkogamie Auto-incompatibilité 	Augmentation de la surface alaire Diminution de la vitesse seuil du vent nécessaire pour la dispersion → Augmentation de la capacité de dispersion Fleurs plus petite Diminution de l'herkogamie Diminution de l'auto-incompatibilité → Assurance de reproduction	Darling et al. (2008)
Ranunculaceae	Aquilegia canadensis	Native	 Taille et densité des populations Production de graine Taille des fleurs Importance de l'herkogamie Synchronie de la floraison Régime de reproduction (analyse moléculaire) Dépression de consanguinité 	→ La distribution ne suit pas le modèle du centre abondant - Plus de graines produites par plantes - Fleurs plus petites - Diminution de l'herkogamie - étalement de la floraison - Pas de diminution de la dépression de consanguinité - Pas d'augmentation de l'autofécondation → Différence dans les traits floraux mais pas dans le régime de reproduction	Herlihy & Eckert (2005)
Acanthaceae	Avicennia marina	Native	Structure génétique spatialeNiveau de consanguinité	 Baisse de la richesse allélique Divergence génétique importante entre populations → Augmentation de la structuration géographique Augmentation du niveau de consanguinité → Assurance à la reproduction 	Arnaud-Haond et al. (2006)
Onagraceae	Clarkia xantiana ssp. xantiana	Native	Disponibilité des pollinisateursRégime de reproduction	Baisse de la disponibilité en pollinisateursPas d'augmentation de l'autofécondation	Moeller et al. (2012)

Ainsi, comme d'autres études, nous avons pu comparer la structure génétique et la variation de l'expression des traits d'histoire de vie du centre vers les limites d'aires de répartition de nos espèces. Or, hormis une propension importante de chacune de nos espèces à l'autofécondation, aucun patron structurel ou évolutif commun n'a été mis en évidence dans ces travaux de thèse. L'avantage que confère la capacité à l'autofécondation dans la colonisation de nouveaux habitats et l'adaptation à la fragmentation de l'habitat par l'assurance de reproduction qu'elle apporte est connue de longue date (Baker 1955; Grossenbacher et al. 2015; Pannell 2015). Bien que l'autofécondation ou son augmentation ne soient pas une règle absolue dans les populations marginales localisées sur les fronts de colonisation, comme en atteste l'existence d'espèces envahissantes présentant des régimes de reproduction majoritairement allo-fécondants (Friedman & Barrett 2008; voir aussi Park et al. 2018), il n'est donc pas étonnant que ce trait reproductif soit commun à nos quatre espèces d'étude. Cependant, en ce qui concerne les autres traits d'histoire de vie, il s'agirait plus de l'association de certains traits dont la combinaison est en synergie avec la biologie spécifique de chaque espèce et en relation avec des activités anthropiques rencontrées dans leurs habitats de limite d'aire. Cette association favoriserait la colonisation dans une configuration particulière. En effet, si chacune des hypothèses que nous avons testées a été validée par au moins l'une de nos espèces et a permis d'expliquer la dynamique de celle-ci le long de son aire de répartition, seule l'hypothèse concernant la capacité d'autofécondation a été validé pour l'ensemble des quatre espèces. Plusieurs revues ou méta-analyses ont déjà montré la diversité des caractères observés en limite d'aire dynamique et tenus pour responsables de cette dernière (pour exemple, voir la revue de Chuang & Peterson 2016).

Les traits d'histoire de vie peuvent revêtir une grande importance dans la capacité de réponse des espèces aux changements environnementaux actuels, notamment en ce qui concerne la capacité de migration des espèces. Ces traits ont donc fait l'objet de nombreuses études portant essentiellement sur les capacités de dispersion, de reproduction et sur le généralisme écologique (Phillips *et al.* 2010). Or, bien qu'il soit souvent attendu que de fortes capacités de dispersion et de reproduction, ainsi qu'un généralisme écologique, favorisent les capacités de migration des espèces par la colonisation de nouveaux habitats, la méta-analyse de MacLean & Beissinger (2017) souligne l'inconstance de l'association de ces caractères avec les mouvements d'aire de répartition des espèces. Ces auteurs mettent ainsi en avant l'antinomisme existant entre l'avantage que représente le généralisme écologique et la migration des espèces. En effet, les espèces généralistes pourraient potentiellement avoir un avantage adaptatif lors de la colonisation de nouveaux habitats, mais ce caractère leur apporterait également, toutes choses étant égales par ailleurs, une plus grande capacité d'adaptation aux changements environnementaux tout en restant dans leurs habitats d'origine.

Ainsi, le généralisme écologique n'est pas toujours associé aux mouvements d'aire de répartition. Au contraire, des espèces moins généralistes présentent parfois des mouvements d'aire de répartition importants et correspondant à la "poursuite" de leur niche écologique. Comme pour le généralisme écologique, une association positive entre mouvement d'aire de répartition et capacité de dispersion ou de reproduction n'est, de plus, pas toujours observée (MacLean & Beissinger 2017). Dans le même ordre d'idée, Angert et al. (2011) ont évalué, au travers de l'analyse de plusieurs études ayant portées sur la variation de l'aire de répartition de plusieurs espèces appartenant à différents taxons, la relation entre les traits d'histoire de vie des espèces et les fronts de colonisation. Si ces chercheurs ont pu mettre en évidence des relations significatives entre les traits d'histoire de vie des espèces et leurs mouvements d'aire de répartition, ces relations n'ont présenté que peu de pouvoir prédictif d'un point de vue global sur la totalité des espèces.

La divergence entre prédictions théoriques et observations empiriques peut avoir de nombreuses origines. Entre autres explications, Chuang & Peterson (2016) mettent en avant la possibilité de l'existence de compromis entre les différents traits d'histoire de vie dont l'on attend une évolution au niveau des limites d'aire de répartition des espèces (voir également Angert et al. 2011). Ces auteurs soulignent également le fait que ces attendus théoriques sont majoritairement fondés sur des faits observés au niveau des fronts de colonisation d'espèces envahissantes. Or les processus ayant cours lors de dynamiques d'invasion ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux ayant cours lors de migrations diffuses d'aire de répartition suite aux changements globaux. Enfin, la plupart des études portant sur les mouvements d'aire de répartition, notre propre étude ne faisant pas exception, portent uniquement sur des études de populations, sans prendre en compte les communautés d'espèces dans lesquelles évoluent ces populations. Les variations des traits d'histoire de vie des espèces en interaction avec l'espèce étudiée le long de son aire de répartition peuvent en effet avoir une influence notable sur la dynamique de cette espèce. Ainsi, continuer à chercher des facteurs contextuels généralisables, au détriment de facteurs contingents au milieu influençant directement la dynamique démographique des populations d'une espèce, n'est donc peut-être pas la meilleure solution pour expliquer la dynamique des aires de répartition géographique.

Bibliographie

- Angert AL, Crozier LG, Rissler LJ, Gilman SE, Tewksbury JJ, Chunco AJ. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? Ecol. Lett. 14:677–689.
- Arnaud-Haond S, Teixeira S, Massa SI, Billot C, Saenger P, Coupland G, Duarte CM, Serrão EA. 2006. Genetic structure at range edge: Low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. Mol. Ecol. 15:3515–3525.
- Baker HG. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution. 9:347–349.
- Bakker JP, Dijkstra M, Russchen PT. 1985. Dispersal, germination and early establishment of halophytes and glycophytes on a grazed and abandoned salt-marsh gradient. New Phytol. 101:291–308.
- Bartle K, Moles AT, Bonser SP. 2013. No evidence for rapid evolution of seed dispersal ability in range edge populations of the invasive species *Senecio madagascariensis*. Austral Ecol. 38:915–920.
- Bensettiti F, Gaudillat V, Malengreau D, Quéré E. 2002. Cahiers d'habitats Natura 2000 Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire.
- Bontrager M, Angert A. 2019. Gene flow improves fitness at a range edge under climate change. Evol. Lett. 3:55–68.
- Burton OJ, Phillips BL, Travis JMJ. 2010. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. Ecol. Lett. 13:1210–1220.
- Cambecèdes J. 2013. Plan national d'actions en faveur de l'aster des Pyrénées. Available from: http://www.occitanie.developpement-durable.gouv.fr/aster-des-pyrenees-r7026.html
- Cendán C, Sampedro L, Zas R. 2013. The maternal environment determines the timing of germination in *Pinus pinaster*. Environ. Exp. Bot. 94:66–72.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science. 333:1024–1026.
- Chuang A, Peterson CR. 2016. Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. Glob. Chang. Biol. 22:494–512.
- Clabaut P, Chamley H, Marteel H. 2000. Évolution récente des dunes littorales à l'est de Dunkerque (Nord de la France) / Recent coastal dunes evolution, East of Dunkirk, Northern France. Géomorphologie Reli. Process. Environ. 6:125–136.
- Colautti RI, Barrett SCH. 2013. Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant. Science. 342:364–366.
- Conservatoire d'espace naturels Haute-Normandie. 2012. Sauvetage de Viola hispida et Biscutella

- neustriaca en Val de Seine Projet LIFE-Nature n°06/NAT/F/137.
- Darling E, Samis KE, Eckert CG. 2008. Increased seed dispersal potential towards geographic range limits in a Pacific coast dune plant. New Phytol. 178:424–435.
- DeFalco LA, Bryla DR, Smith-Longozo V, Nowak RS. 2003. Are Mojave Desert annual species equal? Resource acquisition and allocation for the invasive grass *Bromus madritensis* subsp. *rubens* (Poaceae) and two native species. Am. J. Bot. 90:1045–1053.
- Eckert CG, Kalisz S, Geber MA, Sargent R, Elle E, Cheptou PO, Goodwillie C, Johnston MO, Kelly JK, Moeller DA, et al. 2010. Plant mating systems in a changing world. Trends Ecol. Evol. 25:35–43.
- Friedman J, Barrett SCH. 2008. High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). Ann. Bot. 101:1303–1309.
- Fuller DQ, Allaby R. 2009. Seed dispersal and crop domestication: shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation. Annu. Plant Rev. 38:238–295.
- Griffin PC, Willi Y. 2014. Evolutionary shifts to self-fertilisation restricted to geographic range margins in North American *Arabidopsis lyrata*. Ecol. Lett. 17:484–490.
- Grossenbacher D, Briscoe Runquist R, Goldberg EE, Brandvain Y. 2015. Geographic range size is predicted by plant mating system. Ecol. Lett. 18:706–713.
- Hargreaves AL, Eckert CG. 2014. Evolution of dispersal and mating systems along geographic gradients: Implications for shifting ranges. Funct. Ecol. 28:5–21.
- Harris GA. 1977. Root phenology as a factor of competition among grass seedlings. J. Range Manag. 30:172–177.
- Herlihy CR, Eckert CG. 2005. Evolution of self-fertilization at geographical range margins? A comparison of demographic, floral, and mating system variables in central vs. peripheral populations of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). Am. J. Bot. 92:744–751.
- Hoffmann AA, Sgrò CM. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. Nature 470:479–485.
- Huang F, Peng S, Chen B, Liao H, Huang Q, Lin Z, Liu G. 2015. Rapid evolution of dispersal-related traits during range expansion of an invasive vine *Mikania micrantha*. Oikos 124:1023–1030.
- Jump AS, Woodward FI. 2003. Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species. New Phytol. 160:349–358.
- Kilkenny FF, Galloway LF. 2012. Adaptive divergence at the margin of an invaded range. Evolution. 67:722–731.
- Letty J, Hivert J, Queney G, Aubineau J, Monnerot M, Marchandeau S. 2003. Évaluation de l'introgression génétique suite à un renforcement de population chez le lapin de garenne. Les

- Actes du BRG 4:101-114.
- MacLean SA, Beissinger SR. 2017. Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: a review and meta-analysis. Glob. Chang. Biol. 23:4094–4105.
- Miller J. 1976. Variation in populations of Claytonia perfoliata (Portulacaceae). Syst. Bot. 1:20–34.
- Moeller DA, Geber MA, Eckhart VM, Tiffin P. 2012. Reduced pollinator service and elevated pollen limitation at the geographic range limit of an annual plant. 93:1036–1048.
- Pannell JR. 2015. Evolution of the mating system in colonizing plants. Mol. Ecol. 24:2018–2037.
- Park DS, Ellison AM, Davis CC. 2018. Mating system does not predict niche breath. Glob. Ecol. Biogeogr. 27:804–813.
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37:637–669.
- Perglová I, Pergl J, Skálová H, Moravcová L, Jarošík V, Pyšek P. 2009. Differences in germination and seedling establishment of alien and native *Impatiens* species. Preslia 81:357–375.
- Pernès J. 1986. L'allogamie et la domestication des céréales: L'exemple du maïs (*Zea mays* L.) et du mil (*Pennisandum americanum* L.) K. Schum. Bull. la Soc. Bot. Fr. Actual. Bot. 133:27–34.
- Perry AL, Low P, Ellis JR, Reynolds JD. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science. 308:1912–1915.
- Phillips BL, Brown GP, Shine R. 2010. Life-history evolution in range-shifting populations. Ecology 91:1617–1627.
- Raffin J-P. 1990. Réflexions sur les conditions écologiques des réintroductions et renforcements de populations. Rev. d'Ecologie (Terre Vie) Suppl. 5:27–38.
- Rausch JH. 2008. The evolution of selfing, inbreeding depression, and polyploidy in the *Claytonia* perfoliata complex (Portulacaceae). Washingt. State Univ. Sch. Biol. Sci. PhD thesis.
- Ridley. 1931. The dispersal of plants throughout the world. Nature 127:399–400.
- Roach DA, Wulff R. 1987. Maternal effects in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 18:209-235.
- Smith KG, Pittaway L. 2008. Little smoky woodland caribou calf survival enhancement project. Rangifer:4–6.
- Steinbauer MJ, Grytnes JA, Jurasinski G, Kulonen A, Lenoir J, Pauli H, Rixen C, Winkler M, Bardy-Durchhalter M, Barni E, et al. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. Nature 556:231–234.
- Terrasse M. 1990. Réintroduction du Vautour fauve dans les grands causses et renforcement de population du Vatour Percnoptère. Rev. d'écologie suppl.5:213–225.
- Tingley MW, Monahan WB, Beissinger SR, Moritz C. 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. 106:19637–19643.

Vilà-Cabrera A, Premoli AC, Jump AS. 2019. Refining predictions of population decline at species' rear edges. Glob. Chang. Biol. in press.

RESUME

Les changements globaux observés au cours des dernières décennies peuvent être à l'origine de déplacements de l'aire de répartition géographique d'espèces biologiques. L'adaptabilité et la plasticité phénotypique conditionnent ces changements. La démographie des espèces et leurs capacités de dispersion déterminent leur capacité à coloniser des sites nouvellement favorables. Dans le cas de modification de répartition géographique, on peut s'attendre à observer le long de l'aire de répartition une variation des traits d'histoire de vie en relation avec la dynamique observée. En effet, la survie, la reproduction ainsi que la capacité de dispersion déterminent la réussite ou l'échec de l'implantation et du maintien d'une population. Les attendus théoriques prévoient alors qu'elles soient maximisées sur des fronts de colonisation. De fait, un faible taux de recrutement, une limitation en partenaires sexuels et la dépression de consanguinité, parmi d'autres facteurs, peuvent entrainer un déclin des populations, des extinctions locales, ou des échecs de colonisation. Sur des fronts de colonisation, on s'attend donc à observer une augmentation des capacités de dispersion et du taux d'autofécondation, une phénologie avancée, ainsi qu'une fécondité supérieure par rapport au centre de l'aire de répartition. Sur des fronts de rétractation, on peut s'attendre à une augmentation du taux d'autofécondation et à un investissement supérieur dans la survie, par rapport aux populations centrales. Comprendre l'évolution des traits d'histoire de vie en fonction de la dynamique des aires de répartition des espèces est donc primordial pour mieux comprendre l'évolution future de la biodiversité. Dans ce contexte, les variations spatiales de traits d'histoire de vie ont été caractérisées pour quatre espèces végétales en expansion ou en retrait dans le nord de la France : la Claytonie perfoliée (Claytonia perfoliata), la Cochléaire du Danemark (Cochlearia dania), le Crithme maritime (Crithmum maritimum) et la Pensée des dunes (Viola trivolor subsp. curtisit). Ces variations de traits d'histoire de vie ont été étudiées du centre vers la limite de leurs aires de répartition par le biais de mesures phénotypiques en milieu naturel et en jardin commun, et d'analyses de structure génétique spatiale pour deux espèces.

La dynamique de répartition de ces quatre espèces s'explique par des facteurs qui sont propres à la biologie de chacune, en interaction avec leur environnement. La Claytonie et la Cochléaire, toutes deux en expansion, présentent une forte pression de propagules sur leurs fronts de colonisation : tandis que la Claytonie présente un taux de germination plus important en limite d'aire de répartition, la Cochléaire présente quant à elle une augmentation de ses capacités de dispersion dans les populations de limite d'aire. Le Crithme maritime, en expansion dans la région, ne montre aucune variation de ses traits d'histoire de vie le long de son aire de répartition. De fait, toutes les populations montrent une forte capacité de colonisation, et l'analyse de la structure génétique spatiale de l'espèce indique un apport conséquent de migrants depuis et vers toutes les populations, via une dispersion à longue distance des diaspores. La Pensée des dunes, espèce en rétractation, montre une augmentation des niveaux d'autofécondation dans ses populations de limite d'aire, ce qui pourrait lui conférer une certaine assurance pour la reproduction. Toutefois, l'investissement reproducteur moins important dans ces populations pourrait, à long terme, nuire à leur persistance.

Au final, si chaque espèce montre des variations de traits d'histoire de vie conformes aux prédictions théoriques, aucune de ces prédictions ne s'applique à toutes les espèces. Il n'existe donc pas de syndrome évolutif de limite de répartition géographique et les réponses des espèces dépendent de leur biologie. Ces résultats ont donc des implications particulièrement appliquées en biologie de la conservation ainsi que pour la réalisation de projections de changements d'aire de répartition géographique.

ABSTRACT

Ongoing global changes may lead to shifts in the geographical range of biological species. Adaptive evolution and phenotypic plasticity will determine these shifts. The demography of the species and their dispersal capacities will also determine their ability to colonize newly favourable habitats. When geographical distributions are shifting, one can expect a variation in life history traits across the geographic range. Indeed, survival, reproduction and dispersal capacity will determine the success or failure of population establishment and persistence. These traits are thus theoretically expected to be maximized on colonization fronts because low recruitment rates, mate limitation and inbreeding depression, among other factors, can lead to population decline, local extinction, or colonization failure. On colonization fronts, we therefore expect to observe an increase in dispersal capacities and self-fertilization rate, advanced phenology, and higher fertility compared to populations located in the central part of the range. On retraction fronts, mate limitation can also drive selection for increased self-fertilization, and worsening habitat conditions can lead to higher investment in survival as compared to central populations. Understanding the evolution of life history traits in relation to species range dynamics is therefore essential to better understand the future evolution of biodiversity in the Anthropocene.

In this context, spatial variations of life history traits were characterized for four plant species that show expansion or retraction fronts in northern France: Miner' lettuce (*Claytonia perfoliata*), Danish scurvygrass (*Cochlearia danica*), Rock samphire (*Crithmum maritimum*) and Dune pansy (*Viola tritolor* subsp. *curtisii*). Variations of life history traits were surveyed from the core to the edge of their geographic ranges by using phenotypic measurements in the natural environment and in the common garden and by analysing the spatial genetic structure for a subset of two species.

The geographical range dynamics of these focal species were explained by species-specific factors in interaction with their respective environment. Miner's lettuce and Danish scurvygrass, both expanding in northern France, showed high propagule pressure on their colonization fronts: while Miner's lettuce exhibited a higher germination rate at the edge of its range, marginal populations of Danish scurvygrass showed an increase in dispersal capacities. Rock samphire, which is expanding northwards, showed no variation in its life history traits along its geographical range. All populations may show a high capacity for successful colonization and analyses of spatial genetic structure indicated large amount of gene flow among populations *via* long-distance dispersal events of diaspores. Lastly, the retracting populations of Dune pansy showed an increase in selfing rate that may provide some reproductive assurance. However, their lower reproductive output could threaten their long-term persistence.

Altogether, while each species shows variations in life history traits consistent with theoretical predictions, trait variations appeared to be idiosyncratic. This suggested that no common evolutionary syndrome occurred in expanding or receding range edges and that species' responses mostly depend on their specific biology. These results have therefore important implications relevant to conservation biology and to forecasting of geographical range shifts under rapidly changing environments.