



Faculty of Sciences  
Department of Environmental Sciences and Management  
Unit of Plant Taxonomy and Conservation Biology

(E. Sérusiaux)

From Engler's relictualism model to Wallace's  
dynamic interchange model: Genetic structure and  
gene flow between Macaronesian islands and the  
neighboring continents in the heathers *Erica arborea*  
and *Erica scoparia*

Final work defended by Aurélie Désamored  
In order to get the diploma of Master in Biology  
Organism Biology and Ecology

Supervisors: A. Vanderpoorten (ULG) and M. Carine (NHM)

Photo: A. Désamored

## Résumé

L'intérêt des îles en biogéographie et en biologie évolutive, lié à leur isolement géographique et leur dynamisme écologique associé à leur activité volcanique, est bien connu depuis Darwin et son étude sur les pinsons des Galápagos. La Macaronésie, qui peut être définie comme un concept biogéographique regroupant quatre archipels de l'Atlantique Nord (les Açores, les Canaries, Madère et les Selvagens) sur base de leurs spectaculaires taux d'endémisme, offre un modèle particulièrement intéressant car, contrairement aux îles Pacifiques, les îles macaronésiennes présentent une histoire volcanique plus complexe et sont plus proches du continent.

Historiquement, l'origine de l'endémisme macaronésien a été attribuée à la théorie relictualiste d'Engler, selon laquelle, la flore macaronésienne serait une relictue d'une flore Tertiaire étendue en Europe et en Afrique du Nord et qui aurait trouvé refuge en Macaronésie suite à la désertification du Sahara et aux événements glaciaires du Quaternaire. C'est cette théorie qui est testée sur deux espèces prépondérantes de la Laurisylve endémique de Macaronésie, *Erica arborea* et *Erica scoparia*.

*Erica arborea* est un candidat idéal pour tester l'hypothèse selon laquelle la flore macaronésienne peut être regardée comme un « fossile vivant » pour deux raisons majeures. Premièrement, cette espèce présente une distribution disjointe en Macaronésie, en Europe et sur des sommets d'Afrique centrale et orientale suggérant fortement un événement de vicariance ancienne. Deuxièmement, et au contraire de nombreux cas de radiations spectaculaires observés chez de nombreux autres éléments de la flore macaronésienne, cette espèce ne s'est pas diversifiée localement, selon un processus qui rappelle les extinctions massives caractéristiques des lignées des exemples typiques de fossiles vivants. La comparaison avec *Erica scoparia* est intéressante car cette espèce présente une distribution similaire bien qu'on ne la retrouve pas sur le continent Africain, de plus celle-ci présente une apparente diversification morphologique en sous-espèces sur les îles macaronésiennes.

Au cours de la présente étude, les patterns phylogéographiques de ces deux espèces ont été contrastés pour répondre à ces questions principales :

- 1) Pourquoi *Erica arborea* n'a pas divergé et ne s'est pas diversifiée sur les îles contrairement à la plupart des angiospermes insulaires ? *E. arborea* et *E. scoparia* peuvent-elle réellement être interprétées comme fossiles Tertiaires ?
- 2) Comment peut-on interpréter le pattern de distribution disjointe caractéristique d'*E. arborea* ? Est-ce dû à la contraction d'une aire ancestrale ou à une récente colonisation suivie d'une expansion ? Les deux espèces présentent-elles la même histoire biogéographique ?

Pour répondre à ces questions, 105 spécimens d'*E. arborea* et 31 d'*E. scoparia* ont été respectivement échantillonnés de manière à couvrir l'entièreté de leur aire de distribution. Chaque échantillon a été génotypé sur quatre marqueurs moléculaires

chloroplastiques, l'espaceur *atpB-rbcL*, les régions *trnH-psbA*, *matK* et le gène *rpl16*. Les données ont été analysées en partitionnant la variance des fréquences alléliques dans et entre les populations à l'aide de statistiques F et N, d'analyses phylogénétiques et d'analyses en réseau, et d'une analyse de dispersion/vicariance (DIVA).

Un résultat totalement inattendu est apparu à l'issue du génotypage de certains individus qui présentent, dans leur génome chloroplastique, une copie allélique d'*E. arborea* et une seconde d'*E. scoparia*. Cette observation suggère que l'hétéroplasmie observée chez ces individus est d'origine hybridogène. Elle réfute l'hypothèse traditionnellement admise d'un génome chloroplastique dans lequel les gènes seraient présents en une seule copie d'origine maternelle. Par ailleurs, la présence des deux copies parentales chez trois gènes, mais d'une unique copie issue d'*E. scoparia* dans le gène *rpl16*, suggère que le génome chloroplastique peut recombiner. Ces deux observations battent en brèche deux hypothèses solidement implantées sur les caractéristiques du génome chloroplastique et ont des conséquences majeures pour l'analyse des séquences d'ADN chloroplastique qui sont discutées.

D'un point de vue phylogéographique, les résultats obtenus permettent de voir que, contrairement à l'hypothèse relictualiste d'Engler, *E. arborea* et *E. scoparia* seraient arrivées récemment en Macaronésie à partir de l'Europe. *Erica scoparia* présente une grande diversité sur les Açores, tandis qu'*Erica arborea* ne s'est pas du tout diversifiée en Macaronésie. L'hypothèse la plus plausible de cette non-diversification est une colonisation extrêmement récente de l'espèce. En effet, la reconstruction des aires d'origine de l'espèce et de son patron de recolonisation post-glaciaire suggère que l'espèce a survécu au Quaternaire dans deux refuges au Nord de la Péninsule Ibérique et en Afrique de l'Est. La recolonisation de l'Europe s'est opérée à partir du refuge africain via l'Asie du Sud-Ouest, puis selon une progression d'est en ouest. L'Ouest de l'Afrique du Nord et la Macaronésie sont donc les deux dernières régions touchées par cette vague de recolonisation, ce qui explique que la diversité génétique de l'espèce dans ces deux régions soit minimale. Les résultats suggèrent donc que des phénomènes récents de dispersion puissent imiter un patron de distribution a priori compatible avec les attendus d'une hypothèse relictualiste.

Il apparaît ainsi qu'*E. arborea* et *E. scoparia* sont en pleine expansion et montrent même en Macaronésie le syndrome propre aux espèces invasives, à savoir une diversité génétique très basse et une rapidité d'expansion favorisée par la dégradation des habitats. La laurisylve macaronésienne apparaît dès lors comme une formation composée de relictés Tertiaires, mais également d'un ensemble d'espèces d'origine beaucoup plus récente.