

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I	
PROBLÉMATIQUE ET ÉTAT DES CONNAISSANCES	3
1.1 Introduction.....	3
1.2 Espèces étudiées: <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	11
1.3 Répartition spatio-temporelle des mousses.....	12
1.4 Diversité génétique des mousses et flux de gène.....	15
1.5 Objectif.....	23
1.6 Questions de recherche et hypothèses.....	24
CHAPITRE II	
LES MODES DE REPRODUCTION ET DE DISPERSION INFLUENCENT-ILS LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE CHEZ LES BRYOPHYTES, TETRAPHIS PELLUCIDA ET DICRANUM FUSCESCENS	26
RÉSUMÉ	27
2.1 Introduction.....	28
2.2 Matériel et méthodes	30
2.2.1 Sites de collecte et échantillonnage	30
2.2.2 Analyse génétique.....	33
2.2.2.1 Extraction de l'ADN.....	33
2.2.2.2 Amplification de l'ADN par la technique PCR-ISSR.....	34

2.2.2.3 Électrophorèse sur gel d'agarose	36
2.2.3 Analyses des marqueurs ISSRs.....	37
2.3 Résultats	38
2.3.1 Taux de polymorphisme des marqueurs ISSRs	38
2.3.2 Diversité allélique et haplotypique	41
2.3.3 Diversité génétique des populations	41
2.3.3.1 Richesse et diversité allélique.....	41
2.3.3.2 Variance génétique	43
2.3.4 Diversité génétique à l'échelle des placettes.....	46
2.3.4.1 Richesse et diversité allélique.....	46
2.3.4.2 Variance génétique	46
2.4. Discussion	51
2.4.1 Variation génétique	51
2.4.2 Structure génétique des populations	54
2.5. Conclusion	57
Références bibliographiques	58
CONCLUSION GENERALE.....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	68

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Cycle de vie haplodiplophasique des bryophytes modifié d'après Crawford <i>et al.</i> , (2009) (A) espèce monoïque: système d'accouplement autogamie, (B et C) espèce dioïque: système d'accouplement allogamie (Pichonet, 2011). ...	8
1.2 Cycle de reproduction des bryophytes [Image].	10
1.3 (a) <i>Tetraphis pellucida</i> , une mousse acrocarpe de très petite taille, à maturité le sporophyte devient brun rougeâtre (b) <i>Tetraphis pellucida</i> , avec des gemmae situés à l'extrémité des pousses gemmifères (c) et (d) <i>Dicranum fuscescens</i> , une mousse acrocarpe de taille moyenne à grande (allant à 10 cm), se présentant en touffes denses (Photos de Michael Lüth).	12
2.1 Localisation des populations de <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i> récoltées dans le domaine de la pessière à mousses du Nord-du-Québec.	32
2.2 a) Plan d'échantillonnage du matériel végétal (<i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>) Populations 1 et 3: Lebel-sur-Quévillon, Population 2: La Sarre, P1: placette 1, P2: placette 2, P3: placette, b) Prélèvement des individus des colonies échantillonnées.	33
2.3 Principe de la technique ISSR.	35
2.4 Gels d'agarose 1,5 % a) amorce UBC 811 chez cinq individus de <i>Tetraphis pellucida</i> de la population 1 et b) amorce UBC 812 chez cinq individus de <i>Dicranum fuscescens</i> de la population 1, L: Marqueur de taille 100pb (VWR)..	37

2.5	Analyse en coordonnées principales à l'échelle des populations des deux espèces <i>Tetraxis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i> (rouge: Population 1 Lebel-sur-Quévillon, bleue: Population 2 La Sarre, noire: Population 3 Lebel-sur-Quévillon).....	45
2.6	Analyse en coordonnées principales à l'échelle des placettes de <i>Tetraxis pellucida</i> et de <i>Dicranum fuscescens</i> (rouge: placette 1, bleue: placette 2, noire: placette3) (Populations 1 et 3 Lebel-sur-Quévillon, Population 2 La Sarre).....	50

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Exemples d'études réalisées sur la diversité génétique des bryophytes en utilisant les marqueurs isoenzymatiques, RAPD et ISSR.....	17
2.1 Caractéristiques des sites d'étude choisis dans le domaine de la pessière à mousses du Nord-du-Québec: La Sarre et de Nord de Lebel-Sur-Quévillon (Chaieb <i>et al.</i> , 2015).....	31
2.2 Les sept amorces ISSRs utilisées.....	36
2.3 Pourcentage de polymorphisme des marqueurs ISSRs, le nombre et la taille des allèles générés par chaque amorce des populations étudiées de deux espèces <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	39
2.4 Nombre d'haplotypes et de clones dans les populations étudiées pour <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	42
2.5 Fréquence et variabilité allélique observées à l'échelle des populations chez <i>Tetraphis pellucida</i> et chez <i>Dicranum fuscescens</i>	43
2.6 Analyse hiérarchique de variance moléculaire (AMOVA) des populations de <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	44
2.7 Fréquence et variabilité allélique observées à l'échelle des placettes chez <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	47
2.8 Analyse hiérarchique de variance moléculaire (AMOVA) à l'échelle des placettes chez <i>Tetraphis pellucida</i> et <i>Dicranum fuscescens</i>	48

RÉSUMÉ

L'habitat des mousses épixyliques (qui poussent sur le bois) est discontinu à l'échelle spatio-temporelle et caractérisé par la présence de microîlots connectés ou non entre eux. Lorsque les populations localement indépendantes sont interconnectées par le mouvement d'individus lors de la dispersion des propagules, elles forment une métapopulation. Le maintien de celle-ci est dépendant de deux facteurs: la dynamique de la population (mode de reproduction et de dispersion) et les caractéristiques du micro-habitat (la disponibilité, la durée de vie et la taille de substrat). Ensemble, ces facteurs définissent l'organisation spatiale de la métapopulation. Deux modes de reproduction, asexuée et sexuée, sont présents chez les mousses. La propagation asexuée (par des propagules, des gemmae etc.) engendre des individus génétiquement identiques, généralement à proximité de la colonie mère. La reproduction sexuée (par des spores) donne des individus génétiquement différents qui peuvent se disperser à plus grandes distances. L'objectif du projet vise à mieux comprendre l'organisation spatiale de la diversité génétique de deux mousses: une espèce à reproduction mixte, *Tetraphis pellucida* et une espèce à dominance sexuée, *Dicranum fuscescens*. Des échantillons de ces espèces de mousse ont été récoltés dans des forêts du Nord-du-Québec. Le polymorphisme génétique a été analysé à l'aide de marqueurs moléculaires (ISSR- Inter Sequence Simple Repeat) à trois échelles: la colonie, la placette et la population. La diversité génétique mesurée avec l'indice de diversité H (diversité des haplotypes) est similaire chez les deux espèces étudiées et varie entre 0,1 et 0,3. Le taux de polymorphisme des loci ISSR est relativement élevé et se situe entre 41,57% et 92% avec une valeur moyenne de 71,94%. L'analyse de variance moléculaire (AMOVA) révèle que la majorité de la variance génétique se situe à l'intérieur des populations (77% pour *T. pellucida* et 78% pour *D. fuscescens*), alors que 23% et 22% de la variance se retrouve entre les populations respectivement pour *T. pellucida* et *D. fuscescens*. Les résultats démontrent que la propagation végétative est limitée à l'échelle de la colonie. Sept et dix clones formés chacun de 2 à 5 ramets ont été détectés respectivement pour *T. pellucida* et pour *D. fuscescens*. Pour les deux espèces, les individus d'une même population sont génétiquement plus proches entre eux. Bien que *T. pellucida* soit une espèce à reproduction mixte, la diversité génétique est similaire à *D. fuscescens*, une espèce à dominance sexuée. En conclusion, les événements de reproduction sexuée, même à faible fréquence, et les mutations somatiques, semblent

suffisants pour maintenir une diversité génétique similaire entre les populations des deux espèces. Les résultats sont discutés en relation avec les enjeux de conservation de la diversité génétique de ces espèces spécialement lors de l'élaboration de plans d'aménagement forestier durable.

MOTS-CLES: mousse, mode de reproduction, marqueurs microsatellites, diversité génétique, structure génétique.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Au Québec, les forêts jouent un rôle de premier plan tant du point de vue économique, social qu'environnemental. Elles comptent un territoire de plus de 761 100 km², soit 2 % des forêts mondiales (MFFP, 2009). Depuis plusieurs années déjà, l'aménagement forestier est passé d'une simple exploitation de la matière ligneuse vers une gestion écosystémique de l'ensemble des ressources forestières. Selon le Conseil canadien des ministres des forêts (1992), l'aménagement forestier durable vise à maintenir et à améliorer à long terme la santé des écosystèmes forestiers en faveur de tous les êtres vivants. L'aménagement écosystémique vise à conserver la diversité biologique tout en exploitant les forêts. Ceci est garanti par le maintien de l'état de la biodiversité et la viabilité des écosystèmes en diminuant l'écart entre les forêts aménagées et les forêts naturelles (MFFP, 2009).

La conservation de la biodiversité des écosystèmes dans la forêt boréale est souvent abordée suivant les principes d'application des filtres brut et fin. Le filtre brut privilégie l'approche globale de protection des habitats (gestion à l'échelle de l'écosystème). Le filtre fin, quant à lui, propose des mesures plus ciblées qui s'appliqueront à une espèce ou des populations dont la survie n'est pas assurée même à la suite de l'application du filtre brut (Hunter *et al.*, 1988, Hunter, 1991). L'approche du filtre brut demande à ce que tous les stades de développement forestiers soient maintenus dans les paysages aménagés et cela dans des proportions équivalentes à celles observées sous un régime de perturbations naturelles (Bergeron *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2000). En forêt boréale cette approche souligne l'importance de maintenir dans le paysage des peuplements de fin de succession (vieilles forêts) ou des peuplements qui ont largement dépassé l'âge de la récolte commerciale (Bergeron et Harper, 2009). Toutefois au

Québec et au Canada les niveaux actuels de biodiversité des vieilles forêts sont peu connus, particulièrement en ce qui a trait aux organismes dits cryptiques, dont les plantes vasculaires. Par ailleurs, la notion de biodiversité est complexe et ne se limite pas à une liste d'espèces, mais intègre différents niveaux de diversité biologique dont i) les gènes, ii) les espèces et iii) les écosystèmes (Lepart, 1997). La plupart des études s'intéressent à la diversité spécifique, qui est le niveau le plus facile à étudier, tant au plan pratique qu'au plan théorique.

Le présent projet s'articule autour d'une programmation de recherche plus vaste qui vise à mieux documenter les niveaux de diversité biologique de différents groupes taxonomiques se retrouvant dans les vieilles forêts en milieu boréal soit; les plantes vasculaires et vasculaires, les oiseaux et les invertébrés. Les organismes vivants jouent un rôle dans les processus écosystémiques et présentent un potentiel de sensibilité aux changements de structure de la forêt.

CHAPITRE I

PROBLÉMATIQUE ET ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.1 Introduction

Durant la dernière décennie, des efforts ont été entrepris afin d'étudier la diversité biologique et les attributs structuraux associés aux vieilles forêts au sein des domaines écologiques de la forêt boréale québécoise. Ceci est justifié par le fait que le cycle de feu relativement long >150 ans (Bergeron *et al.*, 2004) dans certaines régions, façonne la forêt boréale québécoise engendrant ainsi des proportions de vieilles forêts relativement élevées. Sous le régime de perturbations naturelles, les vieilles forêts sont abondantes alors que les régimes d'aménagement forestier actuels engendrent une baisse de la proportion relative des vieilles forêts comparativement aux proportions historiques. Les pratiques sylvicoles rajeunissent passablement les paysages forestiers, augmentant ainsi la proportion de jeunes forêts et diminuant considérablement l'importance régionale des forêts âgées (Cyr *et al.*, 2009).

Ce changement majeur au sein du couvert forestier risque d'avoir des répercussions sur la diversité biologique. La diversité biologique des forêts âgées diffère de celle rencontrée dans les forêts jeunes et matures. Généralement, la richesse des organismes comme les lichens, les hépatiques et les sphaignes augmente dans les peuplements au fil du temps (Boudreault *et al.*, 2002). Le même phénomène est observé pour les champignons saprophytes dans les vieux peuplements comparativement aux peuplements matures issus de coupes (Tremblay *et al.*, 2007). Une des conséquences

de l'aménagement forestier est un rajeunissement du paysage et avec la récolte des peuplements vieux et matures les espèces associées aux vieilles forêts sont à risques accrus.

Les connaissances de la biodiversité des organismes sont indispensables pour la biologie de la conservation des espèces. La conservation de tous les stades de développement forestiers des vieilles forêts a un intérêt particulier pour le public et la communauté scientifique depuis des décennies. La conservation est apparue en réponse à une demande politique croissante pour faire face à la perte dramatique de la biodiversité et la nécessité de prendre des mesures en vue d'anticiper, de prévenir et d'inverser cette tendance (Hallingback et Tan, 2014). Le développement du concept de biologie de la conservation est étroitement lié à celui de la biodiversité. Cette biodiversité est définie par la diversité biologique comme la variabilité des organismes vivants de toutes les sources et les complexes écologiques dont ils font partie (Hallingback et Tan, 2014). Dans cette idée de la conservation, les bryophytes ont été largement négligées au départ. La situation a toutefois évolué récemment et a entraîné une prise de conscience sur la nécessité d'inclure les bryophytes dans les programmes de conservation. Les bryophytes sont les éléments les plus visibles dans le paysage boréal, elles jouent un rôle écologique important en termes d'équilibre de l'eau, contrôle de l'érosion et du budget de l'azote, ainsi que tout simplement en fournissant des habitats pour d'autres organismes (Lindo Gonzalez, 2010). En outre, les bryophytes ont des propriétés biologiques qui les rendent plus vulnérables aux changements environnementaux que beaucoup d'autres groupes de plantes. Ces propriétés comprennent une dépendance à une humidité élevée de microclimat et un processus de reproduction et de l'établissement de la population fortement dépendante et subordonné à des conditions environnementales. Aujourd'hui, beaucoup de gens sont conscients que le paysage est modifié et que cette modification préjudiciable du paysage semble se poursuivre (Vié *et al.*, 2009). Cette modification est le facteur principal de menace qui est à l'origine de la baisse du nombre d'espèces de bryophytes. La baisse peut être

causée directement par la déforestation, la remise en état des terres, l'urbanisation, la construction de routes, la construction de barrages, l'exploitation minière, l'industrie de la tourbe, le surpâturage et de nombreuses autres activités humaines (Hallingback et Tan, 2014). Ces modifications de l'habitat, dans de nombreux cas, mènent rapidement à des changements dans les conditions d'air et du sol, qui créent des impacts négatifs supplémentaires contre la survie de bryophytes (Hallingback et Tan, 2014).

Ce projet de maîtrise fait partie d'un plus vaste projet dont l'objectif est la caractérisation de la dynamique de vieilles forêts et la biodiversité dans deux territoires localisés au Nord-du-Québec. La caractérisation et l'évaluation de la structure de chaque territoire fournissent des informations précieuses sur la biodiversité des vieilles forêts. Les données peuvent être utilisées pour raffiner l'approche de filtre brut et identifier les espèces pouvant être considérées comme des indicateurs des vieilles forêts, ainsi que de fournir des connaissances sur les espèces qui nécessitent une protection supplémentaire suivant l'approche de filtre fin (Hunter *et al.*, 1988, Drapeau *et al.*, 2009).

Notre étude s'intéresse spécifiquement à évaluer le niveau de diversité génétique de deux espèces de bryophytes (mousses) du Nord-du-Québec. Les bryophytes montrent une sensibilité particulière dans les changements des microclimats, lesquels sont associés aux changements structuraux de paysage (Hallingback et Tan, 2014). Le changement structural de paysage influence l'organisation spatiale des plantes vasculaires et invasculaires. Par exemple, chez les bryophytes, la présence et l'expansion de *Sphagnum* spp. sur la couche auparavant dominée par des mousses hypnacées sont associées aux changements de sol tels que l'accumulation de la matière organique et la montée de la nappe phréatique (Glebov et Korzukhin, 1992). L'équilibre du milieu assure la présence et la continuité des certains organismes. Dans ce contexte la préservation des écosystèmes à l'échelle du peuplement semble être une approche essentielle pour la conservation de la biodiversité.

La diversité biologique intègre différents niveaux, dont les gènes, les espèces et les écosystèmes. La présente étude s'intéresse à la diversité génétique. Cette diversité définit la diversité spécifique et celle des écosystèmes. Elle est essentielle à la survie des espèces lorsque des changements environnementaux surviennent (pathogènes, changements climatiques, etc.). Selon l'histoire de la colonisation, l'âge de la population, la répartition géographique et le mode de propagation, les populations possèdent des niveaux de variabilité génétique différents susceptibles d'influencer leur potentiel d'adaptation (Gotelli, 1991; Leibold *et al.*, 2004). L'essor de la génétique constitue une grande avancée en biologie de la conservation, parce qu'elle apporte des informations importantes sur le cycle de vie ou la démographie (Awise *et al.*, 1998), et surtout parce qu'elle permet d'appréhender la structure génétique des populations et leur diversité génétique. La conservation d'une espèce dépasse la simple connaissance du nombre total d'individus présents ou menacés. Elle dépend aussi de sa diversité génétique et de sa capacité à maintenir cette diversité d'une génération à l'autre. Une espèce, ayant une forte diversité génétique et un effectif important, aura une probabilité d'extinction faible comparativement à une espèce proche ayant un effectif globalement plus important, mais une diversité génétique plus faible.

1.1 Biologie des mousses

Les bryophytes sont le second plus grand groupe du règne végétal. Elles sont des plantes omniprésentes, de petites tailles, persistantes écologiquement grâce à leur capacité à coloniser différents types de substrats comme les rochers, le sol, les troncs et les feuilles des arbres ainsi que le bois mort. Elles comprennent plus de 15 000 espèces (Frahm, 2009). Elles ont évolué distinctement des algues et des plantes vasculaires pour occuper maintenant un phylum (Frahm, 2009). Des études récentes sur l'ultrastructure et la diversité génétique confirment que les bryophytes renferment trois lignées évolutives séparées: les mousses (Classe *Bryophyta*), les hépatiques (Classe *Marchantiophyta*) et les anthocérotes (Classe *Anthocerotophyta*) (Shaw *et al.*,

2011). La taille de génome des mousses est moins variable que celle des angiospermes. L'examen de 273 accessions issues de 132 taxons différents montre que la variation de l'ADN est de 12 fois le contenu du génome haploïde, comparativement à 1000 fois chez les angiospermes (Voglmayr, 1998, 2000). Plus de 80% des espèces de mousses déjà étudiées ont un génome haploïde et le nombre de chromosomes varie d'une espèce à l'autre (par exemple *Dicranum fuscescens* $n=12$, *Tetraphis pellucida* $n=7$).

Leur cycle de vie se caractérise par l'alternance de deux phases, une phase gamétophytique haploïdique (n) pérenne où se fixe la seconde phase sporophytique annuelle qui est diploïde ($2n$). Quand il s'agit du mode sexué, le cycle commence par le gonflement de l'anthéridium qui s'ouvre pour libérer les anthéridies haploïdes, des spermatozoïdes (n), peu importe le système d'accouplement, monoïque ou dioïque (Figure 1.1), les anthéridies atteignent les archégonies qui sécrètent un mucilage pour les piéger et facilitent ainsi la fécondation. La dispersion des spermatozoïdes se fait sur de distances relativement courtes, habituellement de quelques millimètres à quelques centimètres (Andersson, 2002; Wyatt, 1992), mais parfois sur plus de quelques mètres (Van der Velde *et al.*, 2001b). Un zygote à $2n$ se forme et la division réductionnelle produit des sporogones. La croissance des sporophytes se termine par la formation des spores haploïdes dans la capsule. À maturité, la capsule se dessèche entraînant son ouverture et la dispersion des spores par le vent (Figure 1.2).

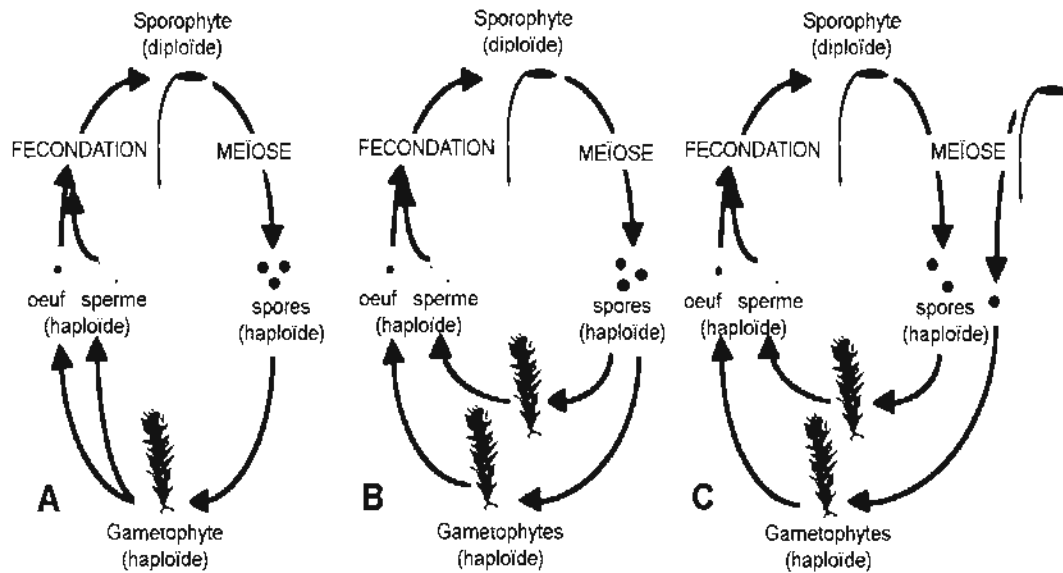


Figure 1.1 Cycle de vie haplodiplontique des bryophytes modifié d'après Crawford *et al.*, (2009) (A) espèce monoïque: système d'accouplement autogamie, (B et C) espèce dioïque: système d'accouplement allogamie (Pichonet, 2011).

La dispersion des spores des bryophytes n'est pas encore bien comprise. Certaines études révèlent qu'une fraction significative des spores se disperse à quelques mètres (Lönnell *et al.*, 2012; Pohjamo *et al.*, 2006). En revanche, d'autres travaux ont montré que plusieurs espèces de bryophytes se dispersent efficacement sur plusieurs kilomètres (Löbel *et al.*, 2006; Sundberg *et al.*, 2006; Miller et McDaniel, 2004). Les données empiriques sur les distances réelles de dispersion des spores, spécialement sur de longues distances, demeurent jusqu'à présent fragmentaires (Cain *et al.*, 2000). Les conditions environnementales dont entre autre le vent (Nathan *et al.*, 2002) ainsi que la morphologie des spores (forme, taille, poids) (Gams, 1973) influencent leur potentiel de dispersion. Différents auteurs suggèrent que les spores dont la taille varie de 10–50 μm (Hill *et al.*, 2007) sont plus faciles à disperser. Une fois la spore déposée sur un substrat, deux trajectoires sont possibles.

Dans le premier cas, les spores ne germent pas formant ainsi une banque de diaspores (During, 1997, 2001). Bien que nos connaissances sur la dormance chez les bryophytes soient limitées, ces banques joueraient un rôle particulièrement important dans la dynamique de population de ces espèces comme une sorte d'adaptation à la non-disponibilité d'habitats et aux fluctuations environnementales (During, 1997, 2001).

Dans le second cas, les spores se trouvent dans des conditions environnementales favorables et sont physiologiquement prêtes à germer. À partir d'une seule cellule, un système filamenteux se développe créant ainsi le protonéma. Chaque protonéma est formé par des filaments caulonémaux horizontaux et des filaments chloronémaux verticaux. Le protonéma s'étend sur plusieurs centimètres pour former des bourgeons formant le gamétophyte. Plusieurs pousses se développent pour former la colonie et le cycle de vie reprend de nouveau (Crawford *et al.*, 2009; Frahm, 2009; Glime, 2007).

Dans certaines circonstances et chez certaines espèces, la reproduction sexuée est très peu probable, voire impossible, comme dans le cas des colonies unisexuées. La survie est alors assurée uniquement par la propagation végétative. Plusieurs modes de propagation végétative existent, le plus simple étant la fragmentation. Une partie du gamétophyte se détache et se dépose dans un nouvel habitat permettant ainsi sa croissance. Dans le cas d'autres espèces de bryophytes se sont des minuscules propagules appelées des gemmae, qui peuvent être une seule cellule ou un amas de cellules. Plusieurs espèces comme *Anastrophyllum hellerianum*, *Scapania* spp. et *Dichodontium pellucidum* produisent des petits gemmae (10 à 25 μm de diamètre). D'autres comme *Lejeuneaceae*, *Radula*, *Marchantia*, *Tetraphis pellucida* se reproduisent par des plus grandes gemmae telles que les gemmae disciformes pluricellulaires (Kimmerer, 1993). Les propagules végétatives sont généralement trop volumineuses pour être transportées par le vent, donc elles se dispersent sur de courtes distances. Généralement, l'eau, les insectes et les animaux facilitent la dispersion des propagules à des distances variant de quelques centimètres à des mètres (Egunyomi,

1978). La prolifération végétative assure l'augmentation de la densité de la source coloniale sur un espace restreint. En contrepartie, la multiplication sexuée permet de coloniser des nouveaux milieux (Korpelainen *et al.*, 2011) à distance variant de quelques mètres (Lönnell *et al.*, 2012; Pohjamo *et al.*, 2006) à quelques kilomètres (Miller et McDaniel, 2004) ou des centaines de kilomètres (Sundberg, 2013).

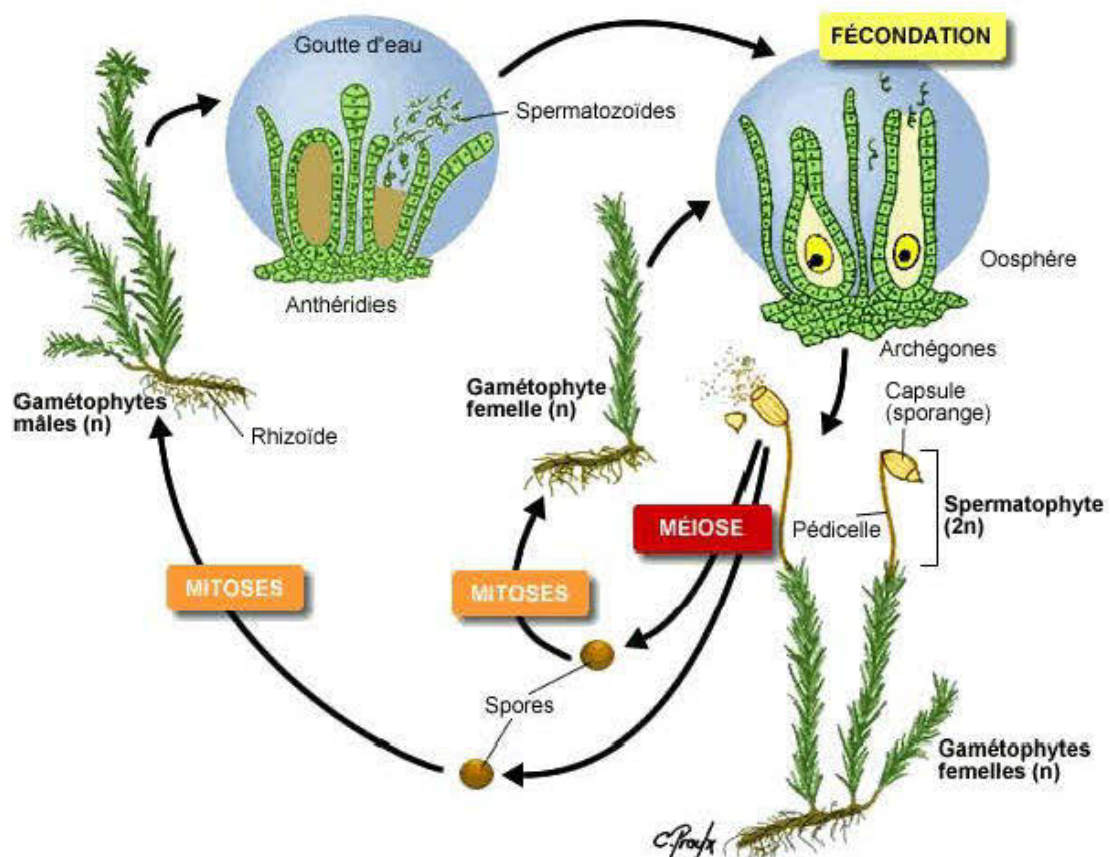


Figure 1.2 Cycle de reproduction des bryophytes [Image].

1.2 Espèces étudiées: *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*

Tetraphis pellucida est une espèce typique de l'hémisphère nord qui colonise le bois mort et la surface des troncs d'arbre (Figure 1.3 a et b). Cette espèce est à reproduction mixte (Müller et Frahm, 1987). Elle peut se reproduire aussi bien à l'aide de spores (mode sexué) que des gemmae (mode asexué). L'adoption d'un mode de reproduction n'est pas reliée aux conditions environnementales, mais plutôt à la densité de la colonie (Kimmerer, 1991a, 1991b). À faible densité une colonie se multipliera davantage de façon asexuée, par des gemmae, alors qu'à forte densité la reproduction sexuée sera privilégiée (production de sporophyte). La flexibilité dans le mode de reproduction pourrait accroître la capacité de cette espèce à persister dans un environnement changeant et lui confère une capacité compétitive remarquable pour exploiter le milieu (Kimmerer, 1991b, 1993). La distance de dispersion via des spores varie de quelques centimètres jusqu'à 2 mètres (Kimmerer, 1991b). En contrepartie, la dispersion végétative via des gemmae peut atteindre jusqu'à 10 cm grâce au transport de celles-ci par l'eau de pluie ou des invertébrés (Kimmerer, 1991a).

Dicranum fuscescens est une espèce boréo-montagnarde très répandue en Amérique du Nord. C'est une mousse de taille moyenne à grande (jusqu'à 10 cm) (Figure 1.3 c et d). Les plants femelles de cette espèce sont plus grands que les plants mâles et sont portés soit sur le même pied (monoïque) soit sur deux pieds séparés (dioïque) (Bellolio de Trucco, 1978). La reproduction végétative spécialisé est presque absente ou occasionnelle (Bellolio de Trucco, 1978). Elle se fait via des pseudophylles caduques et très rarement via des tubercules des rhizoïdes. En revanche, la reproduction sexuée se fait par des spores dont la taille varie de 14 à 24 μm (Müller et Frahm, 1987).

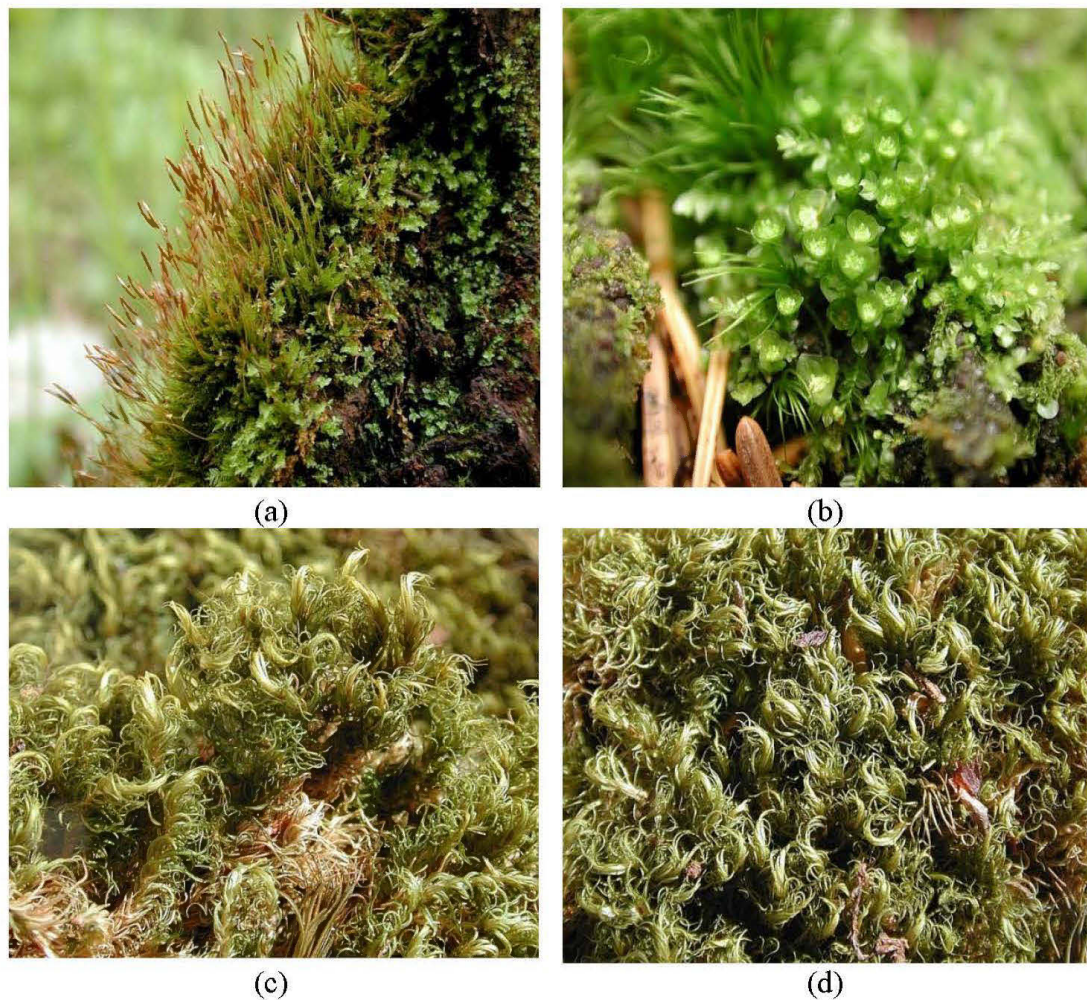


Figure 1.3 (a) *Tetraxis pellucida*, une mousse acrocarpe de très petite taille, à maturité le sporophyte devient brun rougeâtre (b) *Tetraxis pellucida*, avec des gemmae situés à l'extrémité des pousses gemmifères (c) et (d) *Dicranum fuscescens*, une mousse acrocarpe de taille moyenne à grande (allant à 10 cm), se présentant en touffes denses (Photos de Michael Lüth).

1.3 Répartition spatio-temporelle des mousses

La répartition spatiale des bryophytes dans l'habitat dépend de la capacité de chaque espèce à s'établir et se multiplier. La répartition des populations des bryophytes varie considérablement à l'échelle spatiale, dont la taille d'occupation de milieu peut varier

de quelque cm² jusqu'à des km² dans les marais et les forêts (Söderström, 1988; Söderström et Herben, 1997). Certaines espèces colonisent des troncs d'arbres en décomposition dans les forêts d'épinettes où la microrépartition est reflétée par la répartition du bois mort dans les peuplements forestiers (Söderström et Herben, 1997). Les habitats susceptibles d'être colonisés par les bryophytes peuvent être disponibles soit en permanence comme les tourbières et les roches soit pour une durée limitée, comme le bois mort et les excréments d'animaux. De façon générale, la disparition des substrats entraîne l'extinction locale de la population (Marino, 1991; Söderström, 1988). Toutefois, l'extinction peut être observée aussi dans des localités où les substrats sont toujours présents. Plusieurs espèces disparaissent individuellement sur le bois mort en décomposition avant même la disparition complète du substrat. Chez *Ptilidium pulcherrimum*, une colonie sur cinquante, disparaît sur une période de quatre ans (Jonsson et Söderström, 1988). Dans de telles conditions, l'extinction peut être due à des événements aléatoires dans la dynamique de la population ou à une force externe (Söderström et Herben, 1997), comme le piétinement d'un orignal (Jonsson et Söderström, 1988).

L'habitat de certaines mousses se trouve fragmenté et discontinu dans le temps et dans l'espace (Herben *et al.*, 1994). Cette dynamique spatio-temporelle limite ainsi la capacité de certaines espèces à se maintenir à l'intérieur d'un tel système. La persistance d'une espèce dans ces conditions dépend des processus de colonisation/extinction de la population à l'intérieur et entre les microhabitats (Hanski, 1982; Verboom *et al.*, 1991). La survie d'une espèce dans un milieu naturellement perturbé exige que l'extinction des populations ne soit pas synchrone, mais un processus aléatoire (stochasticité d'extinction). Plusieurs études ont été faites pour expliquer les processus d'extinction, d'immigration et la dynamique des populations dans ces conditions (Hanski, 1994; Söderström et Herben, 1997; Söderström et Jonsson, 1992). La plus connue est la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Suivant cette théorie le nombre et la richesse des espèces présentes

sont étroitement liés à la taille de l'habitat. La dispersion ne dépend pas uniquement d'une seule source, mais plutôt de tous les habitats présents dans le milieu. La persistance d'une espèce dans ce milieu dépend des conditions de l'habitat (la taille, la durée, la disponibilité et la distance entre les différents habitats) et de la dynamique de l'espèce (dans l'habitat et entre les habitats). Dans l'habitat, la dynamique de la population est régie par le taux de croissance, la production des diaspores et la dispersion locale. Entre les habitats, elle est déterminée par la production des spores, la capacité de franchir les barrières et la capacité de coloniser un nouvel habitat. L'ensemble des populations présentes dans le milieu forme la métapopulation (Levins, 1969). Ce terme fait référence à un ensemble des populations locales indépendantes, interconnectées, entre lesquelles existent des flux d'individus (Hanski et Gilpin, 1991). Les populations restent interconnectées par des taux de migration relativement élevés, le flux de gènes empêche une baisse de la variation génétique et une grande partie de la diversité génétique peut être conservée (Hanski, 1999). La dynamique à l'échelle de la métapopulation affecte les interactions interspécifiques comme la compétition (Bengtsson, 1991; Levins et Culver, 1971) et également la structure génétique de populations (Hanski et Gilpin, 1991; Levins, 1969).

Bien que la notion de population soit rarement définie chez les bryophytes, elle reste la même que celle couramment utilisée en biologie. Une population désigne communément un groupe d'individus de la même espèce vivant à proximité les uns et des autres et se reproduisant plus fréquemment entre eux (unité de reproduction) qu'avec les individus de populations voisines (Hartl et Borot, 1994). Dans le présent travail la colonie désigne, conformément à la définition de Cronberg (2002), l'ensemble des individus avec des frontières plus ou moins définies et l'ensemble des colonies d'une même localité forme la population. Les tissus végétaux développés à partir d'un protonéma provenant d'une même spore forme un clone. Un ramet est un individu clonal (génotype identique) au sein d'une colonie. Une pousse se réfère à un point de croissance récent avec des segments ramifiés et connectés. En génétique des

populations, des critères génétiques s'ajoutent au critère de reproduction. Le terme population ici ne fait pas référence à la notion biologique, mais à la population mendélienne (Hartl et Borot, 1994). Le principe est que les fréquences alléliques varient de manière significative entre les différentes sous-unités (ou des colonies de même localité dans notre cas) au sein d'une même population. Des divergences génétiques entre les populations locales influencent l'évolution des caractères adaptatifs. L'ensemble des génotypes individuels forme le patrimoine génétique de la population locale qui lui est caractéristique. C'est l'étude des patrimoines génétiques des populations locales et de leur évolution dans le temps et l'espace qui constituent la génétique des populations.

1.4 Diversité génétique des mousses et flux de gène

Les premières techniques moléculaires ont été utilisées pour résoudre des problèmes taxonomiques, écologiques et physiologiques chez les bryophytes (Kahlem et Héban, 1973; Meyer et Angerman, 1973). Ces études ont incité les auteurs à spéculer sur l'origine possible des bryophytes et des plantes terrestres vasculaires. La variabilité génétique des bryophytes est supposée être restreinte due à la domination du cycle de vie haploïde, au mode de propagation asexué chez de nombreux taxons et à la consanguinité prédominante dans les formes monoïques (Crum, 1972; Ennos, 1990; Goffinet et Gerber, 2000; Schofield, 2000; Stenøien et Sæstad, 1999). Cette idée a persisté jusqu'à l'utilisation des techniques de biologie moléculaire. Les premières analyses isoenzymatiques de la diversité génétique des bryophytes ont été réalisées sur des colonies de *Plagiochila asplenioides*, une hépatique (Krzakowa et Szweykowski, 1979) et *Atrichum angustatum*, une mousse (Cummins et Wyatt, 1981). Les résultats de polymorphisme de marqueurs isoenzymatiques des colonies de *Plagiochila asplenioides* montrent la présence d'une variabilité génétique chez cette espèce comparable à de nombreuses espèces d'angiospermes (Krzakowa et Szweykowski, 1979). Ces analyses sont les premières à contester les présomptions de l'absence de

variabilité génétique chez les bryophytes. D'autres études montrent également des niveaux de variation génétique élevés chez les bryophytes que ceux supposés (Gottlieb, 1971; Levin, 1975; Lewontin, 1974). Une fois de plus, avec l'étude de la mousse *Atrichum angustatum*, les niveaux de polymorphisme isoenzymatiques mesurés étaient comparables à ceux d'autres taxons (plantes ou animaux) qui ont été étudiés en utilisant les mêmes techniques (Cummins et Wyatt, 1981). Des travaux tendent à démontrer que, contrairement aux idées reçues, les bryophytes ne sont pas des organismes génétiquement appauvris et que leur potentiel évolutif a été sous-estimé (Khanna, 1964; Longton, 1976). Les techniques plus récentes d'amplification de l'ADN à l'aide de la réaction de polymérase en chaîne (ou la PCR) représentent une alternative plus performante que les techniques isoenzymatiques (Selkirk *et al.*, 1997). Les mousses, étant généralement plus petites que les angiospermes, contiennent des petites quantités d'ADN. Ces quantités sont difficiles à utiliser directement, mais sont suffisantes pour servir à l'amplification par PCR. Les techniques moléculaires basées sur la PCR, ont ouvert des nouvelles voies dans l'étude de la biologie des bryophytes. Par exemple, les analyses réalisées avec les marqueurs RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) chez *Sphagnum troendelagicum* (Stenoien et Flatberg, 2000) et *Sarconeurum glaciale* (Selkirk *et al.*, 1997) ont permis de détecter des niveaux de variabilité génétique plus élevés que ceux observés avec les isoenzymes (Selkirk *et al.*, 1997). Les marqueurs moléculaires tels que la RAPD et les microsatellites ont été utilisés pour évaluer les niveaux de variation génétique des populations (Scott et Crandall-Stotler, 2002; Skotnicki, Selkirk, *et al.*, 1998) et la structure génétique spatiale (Hassel *et al.*, 2005; Korpelainen *et al.*, 2012; Leonardía *et al.*, 2013; Van der Velde *et al.*, 2001a) chez de nombreuses espèces de bryophytes (Tableau 1. 1).

Tableau 1.1 Exemples d'études réalisées sur la diversité génétique des bryophytes en utilisant les marqueurs isoenzymatiques, RAPD et ISSR.

Espèces et Références	Classes	Mode de reproduction	Marqueur	Indice de diversité	Conclusions
<i>Plagiochila asplenioides</i> (Krzakowa et Szweykowski, 1979)	Hépatique	Asexué	Isoenzyme	Le taux de polymorphisme calculé selon Marshall et Jaini (1969) varie de 0 à 0,25. Les valeurs obtenues se situent entre 0,088 et 0,11 pour les cinq populations étudiées. La variabilité intra-population pour les isoenzymes peroxydases est élevée et assez semblable entre les cinq populations	La variabilité intra population est comparable à celle des nombreuses populations d'angiospermes. Cette variabilité élevée des cinq populations étudiées est due au développement de cette hépatique à partir des meiospores haploïdes génétiquement différents et à une accumulation de la variation dans les populations au fil du temps
<i>Atrichum angustatum</i> (Cummins et Wyatt, 1981)	Mousse	Sexué	Isoenzyme	Des faibles niveaux de polymorphismes sont avec 40% pour les colonies et 8,7% pour les individus. La glutamate déshydrogénase (GDH) est monomorphe, les trois autres	Les résultats montrent la présence d'une variabilité génétique chez les mousses pas seulement entre les colonies, mais aussi parmi les individus. En raison de la petite taille d'échantillon, le nombre d'allèles par

				<p>systèmes isoenzymes sont polymorphes</p>	<p>locus et le degré de polymorphisme sont faibles. Ces résultats sous-estiment probablement la variabilité génétique réelle</p>
<p><i>Bryum argenteum</i>, (Skotnicki, Ninham, <i>et al.</i>, 1998)</p>	Mousse	Sexué et Asexué	RAPD	<p>La variance moléculaire sur les distances génétiques révèle que 25% de la variation se retrouve entre les populations et 75% intra-populations</p>	<p>La reproduction sexuée explique la diversité génétique observée surtout chez les populations australiennes et de Nouvelle-Zélande. Chez la population Antarctique les mutations somatiques peuvent expliquer cette diversité</p>
<p><i>Sphagnum troendelagicum</i> (Stenøien et Flatberg, 2000)</p>	Mousse	Asexué	RAPD	<p>Près de 6,7% de la variation moléculaire se situe entre les populations</p>	<p>Des faibles niveaux de la variation génétique sont constatés, expliqués par la petite taille de la population</p>
<p><i>Brachythecium rivulare</i> (Zhu <i>et al.</i>, 2007)</p>	Mousse	Sexué et asexué	RAPD	<p>Suivant l'AMOVA 91,20% et 8,80% de la variance moléculaire est répartie respectivement intra-populations et entre les populations</p>	<p>La proportion de variation génétique importante observée intra-populations semble être liée aux stratégies de dispersion des propagules et des spores</p>
<p><i>P. Formosum</i> <i>P. commune</i></p>	Mousse	Sexué et asexué	Allozyme	<p>Hs (Nei 1987), 0,025 - 0,127. Ce niveau est plus élevé chez <i>P. uliginosum</i></p>	<p><i>P. commune</i>, <i>P. formosum</i> et <i>P. uliginosum</i> se trouvent souvent dans</p>

<p><i>P. uliginosum</i> <i>P. piliferum</i> <i>P. juniperinum</i> (Van der Velde et Bijlsma, 2000)</p>		<p><i>piliferum</i> et <i>P. juniperinum</i>. F_{st} intra spécifique $\leq 0,1$. $I = 0,222$ (divergence interspécifique)</p>	<p>des habitats stables où la croissance clonale est favorisée. <i>P. piliferum</i> et <i>P. juniperinum</i> sont observés dans des habitats dynamiques. Conséquemment, la reproduction sexuée est plus importante. La prédominance asexuée chez <i>P.</i> <i>commune</i>, <i>P. formosum</i> et <i>P.</i> <i>uliginosum</i> et la prédominance sexuée chez <i>P. piliferum</i> et <i>P. juniperinum</i> expliquerait le niveau plus élevé de la diversité trouvé chez les deux dernières espèces</p>	
<p><i>Pogonatum</i> <i>dentatum</i> (Hassel <i>et al.</i>, 2005)</p>	<p>Mousse</p>	<p>Sexué et asexué</p>	<p>ISSR Environ 80% de la variation génétique totale était due à la variation intra-populations et 20% étaient dues à la variation inter-populations dans les deux zones</p>	<p>Une plus grande proportion de la variation génétique se retrouve intra – populations</p>

<i>Calliergon megalophyllum</i>	Mousses aquatiques	Asexuée	ISSR	Les niveaux de diversité génétique sont calculés selon l'indice de Nei (1987). La diversité génétique totale varie de 0,223 à 0,421. La diversité génétique dans la population passe de 0,138 à 0,271. F_{ST} varie de 0,173 à 0,28	L'absence de la reproduction sexuée et la quantité modérée de flux de gènes peuvent avoir causé la structure génétique spatiale observée au sein de populations y compris les agrégations de génotypes (clones similaires ou étroitement liés génotypes) à de courtes distances
<i>Fontinalis antipyretica</i>					
<i>Fontinalis hypnoides</i>					
(Korpelainen <i>et al.</i> , 2012)					

Les travaux réalisés avec des marqueurs ISSRs ont montré que les caractéristiques du cycle de vie des espèces, telles que l'âge de génération, la fécondité, le mode de reproduction et de dispersion influencent la diversité et la structure génétique des populations de bryophytes (Hassel *et al.*, 2005). Par conséquent, elles influencent l'évolution et la capacité de l'espèce à répondre aux changements environnementaux (Hassel *et al.*, 2005). Le potentiel de dispersion, c'est à dire le nombre, la taille et la transportabilité des diaspores, et la fréquence de la reproduction sexuée sont susceptibles d'affecter le degré de la variation et la structure génétique des populations (Hassel *et al.*, 2005). Le maintien de la diversité génétique est assuré par la capacité de dispersion et un degré élevé de flux de gènes entre les populations (Laaka-Lindberg *et al.*, 2003). La dispersion sur de longues distances, via des spores (mode sexué), se traduit par une grande diversité génétique intra-population et une faible différenciation génétique entre les populations en raison du flux de gènes important (Hassel et Söderström, 2003; Hassel *et al.*, 2005; Korpelainen, 2005). La dispersion sur de plus faibles distances, via des fragments végétatifs (mode asexué) entraîne une différenciation génétique plus grande entre les populations en raison du flux de gènes limité (Pellegrin et Hauber, 1999; Vekemans et Hardy, 2004; Pohjamo *et al.*, 2008). La dispersion sur de courtes distances, plus fréquente avec le mode asexué, contribue principalement à la croissance de la population locale (Pohjamo *et al.*, 2006). Alors que la dispersion sur des longues distances, couramment assurée par le mode sexué, assure la colonisation de nouveaux habitats et la répartition aléatoire des populations (Hedenäs *et al.*, 2003; Laaka-Lindberg *et al.*, 2003; Snäll *et al.*, 2003, Snäll *et al.*, 2004, Löbel *et al.*, 2006, Gunnarsson *et al.*, 2007). Si la dispersion est restreinte, le flux de gènes est réduit résultant en une structure génétique spatiale importante et la formation de groupes d'individus étroitement liés génétiquement sur de courtes distances (Vekemans et Hardy, 2004, Pohjamo *et al.*, 2008).

Ces concepts sont illustrés par une étude de Hassel *et al.* (2005) sur une mousse à reproduction mixte (*Pogonatum dentatum*) dans les zones de plaine et de montagne en

Suède avec les marqueurs microsatellites. Les ISSR montrent une perte de variabilité génétique sous les effets de la dérive génétique lors de l'expansion de son aire de répartition (Hassel *et al.*, 2005). La diversité des haplotypes était plus élevée dans les zones de plaines que dans celles montagneuses (respectivement 11,5 et 6,0 haplotypes). Le pourcentage moyen de loci polymorphes est plus élevé dans les populations de plaines (39% versus 32% dans les montagnes). La richesse allélique moyenne (A_g) était légèrement plus élevée dans les populations montagneuses (1,60 versus 1,53 dans la plaine). Cependant, il n'y a pas de différences claires entre les montagnes et les plaines pour la diversité génétique. L'analyse de la structure génétique montre que la proportion de variation génétique totale qui peut être attribuée à la différenciation entre les zones de montagne et de la plaine ($F_{CT} = -0,009$) est proche de zéro. Environ 80% de la variation moléculaire se retrouve intra-populations et 20% inter-populations. Les distances génétiques étaient supérieures entre les populations des montagnes comparativement à celles de la plaine. Une étude similaire réalisée sur *Ceratodon purpureus* en Antarctique et en Australie (Skotnicki, Selkirk, *et al.*, 1998) montre une variation génétique plus élevée à l'échelle des populations qu'entre les populations et un regroupement de celles-ci suivant leur position géographique. L'examen de la diversité génétique de colonies de *Bryum argenteum* récoltées dans un habitat similaire en Antarctique a été réalisé par Skotnicki *et al.* (1998). Les analyses montrent un certain regroupement des populations selon leur position géographique. Toutes les populations échantillonnées montrent de la variabilité génétique avec une proportion de 25% et 75% de la variation moléculaire totale qui se trouve respectivement entre et intra-populations.

Une conséquence directe du mode de propagation asexué est que, le nouvel individu est essentiellement génétiquement identique à son parent. L'autre forme de reproduction, soit sexuée, implique une réorganisation génétique via une recombinaison lors de la méiose. Le mode de propagation exclusivement végétatif ou mixte (sexué et végétatif) se traduit généralement par une répartition non aléatoire des

génotypes et à une sous-structuration génétique des individus au sein des populations (Eckert *et al.*, 2003; Halkett *et al.*, 2005). L'impact de la propagation végétative (clonale) sur la diversité génétique et sa répartition entre et intra-populations est toutefois moins claire. Les modèles théoriques et les données empiriques indiquent que de faibles niveaux de recrutement sexué au sein des populations où la propagation clonale domine seraient suffisants pour maintenir des niveaux élevés de variation génotypique et génétique intra-populations (Longton, 1976, During, 1990; Ennos, 1990; Hassel *et al.*, 2005). La fréquence de propagation clonale aurait également des effets sur le taux d'hétérozygotie des populations. Suivant ces modèles, la propagation clonale contribuerait simultanément à réduire la diversité génotypique (le nombre de génotypes distincts) tout en augmentant le taux d'hétérozygotie au sein des populations (Ennos, 1990; Hassel *et al.*, 2005; Zhu *et al.*, 2007). Toutefois, le mode de recrutement mixte (clonal et sexué) pourrait avoir des conséquences sur la génétique des populations très similaires à celles des populations où seul le mode de recrutement sexué est présent. Les données empiriques ne sont pas convergentes et montrent à la fois des impacts faibles et importants de la propagation clonale sur les mesures de la diversité et la structure génétique des populations végétales (Reusch *et al.*, 2005; Stoeckel *et al.*, 2006). Des travaux supplémentaires sont donc nécessaires afin de mieux comprendre l'impact des modes de reproduction, asexué et sexué, sur la diversité génétique des populations.

1.5 Objectif

Le but visé par le projet est d'étudier la structure génétique des colonies de deux espèces des mousses, *Tetraphis pellucida* une espèce à reproduction mixte (sexuée et végétative) et *Dicranum fuscescens* une espèce où la reproduction sexuée domine, en tenant compte de facteurs intrinsèques comme le mode de reproduction et de dispersion et extrinsèques comme la nature d'habitat.

1.6 Questions de recherche et hypothèses

Tel que mentionné précédemment les mousses se propagent via des propagules et/ou des spores. Notre question de recherche vise à mieux comprendre comment le mode de reproduction influence la diversité et la structure génétiques des mousses. Pour répondre à cette question, deux espèces ont été choisies *Tetraphis pellucida* (le mode de propagation est mixte) et *Dicranum fuscescens* (la propagation par voie sexuée domine).

Question 1: le mode de reproduction-dispersion (sexué ou asexué) influence-t-il la diversité génétique chez les mousses à l'échelle de la colonie?

Question 2: Y a-t-il une relation entre le mode de reproduction-dispersion et la structure génétique chez les mousses?

La multiplication végétative engendre la prolifération d'individus de génotypes identiques dans une colonie alors que le mode sexué entraîne un brassage génétique au moment de la fécondation. Lorsque le mode de propagation végétatif prédomine on s'attend, i) à une variabilité génotypique intra-colonies faible et, ii) à une répartition non aléatoire des individus (génotypes) intra-colonies.

Hypothèse 1: chez *Tetraphis pellucida* le mode de propagation mixte favorise la prolifération de génotypes similaires et une variabilité génotypique faible à l'échelle de la colonie comparativement à *Dicranum fuscescens* où le mode de reproduction sexué domine.

Hypothèse 2: la prolifération d'individus génétiquement identiques influence la structure génétique intra-colonies, un regroupement de génotypes identiques est prévu. En conséquence, pour *Tetraphis pellucida*, on s'attend à observer une répartition non aléatoire des individus à l'échelle de la colonie comparativement à *Dicranum fuscescens*.

Question 3: le mode de reproduction-dispersion influence-t-il le niveau de différenciation allélique entre les colonies?

Des évènements de reproduction sexuée, même à de faibles fréquences, suffisent à homogénéiser la diversité allélique et génotypique des populations.

Hypothèse 3: dans la perspective où les deux espèces à l'étude se reproduisent par voie sexuée, nous posons comme hypothèse qu'une proportion plus grande de la variabilité moléculaire totale se retrouve intra-populations qu'entre les populations chez *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*.

CHAPITRE II

LES MODES DE REPRODUCTION ET DE DISPERSION INFLUENCENT-ILS
LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE CHEZ LES BRYOPHYTES,
TETRAPHIS PELLUCIDA ET *DICRANUM FUSCESCENS*

RÉSUMÉ

La continuité des mousses est liée aux conditions de micro-habitats (la disponibilité, la durée de vie et la taille de substrat) et à la dynamique de la population (mode de reproduction et de dispersion), définissant ainsi l'organisation spatiale de la métapopulation. L'objectif de cette étude vise à mieux comprendre l'organisation de la diversité génétique de deux mousses *Tetraxis pellucida*, une espèce à reproduction mixte et *Dicranum fuscescens*, une espèce à dominance sexuée, se distinguent par leur mode de reproduction. Cette compréhension permet d'évaluer l'impact de l'aménagement forestier sur la diversité génétique de ces espèces. Sept amorces microsatellites sont utilisées pour révéler la diversité génétique. Les résultats démontrent que la propagation végétative est limitée localement chez les deux espèces. Pour les deux espèces, les individus d'un même site sont génétiquement plus proches entre eux. Bien que *T. pellucida* soit une espèce à reproduction mixte la diversité génétique est similaire à *D. fuscescens*, une espèce à dominance sexuée. En conclusion, les événements de reproduction sexuée, même à faible fréquence, suffisent pour maintenir la biodiversité (diversité génétique) des populations.

MOTS-CLES: *T. pellucida*, *D. fuscescens*, mode de reproduction, marqueurs microsatellites, diversité génétique, structure génétique.

2.1 Introduction

Les vieilles forêts ont généralement une grande diversité structurale qui s'accroît et s'accumule au fil du temps (Ross-Davis et Frego, 2002). La végétation du sous-bois, y compris les bryophytes, compte pour une importante proportion de la diversité biologique végétale dans les écosystèmes forestiers boréaux (Boudreault *et al.*, 2002; Ross-Davis et Frego, 2002). La richesse et la diversité des bryophytes augmentent aussi avec l'âge de la forêt (Boudreault *et al.*, 2002; Ross-Davis et Frego, 2002). Les bryophytes sont très sensibles aux variations microclimatiques et elles dépendent fortement des conditions environnementales du milieu dans lequel elles croissent. C'est la raison pour laquelle certains de ces organismes invasculaires sont considérés comme étant de bons indicateurs de l'état et du niveau de perturbation de la forêt (Frego, 2007). La compréhension des processus écologiques associés aux vieilles forêts, qui sont influencés par les traitements sylvicoles, représente un enjeu incontournable pour assurer la durabilité des ressources et le maintien de la biodiversité des milieux naturels. En effet, l'aménagement écosystémique, de plus en plus utilisé dans les plans d'aménagement forestier, intègre la compréhension de la dynamique forestière.

Tel que mentionné précédemment, les perturbations naturelles et anthropiques ont des impacts qui sont susceptibles d'entraîner la perte d'habitats et la fragmentation du milieu forestier. Cette contrainte peut entraîner une perte de certaines populations de bryophytes dont la présence est liée aux habitats disparus. La disparition de populations engendre des répercussions sur le pool et le patrimoine génétique de la métapopulation ainsi que de l'espèce. En outre, le changement de paysage peut accroître l'isolement génétique des populations locales et réduire considérablement le flux de gènes entre elles (Whitlock et Barton, 1997). En conséquence, on note un intérêt soutenu dans la littérature récente pour l'étude des effets des déterminants écologiques sur la diversité génétique des plantes invasculaires et vasculaires (Odrzykoski et Stoneburner, 1989;

Wyatt *et al.*, 1989; Wyatt, 1992; Wilson et Provan, 2003; Wilson et Provan, 2003; Muller *et al.*, 2004; Wyatt, Gunnarsson *et al.*, 2005).

La liaison et la connexion entre les populations d'une métapopulation sont maintenues grâce à une balance entre la colonisation et l'extinction qui sont influencées par le mode de reproduction et de dispersion. Le mode sexué favorise la dispersion sur de longues distances (Hassel et Söderström, 2003; Hassel *et al.*, 2005; Korpelainen, 2005) et assure un flux génique entre les populations à l'échelle de la métapopulation. En contrepartie, la multiplication végétative favorise la prolifération de la colonie mère et elle limite généralement la dispersion sur de courtes distances (Vekemans et Hardy, 2004, Pohjamo *et al.*, 2008). Les études réalisées jusqu'à maintenant sur la structure génétique des bryophytes ne fournissent pas de réponses à des questions telles que l'importance du système de propagation sur la structure génétique des populations, la contribution relative de la reproduction sexuée et asexuée et les niveaux de flux de gènes au sein et entre les populations dans des conditions naturelles (Wyatt et Derda, 1997). De telles informations seront utiles pour la mise en œuvre de pratiques de conservation efficaces dans des écosystèmes menacés (Hamrick et Godt, 1996).

L'objectif du présent projet vise à étudier la structure génétique des colonies de deux espèces de mousses, en relation avec leur mode de reproduction et de dispersion. Les deux espèces choisies des forêts québécoises pour cette étude sont *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*. Le choix de ces espèces est motivé par la proportion relative de leur mode de reproduction et dispersion, qui pourrait influencer la répartition et l'organisation spatiale de la diversité génétique à l'échelle de la métapopulation (Söderström et Herben, 1997). Le flux de gènes et la dispersion sont largement tributaires des modes de reproduction et de l'efficacité de la dispersion (Laaka-Lindberg *et al.*, 2003; Pohjamo *et al.*, 2006; Korpelainen *et al.*, 2011). Des études sur les bryophytes ont montré que les spores sont généralement capables de se disperser sur de plus longues distances de la source que les propagules asexuées (Pohjamo *et al.*,

2006; Sundberg *et al.*, 2006; Korpelainen *et al.*, 2011). Les travaux entrepris ont pour objectif d'analyser la diversité génétique au niveau intra- et inter-populations de ces deux espèces de mousses et d'élucider l'organisation de la structure génétique et la différenciation entre les populations en se basant sur l'analyse des marqueurs moléculaires ISSR. Ces marqueurs microsatellites sont largement utilisés chez de nombreuses espèces et paraissent très efficaces pour la mise en évidence du polymorphisme de l'ADN (Röder *et al.*, 1998).

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Sites de collecte et échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé durant l'été 2009 dans le domaine de la pessière à mousses dans la région au Nord-du-Québec localisée au nord de La Sarre et Lebel-Sur-Quévillon (Figure 2.1). Trois populations ont été échantillonnées dans trois peuplements des forêts québécoises. Les populations 2 et 3 sont issus des peuplements matures (dont l'âge est de 150 ans pour les deux populations (Chaieb *et al.*, 2015)) et la population 1 provient d'un vieux peuplement (dont l'âge est de 960 ans (Chaieb *et al.*, 2015)), les trois peuplements se sont régénérés suite à un feu peu sévère (Tableau 2.1). La sévérité de feu est estimée à partir de la quantité de matière organique comparativement à la couche d'humus brûlée. En utilisant des échantillons de sol, une couche pédologique de 2 m de longueur est évaluée en utilisant l'épaisseur de la couche organique entre la couche de charbon de bois et en haut de sol minéral. Quand la couche organique résiduelle est inférieure à 4 cm le feu est considéré comme sévère, tandis que lorsqu'elle dépasse 4 cm le feu est considéré comme peu sévère (Chaieb *et al.*, 2015).

Trois colonies des deux espèces, *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*, ont été récoltées à l'intérieur de trois placettes de 5 m x 10 m, distantes d'au moins 10 m les unes des autres (Figure 2.2 a). Les échantillons ont été placés dans des sacs, identifiés,

séchés et conservés au laboratoire jusqu'au moment de leur utilisation. Cinq individus par colonie ont été prélevés pour les analyses génétiques (Figure 2.2 b). L'analyse moléculaire a été effectuée sur un total de 270 individus des deux espèces (135 individus/espèce).

Tableau 2.1 Caractéristiques des sites d'étude choisis dans le domaine de la pessière à mousses du Nord-du-Québec: La Sarre et de Nord de Lebel-Sur-Quévillon (Chaieb *et al.*, 2015).

	Population 1	Population 2	Population 3
Ville	Lebel-Sur-Quévillon	La Sarre	Lebel-Sur-Quévillon
Coordonnées	N49 28.031 W76 15.960	N49 24.875 W78 30.689	N49 24.920 W76 26.444
Sol	Organique	Argileux	Argileux
Feu/âge	peu sévère/960 ans	peu sévère/150 ans	peu sévère/150 ans
Substrats	Pied de conifère, sous des branches, trou d'eau, tronc au sol, chicot et souche		

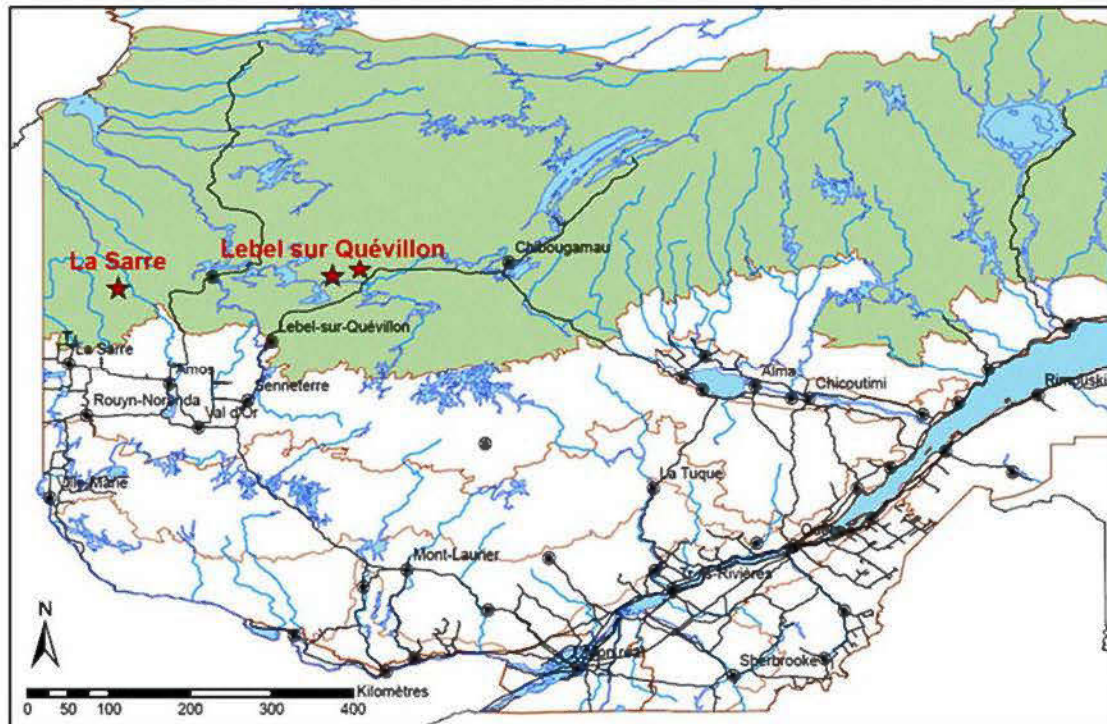


Figure 2.1 Localisation des populations de *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens* récoltées dans le domaine de la pessière à mousses du Nord-du-Québec.

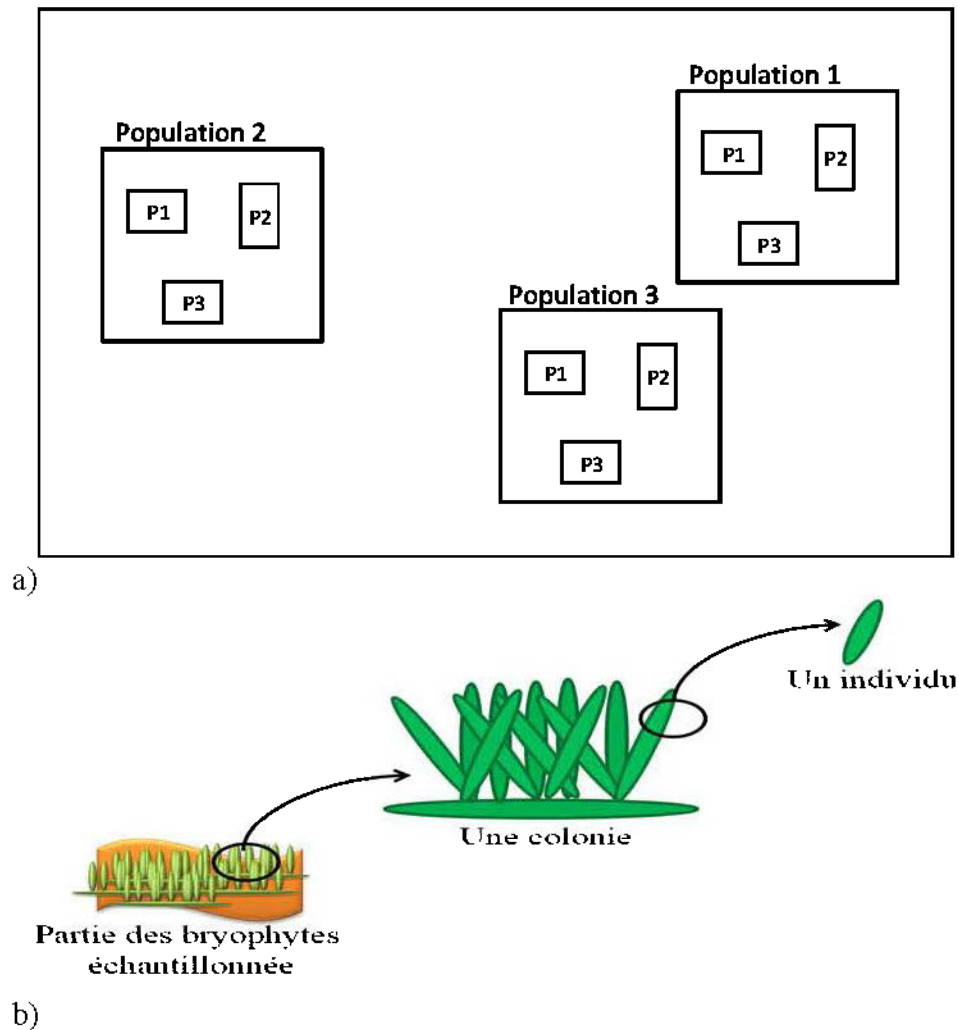


Figure 2.2 a) Plan d'échantillonnage du matériel végétal (*Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*) Populations 1 et 3: Lebel-sur-Quévillon, Population 2: La Sarre, P1: placette 1, P2: placette 2, P3: placette, b) Prélèvement des individus des colonies échantillonnées.

2.2.2 Analyse génétique

2.2.2.1 Extraction de l'ADN

L'extraction de l'ADN a été réalisée sur chaque individu prélevé à l'aide du DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Germany) suivant les instructions du manufacturier. Seule

la dernière étape a été modifiée avec l'ajout de 100 µl de tampon d'éluion, afin d'obtenir une concentration plus élevée d'ADN. Une électrophorèse analytique sur gel d'agarose (0,8%) a servi à estimer la qualité des ADN extraits pour quelques échantillons. L'obtention d'ADN de hauts poids moléculaire et de bonne qualité a été validée par la présence de bandes nettes et intenses.

2.2.2.2 Amplification de l'ADN par la technique PCR-ISSR

La technique d'amplification de l'ADN (PCR: *Polymerase Chain Reaction*) utilise une enzyme, la Taq polymérase, afin d'amplifier de façon exponentielle et *in vitro*, un fragment d'ADN (Saiki *et al.*, 1985). Des amorces d'ADN complémentaires et anti parallèles à l'ADN nucléaire permettent d'initier la réaction de polymérisation. Chaque cycle de PCR s'effectue en trois phases:

- La première, consiste à la dénaturation de l'ADN nucléaire: à 94°C les liaisons hydrogènes unissant les bases se rompent et l'ADN bicaténaire se sépare en deux brins.
- La deuxième phase de cycle, la température diminue pour que les amorces puissent s'hybrider aux brins séparés.
- La troisième phase est celle de la polymérisation proprement dite ou l'élongation: au cours de cette étape, la température atteint 72°C, température optimale pour l'action d'une enzyme thermostable, la *Taq* DNA polymérase.

Après plusieurs cycles, la PCR permet d'obtenir plus d'un million de copies du fragment de départ en seulement quelques heures.

La technique d'analyse moléculaire choisie pour cette étude est le PCR-ISSR (Inter Sequence Simple Repeat). Elle permet de révéler le polymorphisme de type microsatellite (Zietkiewicz *et al.*, 1994). Suite à l'amplification par PCR, le polymorphisme détecté varie suivant le nombre d'unités de répétition. La technique est

simple, peu coûteuse et ne nécessite pas de connaissance préalable des séquences d'ADN. De plus, les cibles des amorces sont très abondantes dans le génome des végétaux. Elle a déjà été utilisée avec succès chez différentes espèces de bryophytes (Hock *et al.*, 2008; Spagnuolo *et al.*, 2007; Werner, 2004). L'analyse des ISSRs est une variante de la réaction de polymérisation enzymatique ou PCR. L'amplification des ISSRs génère des marqueurs dominants, et est proche de la technique RAPD sauf que les amorces ISSR ciblent les microsatellites et ils sont en général plus longs (14 à 16 pb dans ce travail). L'ISSR présente plus d'avantages que la technique RAPD. Les amorces ISSR sont constituées d'une séquence microsatellite (4 à 6 répétitions selon sa taille) auxquelles peuvent s'ajouter 1 à 3 bases arbitraires sélectives en 3' ou en 5', formant ainsi des amorces ancrées. Elles peuvent se fixer tout le long des microsatellites et peuvent ainsi générer des produits d'amplification (Figure 2.3). Sept amorces sont testées pour détecter le polymorphisme génétique intra- et inter-population (Tableau 2.2), les amorces ont été choisies en se basant sur des études réalisées sur d'autres espèces des bryophytes (Hassel *et al.*, 2005; Hassel et Söderström, 2003; Korpelainen *et al.*, 2012).

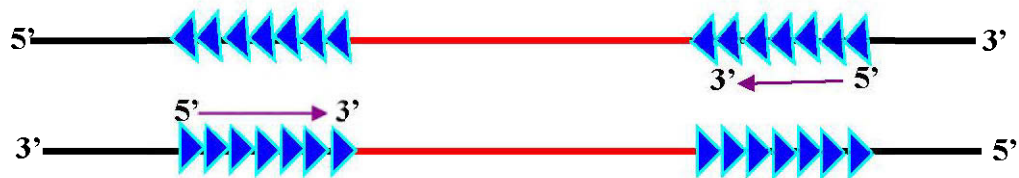


Figure 2.3 Principe de la technique ISSR.




- Avec
-  Séquence microsatellite di-, tri- tétra-ou penta-nucléotidique
 -  Sens d'amplification d'amorce ISSR
 -  Zone amplifiée par l'amorce ISSR

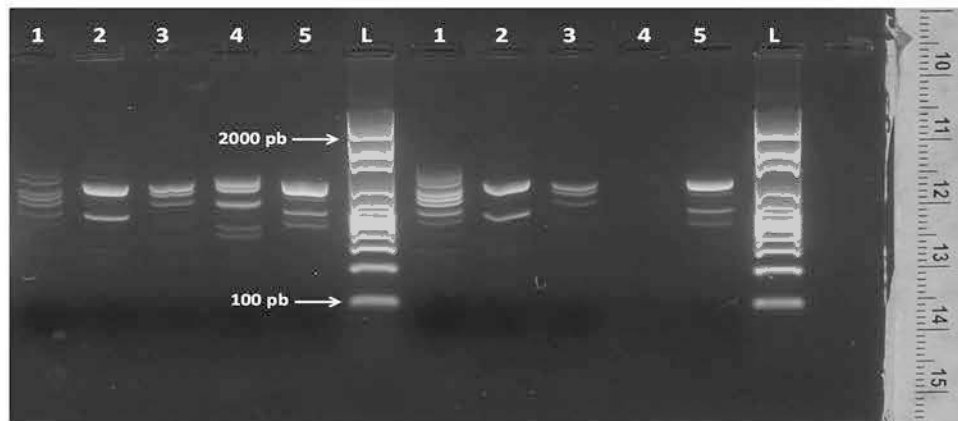
Tableau 2.2 Les sept amorces ISSRs utilisées.

Amorces	Séquence (5'-3')	T° Hyb (°C)
UBC 808	AGA GAG AGA GAG AGA GC	52
UBC 811	GAG AGA GAG AGA GAG AC	52
UBC 812	GAG AGA GAG AGA GAG AA	50
UBC 818	CAC ACA CAC ACA CAC AG	52
UBC 823	TCT CTC TCT CTC TCT CC	52
UBC 825	ACA CAC ACA CAC ACA CT	50
UBC 826	ACA CAC ACA CAC ACA CC	52

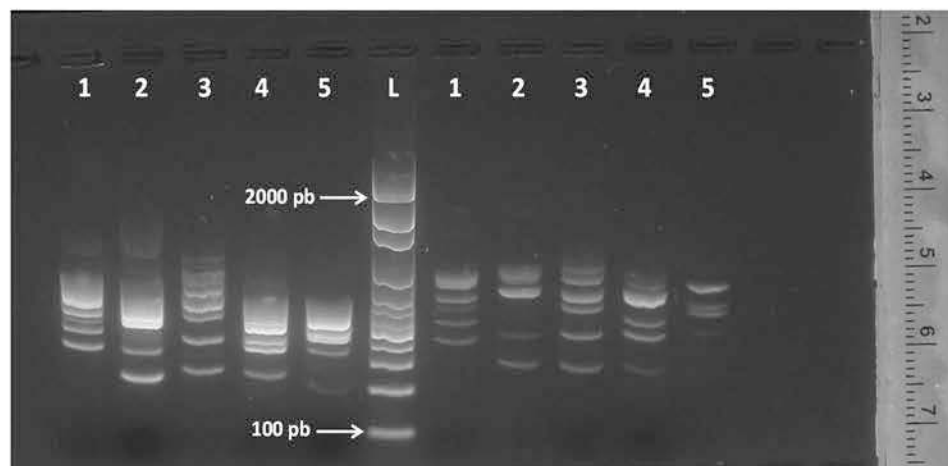
Chaque réaction d'amplification est faite dans un volume réactionnel de 10 μ l contenant 1 μ l d'ADN; 3 μ l d'eau, 1 μ l d'amorce et 5 μ l de Mix (Multiplex PCR Master Mix QIAGEN, Germany). Les réactions de PCR ont été réalisées dans un thermocycleur selon le programme suivant: une phase de dénaturation à 94°C pendant 4 min, suivie de 38 cycles combinant 1 min de dénaturation à 94°C, 2 min d'hybridation à une température spécifique pour chaque amorce (entre 50°C et 52°C) et une polymérisation de 1 min à 72°C. Le cycle d'amplification se termine par une élongation à 72°C pour 7 min.

2.2.2.3 Électrophorèse sur gel d'agarose

La migration sur gel d'agarose 1,5 % est réalisée pendant 50 min à 110 V dans du tampon TAE (1 \times). La taille des fragments amplifiés est estimée à l'aide du marqueur de taille 100 pb (VWR, États-Unis). Les gels sont visualisés et photographiés sous la lumière UV suite à la coloration avec le gel green (SYBR Green, LONZA, USA).



Amorce UBC 811



Amorce UBC 812

Figure 2.4 Gels d'agarose 1,5 % a) amorce UBC 811 chez cinq individus de *Tetraphis pellucida* de la population 1 et b) amorce UBC 812 chez cinq individus de *Dicranum fuscescens* de la population 1, L: Marqueur de taille 100pb (VWR).

2.2.3 Analyses des marqueurs ISSRs

Pour chaque locus plusieurs allèles ont été détectés dont les tailles sont variables. L'ensemble de ces allèles ont été codées dans une matrice de données binaires (0-1: absence - présence). La diversité génétique des populations a été estimée à l'aide des indices suivants: le pourcentage de loci polymorphes (% P), le nombre moyen d'allèles

(N_a), le nombre effectif moyen d'allèles (N_e), la diversité des haplotypes (H , haplotype est une combinaison spécifique des bandes produites par les amorces utilisées), l'indice d'information (I) (un équivalent de l'indice de Shannon en écologie).

La distance génétique est maximale quand les deux populations présentent un maximum d'allèles différents. Les distances estimées par la distance génétique (Nei, 1987) entre des individus et/ou espèces prises 2 à 2, permettent d'établir une matrice de distances génétiques, où la valeur la plus élevée signifie le maximum de divergence. Chaque population est représentée par l'analyse en coordonnées principales (ACoP). L'analyse de la variance moléculaire a été estimée à l'aide de l'AMOVA sur la matrice des distances génétiques respectivement à l'échelle des populations et des placettes. Les données ont été analysées à l'aide du logiciel GenAlEx 6.501 (Peakall et Smouse, 2012).

2.3 Résultats

2.3.1 Taux de polymorphisme des marqueurs ISSRs

Le polymorphisme observé suite à l'amplification de l'ADN par les amorces distinctes révèle la puissance de la technique ISSR. Le polymorphisme de chaque amorce est détecté par la variabilité de la taille des bandes amplifiées à l'échelle d'un individu (Tableau 2.3). L'amplification par les amorces ISSRs montre un taux considérable de polymorphisme chez les deux espèces, qui varie entre 65,4 % à 78,48%. Pour *Tetraphis pellucida* le pourcentage moyen de polymorphisme est égal à 65,4 % pour des pourcentages respectifs de: 70,89%, 45,57%, 79,75% dans les trois populations. Pour *Dicranum fuscescens*, le pourcentage moyen est de 78,48 % et les pourcentages dans les trois populations ont respectivement: 92,41%, 64,56% et 78,48% (Tableau 2.3). Les valeurs les plus importantes sont observées pour les populations de Lebel-sur-Quévillon (1) pour *D. fuscescens*, et les moins polymorphes celles de La Sarre pour de *T. pellucida*.

Tableau 2.3 Pourcentage de polymorphisme des marqueurs ISSRs, le nombre et la taille des allèles générés par chaque amorce des populations étudiées de deux espèces *Tetraphis pellucida* et *Dicramum fuscescens*.

Espèces	Pop.	% P	Allèles	Amorces						
				UBC808	UBC811	UBC812	UBC818	UBC823	UBC825	UBC826
<i>T. pellucida</i>	1	70,89	Nombre total d'allèles	9	8	9	10	10	9	8
			Taille (pb)	500-1300	600-1300	300-1400	500-2000	500-2000	500-1300	800-2000
	2	45,57	Nombre total d'allèles	6	12	9	5	7	10	7
			Taille (pb)	500-1000	400-2000	300-1100	1000-1400	800-1400	500-1400	500-1400
	3	79,75	Nombre total d'allèles	5	7	7	6	3	5	3
			Taille (pb)	600-1000	500-1100	400-1000	700-1600	800-1000	900-1600	1000-1600
<i>D. fuscescens</i>	1	92,41	Nombre total d'allèles	9	8	8	10	10	9	9

		Taille (pb)	500-1300	600-1300	300-1000	500-2000	500-2000	500-1300	800-2000
2	64,56	Nombre total d'allèles	11	11	9	9	9	10	9
		Taille (pb)	500-1500	400-1400	300-1100	500-1400	600-1400	500-1400	600-1400
3	78,48	Nombre total d'allèles	5	6	5	3	3	4	4
		Taille (pb)	600-1000	500-1100	600-1000	700-1600	800-1000	900-1600	1000-1600

2.3.2 Diversité allélique et haplotypique

Sur un total de 135 individus analysés, 155 allèles ont été détectés et 124 haplotypes en totalité ont été identifiés chez les trois populations de *T. pellucida*. Des individus génétiquement identiques (ou clones) formés de 2 à 5 ramets chacun ont été détectés, dans les populations 1 (placette 2) et 2 (placettes 2 et 3) à l'échelle des colonies, pour un nombre de clones total détecté égal à 7. Aucun clone n'a été détecté dans la population 3. En ce qui a trait à *D. fuscescens*, l'analyse de 135 individus révèle la présence de 161 allèles et 108 haplotypes en totalité chez les trois populations. Dix clones formés de 2 à 5 ramets sont détectés uniquement dans les trois placettes étudiées à l'échelle de la population 2 sur la population de La Sarre (Tableaux 2.3 et 2.4).

2.3.3 Diversité génétique des populations

2.3.3.1 Richesse et diversité allélique

Le nombre moyen d'allèles détectés pour les sept amorces étudiées est de 1,3 chez *T. pellucida* et le nombre moyen d'allèles efficace est égal à 1,45. Cette richesse allélique est de l'ordre de 0,37 tel qu'estimé par l'indice d'information (I) (Tableau 2.5). Le nombre moyen d'allèles observé chez *D. fuscescens*, est estimé à 1,56 et le nombre d'allèles efficace est égal à 1,45. La richesse estimée par I est de 0,39 à l'échelle de l'espèce (Tableau 2.5).

Tableau 2.4 Nombre d'haplotypes et de clones dans les populations étudiées pour *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*.

Espèces	Populations	Placettes	Nombre d'haplotypes	Nombre de clones
<i>T. pellucida</i>	1	1	15	0
		2	14	1
		3	15	0
	2	1	15	0
		2	9	3
		3	11	3
	3	1	15	0
		2	15	0
		3	15	0
	Totale			124
<i>D. fuscescens</i>	1	1	15	0
		2	15	0
		3	15	0
	2	1	6	3
		2	6	4
		3	6	3
	3	1	15	0
		2	15	0
		3	15	0
	Totale			108

Le nombre d'individus étudiés pour chaque population totalise 45. Toutefois, lors de l'analyse des données génétiques seuls les génotypes uniques (genets) ont été conservés. La population 3 présente la richesse et la diversité allélique les plus importantes comparativement aux deux autres populations étudiées pour *T. pellucida* (Tableau 2.5). La population 1 pour *D. fuscescens* représente la richesse et la diversité les plus élevées par rapport aux deux autres populations. La population 3 est proche de la population 1 de point de vue richesse et diversité, mais la population 2 a des faibles taux de richesse allélique et de diversité (Tableau 2.5). Les fréquences alléliques des deux espèces sont du même ordre de grandeur et varient de 0,1 à 0,3.

Tableau 2.5 Fréquence et variabilité allélique observées à l'échelle des populations chez *Tetraphis pellucida* et chez *Dicranum fuscescens*.

Populations	N	Na	Ne	I	H	No. total Bandes	No. Bandes privées
<i>Tetraphis pellucida</i>							
1	44	1,41±0,10	1,50±0,04	0,41±0,03	0,28±0,02	56	5
2	35	0,91±0,10	1,26±0,04	0,23±0,03	0,15±0,02	36	4
3	45	1,59±0,09	1,58±0,04	0,47±0,02	0,32±0,02	63	9
Moyenne	41	1,3±0,060	1,45±0,02	0,37±0,01	0,25±0,01	51	6
<i>Dicranum fuscescens</i>							
1	45	1,84±0,06	1,59±0,04	0,49±0,02	0,33±0,01	73	6
2	18	1,29±0,10	1,24±0,03	0,24±0,02	0,15±0,01	51	1
3	45	1,56±0,09	1,52±0,03	0,44±0,02	0,30±0,02	62	4
Moyenne	36	1,56±0,05	1,45±0,02	0,39±0,01	0,26±0,01	62	3,66

N: nombre de genets; Na: nombre moyen d'allèles, Ne: nombre moyen d'allèles efficaces, I: indice d'information, H: diversité des haplotypes.

2.3.3.2 Variance génétique

La variabilité génétique est plus importante intra-population et représente respectivement 77% pour *T. pellucida* et 78% chez *D. fuscescens* de la variance moléculaire totale. La différenciation génétique (Φ_{PT}) entre les populations est statistiquement significative chez les deux espèces et atteint 0,224 chez *D. fuscescens* et 0,23 chez *T. pellucida* (Tableau 2.6).

Suivant l'analyse en coordonnées principales, les colonies des populations 1 et 3 de Lebel-Sur-Quévillon de l'espèce *T. pellucida* se chevauchent génétiquement entre elles (seules les colonies de la population 2 de La Sarre se trouvent distinctes génétiquement (les axes 1 et 2 représentant respectivement 16,23% et 8,06% de la variance moléculaire). Un patron similaire est observé chez *D. fuscescens* avec un gradient le long du premier axe (représentant 23,9% de la variance moléculaire) qui distingue les

colonies de la population 2 (La Sarre) et des colonies des populations 1 et 3 (Lebel-sur-Quévillon) qui se chevauchent génétiquement (Figure 2.5).

Tableau 2.6 Analyse hiérarchique de variance moléculaire (AMOVA) des populations de *Tetraxis pellucida* et *Dicranum fuscescens*

Source	df	SS	MS	Est.		PhiPT
				Var.	%	
<i>Tetraxis pellucida</i>						
Inter-populations	2	282	141	3,21	23%	0,230***
Intra-populations	120	1285	10,7	10,70	77%	
Total	122	1567		13,92	100%	
<i>Dicranum fuscescens</i>						
Inter-populations	2	254	127	3,42	22%	0,224***
Intra-populations	105	1241	11,8	11,82	78%	
Total	107	1496		15,24	100%	

SS: sommes des carrés, MS: carré moyen, PhiPT: analogue de F_{ST} pour les données haploïdes et l'estimateur de la différenciation.

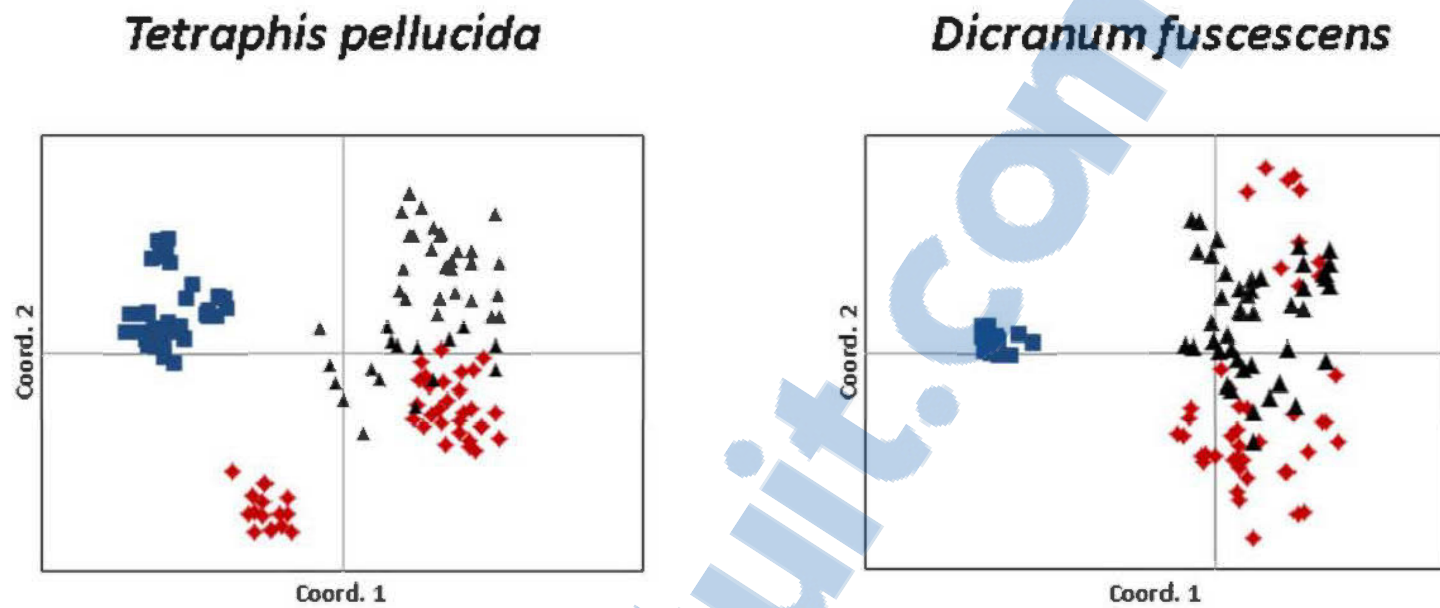


Figure 2.5 Analyse en coordonnées principales à l'échelle des populations des deux espèces *Tetraxis pellucida* et *Dicranum fuscescens* (rouge: Population 1 Lebel-sur-Quévillon, bleue: Population 2 La Sarre, noire: Population 3 Lebel-sur-Quévillon).

2.3.4 Diversité génétique à l'échelle des placettes

L'analyse des multilocus à l'échelle des placettes a révélé la présence des clones. Chacun des clones est formé de 2 à 5 ramets à l'échelle de la colonie ayant le même génotype (Tableau 2.4).

2.3.4.1 Richesse et diversité allélique

Les placettes de la population 3 de *T. pellucida* ont le nombre le plus important d'allèles, variant de 1,29 à 1,54 et le nombre d'allèles efficaces de l'ordre de 1,47 (Tableau 2.7). Les moyennes de la diversité des haplotypes (H) égale à 0,27 et de la richesse allélique (I) égale à 0,4 des placettes de la population 3 de *T. pellucida* sont aussi plus importantes chez cette population que chez les deux autres populations. Pour *D. fuscescens*, les populations 1 et 3 sont similaires de point de vue du nombre d'allèles efficaces, de la diversité des haplotypes et de la richesse allélique. Toutefois, les populations 1 et 3 présentent un nombre d'allèles similaires égal à 1,37 plus important que celui observé pour la population 2 de l'ordre de 0,43 (Tableau 2.7).

2.3.4.2 Variance génétique

L'analyse de la variance génétique à l'échelle des placettes montre que la variabilité génétique observée est plus importante intra-placettes qu'entre les placettes. Le degré de variabilité génétique est de même ordre chez les deux espèces. Chez *T. pellucida* la variabilité intra-placette varie de 55 à 82% et chez *D. fuscescens* les pourcentages varient de 74% à 80% (Tableau 2.8). Toutefois, la variance génétique de la population 2 de *D. fuscescens* est plus importante entre les placettes 52% qu'intra-placette 48% (Tableau 2.8). La différenciation génétique est significative à l'échelle des placettes. La plus importante différenciation est notée pour la population 1 chez *T. pellucida* et la population 2 pour *D. fuscescens*, dont les valeurs respectives sont 0,448 et 0,522 respectivement.

Tableau 2.7 Fréquence et variabilité allélique observées à l'échelle des placettes chez
Tetraphis pellucida et *Dicranum fuscescens*.

Populations	Placettes	N	Na	Ne	I	H	No. Bandes	No. Bandes privées
<i>Tetraphis pellucida</i>								
1	Placette 1	15	1,22±0,1	1,40±0,04	0,33±0,03	0,22±0,02	49	9
	Placette 2	14	0,86±0,1	1,34±0,05	0,25±0,03	0,17±0,02	38	5
	Placette 3	15	0,59±0,1	1,19±0,03	0,16±0,03	0,11±0,02	25	0
	Moyenne	14,66	0,89±0,06	1,31±0,02	0,25±0,02	0,17±0,01	37,33	4,66
2	Placette 1	15	0,72±0,1	1,21±0,03	0,17±0,03	0,12±0,02	31	5
	Placette 2	9	0,44±0,08	1,09±0,02	0,08±0,02	0,05±0,01	22	1
	Placette 3	11	0,55±0,09	1,17±0,03	0,14±0,02	0,09±0,02	24	4
	Moyenne	11,66	0,57±0,05	1,15±0,02	0,13±0,01	0,09±0,01	25,66	3,33
3	Placette 1	15	1,51±0,09	1,44±0,03	0,40±0,02	0,26±0,02	60	1
	Placette 2	15	1,54±0,09	1,52±0,04	0,44±0,03	0,3±0,021	61	1
	Placette 3	15	1,29±0,1	1,45±0,04	0,36±0,03	0,25±0,02	53	0
	Moyenne	15	1,45±0,05	1,47±0,02	0,4±0,01	0,27±0,01	58	0,66
<i>Dicranum fuscescens</i>								
1	Placette 1	15	1,37±0,1	1,46±0,04	0,38±0,03	0,26±0,02	56	7
	Placette 2	15	1,34±0,1	1,43±0,04	0,37±0,03	0,25±0,02	53	3
	Placette 3	15	1,39±0,1	1,43±0,04	0,37±0,03	0,25±0,02	56	1
	Moyenne	15	1,37±0,06	1,44±0,02	0,37±0,01	0,25±0,01	55	3,66
2	Placette 1	6	0,43±0,08	1,09±0,03	0,08±0,02	0,05±0,01	23	2
	Placette 2	6	0,44±0,08	1,09±0,02	0,08±0,02	0,05±0,01	23	1
	Placette 3	6	0,43±0,08	1,08±0,02	0,07±0,02	0,05±0,01	23	2
	Moyenne	6	0,43±0,04	1,09±0,01	0,08±0,01	0,05±0,009	23	1,66
3	Placette 1	15	1,43±0,1	1,43±0,04	0,38±0,03	0,25±0,02	57	2
	Placette 2	15	1,45±0,1	1,44±0,04	0,38±0,03	0,25±0,02	58	0
	Placette 3	15	1,24±0,1	1,38±0,04	0,33±0,03	0,22±0,02	51	0
	Moyenne	15	1,37±0,05	1,42±0,02	0,36±0,01	0,24±0,01	55,33	0,66

N: nombre de genets, Na: nombre moyen d'allèles, Ne: nombre moyen d'allèles efficaces, I: indice d'information, H: diversité des haplotypes

Tableau 2.8 Analyse hiérarchique de variance moléculaire (AMOVA) à l'échelle des placettes chez *Tetraphis pellucida* et *Dicranum fuscescens*.

Source	df	SS	MS	Est. Var.	%	PhiPT
<i>Tetraphis pellucida</i>						
Population 1						
Inter-placette	2	189	94	5,978	45%	0,448***
Intra-placette	41	301	7,36	7,361	55%	
Total	43	491		13,339	100%	
Population 2						
Inter-placette	2	74	37,3	3,013	41%	0,413***
Intra-placette	31	132	4,27	4,271	59%	
Total	33	207		7,284	100%	
Population 3						
Inter-placette	2	99	49	2,549	18%	0,18***
Intra-placette	42	486	11	11,584	82%	
Total	44	586		14,133	100%	
<i>Dicranum fuscescens</i>						
Population 1						
Inter-placette	2	137	68	3,862	26%	0,263***
Intra-placette	42	452	10,7	10,781	74%	
Total	44	590		14,6	100%	
Population 2						
Inter-placette	2	39	19,5	2,82	52%	0,522***
Intra-placette	15	38	2,58	2,58	48%	
Total	17	77		5,41	100%	
Population 3						
Inter-placette	2	101	50	2,68	20%	0,204***
Intra-placette	42	437	10,4	10,4	80%	
Total	44	538		13,1	100%	

SS: sommes des carrés, MS: carré moyen, PhiPT: analogue de F_{ST} pour les données haploïdes et l'estimateur de la différenciation.

Pour les placettes des populations 1 et 2 de *T. pellucida*, et celles de la population 2 de *D. fuscescens*, ces populations montrent une séparation génétique nette et distincte des placettes (axe 1 et 2 représentent respectivement entre 24,4%-37,2% et 16,1%-23,5% de la variance moléculaire). Les placettes de la population 3 de *T. pellucida* et les populations 1 et 3 de *D. fuscescens* présentent un rapprochement génétique entre les placettes étudiées (axes 1 et 2 représentent respectivement entre 12,6%-21,5% et 9,09%-12,8% de la variance moléculaire) (Figure 2.6).

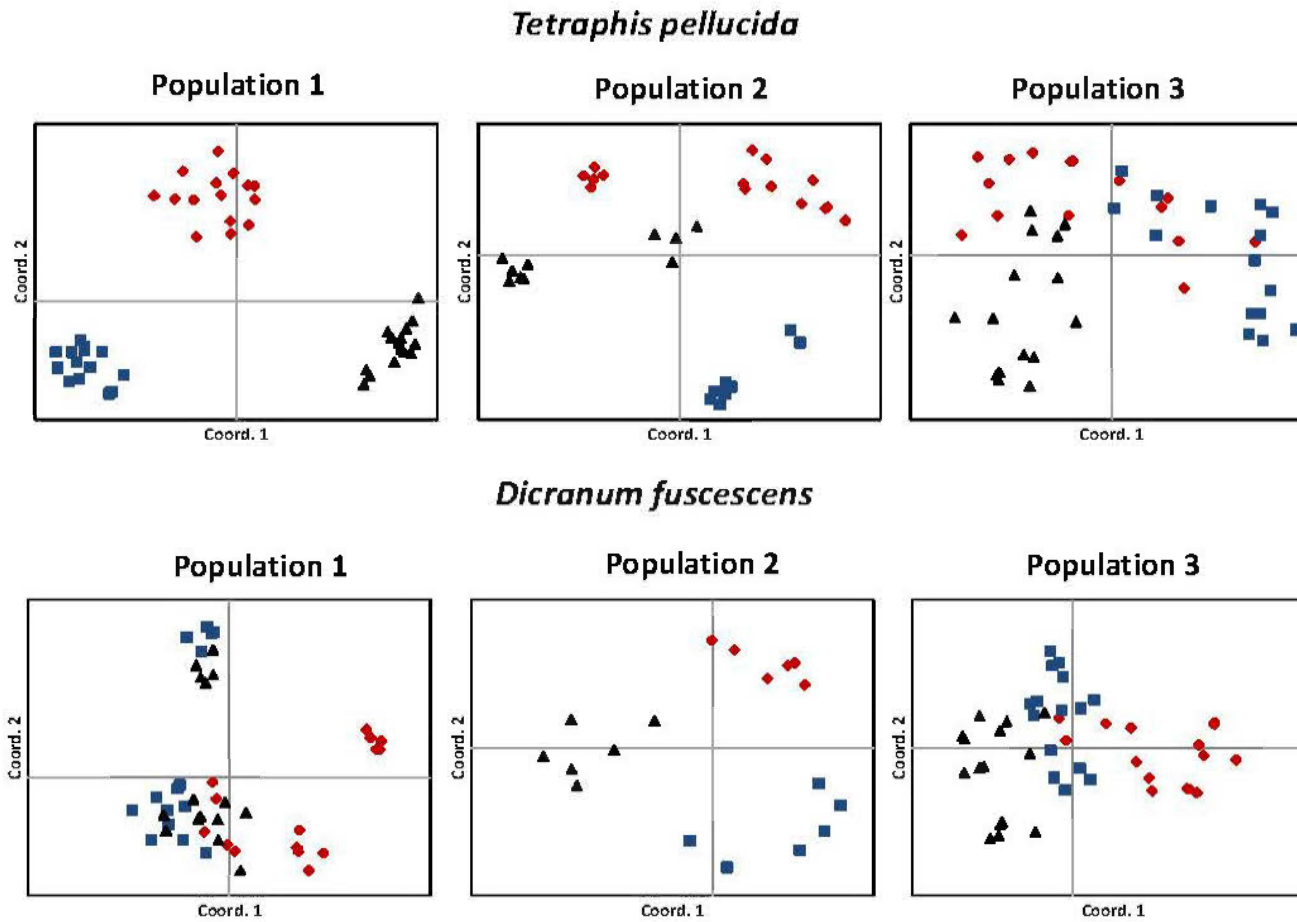


Figure 2.6 Analyse en coordonnées principales à l'échelle des placettes de *Tetraphis pellucida* et de *Dicranum fuscescens* (rouge: placette 1, bleu: placette 2, noire: placette3) (Populations 1 et 3 Lebel-sur-Quévillon, Population 2 La Sarre).

2.4. Discussion

2.4.1 Variation génétique

L'ensemble des marqueurs microsatellites choisis dans cette étude se sont avérés utiles pour l'étude de la variabilité et la structure génétique à l'échelle des placettes et des populations des deux espèces. Les marqueurs ISSR ont été utilisés fréquemment et montrent des pourcentages de polymorphisme de même ordre que dans la présente étude (P varie de 45% à 92%). Par exemple chez *Polytrichum formosum* P= 90,6 % (Van der Velde *et al.*, 2001a), *Pogonatum dentatum* P = 39 % (Hassel *et al.*, 2005), *Mannia fragrans* P= 50 % (Hock *et al.*, 2008), *Bazzania trilobata* P= 98,7 % (Buczowska *et al.*, 2010), *Hypnum plumaeforme* et *Pogonatum inflexum* P= 98% (Wang *et al.*, 2012), illustrant l'efficacité et la fiabilité de ces marqueurs pour étudier la diversité génétique des bryophytes.

La majorité des espèces de mousses peuvent se reproduire de manière sexuée, par des spores, entraînant la formation de nouveaux génotypes, et de manière asexuée, entraînant la prolifération de génotypes identiques. La stratégie de reproduction est considérée comme étant un des facteurs influant le niveau de variabilité génétique et la diversité génotypique des populations de mousses (Cronberg *et al.*, 1997; Cronberg, 1997, 2000, 2002; Natcheva et Cronberg, 2003). Par ailleurs, le potentiel de dispersion des propagules (sexués / asexués) (Hassel *et al.*, 2005) et les événements de colonisation (Cronberg, 2002) ont un impact sur la structure génétique des populations de bryophytes. Nous nous attendions à une prolifération de génotypes similaires et une diversité génotypique relativement plus faible à l'échelle des colonies chez *T. pellucida*, une espèce à reproduction mixte, comparativement à *D. fuscescens*, une espèce où la reproduction sexuée prédomine. En effet, la reproduction sexuée favorise une diversité génétique importante à l'échelle des populations en raison de brassage génétique lors de la fécondation (Hassel *et al.*, 2005). Contrairement à notre hypothèse de départ, les résultats montrent des niveaux similaires de diversité génotypique et

diversité génétique totale chez les deux espèces avec une diversité génétique moyenne de l'ordre de $H = 0,25$ pour *T. pellucida* et de $H = 0,26$ pour *D. fuscescens* au sein des populations de deux espèces. Van der Velde *et al.* (2001a) ont obtenu des résultats semblables avec *Polytrichum formosum*, une mousse à reproduction mixte. En effet les auteurs rapportent une diversité génétique élevée ($H = 0,468$) au sein des populations de *P. formosum* indiquant que la reproduction sexuée contribue significativement à la diversité génétique de cette espèce (Van der Velde *et al.*, 2001a). Les résultats obtenus avec, *Hypnum plumaeforme*, une espèce à dominance asexuée et *Pogonatum inflexum*, une espèce à reproduction sexuée indiquent que malgré les différentes stratégies de reproduction, la diversité génétique moyenne des populations est similaire et estimée respectivement à $H = 0,2671$ chez *H. plumaeforme* et $H = 0,2780$ chez *P. inflexum* (Wang *et al.*, 2012). Une autre étude réalisée avec des marqueurs AFLP (polymorphisme de longueur des fragments amplifiés) sur deux espèces épiphytiques de bryophytes, une se reproduisant par des spores (*Orthotrichum speciosum*,) et l'autre se reproduisant par des spores et des gemmae (*Orthotrichum obtusifolium*), montrent aussi des niveaux similaires de diversité génétique au sein des populations (respectivement $H = 0,1961$ et $H = 0,1965$) (Snäll *et al.*, 2003).

Nos résultats et ceux des études mentionnées précédemment, indiquent une absence de relation entre les modes de reproduction et le niveau de variation génétique des populations de nombreuses espèces de bryophytes. Le cycle de vie haploïde avec prédominance de la reproduction asexuée n'entraînerait donc pas automatiquement une réduction des niveaux de diversité génétique et génotypique chez ces populations. L'accumulation de mutations somatiques, le plus souvent neutres (Skotnicki, Ninham, *et al.*, 1998), pourrait jouer un rôle important dans le maintien de la variation génétique des bryophytes, en particulier chez les espèces à propagation clonale avec une longue durée de cycle de vie (Mishler, 1988). L'accumulation de mutations somatiques dans les colonies et la dispersion de celles-ci par la prolifération asexuée permettraient le développement de nouveaux génotypes (nouvelles pousses individuelles) en absence

de reproduction sexuée. De plus, l'âge de la population semble jouer un rôle. Selon Cronberg (2002) la diversité génétique des populations d'*Hylocomium splendens* augmente dans le temps. Deux processus contribueraient à cette augmentation avec l'âge de la population; 1) le flux de gènes à partir des habitats plus âgés, 2) la reproduction sexuée *in situ*. En effet, la reproduction sexuée est souvent absente dans les jeunes colonies où la propagation végétative domine et la reproduction sexuée devient plus importante dans les colonies plus âgées. À un certain point la croissance végétative des colonies entraîne l'augmentation du nombre de ramets fertiles et la production de sporophytes. Dans cette étude, deux populations, la population 3 de Lebel-Sur-Quévillon et la population 2 de La Sarre ont été récoltées dans de peuplement mature alors que la population 3 de Lebel-sur-Quévillon a été récoltée dans un vieux peuplement. Nous n'avons pas observé d'effet de l'âge sur la diversité génétique comme déjà décrit par Cronberg (Cronberg, 2002), puisque la diversité génétique est similaire entre les trois populations étudiées. Ceci pourra être dû au fait que l'âge de peuplement ne reflète pas nécessairement l'âge de la population d'une part et que d'autre part le cycle de vie de deux espèces étudiées est peut-être court, de telle manière que la maturité sexuelle et la génération des sporophytes se font rapidement ce qui assure un mode de reproduction sexué tôt dans le développement de la colonie.

Nos résultats montrent par ailleurs la présence d'une propagation clonale, limitée, chez les deux espèces. Dans le cas où de la propagation végétative est observée, comme dans les populations de La Sarre (2), la prolifération de génotypes identiques reste limitée à 2 à 5 ramets par clone dans une colonie. Chez ces populations, le taux de polymorphisme est de l'ordre de 50 % et la diversité des haplotypes $H = 0,15$ pour les deux espèces alors que les populations de Lebel-sur-Quévillon (1 et 3) ont un taux de polymorphisme de l'ordre de 80 % en moyenne et une diversité des haplotypes $H = 0,2$. Selon Kimmerer (1993), les propagules sexuée et asexuée de *T. pellucida* diffèrent dans leur mode de dispersion et le succès d'établissement. Cette espèce favorise la propagation végétative, via la production de gemmae, quand la densité de milieu est

faible et favorise la production de spores à forte densité (Kimmerer, 1993). La présence de clones chez *D. fuscensces*, dans la population de la Sarre (2) est due soit à la production des entités végétatives telles que les gemmae, qui peut être occasionnelle chez cette espèce (Bellolio de Trucco, 1978), ou la production des branches ou pousses verticales observées chez cette espèce (Frego, 1996). En effet, chez *Dicranum*, une mousse acrocarpe, on observe deux stratégies de croissance, à la fois de la croissance latérale et de la croissance verticale. Lorsque la croissance est latérale les pousses ne restent pas toujours étiées, elles tombent et produisent des branches verticales (Frego, 1996). Les patrons similaires des diversités génétique et génotypique observées chez les populations des deux espèces pourraient être reliés; i) à des événements de reproduction sexuée plus fréquents qu'anticipés chez *T. pellucida*; ii) au fait que la reproduction sexuée chez *T. pellucida* est suffisante, même à faible fréquence, pour maintenir des niveaux de diversité génétique et génotypique élevés et semblables à ceux d'une espèce à dominance sexuée; iii) l'accumulation de mutations somatiques dans les colonies de *T. pellucida*.

2.4.2 Structure génétique des populations

La différenciation génétique entre les populations est globalement semblable chez *D. fuscensces* et *T. pellucida*. Une proportion plus importante de la variance moléculaire se retrouve intra-populations (~ 70%) qu'entre les populations (~ 30%) chez les deux espèces. Cette situation est communément observée chez plusieurs espèces de mousses, indiquant des taux élevés de flux de gènes entre les populations (Van der Velde, *et al.*, 2001a, Gunnarsson *et al.*, 2005; Hassel *et al.*, 2005). Selon Stenøien et Sæstad (1999), une différenciation faible entre les populations de *Sphagnum lindbergii* à l'échelle continentale pourrait être due à la grande taille des populations, la faible dérive génétique entre elles et une rétention de polymorphisme des gènes ancestraux. Chez *Polytrichum formosum*, 3% de la variabilité génétique totale est observée entre les populations, indiquant que le flux de gènes est suffisant pour contrecarrer toute

différenciation génétique importante par dérive génétique (Van der Velde *et al.*, 2001b). Les travaux réalisés sur les îles de l'archipel de Stockholm sur trois espèces de sphaignes montrent une diversité génétique élevée au sein des populations et une différenciation génétique faible entre les populations pour les trois espèces, avec des valeurs respectives de la variabilité génétique inter-population de 1% pour *S. fallax*, 6% pour *S. fimbriatum* et 2% pour *S. palustre* (Szövényi *et al.*, 2012). La faible différenciation génétique entre les populations, particulièrement pour *S. fallax* et *S. fimbriatum*, serait due à une dispersion très efficace des spores sur de longues distances chez ces espèces (Szövényi *et al.*, 2012). Plusieurs études montrent que la production des spores et leur dispersion sur de longues distances est fréquente chez les bryophytes et préservent la diversité génétique lors de la colonisation (Nichols et Hewitt, 1994, Bialozyt *et al.*, 2006, Lönnell *et al.*, 2012). Les spores lorsqu'elles se retrouvent dans des conditions environnementales favorables et qu'elles sont physiologiquement prêtes à germer, se développent et forment ainsi le gamétophyte. Le cycle reprend de nouveau et la reproduction (allogame ou autogame) permet de conserver la diversité d'une génération à l'autre.

Quoique la répartition de la variance moléculaire inter et intra population soit similaire chez *T. pellucida* et *D. fuscescens* à celle observée dans la littérature, les niveaux de différenciation génétique entre les populations chez *T. pellucida* et *D. fuscescens* se situent à des niveaux relativement élevés comparativement à ceux cités précédemment (~0.2 versus ~0.05). Toutefois ils sont comparables à ceux observés chez *Pogonatum dentatum*, une mousse à reproduction mixte des zones de plaines et de montagnes de Suède (Hassel *et al.*, 2005). La structuration génétique inter-population est plus importante dans les montagnes que dans la plaine (30% versus 17% de la variance moléculaire entre les populations). Cela indique que le flux de gènes entre les populations est plus important dans la plaine que dans la région montagneuse où des barrières géographiques nuisent à la dispersion des spores (Hassel *et al.*, 2005). La présence de barrières limite la dispersion des spores et les échanges génétiques entre

les populations (Barrett *et al.*, 1996; Franks, 2010). Dans notre cas, le profil de regroupement des génotypes à l'échelle des colonies chez les deux espèces (tel qu'illustré par l'analyse en composantes principales) indique la présence d'une structuration spatiale de la diversité génétique à une échelle microgéographique. La différenciation génétique entre les colonies (placettes) est plus élevée qu'entre les populations. Ces résultats suggèrent que la dispersion par des spores et des entités végétatives (gemmae) issues d'un même pool génétique est limitée dans l'espace. Les propagules arrivent sur un microsite favorable s'établissent, croissent et forment une colonie. La dynamique d'extinction / recolonisation est commune chez les espèces occupant des habitats éphémères comme les bryophytes. Si le nombre de colonisateurs est faible et qu'ils proviennent de quelques colonies-sources (*propagules – pool model*), une augmentation de la différenciation entre les colonies suite à la recolonisation sera observée (Harrison et Hastings, 1996; Pannell et Charlesworth, 2000). Les extinctions locales récurrentes viendront par la suite limiter le temps disponible pour que le flux de gènes arrive à homogénéiser les fréquences alléliques entre les colonies (Whitlock et McCauley, 1990, Haag et Kratz, 2006). Suivant nos résultats le modèle *propagules – pool* est probablement celui qui correspond le mieux à la dynamique de métapopulation des deux espèces étudiées. En effet, celles-ci forment des colonies de petites dimensions dispersées présentes sur des substrats déterminés comme sur les pieds de conifère, sous des branches d'arbres, sur les troncs au sol, sur les chicots etc. Ces colonies gardent les échanges à une échelle locale et on ne peut exclure la présence de consanguinité. Cette organisation spatiale contribuerait à accroître la différenciation entre les colonies à l'intérieur de chaque population. Les études sur la structure spatiale génétique des mousses à l'échelle micro géographique sont peu nombreuses. Les travaux faits sur la structure génétique spatiale de *Barbilophozia attenuata* montrent que le mode de reproduction et la qualité des microhabitats sont des facteurs clés de l'organisation génétique chez cette espèce (Korpelainen *et al.*, 2011). En bref, sur de courtes distances, les coefficients de parenté sont significativement positifs et cela jusqu'à environ huit mètres, après quoi ils

s'approchent de zéro, pour devenir négatifs à des distances de plus de 25 m (Korpelainen *et al.*, 2011). Ainsi, les individus à proximité les uns des autres sont génétiquement plus étroitement liés que prévus et le sont de moins en moins avec l'accroissement des distances entre eux jusqu'à l'obtention d'une distribution aléatoire des génotypes sur de plus grandes distances.

2.5. Conclusion

L'objectif de la présente étude visait à mieux comprendre l'impact du mode de reproduction/dispersion sur la diversité et la structure génétique des mousses. Nos résultats montrent peu de différence entre les espèces étudiées et suggèrent que le mode mixte permet de conserver une diversité et une variabilité génétique comparable au mode à dominance sexuée. La prolifération à l'échelle locale engendre des colonies génétiquement différenciées l'une de l'autre mais avec des niveaux de diversité et variabilité génétique similaires chez les deux espèces. Lors de l'extinction locale d'une colonie suite à des perturbations naturelles et/ou anthropiques de milieu, un exemplaire de pool génétique de l'espèce reste présent chez les autres colonies et les populations présentes dans le milieu et non touchées par cette perturbation. La grande diversité génétique au sein des populations assure la continuité et le maintien de la diversité génétique à l'échelle de la métapopulation.

Références bibliographiques

- Barrett, S. C., Emerson, B. et Mallet, J. (1996). The reproductive biology and genetics of island plants [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351 (1341), 725-733.
- Bellolio de Trucco, G. (1978). A taxonomic study of the genus *Dicranum* (Dicranaceae, Musci) in the province of Quebec. (Thèse de doctorat). Université Ottawa.
- Bialozyt, R., Ziegenhagen, B. et Petit, R. (2006). Contrasting effects of long distance seed dispersal on genetic diversity during range expansion. *Journal of evolutionary biology*, 19 (1), 12-20.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. (2002). Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (6), 1080-1093.
- Buczowska, K., Sawicki, J., Szczecińska, M., Klama, H., Milewicz, M. et Czkiewicz, A. B. (2010). Genetic variation in the liverwort *Bazzania trilobata* inferred from ISSR markers. *Journal of Bryology*, 32 (4), 265-274.
- Chaieb, C., Fenton, N. J., Lafleur, B. et Bergeron, Y. (2015). Can We Use Forest Inventory Mapping as a Coarse Filter in Ecosystem Based Management in the Black Spruce Boreal Forest? *Forests*, 6 (4), 1195-1207.
- Cronberg, N. (1997). Genotypic differentiation between the two related peat mosses, *Sphagnum rubellum* and *Sphagnum capillijolium* in northern Europe. *Journal of Bryology*, 19 (4), 715-729.
- Cronberg, N. (2000). Genetic diversity of the epiphytic bryophyte *Leucodon sciuroides* in formerly glaciated versus nonglaciated parts of Europe. *Heredity*, 84 (6), 710-720.

- Cronberg, N. (2002). Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *Journal of Ecology*, 90 (6), 925-935.
- Cronberg, N., Molau, U. et Sonesson, M. (1997). Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity*, 78 (3), 293-301.
- Franks, S. J. (2010). Genetics, evolution, and conservation of island plants. *Journal of Plant Biology*, 53 (1), 1-9.
- Frego, K. A. (1996). Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany*, 74 (12), 1937-1942.
- Frego, K. A. (2007). Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management*, 242 (1), 65-75.
- Gunnarsson, U., Hassel, K. et Söderström, L. (2005). Genetic structure of the endangered peat moss *Sphagnum angermanicum* in Sweden: a result of historic or contemporary processes? *The Bryologist*, 108 (2), 194-203.
- Haag, R. et Kratz, F. (2006). Polymer therapeutics: concepts and applications. *Angewandte Chemie International Edition*, 45 (8), 1198-1215.
- Hamrick, J. L. et Godt, M. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351 (1345), 1291-1298.
- Harrison, S. et Hastings, A. (1996). Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 11 (4), 180-183.

- Hassel, K., Sástad, S. M., Gunnarsson, U. et Söderström, L. (2005). Genetic variation and structure in the expanding moss *Pogonatum dentatum* (*Polytrichaceae*) in its area of origin and in a recently colonized area. *American Journal of Botany*, 92 (10), 1684-1690.
- Hassel, K. et Söderström, L. (2003). Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. in contrasting habitats. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (93), 215-222.
- Hock, Z., Szövényi, P., Schneller, J. J., Tóth, Z. et Urmi, E. (2008). Bryophyte diaspore bank: a genetic memory? Genetic structure and genetic diversity of surface populations and diaspore bank in the liverwort *Mannia fragrans* (*Aytoniaceae*). *American Journal of Botany*, 95 (5), 542-548.
- Kimmerer, R. W. (1993). Disturbance and dominance in *Tetraphis pellucida*: a model of disturbance frequency and reproductive mode. *The Bryologist* 96 (1), 73-79.
- Korpelainen, H. (2005). How efficiently does bryophyte dispersal lead to gene flow? *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (97), 195-206.
- Korpelainen, H., Cräutlein, M., Laaka-Lindberg, S. et Huttunen, S. (2011). Fine-scale spatial genetic structure of a liverwort (*Barbilophozia attenuata*) within a network of ant trails. *Evolutionary Ecology*, 25 (1), 45-57.
- Korpelainen, H., Forsman, H., Virtanen, V., Pietiläinen, M. et Kostamo, K. (2012). Genetic composition of bryophyte populations occupying habitats differing in the level of human disturbance. *International Journal of Plant Sciences*, 173 (9), 1015-1022.
- Laaka-Lindberg, S., Korpelainen, H. et Pohjamo, M. (2003). Dispersal of asexual propagules in bryophytes (Selected Papers Presented at The World Conference

- of Bryology, Lucknow, India, January 23-30, 2002). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (93), 319-330.
- Lönnell, N., Hylander, K., Jonsson, B. G. et Sundberg, S. (2012). The fate of the missing spores—patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. *PLoS One*, 7 (7), 41987.
- Mishler, B. D. (1988). Reproductive ecology of bryophytes. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, 285-306. Oxford University Press, New York.
- Muller, L., Lambaerts, M., Vangronsveld, J. et Colpaert, J. (2004). AFLP-based assessment of the effects of environmental heavy metal pollution on the genetic structure of pioneer populations of *Suillus luteus*. *New Phytologist*, 164 (2), 297-303.
- Natcheva, R. et Cronberg, N. (2003). Genetic diversity in populations of *Sphagnum capillifolium* from the mountains of Bulgaria, and their possible refugial role. *Journal of Bryology*, 25 (2), 91-99.
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*: Columbia University Press, Columbia, NY, USA.
- Nichols, R. A. et Hewitt, G. M. (1994). The genetic consequences of long distance dispersal during colonization. *Heredity*, 72 (3), 312-317.
- Pannell, J. R. et Charlesworth, B. (2000). Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355 (1404), 1851-1864.
- Peakall, R. et Smouse, P. E. (2012). GenAlEx 6.05: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28 (19), 2537-2539.

- Pohjamo, M., Korpelainen, H. et Kalinauskaitė, N. (2008). Restricted gene flow in the clonal hepatic *Trichocolea tomentella* in fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 141 (5), 1204-1217.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O. et Korpelainen, H. (2006). Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evolutionary Ecology*, 20 (5), 415-430.
- Röder, M. S., Korzun, V., Wendehake, K., Plaschke, J., Tixier, M.-H., Leroy, P., et al. (1998). A microsatellite map of wheat. *Genetics*, 149 (4), 2007-2023.
- Ross-Davis, A. L. et Frego, K. A. (2002). Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany*, 80 (1), 21-33.
- Saiki, R. K., Scharf, S., Faloona, F., Mullis, K. B., Horn, G. T., Erlich, H. A., et al. (1985). Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science*, 230 (4732), 1350-1354.
- Skotnicki, M. L., Ninham, J. A. et Selkirk, P. M. (1998). High levels of RAPD diversity in the moss *Bryum argenteum* in Australia, New Zealand, and Antarctica. *The Bryologist*, 101 (3), 412-421.
- Skotnicki, M. L., Selkirk, P. M. et Beard, C. (1998). RAPD profiling of genetic diversity in two populations of the moss *Ceratodon purpureus* in Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology*, 19 (3), 172-176.
- Snäll, T., Ribeiro Jr, P. et Rydin, H. (2003). Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos*, 103 (3), 566-578.

- Söderström, L. et Herben, T. (1997). Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology* 6, 89-97.
- Spagnuolo, V., Muscariello, L., Cozzolino, S., Cobianchi, R. C. et Giordano, S. (2007). Ubiquitous genetic diversity in ISSR markers between and within populations of the asexually producing moss *Pleurochaete squarrosa*. *Plant Ecology*, 188 (1), 91-101.
- Stenøien, H. K. et Såstad, S. M. (1999). Genetic structure in three haploid peat mosses (*Sphagnum*). *Heredity*, 82 (4), 391-400.
- Sundberg, S., Hansson, J. et Rydin, H. (2006). Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography*, 33 (8), 1479-1491.
- Szövényi, P., Sundberg, S. et Shaw, A. J. (2012). Long-distance dispersal and genetic structure of natural populations: an assessment of the inverse isolation hypothesis in peat mosses. *Molecular Ecology*, 21 (22), 5461-5472.
- Van der Velde, M., During, H., Van de Zande, L. et Bijlsma, R. (2001a). The reproductive biology of *Polytrichum formosum*: clonal structure and paternity revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, 10 (10), 2423-2434.
- Van der Velde, M., Van de Zande, L. et Bijlsma, R. (2001b). Genetic structure of *Polytrichum formosum* in relation to the breeding system as revealed by microsatellites. *Journal of Evolutionary Biology*, 14 (2), 288-295.
- Vekemans, X. et Hardy, O. J. (2004). New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology*, 13 (4), 921-935.

- Wang, Y., Zhu, Y. et Wang, Y. (2012). Differences in spatial genetic structure and diversity in two mosses with different dispersal strategies in a fragmented landscape. *Journal of Bryology*, 34 (1), 9-16.
- Werner, J. (2004). Observations bryologiques au Luxembourg: Espèces remarquables observées en 2003 (18e série). *Bull. Soc. Nat. luxemb*, 105, 9-14.
- Whitlock, M. C. et Barton, N. (1997). The effective size of a subdivided population. *Genetics*, 146 (1), 427-441.
- Whitlock, M. C. et McCauley, D. E. (1990). Some population genetic consequences of colony formation and extinction: genetic correlations within founding groups. *Evolution*, 1717-1724.
- Wilson, P. J. et Provan, J. (2003). Effect of habitat fragmentation on levels and patterns of genetic diversity in natural populations of the peat moss *Polytrichum commune*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270 (1517), 881-886.
- Wyatt, R. et Derda, G. (1997). Population biology of the Polytrichaceae. *Advances in Bryology* 6, 265-96.
- Wyatt, R. (1992). Conservation of rare and endangered bryophytes: input from population genetics. *Biological Conservation*, 59 (2), 99-107.
- Wyatt, R., Odrzykoski, I. J. et Stoneburner, A. (1989). High levels of genetic variability in the haploid moss *Plagiomnium ciliare*. *Evolution*, 43 (5), 1085-1096.
- Zietkiewicz, E., Rafalski, A. et Labuda, D. (1994). Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*, 20 (2), 176-183.

CONCLUSION GENERALE

Les perturbations naturelles, telle que les feux, et anthropiques, comme l'exploitation forestière, représentent des perturbations sur les organismes forestiers. Les petits organismes, tels que les mousses et les hépatiques, ont des propriétés biologiques qui les rendent plus vulnérables aux changements environnementaux comparativement à d'autres groupes de plantes. Ces propriétés comprennent une dépendance aux conditions microclimatiques (température, humidité), aux processus de reproduction et à l'établissement de la population (Fenton *et al.*, 2003). En effet, la réduction de la quantité et/ou la qualité des substrats et la modification de la température et de l'humidité du parterre forestier vont réduire la diversité locale des bryophytes (Fenton *et al.*, 2003). La perte des espèces après la récolte influence la structure de nombreuses communautés de bryophytes par l'interaction entre les métapopulations et la dynamique des espèces individuelles (Söderström et Herben, 1997). En outre des conditions des micro-habitats, le mode de dispersion et/ou de reproduction définit l'organisation spatiale des mousses. Cette organisation génère des populations séparées les unes des autres et plus ou moins interconnectées à l'échelle de la métapopulation. La connexion et l'échange entre les différentes populations assurent le maintien et la continuité de l'espèce. L'échange entre les populations est assuré selon deux modalités de dispersion et de reproduction (sexuée ou asexuée). Une attention relativement faible a été consacrée aux bryophytes par les biologistes des populations en vue d'assurer la conservation de ces organismes. Les études ne fournissent actuellement pas de réponses claires à des questions telles que; l'importance du système de reproduction pour la structure génétique, la contribution relative de la reproduction sexuée et asexuée

dans les populations et les niveaux de flux de gènes au sein et entre les populations de mousses.

Selon la littérature, le mode de propagation asexué limite le potentiel de dispersion à des faibles distances et engendre des individus génotypiquement identiques à la colonie mère, ce qui est caractérisé par une diversité génétique intra-colonie faible et une différenciation génétique inter-colonie élevée. En contrepartie, le mode de reproduction sexué augmente le potentiel de dispersion sur de plus longues distances. Ces colonies représentent une diversité génétique intra-colonie élevée et une différenciation inter-colonie plus faible. Le choix de deux espèces des mousses étudiées, *T. pellucida* et *D. fuscescens*, est motivé par la différence de leur mode de reproduction. En effet, nos résultats montrent que les mousses à dispersion sexuée ne suivent pas le patron décrit dans la littérature selon lequel les colonies se trouvent plus diversifiées génétiquement que celles à dispersion asexuée. Bien que dans la présente étude la différence de diversité génétique trouvée entre les deux espèces est moindre que prévue. L'espèce à reproduction mixte, *T. pellucida*, présente autant de variation à l'intérieur de chaque colonie que *D. fuscescens*, espèce à reproduction sexuée. Ces résultats inattendus, pour l'espèce à reproduction mixte, *T. pellucida*, suggèrent que la reproduction sexuée, même à faibles fréquences est capable de générer une diversité génétique élevée, que la diversité génétique en mode asexuée est plus importante que prévue (mutations somatiques), ou que la diversité génétique s'accumule au fil du temps. Ces résultats et ces constatations ouvrent certaines perspectives et méritent d'explorer ces derniers points. Comment la diversité génétique se maintient-elle chez les mousses ayant un mode de propagation asexué? Comment change-t-elle au fil du temps?

La diversité génétique garantie la continuité de l'espèce dans le temps. Ceci est assuré par la continuité et l'échange de flux de génique entre les populations. L'essor de la génétique moléculaire constitue une grande avancée en biologie de la conservation, parce qu'elle apporte des informations importantes sur le comportement, le cycle de vie, la démographie, le degré de la variabilité génétique et la capacité de maintenir cette

diversité d'une génération à l'autre. Par notre étude, nous avons pu déterminer que la diversité génétique est maintenue par le mode de reproduction dans chaque colonie et population, cette diversité assure généralement la continuité de l'espèce. Les mousses jouent un rôle crucial dans le maintien de l'équilibre de la forêt comme le maintien de l'humidité et la température de sol (Hallingbäck et Hodgetts, 2000) et leur conservation mériterait plus d'attention lors de l'élaboration de plans d'aménagement forestier durable.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andersson, K. (2002). Dispersal of spermatozoids from splash-cups of the moss *Plagiomnium affine*. *Lindbergia*, 90-96.
- Avise, J. C., Walker, D. et Johns, G. C. (1998). Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265 (1407), 1707-1712.
- Bellolio de Trucco, G. (1978). A taxonomic study of the genus *Dicranum* (Dicranaceae, Musci) in the province of Quebec. (Thèse de doctorat). Université Ottawa.
- Bengtsson, J. (1991). Interspecific competition in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 (1-2), 219-237.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. et Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern quebec. *Ecology*, 85 (7), 1916-1932.
- Bergeron, Y. et Harper, K. A. (2009). Old-Growth Forests in the Canadian Boreal: the Exception Rather than the Rule? *Old-Growth Forests* (207), 285-300: Springer Berlin Heidelberg.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. D. et Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva fennica*, 36 (1), 81-95.

- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. (2002). Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (6), 1080-1093.
- Cain, M. L., Milligan, B. G. et Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87 (9), 1217-1227.
- Conseil canadien des ministres des forêts (1992). Aménagement forestier durable au Canada. Disponible sur <http://www.mcan.gc.ca/forets/canada/amenagement-forestier-durable/13184> consulté le 10 mars 2016.
- Crawford, M., Jesson, L. K. et Garnock-Jones, P. J. (2009). Correlated evolution of sexual system and life-history traits in mosses. *Evolution*, 63 (5), 1129-1142.
- Cronberg, N. (2002). Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *Journal of Ecology*, 90 (6), 925-935.
- Crum, H. (1972). The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 35, 269-298.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. et Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7 (10), 519-524.
- Cummins, H. et Wyatt, R. (1981). Genetic variability in natural populations of the moss *Atrichum angustatum*. *Bryologist*, 84 (1), 30-38.
- Drapeau, P., Leduc, A. et Bergeron, Y. (2009). Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. *Setting conservation targets for managed forest landscapes. Edited*

by M.-A. Villard and BG Jonsson. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 129-160.

During, H. (1990). Clonal growth patterns among bryophytes. *Clonal growth in plants: regulation and function*, 153-176. SPB Academic, The Hague.

During, H. (1997). Bryophyte diaspore banks. *Advances in bryology* 6., 103-134.

During, H. (2001). Diaspore banks. *The Bryologist*, 104 (1), 92-97.

Eckert, C. G., Lui, K., Bronson, K., Corradini, P. et Bruneau, A. (2003). Population genetic consequences of extreme variation in sexual and clonal reproduction in an aquatic plant. *Molecular Ecology*, 12 (2), 331-344.

Egunyomi, A. (1978). Comparative culture studies on the spores and gemmae of *Octoblepharum albidum* Hedw. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory = Hattori Shokubutsu Kenkyujo hokoku* 44, 25-30.

Ennos, R. A. (1990). Population Genetics of bryophytes. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 38-39.

Fenton, N. J., Frego, K. A. et Sims, M. R. (2003). Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany*, 81 (7), 714-731.

Frahm, J.-P. (2009). Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Protist Diversity and Geographical Distribution*, 8, 43-50.

Gams, W. (1973). Microbiology of the atmosphere. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 79 (6), 265-265.

- Gauthier, S., De Grandpré, L. et Bergeron, Y. (2000). Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11 (6), 781-790.
- Glebov, F. et Korzukhin, M. (1992). Transitions between boreal forest and wetland. A systems analysis of the global boreal forest. *Cambridge University Press, Cambridge*, 241-266.
- Glime, J. M. (2007). Bryophyte ecology, vol 1. Physiological ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- Goffinet, B. et Gerber, S. (2000). Quantitative trait loci: a meta-analysis. *Genetics*, 155 (1), 463-473.
- Gottlieb, L. (1971). Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution. *Bioscience*, 21 (18), 939-944.
- Gunnarsson, U., Shaw, A. et Lönn, M. (2007). Local-scale genetic structure in the peatmoss *Sphagnum fuscum*. *Molecular Ecology*, 16 (2), 305-312.
- Halkett, F., Simon, J.C. et Balloux, F. (2005). Tackling the population genetics of clonal and partially clonal organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 20 (4), 194-201.
- Hallingbäck, T. et Hodgetts, N. (2000). Mosses, liverworts, and hornworts: status survey and conservation action plan for bryophytes (53): World Conservation Union. Cambridge, Royaume-Uni.
- Hallingback, T. et Tan, B. C. (2014). Past and present activities and future strategy of bryophyte conservation. *Phytotaxa*, 9 (1), 266-274.

- Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38 (2), 210-221.
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63 (1), 151-162.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87 (2), 209-219.
- Hanski, I. et Gilpin, M. E. (1991). *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London.
- Hartl, D. L. et Borot, N. (1994). *Génétique des populations. Flammarion médecine-sciences*. Paris, Flammarion.
- Hassel, K., Såstad, S. M., Gunnarsson, U. et Söderström, L. (2005). Genetic variation and structure in the expanding moss *Pogonatum dentatum* (Polytrichaceae) in its area of origin and in a recently colonized area. *American Journal of Botany*, 92 (10), 1684-1690.
- Hassel, K. et Söderström, L. (2003). Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. in contrasting habitats. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (93), 215-222.
- Hedenås, H., Bolyukh, V. et Jonsson, B.-G. (2003). Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science*, 14 (2), 233-242.
- Herben, T., Hara, T., Marshall, C. et Soukupová, L. (1994). Plant clonality: biology and diversity. *Folia Geobotanica*, 29 (2), 113-122.

- Hill, M., Preston, C., Bosanquet, S. et Roy, D. (2007). Attributes of British and Irish mosses, liverworts, and hornworts. *NFRC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales. Saxon Print Group, Norwich.*
- Hunter, M. L., Jacobson, G. L. et Webb, T. (1988). Paleoecology and the coarse-filter approach to maintaining biological diversity. *Conservation biology*, 2 (4), 375-385.
- Hunter Jr, M. L. (1991). Coping with ignorance: the coarse-filter strategy for maintaining biodiversity. *Balancing on the brink of extinction. Island Press, Washington, DC*, 266-281.
- [Image]. why-are-bryophytes-called-amphibians-of-plant-kingdom (2015). Disponible sur <http://socratic.org/questions/why-are-bryophytes-called-amphibians-of-plant-kingdom> consulté le 4 mars 2016.
- Jonsson, B. G. et Söderström, L. (1988). Growth and reproduction in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Vainio during a 4-year period. *Journal of Bryology*, 15 (2), 315-325.
- Kahlem, G. et Hébant, C. (1973). Electrophoretic study of acid phosphatases in *Polytrichum commune*. *The Bryologist*, 554-556.
- Khanna, K. R. (1964). Differential evolutionary activity in bryophytes. *Evolution*, 652-670.
- Kimmerer, R. W. (1991a). Reproductive Ecology of *Tetraphis pellucida*. I. Population Density and Reproductive Mode. *The Bryologist*, 94 (3), 255-260.
- Kimmerer, R. W. (1991b). Reproductive Ecology of *Tetraphis pellucida*. II. Differential Success of Sexual and Asexual Propagules. *The Bryologist*, 94 (3), 284-288.

- Kimmerer, R. W. (1993). Disturbance and dominance in *Tetraphis pellucida*: a model of disturbance frequency and reproductive mode. *The Bryologist* 96 (1), 73-79.
- Korpelainen, H. (2005). How efficiently does bryophyte dispersal lead to gene flow? *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (97), 195-206.
- Korpelainen, H., Cräutlein, M., Laaka-Lindberg, S. et Huttunen, S. (2011). Fine-scale spatial genetic structure of a liverwort (*Barbilophozia attenuata*) within a network of ant trails. *Evolutionary Ecology*, 25 (1), 45-57.
- Korpelainen, H., Forsman, H., Virtanen, V., Pietiläinen, M. et Kostamo, K. (2012). Genetic composition of bryophyte populations occupying habitats differing in the level of human disturbance. *International Journal of Plant Sciences*, 173 (9), 1015-1022.
- Krzakowa, M. et Szweykowski, J. (1979). Isozyme polymorphism in natural populations of a liverwort, *Plagiochila asplenioides*. *Genetics*, 93 (3), 711-719.
- Laaka-Lindberg, S., Korpelainen, H. et Pohjamo, M. (2003). Dispersal of asexual propagules in bryophytes (Selected Papers Presented at The World Conference of Bryology, Lucknow, India, January 23-30, 2002). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* (93), 319-330.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., et al. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7 (7), 601-613.
- Leonardía, A., Tan, B. et Kumar, P. (2013). Population genetic structure of the tropical moss *Acanthorrhynchium papillatum* as measured with microsatellite markers. *Plant Biology*, 15 (2), 384-394.

- Lepart, J. (1997). Définition et diverses perceptions de la biodiversité. Forêt Méditerranéenne. Montpellier. France.
- Levin, D. A. (1975). Genetic correlates of translocation heterozygosity in plants. *BioScience*, 25 (11), 724-728.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15 (3), 237-240.
- Levins, R. et Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 68 (6), 1246-1248.
- Lewontin, R. C. (1974). The genetic basis of evolutionary change. *Columbia University Press New York* (560).
- Lindo, Z., et Gonzalez, A. (2010). The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems*, 13(4), 612-627.
- Löbel, S., Snäll, T. et Rydin, H. (2006). Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *Journal of Ecology*, 94 (4), 856-868.
- Longton, R. (1976). Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 41, 205-223.
- Lönnell, N., Hylander, K., Jonsson, B. G. et Sundberg, S. (2012). The fate of the missing spores—patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. *PloS One*, 7 (7), 41987.

- MacArthur, R. H. et Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 1. Princeton.
- Marino, P. C. (1991). Competition between mosses (*Splachnaceae*) in patchy habitats. *The Journal of Ecology*, 1031-1046.
- Meyer, M. W. et Angerman, C. (1973). Enzymes in the moss *Funaria hygrometrica*: phenylalanine ammonia lyase and its control. *The Bryologist*, 361-365.
- Ministère des Forêts; de la Faune et des Parcs (MFFP). Milieu forestier (2009). Disponible sur <https://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-milieu.jsp> consulté le 10 mars 2016.
- Miller, N. G. et McDaniel, S. F. (2004). Bryophyte dispersal inferred from colonization of an introduced substratum on Whiteface Mountain, New York. *American Journal of Botany*, 91 (8), 1173-1182.
- Müller, P. et Frahm, J.-P. (1987). A review of the *Paraleucobryoideae* (*Dicranaceae*). *Nova Hedwigia*, 45 (3-4), 283-314.
- Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., et al. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418 (6896), 409-413.
- Pellegrin, D. et Hauber, D. P. (1999). Isozyme variation among populations of the clonal species, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany*, 63 (3), 241-259.
- Pichonet, A. (2011). Variabilité et dispersion au sein du genre *Dicranum* Hedw. (*Dicranaceae*, *Bryophyta*): approches moléculaire et morphologique. (Thèse de doctorat). Muséum national d'histoire naturelle. Paris, France.

- Pohjamo, M., Korpelainen, H. et Kalinauskaitė, N. (2008). Restricted gene flow in the clonal hepatic *Trichocolea tomentella* in fragmented landscapes. *Biological Conservation*, 141 (5), 1204-1217.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O. et Korpelainen, H. (2006). Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evolutionary Ecology*, 20 (5), 415-430.
- Reusch, T. B., Ehlers, A., Hämmerli, A. et Worm, B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 (8), 2826-2831.
- Schofield, W. (2000). Classification and number of bryophytes species. In: Hallingback T and Hodgetts N (Eds). Mosses, liverworts, and hornwort: status survey and conservation action plan for bryophytes. Gland, Switzerland: IUCN.
- Scott, K. M. et Crandall-Stotler, B. (2002). RAPD polymorphism as an indicator of population structure, breeding system, and speciation in *Fossombronia*. *The Bryologist*, 105 (2), 225-232.
- Selkirk, P., Skotnicki, M., Adam, K., Connett, M., Dale, T., Joe, T., et al. (1997). Genetic variation in Antarctic populations of the moss *Sarconeurum glaciale*. *Polar Biology*, 18 (5), 344-350.
- Shaw, A. J., Szövényi, P. et Shaw, B. (2011). Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants. *American Journal of Botany*, 98 (3), 352-369.
- Skotnicki, M. L., Selkirk, P. M. et Beard, C. (1998). RAPD profiling of genetic diversity in two populations of the moss *Ceratodon purpureus* in Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology*, 19 (3), 172-176.

- Snäll, T., Fogelqvist, J., Ribeiro, P. et Lascoux, M. (2004). Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods. *Molecular Ecology*, 13 (8), 2109-2119.
- Snäll, T., Ribeiro Jr, P. et Rydin, H. (2003). Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos*, 103 (3), 566-578.
- Söderström, L. (1988). The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation*, 45 (3), 169-178.
- Söderström, L. et Herben, T. (1997). Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology* 6, 89-97.
- Söderström, L. et Jonsson, B.G. (1992). Naturskogarnas fragmentering och mossor paa temporaera substrat. *Svensk botanisk tidskrift* 86, 185-198.
- Stenøien, H. K. et Flatberg, K. I. (2000). Genetic variability in the rare Norwegian peat moss *Sphagnum troendelagicum*. *The Bryologist*, 103 (4), 794-801.
- Stenøien, H. K. et Såstad, S. M. (1999). Genetic structure in three haploid peat mosses (*Sphagnum*). *Heredity*, 82 (4), 391-400.
- Stoeckel, S., Grange, J., Fernández-Manjarres, J. F., Bilger, I., Frascaria-Lacoste, N. et Mariette, S. (2006). Heterozygote excess in a self-incompatible and partially clonal forest tree species—*Prunus avium* L. *Molecular Ecology*, 15 (8), 2109-2118.
- Sundberg, S. (2013). Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography*, 36 (3), 364-373.

- Sundberg, S., Hansson, J. et Rydin, H. (2006). Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography*, 33 (8), 1479-1491.
- Tremblay, J. A. T. A., Bélanger, L., Despons, M. et Brunet, G. (2007). La restauration passive des sapinières mixtes de seconde venue : une alternative pour la conservation des sapinières mixtes anciennes. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 (4), 825-839.
- Van der Velde, M. et Bijlsma, R. (2000). Amount and structure of intra-and interspecific genetic variation in the moss genus *Polytrichum*. *Heredity*, 85 (4), 328-337.
- Van der Velde, M., During, H., Van de Zande, L. et Bijlsma, R. (2001a). The reproductive biology of *Polytrichum formosum*: clonal structure and paternity revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, 10 (10), 2423-2434.
- Van der Velde, M., Van de Zande, L. et Bijlsma, R. (2001b). Genetic structure of *Polytrichum formosum* in relation to the breeding system as revealed by microsatellites. *Journal of Evolutionary Biology*, 14 (2), 288-295.
- Vekemans, X. et Hardy, O. J. (2004). New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology*, 13 (4), 921-935.
- Verboom, J., Lankester, K. et Metz, J. A. (1991). Linking local and regional dynamics in stochastic metapopulation models. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 (1-2), 39-55.
- Vié, J.-C., Hilton-Taylor, C. et Stuart, S. N. (2009). Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species. Gland, Switzerland: IUCN.

- Voglmayr, H. (1998). Genome size analysis in mosses (Musci) and downy mildews (*Peronosporales*). (Thèse de doctorat). Université Vienna, Autriche.
- Voglmayr, H. (2000). Nuclear DNA amounts in mosses (Musci). *Annals of Botany*, 85 (4), 531-546.
- Wyatt, R. (1992). Conservation of rare and endangered bryophytes: input from population genetics. *Biological Conservation*, 59 (2), 99-107.
- Zhu, Y. Q., Liu, L., Wang, Y. F. et Shao, X. M. (2007). Genetic diversity and population structure of *Brachythecium rivulare* Schimp.(Brachytheciaceae) from Foping Nature Reserve, Shaanxi, China, detected by RAPD markers. *Journal of Bryology*, 29 (2), 104-110.