THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : CSV- Chimie et Sciences du Vivant
Spécialité : Biodiversité-Ecologie-Environnement
Unité de recherche : Laboratoire d'ECologie Alpine

Rôle du substrat dans la diversification de la flore Alpine : étude des mécanismes d'adaptation et de divergence

Substrate as a diversification driver in the Alpine flora : underlying mechanisms of adaptation and divergence

Présentée par :

Camille VOISIN

Direction de thèse :

Philippe CHOLER — Directeur de thèse
DIRECTEUR DE RECHERCHE, CNRS DELEGATION ALPES

Florian BOUCHER — Co-encadrant de thèse
MAITRE DE CONFERENCES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

Rapporteurs :

Yamama NACIRI
FULL PROFESSOR, Université de Genève

Christian PARISOD
FULL PROFESSOR, Université de Fribourg

Thèse soutenue publiquement le **21 novembre 2025**, devant le jury composé de :

François POMPANON, PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Grenoble Alpes	Président
Philippe CHOLER, DIRECTEUR DE RECHERCHE, CNRS délégation Alpes	Directeur de thèse
Yamama NACIRI, FULL PROFESSOR, Université de Genève	Rapporteure
Christian PARISOD, FULL PROFESSOR, Université de Fribourg	Rapporteur
Frédéric MEDAIL, PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Aix-Marseille Université	Examinateur
Tamara MÜNKEMÜLLER, DIRECTRICE DE RECHERCHE, CNRS délégation Alpes	Examinatrice

Invités :

Florian BOUCHER
MAITRE DE CONFERENCES, Université Grenoble Alpes



Rôle du substrat dans la diversification de la flore Alpine :

Étude des mécanismes d'adaptation et de divergence

Camille Voisin

Thèse de doctorat

Direction de thèse :
Florian Boucher & Philippe Choler

4 décembre 2025

LECA Laboratoire d'Écologie Alpine
UGA Université Grenoble Alpes
cnrs
ÉCOLE DOCTORALE Chimie & Sciences du Vivant

Remerciements

Finalement, j'écris cette partie, qui bien qu'elle soit au tout début de ce manuscrit en signe pourtant la fin. Trois ans... même un peu plus quand je repense au "jeune" moi qui reprenait ses études après 10 ans de jardinage. Trois ans de voyage, tant physique que mental à travers les Alpes, et dont certains arrêts me marqueront pour longtemps. Déjà l'impression d'être nostalgique pourtant il faudrait que j'arrête d'écrire cette partie pour finir ma discussion ! Mais comme beaucoup, je ressens un certain mélange de plaisir et de tristesse d'arriver au bout d'une histoire forte et marquante.

Pour commencer, j'aimerais remercier mes directeurs de thèse. Nos nombreuses discussions m'ont été indispensables pour mener ce travail au bout. Je n'avais pourtant pas prévu de faire une thèse au départ mais je ne regrette vraiment pas ce choix.

Philippe, merci d'être descendu d'Aravo pour encadrer ce travail. Tu es pour beaucoup dans la dernière partie et j'en suis très content, même si ce n'est pas un travail terminé. Tu dois t'en douter, mais je vais évidement garder cette vision des différents chapitres que tu as lancée au hasard un jour de CSI (si ma mémoire est bonne), "parfois il faut faire de la science *fancy* et parfois de la science pédestre. Là, tu fais de la science pédestre, [mais] un piéton ça peut aussi être de l'art". Alors oui, ma thèse est peut être un peu éloignée de ce que tu fais en ce moment, mais tu as endossé ce rôle de critique un peu extérieur, pour en faire un travail qui est, je l'espère, au niveau.

Flo, tu commences déjà à évoquer mes regrets de te quitter. Je ne pourrais pas terminer ces remerciements si je laissais la nostalgie de cette fin d'association me gagner. Merci d'avoir accepté un jardinier aux cheveux sales en 2021 pour faire un stage, déjà sur une plante aux fleurs roses, peut-être était-ce un présage ? Merci pour tous ces échanges sur la science, la flore, le sport et que sais-je d'autre. J'ai pu, grâce à toi, (re)découvrir les Alpes, de la France à la Slovénie, ré-observer ces paysages que j'aime tant et même aller jusque dans les Apennins ! Tu as beaucoup participé à mon évolution de naturaliste, des plantes aux oiseaux. Je ne sais pas si je dois te remercier pour toutes ces souffrances en trail, mais sérieusement, on recommence quand tu le souhaites ! Merci de m'avoir poussé et soutenu pendant toutes ces années, cette thèse n'aurait pas pu exister sans le cœur que tu y as mis.

J'aimerais remercier par avance mon jury de thèse. Merci Tamara, Yamama, Christian, François et Frédéric d'avoir accepté d'évaluer ce travail. J'espère qu'il vous plaira autant que j'ai pris plaisir à l'écrire. J'espère que ce moment d'échanges à venir sera riche et qu'il sera potentiellement le point de départ d'autres collaborations. J'en profite pour remercier également les membre de mon CSI. Merci Cyril de m'avoir aidé à clarifier ce chapitre deux. Merci Jérôme car tu as beaucoup apporté à ce travail. Merci Seb, il y a six ans déjà, tu me conseillais des livres et des articles en écologie, parfois un peu raides mais qui m'ont bien accompagné. Merci pour ta motivation à toute épreuve.

Bon, on arrive au moment du LECA, où je vais forcément oublier du monde... Donc merci à tout.e.s !

Pour commencer, trois ans dans le bureau Carson (renommé il y a une semaine seulement). Des pensées pour Tiphaine, croisée il y a déjà longtemps en master, j'espère que ce poste sera le début d'une belle histoire. Merci à la *team Xenopus*, Mathias, Clara pour ces moments de folie plus que

nécessaires. Mathilda, j'espère qu'on refera des sorties bota. Enfin, Louis, merci pour tes nombreuses aides avec R, merci pour les pauses thé et plus généralement pour ta gentillesse.

Un étage plus haut, un grand merci aux membres du bureau Darwin. Baptiste, tes coupes de cheveux vont me manquer, et même si je ne te reprends pas comme copilote, je retournerai avec grand plaisir en montagne avec toi. J'espère que tu ne m'en veux plus d'avoir dérobé ton directeur et de ne pas avoir su écrire ton nom correctement. Flora & Océane, si après les papillons il faut reproduire des moutons, je ne suis pas sûr d'être là pour vous aider. Lara & Matthew, bon vent en Afrique du sud, merci pour votre aide et votre soutien pendant la thèse. Zoé, ce fut un plaisir d'avoir partagé tes *nunataks* pendant ces deux années de thèse. Merci pour tous ces coups de main, ces discussions scientifiques, musicales ou militantes, et surtout, merci pour ces centaines de pauses café, pas nécessairement bonnes pour la tension mais tellement indispensables !

Et au fond du couloir ? Julien, tu es déjà remercié dans les papiers mais quand même tu m'as bien aidé sur qgis, R et j'en passe. Je me souviendrai de ce voyage dans les Apennins, entre neige et pluie tous les jours, mais je garderai plutôt en mémoire les Negroni sur la plage au retour. Mathias, merci pour ton aide en stat et ces discussions geek. Maya, merci pour ces lignes de code ratées que tu as su solutionner en deux secondes, pour tous ces resto conseillés et partagés et ces poésies d'auteur japonais inconnu. Wilfried, au plaisir de refaire des trails avec toi. Bon "avec" c'est un bien grand mot, mais déjà derrière c'est pas mal ! Joaquim, malgré les patates pourries, le vol de clés et de machine à laver et bien... merci quand même pour ces moments de partage. Romain, si ma thèse est si joliment illustrée (et j'espère que c'est le cas) c'est clairement grâce à toi. Quand même, merci d'éteindre ma cafetière tous les matins, de chanter du Céline, du Johnny et du Jul (ça peut être pas en fait), et surtout d'avoir élevé mon âme en récitant tes citations favorites de tous ces philosophes. Je ne suis pas sûr de maîtriser complètement la pensée de Spinoza, mais quand même.

Merci, Delphine & Cindy de m'avoir aidé sur toutes ces analyses, Karine, Florence et l'équipe admin en général, Fred B. pour avoir sauvé mon ordi, Nicolas pour la motivation, Stephan pour ces sorties natures et ta confiance pour les cours et Laure pour ces potins qui m'auront fait tellement rire ces trois ans, franchement tes présentations sont chouettes ! Arthur, c'était déjà il y a longtemps le master, merci pour les coups de main et bonne chance pour la suite. Keyvan, une pensée pour toi au milieu des moutons, merci pour les conseils musicaux très "vape" qui m'auront accompagné dans cette rédaction, pour ces échanges entre dix bouteilles étranges et pour ton soutien, même à distance.

Merci à toute l'équipe présente et passée du Lautaret. Je n'en serais pas là sans avoir passé ces 7 ans avec vous. Merci notamment pour cet amour partagé de la botanique alpine.

Merci aux trois stagiaires qui ont participé à des moments clef de ma thèse. Flore merci de t'être divisée en deux pour travailler avec Marion et moi en même temps, Clara merci pour ce travail sur les herbiers, j'espère que tu aimes cette nouvelle version de la clef et bonne chance pour la suite. Camille, merci pour tous ces moments dans les Alpes à ne jamais rechigner, à gravir deux montagnes dans la journée toujours avec la même motivation et à supporter les nouilles chinoises tout les soirs, bonne continuation à toi.

Big thoughts to the whole team in Innsbruck ! Tereza, Valentin, Clemens thanks for these crazy moments. Mar & Pau I hope you enjoy going back to Spain. Bozo, Peter, thank you so much for welcoming me for six months and for all those trips to those "cute" mountains, which I will remember for

a long time. Philipp, you have played a big part in this thesis, thanks for these awesome moments, in Innsbruck, during sampling, lost in beautiful mountains with my silver spoon, discussing our favourite geological periods and reciting finger-foot poetry. Looking forward to buiding this giant lizard's lab !

Honnêtement, je n'en serais pas là sans votre soutien inconditionnel, vous, les *Voisin*, les *Surin* et les associé.e.s. Merci de croire depuis le début, et quels que soient mes choix, que je vais y arriver. La robotique, bien sûr ! Paysagiste, carrément !, Botaniste, super ! Une thèse, excellente idée ! Vous êtes tout.e.s à l'origine de ce que je suis aujourd'hui. Mamie, j'espère que cette thèse t'aurait plu. Merci Raph de me faire confiance et d'avoir fait de moi un parrain et un tonton. Pilpop, si tu savais le nombre d'albums conseillés qui ont tourné dans mes oreilles pendant ces trois ans, merci de m'avoir (un peu à rebours) donné l'amour de la course, une bulle d'air aujourd'hui indispensable. M'man, merci pour ton soutien sans faille, tu n'as pas fait ta carrière dans les plantes comme tu aurais pu le souhaiter, mais grâce à toi, moi je peux m'y épanouir. Dire que tu t'es même mise à Overleaf pour corriger mes fautes !

Les copain.ne.s, vous êtes beaucoup trop pour que vous y passiez tout.e.s. Mais sachez que c'est énormément grâce à vous que j'en suis là. Vous n'avez pas arrangé mon alcoolisme, mais le moral et la motivation ça c'est sûr que oui ! Même si vous êtes tout.e.s important.e.s, il faut quand même que j'en cite quelques un.e.s en particulier. Léo, compte sur moi pour te refaire porter des sacs de 20 kg de terre, mais la prochaine fois ton chien prend un sac aussi ! Clément, les 20 grammes de feuilles que tu m'a aidé à ramasser ne sont pas du tout proportionnels à tout ce que tu m'as apporté avant, pendant et je l'espère après cette thèse. Toute ma force pour Yoyo & Kamo, je pense fort à vous. Noé, mon compagnon d'anniversaire, toi qui aimes autant que moi ces monuments humains ignorés et perdus dans la forêt, toi aussi je compte bien te refaire porter des sacs. Louise, merci pour tes relectures, ces conseils littéraires pour sortir la tête de la thèse, ces discussions engagées pour la vie, merci d'exister.

Marion, je m'étais bien dit que te proposer d'être mon binôme pour le master c'était une bonne idée. Qu'il est loin le temps du "vous" et "monsieur" au Lautaret. Merci de m'accompagner dans toutes ces sorties naturalistes, honnêtement entre le lynx et le grand-duc on est bien lotis. Merci de supporter mes moments de craquages et de (pas trop) râler quand on va faire une balade "tranquille". Merci aussi pour toutes ces discussions, elle fait bien 'Tuuuiiit' la sittelle ? Bref, merci d'être simplement là, dans ma vie.

Publications et projet en cours

2025 **Voisin, C.**, Choler, P., Vacher, C., Perrier, C., Renaud, J., Rioux, D., & Boucher, F. C. (2025). Deciphering the drivers of speciation in Alpine *Noccaea* (Brassicaceae) reveal an evolution predominantly shaped by geography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108381. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2025.108381
Détails : Chapitre 1 de ma thèse.

2024 Asta, J., Perrier, C., Rémy, C., **Voisin, C.** (2024). *LICHENS – À la découverte des lichens du col du Lautaret et de la région briançonnaise*. Les cahiers illustrés du Lautaret, n°10. Lien-cahier-10
Détails : Ouvrage de vulgarisation illustré sur les lichens, incluant une clé de détermination permettant d'identifier les espèces présents au col du Lautaret et dans la région briançonnaise, Hautes Alpes, France.

2023 **Voisin, C.**, Dentant, C., Rioux, D., & Boucher, F. C. (2023). Introgression of an isolated *Primula* lineage suggests the existence of a glacial refugium in the Écrins range (Southwestern French Alps). *Alpine Botany*, 133(1), 21-33. https://doi.org/10.1007/s00035-022-00288-9
Détails : Cette étude analyse les relations évolutives entre plusieurs espèces Alpines du genre *Primula* grâce à un vaste jeu de données génétiques couvrant tout l'ouest des Alpes. Elle montre que la lignée singulière du Valgaudemar (Hautes Alpes, France) provient d'une lignées isolée de *P. pedemontana* ayant ensuite été introgressée par *P. hirsuta*, révélant ainsi un scénario phylogéographique lié à un refuge glaciaire potentiel dans le sud des Écrins.

Accepté avec révisions **Voisin, C.**, Vacher, C., Arnoldi, C., Renaud, J., Poulenard, J., Choler, P., & Boucher, F. C. (s. d.). Edaphic Diversity as a Hidden Driver of Speciation in Alpine Scree Plants [Accepted in *Plant and Soil*].
Détails : Chapitre 2 de ma thèse.

Accepté Boucher, F., **Voisin, C.**, Livache, L., Rioux, D., & Dendant, C. (s. d.). Species delimitation among *Primula hirsuta* and related taxa (Primulaceae) confirms the existence of cryptic species in the Europeans Alps [accepted in *TAXON*].
Détails : Ce travail combine données génomiques et analyses morphologiques pour réviser le complexe taxonomique de P*rimula sect. Auricula* en Europe de l'Ouest. Il confirme le statut d'espèce de plusieurs taxons, décrit *P. vallis-gaudemarica sp. nov.* comme nouvelle espèce endémique des Alpes françaises, et propose une révision systématique complète du clade.

En *review*

Voisin, C., Kirschner, P., Záveská, E., Frajman, B., Hülber, K., Wessely, J., Willner, W., Schönswetter, P., & Carnicero, P. (2025). Spatiotemporal diversification of forest understorey species reveals the existence of multiple Pleistocene forest refugia in Central Europe. bioRxiv, https://doi.org/10.1101/2025.05.13.653645 [In review in *Molecular Ecology*].

Détails : Cette étude utilise des données génomiques et des modèles de niche écologique pour retracer l'histoire évolutive de trois espèces de sous-bois forestiers d'Europe centrale. Elle met en évidence un centre principal de diversification dans le nord des Balkans, ainsi que des refuges plus septentrionaux, confirmant la persistance de forêts fragmentées en Europe centrale durant les périodes glaciaires du Pléistocène.

Projet en cours

Dumas, K., Bonfanti, N., & **Voisin, C.**. SCALP : Soil Characterisation in the ALPine (and nival) belt.

Détails : Projet collaboratif entre trois doctorants des laboratoires LECA et CARRTEL pour rassembler trois jeux de données couvrant les étages subalpin à nival, et explorer la composition physico-chimique des substrats en haute montagne. Ce projet cherche à caractériser et explorer les sols dénudés des Alpes en mettant l'accent sur la variabilité souvent sous-estimée de ces sols. Deux hypothèses guident ce travail : les sols d'éboulis et les sols nivaux présentent une plus grande diversité que ceux des prairies alpines et que leurs caractéristiques sont principalement déterminées par des facteurs climatiques et physiques.



Noccaea rotundifolia (L.) Moench, dans une coulée de roches dolomitiques des Grandes Rousses, Vaujany, France

Sommaire

Remerciements I
Publications et projet en cours IV

Introduction générale **1**
0.1 La flore des montagnes du monde 1
0.2 La spéciation, processus à l'origine de cette biodiversité 7
0.3 Spéciation, topographie et cycles glaciaires 9
0.4 Spéciation écologique et rôle du substrat dans la flore Alpine 12
0.5 Les Alpes comme modèle d'étude 16
0.6 Rochers et éboulis, des milieux uniques 19
0.7 Un modèle caractéristique des milieux d'éboulis 23
0.8 Rôle du substrat dans la diversification de la flore Alpine : étude des mécanismes d'adaptation et de divergence 26

1 L'étude des facteurs de spéciation chez les *Noccaea* des Alpes (Brassicaceae) révèle une évolution principalement façonnée par la géographie **31**
1.1 Contexte 31
1.2 Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce 32
1.3 Détail des données et résultats principaux 35
1.4 Résumé 40
1.5 Deciphering the drivers of speciation in Alpine *Noccaea* (Brassicaceae) reveal an evolution predominantly shaped by geography 57

2 La diversité édaphique comme facteur caché de la spéciation chez les plantes des éboulis alpins **59**
2.1 Contexte 59
2.2 Box 2 : Le concept de géodiversité 60
2.3 Détail des données et résultats principaux 62
2.4 Résumé 63
2.5 Edaphic Diversity as a Hidden Driver of Speciation in Alpine Scree Plants 65
2.6 Introduction 65
2.7 Materials and Methods 68
2.8 Results 72
2.9 Discussion 75

3 Adaptation édaphique et plasticité phénotypique chez *Noccaea rotundifolia* 83
3.1 Contexte . . . 83
3.2 Détail des données et résultats principaux . . . 84
3.3 Résumé . . . 85
3.4 Edaphic adaptation and phenotypic plasticity in *Noccaea rotundifolia* . . . 87
3.5 Introduction . . . 87
3.6 Materials and Methods . . . 88
3.7 Results . . . 90
3.8 Discussion . . . 93

4 Survie de la flore Alpine pendant les périodes glaciaires : la géodiversité des refuges importe autant que leur emplacement 99
4.1 Contexte . . . 99
4.2 Box 3 : Spéciation et dynamique des paysages adaptatifs . . . 100
4.3 Résumé . . . 103
4.4 Survival of Alpine flora during Ice Ages : the geodiversity of Refugia matters beyond their location . . . 104
4.5 Introduction . . . 104
4.6 Isolated mechanisms of mountain plant speciation . . . 105
4.7 Synergic impacts on speciation . . . 107
4.8 Open questions and perspectives . . . 112

5 Discussion générale 117
5.1 Synthèse des résultats : diversification du complexe d'espèces *Noccaea rotundifolia s.l.* 119
5.2 Confrontation des résultats à la littérature . . . 127
5.3 Analyse des limites méthodologiques . . . 136
5.4 Perspectives de recherche . . . 138

Références 141

Annexes 167
A Annexes du chapitre 1 . . . 167
B Annexes du chapitre 2 . . . 193
C Annexes du chapitre 3 . . . 202
Résumé . . . 210

Introduction générale

on dirait une goutte de terre
pour le nuage qui passe

une falaise d'où s'élancer
quand on refais les saisons

bientôt le regard se brouille
avec le sommet qui s'effrite
on quitte l'instant aigu

Dorion, Hélène. *Mes forêts*. Bruno Doucey, 2021.

0.1 La flore des montagnes du monde

0.1.1 Des flores riches et uniques

Les flores des hautes montagnes du globe, qui en 1799 émerveillaient Alexander von Humboldt, et qu'il désigna comme "*énigmatiques*" (Rahbek et al., 2019b), n'ont jamais cessé d'être un sujet de questionnement scientifique (Pépy, 2020), d'identité culturelle, ou même de conflit (Collectif-Rimaye, 2025).

Comme von Humboldt l'avait décrit à son époque, cette flore se distribue le long des gradients d'altitude, le long desquels la composition floristique change. Ce changement altitudinal a donné lieu à la classification d'étages de végétation, (Figure 1). L'altitude et la composition floristique de ces étages vont être différents suivant les montagnes du monde, mais il est possible de les résumer en prenant comme exemple les Andes et les Alpes : (0) étage tropical (< 1000 m Andes) : qui correspond au pied des montagnes, caractérisé par des forêts humides et chaudes ; (1) étage subtropical (< 2500 m Andes) ou collinéen (< 800 m Alpes) : qui correspond à des forêts chaudes dominées par des feuillus ; (2) étage montagnard (< 3500 Andes, < 1500 m Alpes) : dominé par une végétation mixte de feuillus et de conifères ; (3) étage subalpin (< 4500 m Andes, < 2500 Alpes) : qui correspond à l'étage où seuls les conifères persistent ; (4) étage alpin (< 5000 m Andes, < 3000 m Alpes) : qui correspond à la zone au dessus de la limite des arbres (*i.e. treeline*), et où l'on retrouve les prairies alpines ; enfin, (5) étage nival (> 5000 m Andes, > 3000 m Alpes) : qui correspond à la zone des neiges permanentes, la limite altitudinale de croissance des plantes vasculaires (les altitudes sont données ici uniquement comme des indications grossières car elles sont très variables suivant les zones observées), (Joelson et al.,

2025 ; Körner, 2003b ; Ozenda, 1985 ; Stadel, 1991).

Les hautes montagnes sont donc caractérisées par une forte richesse spécifique, regroupant plus de 4% de la flore mondiale, environ 87% de l'ensemble des espèces d'amphibiens, oiseaux et mammifères, tout en étant disproportionnellement plus riche pour une même unité de surface que les zones de basse altitude aux alentours (Körner, 2003a ; McCain & Grytnes, 2010 ; Rahbek et al., 2019b ; Testolin et al., 2021). Les montagnes représentent ainsi des points chauds de biodiversité, sur tous les continents (Alpes Européennes, Alpes de Nouvelles-Zélande, Rocheuses Nord Américaines, Montagnes est Africaines), et dont les Andes et l'Himalaya sont les deux représentants abritant la richesse la plus importante (Antonelli et al., 2018 ; Rahbek et al., 2019a, 2019b ; Testolin et al., 2021), (Figure 2).

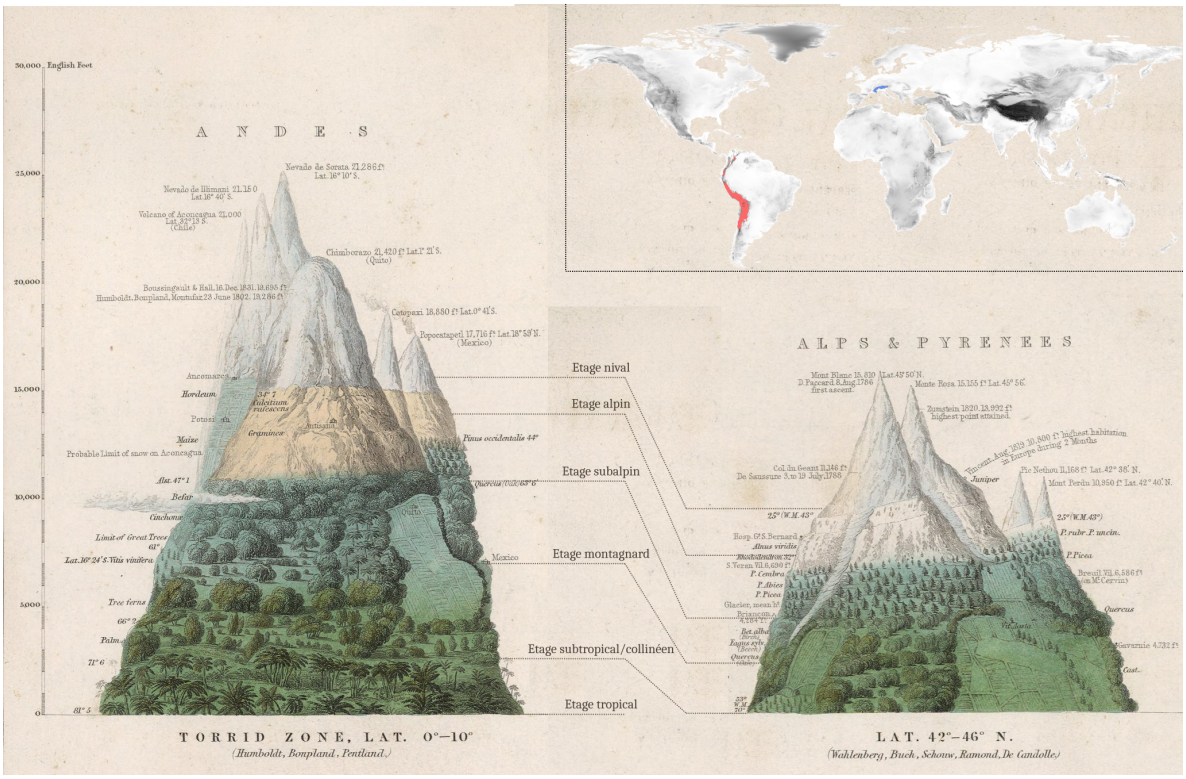


Figure 1 – Représentation simplifiée des étages de végétation dans les Andes et dans les Alpes. La carte montre l'altitude à l'échelle mondiale et précise les zones des Andes et des Alpes considérées par von Humbolt, en rouge et bleu respectivement. Illustration modifiée depuis Johnston et Humboldt (1846).

Mais plus que leur richesse en espèces, les zones de montagnes sont surtout marquantes car elles abritent un très grand nombre d'espèces endémiques (Hughes & Atchison, 2015 ; Rahbek et al., 2019b ; Steinbauer et al., 2016), c'est à dire des espèces dont la distribution est limitée à une zone géographique particulière et unique (Hobohm, 2014). Il y a par exemple plus de 11% d'espèces endémiques dans la flore des Alpes Européennes (que l'on nommera *Alpes* par simplicité dans le reste du manuscrit) (Aeschimann et al., 2011a) et 44% dans celles des Andes (Hughes & Eastwood, 2006). Ce très fort endémisme en milieu de montagne est par ailleurs comparable à celui de nombreuses îles extrêmement diversifiées tel que la Corse, la Sardaigne ou Madère (Hobohm, 2014).

Le long des étages de végétation, deux grands types de flore se distinguent. En effet, une rupture majeure existe le long des gradients d'altitude entre une flore principalement forestière et une flore uniquement de milieu ouvert, les arbres n'étant plus présents ou tout du moins réduits à une forme buissonnante à partir de l'étage alpin (Körner, 2003b). Il y a une discontinuité floristique au niveau de l'étage subalpin, qui fait de la flore supra-forestière c'est-à-dire la végétation se développant au dessus de la limite naturelle des arbres (que nous nommerons *flore alpine* au long de ce manuscrit) une flore unique, dont la distribution est principalement liée aux conditions climatiques (Körner, 2003b).

En effet, dans toutes les zones de haute montagne, la diminution des températures de 0.55°C tous les 100 mètres d'altitude, les très fortes différences nycthémérales de température (surtout dans les montagnes tropicales) ainsi que les différences spatiales de température entre des adrets ou des ubacs du fait de l'angle du rayonnement solaire, représentent des contraintes majeures pour les végétaux (Körner, 2003a). À cela s'ajoute l'augmentation des radiations UV avec l'altitude du fait de la réduction de la couche atmosphérique, la diminution de la période de croissance (dans les montagnes tempérées) du fait de l'accumulation de neige ou encore la diminution de l'humidité atmosphérique (Körner, 2003a).

La flore alpine se retrouve dans l'ensemble des hautes montagnes du monde (mais également au bord de la mer dans la zone arctique car les conditions de température et la durée de croissance y sont très similaires), couvrant 3 % de la surface terrestre, dans des conditions que l'on peut approximer comme étant une température moyenne du sol pendant la saison de végétation de moins de 6.4°C et une saison de croissance inférieure à 94 jours (Körner, 2021), (Figure 2). Ces conditions climatiques particulières vont nécessiter pour les plantes des adaptations morphologiques, qui forment un autre caractère distinctif de cette flore. Il est possible d'observer de manière récurrente, au sein de la majorité des familles végétales et à l'échelle mondiale, des formes de vie telle que la forme de graminoïde, de coussin, d'arbuste nain et prostré ou encore de rosette caulescente pour les plus spectaculaires (Körner, 2003a), (Figure 2). Ces formes de vie permettent pour les trois premières, de réduire l'exposition au vent, d'accumuler plus de chaleur du rayonnement solaire, de conserver l'humidité, de maintenir la matière organique au cœur de la plante pour profiter de sa décomposition locale ou encore d'être rapidement couvert par la neige pendant l'hiver pour réduire les risques de gel (Körner, 2003b). Les rosettes caulescentes quant à elles permettent de concentrer la rosée rapidement pendant les régulières mais très réduites périodes d'humidité, tandis que les grandes feuilles sèches conservées le long du stipe vont permettre de résister au froid journalier et de limiter la perte en eau (Beck et al., 1982).

Ces formes de vie ont donc contribué à la tolérance au stress de la végétation alpine et à sa capacité initiale à coloniser les milieux d'altitude. Des genres tels que *Espeletia*, *Dendrosenecio*, *Lupinus* ou *Androsace*, particulièrement diversifiés en zones alpines, illustrent bien ces adaptations (Contreras-Ortiz et al., 2018 ; Gorospe et al., 2025 ; Pouchon et al., 2018 ; Roquet et al., 2013). Les caractéristiques uniques de la flore alpine, de part sa richesse spécifique, son taux d'endémisme, ou encore ses traits de vie particuliers, sont liées à l'histoire singulière des montagnes. Prenant en compte l'age et

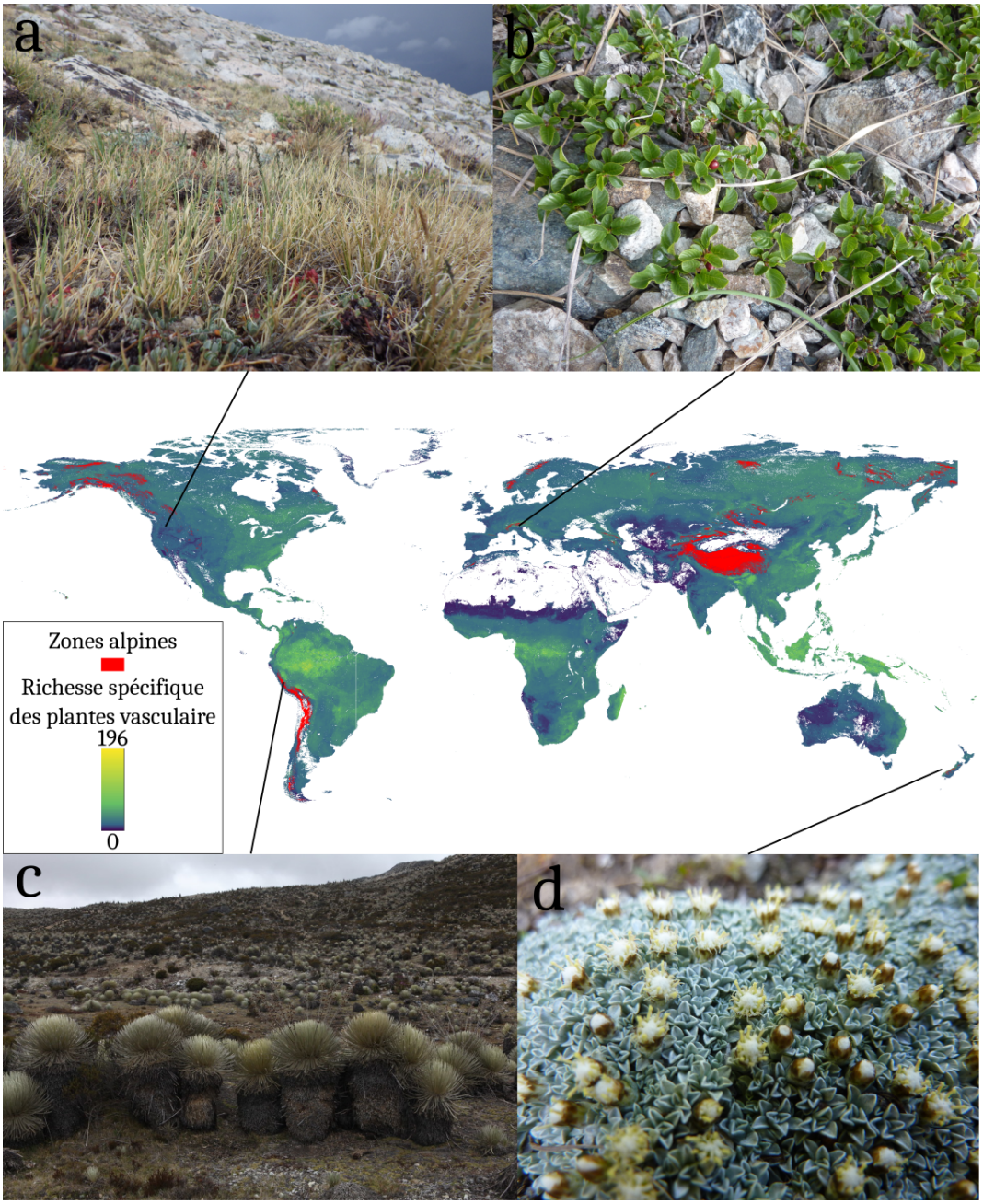


FIGURE 2 – Zones alpines et richesse floristique à l'échelle mondiale. Carte représentant les zones alpines en rouge et la richesse floristique (flore vasculaire) mondiale dans un gradient de couleur bleu-jaune. Quatre exemples de traits sont représentés, illustrant les formes de vie présentes dans les montagnes du monde. (a) Forme graminoïdes de *Muhlenbergia richardsonis* (Trin.) Rybd., (b) forme d'arbuste nain de *Rhamnus pumila* Turra, (c) Rosettes caulescentes de *Coespeletia spicata* (Sch Bip ex Wedd) Cuatrec, (d) Forme en coussin de *Raoulia hookeri* Allan. Photographies Camille Voisin, Serge Aubert-jardin du Lautaret (*Coespeletia*). Carte Camille Voisin avec les données de richesse et de distribution des zones alpines issues de SABATINI et al. (2022) et TESTOLIN et al. (2020).

la formation de ces dernières, certains auteurs ont ainsi considéré les zones alpines comme étant des berceaux (source d'apparition d'espèces) ou des musées (lieux d'accumulation d'espèces) de biodiversité (Rahbek et al., 2019a ; Rangel et al., 2018).

Parmi l'ensemble des flores alpines du monde, ma thèse se focalise sur une des flores les plus étudiée, celle des Alpes ; que je nommerai flore *Alpine* pour la différencier de flore *alpine*, plus générale de l'étage alpin. Je vais donc décrire avec plus de détail le contexte Alpin, en gardant le plus possible une vision assez large pour inclure les autres massifs de haute altitude. L'usage régulier de références scientifiques provenant des Alpes dans ce manuscrit, sera donc une manière de détailler le plus possible le contexte particulier de mon sujet de thèse tout en essayant de le confronter aux autres recherches alpines.

0.1.2 Orogenèse et flore en montagne

L'orogenèse des montagnes du monde (*i.e.* l'ensemble des mécanismes de formation des reliefs dus à la tectonique des plaques) a drastiquement modifié les environnements en créant de nouveaux habitats aux conditions variées (Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Thomas et al., 2023). Elle a permis l'apparition des étages de végétation décrits précédemment, l'exposition à la surface d'une grande diversité lithologique (*i.e.* diversité de type de roche) et la multiplicité des micro-habitats suivant les conditions locales. Par exemple, les conditions de pente, d'orientation, de type de roche ou encore d'altitude vont favoriser l'existence sur des surfaces réduites d'une grande diversité de niches écologiques, comme par exemple des combes à neige, des éboulis ou des crêtes, permettant de nombreuses opportunités écologiques et entraînant des radiations évolutives rapides (Antonelli et al., 2018 ; Choler, 2005 ; Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Hughes & Atchison, 2015). Ainsi, dans les différentes chaînes de montagne du monde les orogenèses sont considérées comme un facteur majeur d'adaptation et de spéciation pour la flore alpine locale via la création de nouveaux habitats (Marske & Boyer, 2024 ; Nevado et al., 2018 ; Thomas et al., 2023).

Malgré la différence d'histoire ou de profil topographique entre les montagnes, elles partagent toutes comme point commun une très forte hétérogénéité environnementale. En effet, les montagnes sont les endroits du globe où l'on trouve pour une même surface la plus grande diversité topographique et géologique, et donc la plus grande diversité d'habitats (Badgley et al., 2017 ; Rahbek et al., 2019b ; Testolin et al., 2021). Mais ces habitats sont surtout très fragmentés, comme en témoignent les hauts sommets, les vallées profondes ou les pentes abruptes présentes dans les Andes ou les Alpes.

Ces habitats divers et fragmentés favorisent d'une part la coexistence entre espèces, en mettant à disposition un ensemble de micro-habitats sur des échelles spatiales fines, permettant aux espèces d'y trouver leur niche écologique (Badgley et al., 2017). D'autre part, cette fragmentation des habitats entraîne par là même, une fragmentation de la distribution des espèces (Antonelli et al., 2018 ; Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Rahbek et al., 2019a ; Rogivue et al., 2025 ; Steinbauer et al., 2016), ce qui favorise la divergence évolutive entre les populations isolées les unes des autres. C'est notamment pour cette raison que l'hétérogénéité environnementale est considérée comme jouant un rôle majeur pour la spéciation en montagne (Antonelli et al., 2018 ; Badgley et al., 2017 ; Rahbek

et al., 2019a ; Testolin et al., 2021).

0.1.3 Oscillations climatiques

À cela s'ajoutent les cycles glaciaires/interglaciaires du Pléistocène (*i.e.* les 2.5 derniers millions d'années) qui ont transformé l'ensemble des montagnes du monde. En effet, le Pléistocène a été marqué par de nombreux cycles climatiques dus aux oscillations de Milankovitch (*i.e.* variations cycliques de l'orbite et de l'inclinaison de la Terre qui modifient la répartition de l'énergie solaire reçue), d'une période d'environ 100.000 ans, qui ont entraîné des modifications drastiques des conditions de vie en montagne (Ehlers & Gibbard, 2008 ; Hewitt, 1996 ; Marini et al., 2008 ; Rahbek et al., 2019b).

Ces cycles ont premièrement modifié la géomorphologie des montagnes, du fait de l'action des glaciers sur la forme et la profondeur des vallées, et sur les flux de sédiment en lien avec l'érosion (Herman et al., 2013 ; Valla et al., 2021). Deuxièmement, ces cycles ont limité la surface disponible pour les plantes, la présence direct des glaciers recouvrant les habitats auparavant disponibles (Figure 4). De plus, ils ont entraîné des changements des régimes de précipitation, le climat étant beaucoup plus sec pendant les périodes froides du fait du stockage massif d'eau sous forme de glace (Kadereit, 2024). Ainsi, les espèces ont dû s'adapter et/ou migrer pour suivre leur niche écologique pendant les périodes défavorables (voir *0.3.1 : Spéciation allopatrique*), puis s'étendre à nouveau pendant les périodes favorables suivant des cycles de contraction et d'expansion de leurs aires de distribution (Candolle, 1875 ; Ozenda, 1985 ; Schonswetter et al., 2005 ; Taberlet et al., 1998). Ces modifications climatiques majeures ont également eu pour conséquence de changer les connectivités entre chaînes de montagnes, favorisant des migrations longues distances, comme cela a été décrit dans les montagnes Africaines (Kadereit & Abbott, 2021).

0.1.4 Temporalité de ces processus

Comme les orogenèses de certaines montagnes sont très récentes, comme par exemple les Andes ou les Alpes de Nouvelle-Zélande, elles coïncident grandement avec les glaciations du Pléistocène, ce qui limite la quantification de l'impact individuel de ces deux processus sur la végétation (Marske & Boyer, 2024 ; Nevado et al., 2018). En effet, la littérature s'intéressant à des montagnes plus anciennes comme celles des Alpes ou d'Afrique a remis en question les rôles anciens de l'orogenèse, ou à *contrario* les rôles récents des cycles glaciaires du Pléistocène, comme étant des facteurs plus ou moins importants pour la spéciation et les radiations évolutives (Boucher et al., 2016b ; Hughes & Eastwood, 2006 ; Kandziora et al., 2022 ; Roquet et al., 2013 ; Thomas et al., 2023). Je reviendrai sur la notion de spéciation dans la partie *0.2.1 : Le processus de spéciation, ou cladogenèse.*

Néanmoins, la littérature la plus contemporaine à mis en lumière une origine récente de la flore des montagnes que l'on observe aujourd'hui (Kadereit & Abbott, 2021). En effet, que ce soit dans les montagnes Africaines (Kandziora et al., 2022), dans les Alpes (Wootton et al., 2025), les Alpes de Nouvelle-Zélande (Thomas et al., 2023) ou les Andes (Nevado et al., 2018), la flore actuelle est majoritairement issue de colonisations et/ou d'évènements de spéciation *in situ* qui ont eu lieu durant les cycles glaciaires du pléistocène. Une flore plus ancienne était bien évidemment déjà présente, mais les changements climatiques réguliers ont pu entraîner de nombreuses extinctions, générant un

renouvellement constant de la flore (Kadereit, 2017 ; Wootton et al., 2025). Pour autant, le remplacement graduel de cette flore semble être variable suivant les différentes chaînes de montagnes. En effet, alors que certains auteurs mettent principalement en avant la spéciation *in situ* (Antonelli et al., 2018 ; Nevado et al., 2018 ; Steinbauer et al., 2016), d'autres mettent l'accent sur la colonisation par des espèces des plaines avoisinantes suivie d'adaptations aux conditions alpines, ou sur la colonisation par des espèces d'autres chaînes de montagnes (Favre et al., 2016 ; Hughes & Atchison, 2015 ; Wootton et al., 2025).

Enfin, les nombreuses preuves de fragmentation des distributions des espèces alpines, qu'elle soit due aux cycles climatiques ou à l'hétérogénéité des habitats, ont favorisé l'émergence d'une littérature mettant en avant la spéciation géographique (ou spéciation allopatrique, détaillé en *0.3.1 : Spéciation allopatrique*) comme étant le mode de spéciation majoritaire en milieu alpin (Boucher et al., 2016b ; Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Parisod, 2022 ; Thomas et al., 2023 ; Wallis et al., 2016). Mais avant d'étudier les différents modes de spéciation en lien avec les conditions particulières des milieux de montagne, il est important de revenir sur le concept même de spéciation.

0.2 La spéciation, processus à l'origine de cette biodiversité

0.2.1 Le processus de spéciation, ou cladogenèse

La spéciation (ou plus exactement la spéciation par cladogenèse) est un processus évolutif qui conduit à l'apparition de nouvelles espèces et qui peut être résumé comme étant l'émergence de nouvelles lignées par la division d'une lignée existante (Coyne et al., 2004). La division de la lignée ancestrale est donc dépendante de différents facteurs initiant une ou des barrières aux flux de gènes et maintenant l'intégrité des lignées nouvellement formées (Samadi & Barberousse, 2006 ; Seehausen et al., 2014). Le processus de spéciation étant continu (bien que pas nécessairement graduel), il est la plupart du temps décrit sous la forme d'un *continuum* (*speciation continuum*) (Butlin & Faria, 2024). Mais plutôt qu'une version à un axe représentant l'isolement reproductif, il faut plutôt voir ce phénomène dans un hypervolume, où les multiples dimensions correspondent aux multiples processus impliqués dans la divergence évolutive des différentes lignées (Butlin & Faria, 2024 ; Matute & Cooper, 2021). Par exemple, ces dimensions peuvent représenter la divergence génétique, phénotypique ou encore écologique (Figure 3).

Cependant, cette vision reste encore aujourd'hui sujette à de nombreux débats. En effet, la notion de *continuum* implique que des lignées soient "*en voie de spéciation*", ce qui questionne tant sur le futur de ces espèces que sur le rang taxonomique à leur attribuer (Butlin & Faria, 2024). De plus, le processus de spéciation implique intrinsèquement la notion d'espèce, ou concept d'espèce qui est loin d'être un sujet clos (Barley et al., 2024 ; Campbell et al., 2018 ; de Queiroz, 2021 ; Dufresnes et al., 2023 ; Galtier, 2019). Bien que l'espèce soit le niveau d'organisation biologique le plus étudié aujourd'hui (Duran et al., 2024), il existe de nombreux concepts d'espèce qui impliquent des visions de la spéciation très différentes (Nosil, 2012 ; Samadi & Barberousse, 2006 ; Wiens, 2004). On peut citer par exemple les concepts d'espèce biologique ou écologique, qui fondent respectivement l'espèce sur la suppression du flux de gènes ou la différence de niche écologique (de Queiroz, 2005a). Le

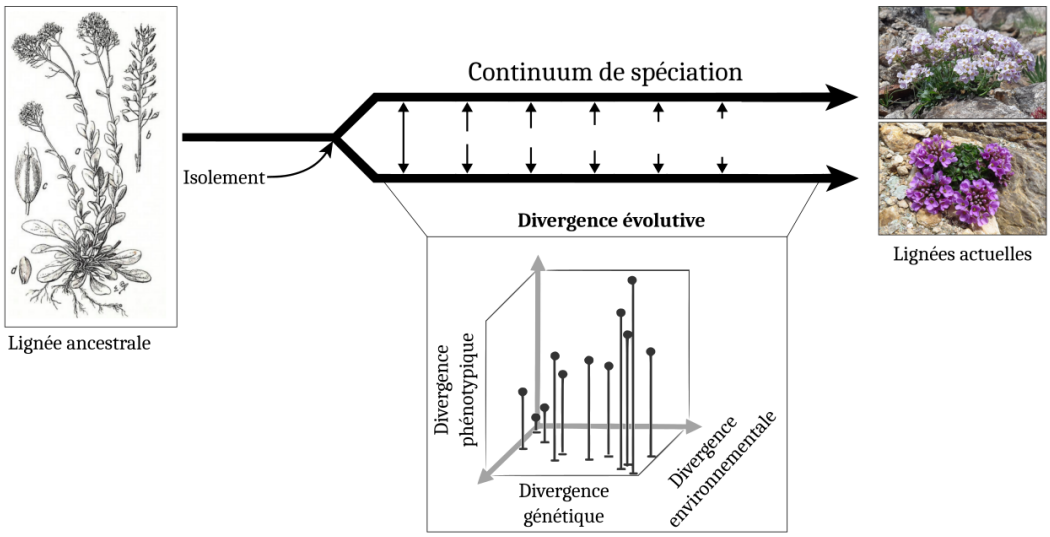


FIGURE 3 – Vue schématique du processus de spéciation. Un événement d'isolement initie la divergence jusqu'à complétion de l'isolement reproductif. Cette divergence est illustrée ici avec trois axes hypothétiques. Illustrations issues de HEGI (1909) et NOSIL (2012), photographies Camille Voisin.

concept d'espèce est donc un sujet fondamental, que je traiterai en détail dans la partie *1.2 : Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce*. Néanmoins, nous utiliserons tout au long de ce manuscrit le concept d'espèce unifiée mis en lumière par de QUEIROZ (2005b, 2007, 2021), qui propose une vision générale de l'espèce compatible avec de nombreuses autres définitions, comme étant : "*une métapopulation formant une lignée évolutive indépendante d'autres lignées*", sans requérir aucune autre propriété.

0.2.2 Isolement reproductif et spéciation

Comme évoqué plus haut, la spéciation est fondamentalement liée à la réduction voire à la suppression du flux de gènes entre lignées (COYNE et al., 2004 ; MAYR, 1974). Cette réduction du flux de gènes peut être due à différents facteurs, non exclusifs, qui directement ou indirectement entraînent des barrières à la reproduction entre deux lignées (nous utiliserons *lignées* tout au long du manuscrit pour parler de populations divergentes) (BUTLIN & FARIA, 2024 ; SEEHAUSEN et al., 2014 ; SOBEL et al., 2010). Cet isolement reproductif peut être divisé en deux formes (SEEHAUSEN et al., 2014). Premièrement, l'isolement pré-zygotique, qui empêche l'initiation de la reproduction, que ce soit dû à des facteurs intrinsèques comme lorsque la divergence entraîne une incompatibilité (par exemple l'incapacité du pollen à germer sur le stigmate), ou des facteurs extrinsèques comme l'isolement phénologique ou l'isolement de l'habitat qui entraîne une impossibilité temporelle et/ou spatiale d'avoir une fécondation (CAMPBELL et al., 2018 ; MAYR, 1974 ; SEEHAUSEN et al., 2014). Deuxièmement, l'isolement post-zygotique, qui empêche la descendance issue de la reproduction d'être viable ou fertile. Il peut être intrinsèque, lorsque des incompatibilités génétiques indépendantes de l'environnement conduisent à la stérilité ou la faible survie des hybrides (COYNE et al., 2004 ; MAYR, 1974 ; SEEHAUSEN et al., 2014), ou extrinsèque, lorsque l'environnement réduit la viabilité des hybrides en raison d'une sélection écologique divergente (NOSIL, 2012).

De manière générale, on observe une augmentation de l'isolement reproductif intrinsèque avec le temps de divergence (Roux et al., 2016). Cet isolement s'accumule grâce à la sélection naturelle et la dérive génétique, qui lorsque le flux de gène est réduit ou absent, vont entraîner un changement de la structure génétique des lignées (Coyne et al., 2004). Selon les auteurs, la dérive génétique va plutôt entraîner de nombreuses petites divergences le long du génome ("*îles de divergence*") alors que la sélection favoriserait plutôt de grande zone de divergence ("*continent de divergence*"), ce qui va altérer l'expression globale du génome (Nosil, 2012). Ces incompatibilités génétiques vont entraîner une réduction de la capacité à obtenir une fécondation ou un descendant, et donc augmenter la différentiation génétique (Butlin & Faria, 2024 ; Campbell et al., 2018 ; Seehausen et al., 2014). Enfin, suivant l'origine et l'importance des différentes barrières à la reproduction, qui sont le plus souvent étudiées séparément, différents modes de spéciation ont été théorisée.

0.3 Spéciation, topographie et cycles glaciaires

0.3.1 Spéciation allopatrique

Le mode de spéciation considéré comme le plus important en milieux de montagnes est la spéciation allopatrique (Steinbauer et al., 2016). Ce mode de spéciation implique une séparation physique entre deux lignées, que ce soit la division de l'aire de répartition d'une espèce ancestrale (vicariance) ou l'isolement d'une ou de quelques population(s) de l'espèce due à la colonisation d'un milieu isolé (évènement fondateur ou spéciation péripatrique), (Coyne et al., 2004 ; Mayr, 1974), (Figure 5). Il s'agit donc d'un mode de spéciation neutre, où la suppression du flux de gènes est due à l'incapacité des lignées à s'échanger leur pollen ou leurs graines, du fait de la trop grande distance ou d'une barrière physique comme par exemple une montagne ou une vallée englacée.

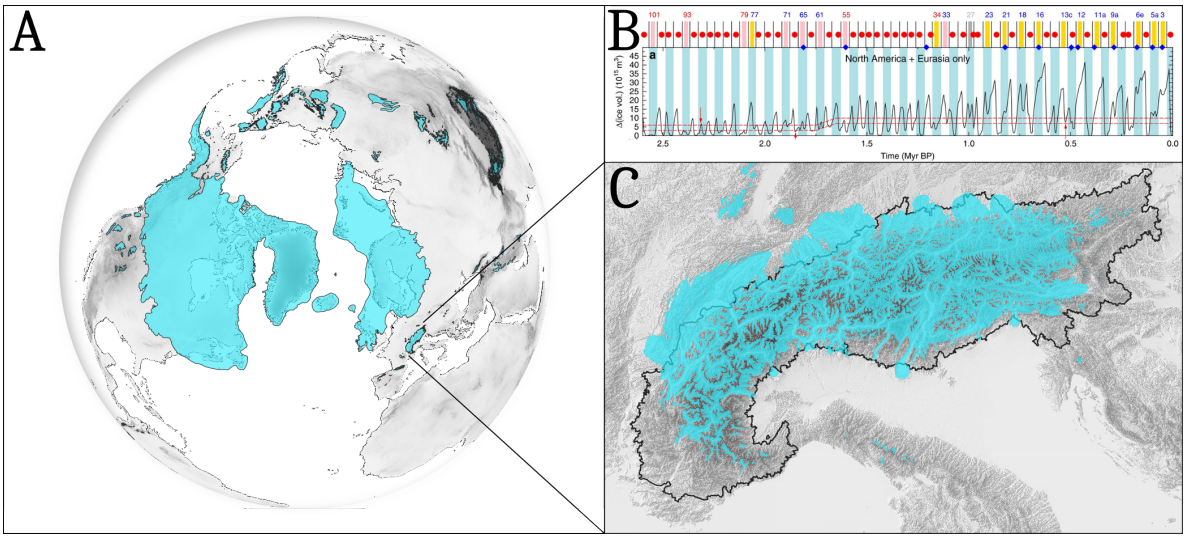


Figure 4 – Cycles glaciaires du Pléistocène. (A) étendue des glaciers dans l'hémisphère nord lors du dernier maximum glaciaire (-20.000 ans) ; (B) variation de l'étendue des glaces pendant le Pléistocène et cycles glaciaires selon Köhler et van de Wal (2020) ; (C) Zoom sur les Alpes pendant le dernier maximum glaciaire et étendue des glaciers incluant les potentiels *nunataks*. Cartes Camille Voisin, étendue des glaciers de Karger et al. (2023).

Il est à noter que cette vision de la spéciation neutre (ou spéciation non-écologique) a fortement été critiquée, notamment dans une publication de Sobel et al. (2010). Néanmoins, je préfère conserver ici cette vision simplifiée pour amener une logique dans la construction de ce manuscrit de thèse. De plus, l'usage du concept d'espèce biologique très strict que fait Sobel et al. (2010) ne permet pas une comparaison facile avec les avancées récentes de la systématique. Pour autant, je reviendrai sur ce sujet dans la partie suivante *0.4.1 La spéciation écologique, rôle des environnements hétérogènes.*

Si la littérature se focalisant sur les milieux de montagne a autant mis en avant la spéciation allopatrique comme mode majoritaire, c'est principalement car la topographie particulière de ces environnements est un facteur évident de la fragmentation des habitats et donc de la distribution des espèces (Boucher et al., 2016b ; Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Marini et al., 2008 ; Parisod, 2022 ; Steinbauer et al., 2016). En effet, les montagnes jeunes, présentent un relief accusé avec des grandes vallées profondes et larges, séparées par des hauts sommets qui vont former des barrières entre les différents ensembles d'habitats favorables des espèces alpines. Cela va séparer des communautés entières entre différents sous-ensembles de montagnes, formant des barrières biogéographiques, par exemple dans les Alpes de Nouvelle-Zélande, les Andes, l'Himalaya (Wallis et al., 2016) ou encore les Alpes (Parisod, 2022 ; Schonswetter et al., 2005). Particulièrement bien étudiées dans les Alpes, deux ou trois barrières biogéographiques séparent des flores occidentale, centrale et orientale très distinctes, notamment la vallée du Rhône et la vallée du Brenner (Parisod, 2022 ; Schonswetter et al., 2005 ; Thiel-Egenter et al., 2011). À cela s'ajoutent également les différences macro-climatiques, séparant par exemple des communautés de milieux secs ou humides dans l'est et l'ouest des Andes (Flantua et al., 2019), ou dans le nord et sud des Alpes (Kadereit et al., 2019).

Associés à ces grands gradients topographiques, les cycles glaciaires du Pléistocène ont joué un rôle majeur pour la divergence des espèces alpines, en fragmentant très finement et temporairement le paysage (Hughes & Atchison, 2015 ; Schneeweiss et al., 2017 ; Wallis et al., 2016). Ma thèse se situe précisément à l'interface entre ces deux facteurs et des mécanismes de spéciation qui leurs sont associés.

0.3.2 Importance des cycles climatiques

Les cycles climatiques du Pléistocène ont limité la niche disponible des espèces en les forçant à trouver refuge dans des zones aux conditions locales favorables (Avise, 2000 ; Kadereit & Abbott, 2021 ; Rahbek et al., 2019a ; Schonswetter et al., 2005 ; Tribsch & Schönswetter, 2003). Nous utiliserons ici le terme refuge dans le sens de Tribsch et Schönswetter (2003), défini comme "*une zone géographique aux conditions écologiques relativement stables pour fournir des habitats favorables à la survie des populations durant les périodes chaudes et froides du Quaternaire* (=Pléistocène)".

Les espèces présentes dans les montagnes tempérées et fortement englacées ont trouvé refuge en périphérie dans les zones non couvertes par les glaces, ou dans des refuges internes au dessus des glaciers (*i.e. nunataks*), (Hewitt, 1996 ; Hughes & Atchison, 2015 ; Rosa et al., 2025 ; Schonswetter et al., 2005 ; Shafer et al., 2010 ; Wallis et al., 2016), tandis que les espèces des montagnes tropicales ont principalement trouvé refuge le long des gradients d'altitude (Hughes & Atchison, 2015 ; Rahbek

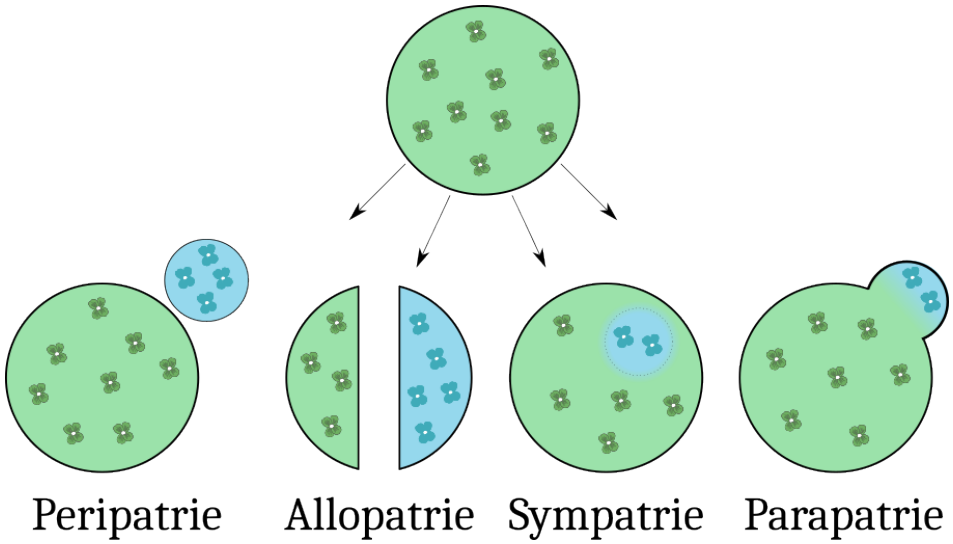


FIGURE 5 – Vue schématique des modes de spéciation. La spéciation allopatrique résulte d'un isolement géographique. La spéciation sympatrique survient sans séparation géographique. La spéciation péripatrique ou parapatrique se produit lorsque des populations colonisent un nouvel environnent périphérique ou adjacent.

et al., 2019a ; STEINBAUER et al., 2016), (Figure 4). Ces modifications de distribution ont entraîné des diminutions importantes des tailles de populations (GENTILI et al., 2015 ; HEWITT, 1996 ; TABERLET et al., 1998), mais surtout ont favorisé la fragmentation (ANTONELLI et al., 2018 ; KADEREIT & ABBOTT, 2021 ; RAHBEK et al., 2019a ; TABERLET et al., 1998 ; TESTOLIN et al., 2021 ; WALLIS et al., 2016) et l'isolement des lignées (ANTONELLI et al., 2018 ; RAHBEK et al., 2019a). Ces nouvelles conditions pendant les phases de refuge ont ainsi pu favoriser l'acquisition d'une diversité génétique particulière dans certaines lignées (*e.g.* par dérive, sélection, mutation...), (FLANTUA & HOOGHIEMSTRA, 2018) ou au contraire ont pu drastiquement réduire la variabilité génétique de certaines (GIVNISH, 2010).

A l'inverse, pendant les phases climatiques favorables, les espèces ont recolonisé les habitats à nouveaux disponibles, ce qui a potentiellement remis en contact des lignées ayant commencé à diverger (FLANTUA & HOOGHIEMSTRA, 2018 ; HEWITT, 1996 ; SCHNEEWEISS et al., 2017). Ces contacts secondaires sont principalement vus comme sources d'homogénéisation génétique, les deux lignées divergentes fusionnant à nouveau (PARISOD, 2022 ; SCHNEEWEISS et al., 2017). Mais une part de la littérature voit dans ces phases de contact des possibilités d'apport de diversité génétique, voir même des possibilités de spéciation hybride (BUTLIN & FARIA, 2024 ; FLANTUA & HOOGHIEMSTRA, 2018 ; FLANTUA et al., 2019 ; HEWITT, 1996), (voir également *4.2 : Box 3 : Spéciation et dynamique des paysages adaptatifs*).

Bien que je ne développe pas ce mode de spéciation dans cette thèse, il n'en demeure pas moins un sujet de recherche important dans le questionnement de l'origine de la flore alpine (voir la *review* de MALLET (2007)), que j'ai pu étudier précédemment. En effet dans un travail précédent, j'ai pu étudier l'histoire évolutive d'une espèce de primevère dans le Parc National des Écrins (France), issue de l'isolement d'une lignée pendant les cycles glaciaires du Pléistocène, suivie d'introgression génétique avec une autre espèce (VOISIN et al., 2023). Ce travail à donné lieu à la description d'une

nouvelle espèce nommée *Primula vallis-gaudemarica sp. nov.* (Boucher et al., s. d., accepté).

Cet équilibre entre isolements et contacts secondaires questionne le rôle positif ou négatif des cycles glaciaires dans la spéciation (Wallis et al., 2016). Pour autant Kadereit et Abbott (2021) considère qu'il y a aujourd'hui "*des preuves accablantes que la spéciation et les radiations des plantes étaient omniprésentes au cours du Quaternaire*", et ce, dans l'ensemble des zones alpines du globe. Enfin, les phases d'isolement géographique successives durant les cycles glaciaires se déroulent dans des conditions écologiques hétérogènes, et peuvent donc également être conditionnées par la capacité des plantes à tolérer les conditions locales et donc à subir des pressions de sélection particulières (Parisod, 2022). Dans ce cas, les phénomènes de spéciation allopatrique décrits plus haut pourraient ne plus être vus comme purement neutres, mais également être dus à la sélection naturelle (Sobel et al., 2010). D'ailleurs, la distribution et les adaptations particulières que l'on observe aujourd'hui chez les plantes alpines sont souvent liées aux conditions écologiques locales, et sont notamment en lien avec le substrat sur lequel elle se développent.

0.4 Spéciation écologique et rôle du substrat dans la flore Alpine

0.4.1 La spéciation écologique, rôle des environnements hétérogènes

Comme mis en avant par Sobel et al. (2010), la divergence entre lignées ne peut être que très rarement non-écologique. En effet, l'hétérogénéité environnementale, caractéristique des milieux de montagne, induit des pressions de sélection différentes pour les plantes suivant les conditions locales (Rajakaruna, 2018). Cela est d'autant plus vrai en milieu alpin, où les pressions de sélection sont déjà très fortes (Sexton et al., 2014). Hewitt (1996) mettait déjà en avant le rôle des environnements hétérogènes pour favoriser l'adaptation et l'accumulation de divergence entre lignées, mais posait la question de l'ordre de leur apparition : les espèces colonisent-elles des milieux pour lesquels elles sont pré-adaptées ou au contraire s'adaptent-elles aux conditions locales des milieux colonisés ? Ainsi, les cycles climatiques peuvent être vus non pas comme déplaçant directement la distribution des espèces, mais plutôt comme déplaçant la niche fondamentale des espèces (*i.e.* l'habitat présentant les conditions écologiques requises pour les espèces), et donc leur distribution de manière indirecte (Kadereit & Abbott, 2021). Ce mode de spéciation particulier, nommé "*spéciation écologique*" est le cœur de ma thèse, qui je l'espère s'inscrit dans la lignée d'autres recherches plutôt centrées sur le modèle animal (Nosil, 2012).

Le point crucial de ce mode de spéciation est que, contrairement à la divergence qui serait uniquement due à l'isolement géographique de lignées isolées, la divergence observée dans le processus de spéciation écologique est un processus actif, qui découle de l'adaptation locale des lignées (Butlin & Faria, 2024). Ici, les barrières aux flux de gènes ne sont plus des sous-produits de la divergence, mais directement un composant de la divergence elle-même (Butlin & Faria, 2024), car la sélection naturelle va contre-sélectionner tout migrant non-adapté (à condition que la dérive ne soit pas plus forte que la sélection). En effet, appelée "*non-viabilité des immigrants*" par Nosil (2012), dès qu'il y a adaptation locale la sélection va sélectionner toute modification génétique permettant d'éviter la production d'hybrides avec une valeur sélective plus faible ou de limiter le transfert d'allèles in-

adaptés que les immigrants introduisent (Butlin & Faria, 2024). Cependant, alors que la spéciation écologique est considérée comme universelle, elle est également vue comme peu durable, c'est à dire n'aboutissant qu'à la formation d'espèces éphémères (Nosil et al., 2009 ; Seehausen et al., 2014). En effet, l'isolement reproductif entre de jeunes espèces écologiquement différenciées est souvent d'origine extrinsèque et dépend de la persistance d'une sélection divergente entre leurs environnements respectifs (Seehausen et al., 2014) alors que les changements de distribution évoqués précédemment ont de manière récurrente modifié cette sélection, homogénéisé les lignées divergentes et ont donc potentiellement empêché la spéciation d'aller à son terme (Parisod, 2022).

Néanmoins, les modes de spéciation écologique et géographique agissent en synergie, car la sélection pour des conditions écologiques différentes et la dérive génétique due à l'arrêt du flux de gènes ne sont pas exclusives l'une de l'autre mais au contraire agissent toutes les deux sur la divergence de lignées isolées dans des zones contrastées (Butlin & Faria, 2024 ; Rajakaruna, 2018 ; Sobel et al., 2010), (voir également *4.2 : Box 3 : Spéciation et dynamique des paysages adaptatifs*). En effet, l'adaptation à une écologie particulière contraint la distribution des espèces, voir même favorise la colonisation d'habitats différents de celui d'origine (Nosil, 2012), amenant la lignée divergente à se retrouver isolée géographiquement, ce que Butlin et Faria (2024) appellent "*l'isolement écogéographique*". Ainsi, alors que la divergence est initialement écologique, le patron observé peut être identifié comme de la divergence géographique (Butlin & Faria, 2024).

0.4.2 Espèces alpines et substrat

Un des sujets centraux de ma thèse est la géodiversité, qui est définie comme l'ensemble des diversités topographique, géomorphologique, géologique et pédologique (Gray, 2008 ; Lugon, 2005). C'est un facteur très important pour la flore alpine, et dont certains aspects comme l'altitude ont été utilisés en phylogéographie de manière répétée (voir également *2.2 : Box 2 : Le concept de géodiversité*). Au sein de cette géodiversité, la diversité lithologique est particulièrement riche dans les zones de montagne, du fait de la mise en surface de roches sédimentaires, magmatiques et volcaniques soulevées pendant l'orogenèse (Körner et al., 2011). Ainsi, certains auteurs ont mis en avant le rôle particulier des types de sol sur la biodiversité de montagne (Anacker & Strauss, 2014 ; Deville-Cavellin et al., s. d., in review ; Rahbek et al., 2019a) ou sur l'origine de l'endémisme en zone alpine (Rajakaruna, 2018). Les sols alpins étant peu profonds du fait d'une pédogenèse plus lente ou constamment rajeunie par des processus d'érosion, la roche mère y a généralement une influence plus grande que dans les sols des plaines environnantes (Körner, 2003a ; Pintaldi et al., 2021). Ce phénomène est plus marqué dans les milieux rocheux où le sol est très superficiel (voir partie *0.6.2, Un système écologique simplifié*) (Körner, 2003a ; Pintaldi et al., 2021). Ces sols de haute altitude reflètent donc les conditions lithologiques initiales et forment de grands ensembles édaphiques de même type que la roche mère. Je les désignerai par *substrat* dans cette thèse, pour prendre en compte cette proximité entre lithologie et pédologie.

La biogéographie alpine souligne d'ailleurs depuis longtemps le rôle essentiel de la lithologie dans la répartition des espèces et des assemblages d'espèces (Theurillat et al., 1995 ; Whittaker, 1956). C'est particulièrement le cas dans les habitats de haute altitude à faible végétation, tels que

les éboulis et les affleurements, où les communautés ont été caractérisées par leur substrat, en utilisant de grands groupes lithologiques, tels que les carbonates, silicates ou ultramafiques (Chytrý et al., 2020 ; Ozenda, 1995 ; Parisod, 2022 ; Rahbek et al., 2019a). Les roches ultramaphiques, d'origine magmatique, constituent le manteau terrestre et forment, une fois remontées à la surface ce que l'on appelle les ophiolites, dont font partie les serpentines par exemple. Ces trois groupes lithologiques qui imposent des conditions édaphiques particulières, vont sélectionner différentes communautés végétales supportant ces conditions.

En effet, la faible rétention en eau et le pH fortement alcalin des sols carbonatés limitent la disponibilité de nombreux nutriments essentiels ; les sols silicatés, quant à eux, se caractérisent par une très faible teneur en éléments nutritifs, un pH souvent acide et une capacité d'échange cationique réduite, ce qui restreint fortement la croissance végétale. Enfin, les sols développés sur roches ultramafiques présentent des concentrations élevées en éléments phytotoxiques tels que le nickel, le chrome ou le cobalt, combinées à une carence en éléments majeurs comme le calcium.

0.4.3 Hétérogénéité édaphique en montagne

La particularité des substrats alpins est qu'ils sont à la fois très hétérogènes mais également très structurés spatialement par l'orogenèse des grands ensembles de montagnes. Par exemple, si l'on prend le cas des Alpes, bien que le substrat puisse parfois varier à des échelles spatiales de quelques dizaines de mètres, on retrouve principalement des roches carbonatées sur la périphérie et des roches silicatées au centre (Aeschimann et al., 2013). Mais surtout, ce qui fait l'importance du substrat pour l'histoire évolutive de la flore c'est sa permanence. Alors que le climat varie sur des périodes relativement courtes (et d'autant plus pendant les cycles climatiques du Pléistocène), les conditions édaphiques sont restées constantes sur des périodes de temps suffisamment longues pour permettre l'accumulation de divergence, l'adaptation et potentiellement la spéciation (Boucher et al., 2024 ; Ellis & Weis, 2006).

Une autre raison évidente qui fait du substrat un des facteurs majeurs pour l'évolution de la flore alpine est le lien particulier qu'entretiennent la flore et le sol, notamment pour la nutrition (Medinski et al., 2010 ; Rajakaruna, 2018). Contrairement à la faune qui peut suivre les conditions qui lui sont optimales, la flore est dépendante du contexte local, et doit donc nécessairement s'adapter aux conditions du substrat environnant. Ainsi, la disponibilité en nutriments, ou la compétition pour l'accès aux ressources peuvent devenir des facteurs de sélection très importants. En effet, pour certains nutriments, il a été établi que de très faibles concentrations dans le substrat sont capables d'induire un fort déficit dans le développement des plantes et des organismes du sol (Bueno de Mesquita et al., 2020 ; Prajapati & Modi, 2012 ; Rout & Sahoo, 2015). Cependant, il n'y a pas de consensus sur le rôle relatif des différents aspects physico-chimiques du substrat en tant que facteurs sélectifs pour la flore et trois grandes hypothèses ont été proposées. La première, l'*hypothèse physique*, considère que les communautés sont structurées le long d'un gradient de stress hydrique et de compétition suivant la capacité de rétention en eau du sol (Nemer et al., 2021 ; Thurmann, 1849). La seconde, l'*hypothèse chimique*, souligne le rôle central du pH (acide dans les substrats silicatés et basique dans les substrats carbonatés) dans la régulation de la disponibilité des nutriments et de la décomposition

de la matière organique (Duchaufour, 1989 ; Neina, 2019). La troisième, l'*hypothèse de la qualité*, proche de l'hypothèse chimique, met un accent particulier sur les conditions locales résultant de la présence de métaux lourds phytotoxiques comme le plomb et le cuivre (Ahatović Hajro et al., 2024 ; de Bang et al., 2021 ; Kazakou et al., 2008). Cette dernière est d'ailleurs couramment évoquée dans la littérature sur les sols de serpentine, un type de substrat très étudié comme cause de spéciation édaphique (Harrison & Rajakaruna, 2011 ; Rajakaruna, 2018 ; Yost et al., 2012). Par exemple dans la flore californienne, 12% des endémiques sont strictement inféodées à la serpentine (Rajakaruna, 2018).

Le rôle structurant du substrat pour la flore de montagne est aussi illustré par nombre d'espèces spécialistes d'un seul type de substrat dans les Alpes (Aeschimann et al., 2012 ; Parisod, 2022). Pour autant, ces spécialistes édaphiques peuvent représenter deux stratégies distinctes : elles peuvent être mieux adaptées et plus compétitives sur un sol particulier que sur les substrats environnants (par exemple *Ononis tridentata* sur les sols gypseux) ; ou alors elles peuvent être généralistes mais mauvaises compétitrices, et être repoussées sur des sols extrêmes où elles subsistent car elles sont évincées des habitats adjacents en raison de la pression compétitive (par exemple *Salvia lavandulifolia* sur les sols calcaires et faiblement gypseux), (Palacio et al., 2007).

0.4.4 Flore et pédologie dans les Alpes

La richesse en spécialistes édaphiques dans les Alpes est au cœur d'une vaste littérature (Aeschimann et al., 2012 ; Candolle, 1875). Par exemple, Aeschimann et al. (2012) ont montré que dans la flore Alpine, les taxons préférant les substrats carbonatés sont plus nombreux et se développent majoritairement à la périphérie des Alpes, les taxons de substrats silicatés sont principalement dans la chaîne centrale, et quelques espèces seulement préfèrent les sols ultramafiques. Plus récemment et en utilisant des données génétiques, Alvarez et al. (2009) ont montré que l'affinité avec le substrat chez les plantes des Alpes entraînait une structure génétique particulière à l'échelle de l'ensemble du massif, les plantes calcicoles ayant une structure génétique marquée selon un axe nord/sud tandis que les espèces silicicoles ont une structure est/ouest. Se focalisant directement sur la spéciation, Boucher et al. (2016b) et Smyčka et al. (2022) ont montré quant à eux, que le changement de substrat était un des facteurs les plus importants de la spéciation dans les Alpes. Ce point est également illustré par des travaux de systématique, qui ont décrit de nouvelles espèces dans les Alpes présentant une spécificité édaphique, par exemple dans les genres *Androsace* (Boucher et al., 2021), *Primula* (Boucher et al., s. d., accepté), *Sempervivum* (Klein & Kadereit, 2015) ou encore *Minuartia* (Moore & Kadereit, 2013). Pour autant, bien que l'adaptation locale initie et maintienne la réduction du flux de gènes, elle ne semble que très rarement permettre la coexistence d'espèces divergentes sur le temps long (Parisod, 2022). Ainsi le rôle relatif de l'adaptation aux conditions édaphiques et de l'isolement géographique ainsi que les mécanismes à l'œuvre sont encore insuffisamment connus (Parisod, 2022 ; Sexton et al., 2014). De plus, alors que la flore se développant sur les différents groupes lithologiques est bien connue (Aeschimann et al., 2012 ; Kadereit, 2023), quantifier les variables biologiquement pertinentes pour la flore et établir la causalité entre effets topographiques ou géochimiques et spéciation reste encore un défi (Rahbek et al., 2019a).
Pour autant, la somme des travaux réalisés dans ce sens dans les Alpes, en font un lieu d'étude par-

ticulièrement adéquat pour s'intéresser à ces questions.

0.5 Les Alpes comme modèle d'étude

Les Alpes ont suscité un attrait depuis des siècles, tant pour leur géologie, leurs sommets mythiques ou leur flore, qui ont passionné les naturalistes depuis les premières expéditions en haute altitude de Villars, Lapeyrouse ou de Saussure (Candolle, 1875 ; Merland, 1988 ; Pépy, 2020). Cela en fait un des massifs montagneux les plus étudiés et donc un des mieux connus aujourd'hui.

0.5.1 Origine des Alpes et de la flore Alpine

L'arc Alpin est le plus grand massif montagneux d'Europe, couvrant une surface de 170.000 km². Il est situé le long d'un axe ouest-est entre les Pyrénées et les Carpates et en proximité avec les Balkans au sud-est, les Apennins au sud et le Jura au nord-ouest (Aeschimann et al., 2011a ; Schmitt, 2017). Ainsi, les montagnes d'Europe peuvent être visualisées comme un archipel composé d'îles montagneuses dont les Alpes sont l'îlot central (Schmitt, 2017), formant ainsi ce que Ozenda (1985) nomme "*le système Alpin généralisé*".

De manière simplifiée, les Alpes sont issues de la collision de la plaque africaine et du continent européen (Fitzsimons & Veit, 2001). Le soulèvement principal des Alpes date du Miocène/Pliocène, il y a environ 30 millions d'années avec des différences complexes dans sa structure interne (Fitzsimons & Veit, 2001). L'orogenèse alpine prenant place au centre de la mer Parathethys, la chaîne centrale cristalline, constituée de roches plutoniques et métamorphiques, s'est vue entourée à sa périphérie par des roches sédimentaires issues du fond de cette mer (Gradwohl et al., 2024), formant l'agencement géologique que l'on connaît aujourd'hui (Donnini et al., 2020).

Alors que certains auteurs ont montré que la flore Alpine est relativement ancienne (Boucher et al., 2016b ; Roquet et al., 2013 ; Smyčka et al., 2022), ces derniers se sont concentrés sur des groupes particulièrement diversifiés qui ne reflètent pas l'histoire générale de la flore Alpine (Wootton et al., 2025). En effet, tout comme le reste des montagnes du monde, la flore Alpine actuelle est assez récente, datant principalement du Pléistocène, et impliquant des événements de colonisation et de diversification depuis les plaines européennes environnantes (Wootton et al., 2025). Ce phénomène est notamment illustré par la description récente d'espèces dont l'histoire évolutive a été étudiée en détail (Eggenberg et al., 2023 ; Kadereit & Abbott, 2021 ; Klein & Kadereit, 2015 ; Voisin et al., 2023).

0.5.2 Un modèle illustrant les conditions des montagnes du monde

Les Alpes sont un cas d'étude qui illustre parfaitement les conditions particulières des milieux de montagne. Premièrement, comme les autres massifs montagneux du monde, les Alpes représentent un point chaud de biodiversité en Europe, hébergeant environ 1/3 de la flore Européenne soit environ 4500 espèces (Aeschimann et al., 2011a). L'endémisme y est très important, les deux familles les plus riches en endémiques étant les Caryophyllaceae et les Brassicaceae (respectivement 21.9 et 15.9% de l'ensemble des espèces endémiques). Deuxièmement, les Alpes abritent une très forte hétérogénéité

d'habitats (Körner, 2003a), incluant l'ensemble des étages de végétation (Körner, 2003a ; Ozenda, 1985), (Figure 6), et une importante diversité topographique (Marini et al., 2008). Une récente classification, *Subdivision orographique internationale unifiée du système alpin* (ou SOIUSA), tente d'ailleurs de résumer cette diversité en délimitant les Alpes en sous-ensembles de montagnes (Marazzi, 2005), (Figure 6). À cela s'ajoute une diversité de climats, depuis le climat océanique (humide et constant) sur les bordures occidentales et septentrionales de la chaîne, jusqu'au climat continental (caractérisé par de fortes amplitudes thermiques et des précipitations principalement sous forme de neige) sur la partie orientale ainsi que dans la zone intra-alpine, en passant par le climat méditerranéen (chaud, sec et avec une forte saisonnalité des précipitations) sur la partie sud (Ozenda, 1985), (voir également la carte des sous-régions climatique de Choler (2005)). Troisièmement, les Alpes présentent une diversité lithologique importante, avec des zones de roches carbonatées sur la périphérie, des zones constituées de roches silicatées dans toute la chaîne centrale et orientale, et des roches ultramafiques éparses dans l'ensemble des Alpes (Donnini et al., 2020).

Les cycles glaciaires du Pléistocène ont également marqué les paysages des Alpes, avec au minimum 13 cycles glaciaires durant les derniers 2.5 million d'années (Monegato et al., 2023), et notamment la dernière grande glaciation de Würm (-70.000 à -20.000), (Ehlers & Gibbard, 2008), (Figure 4). Ces cycles ont modifié la topographie des Alpes en creusant de larges vallées glaciaires et en entraînant de fort changement de taux d'érosion (Herman et al., 2013 ; Sternai et al., 2012 ; Valla et al., 2021), mais ont également changé la connectivité entre les massifs au sein du système Alpin généralisé à de multiples reprises (Kadereit, 2017 ; Schmitt, 2017).

Enfin, l'hétérogénéité spatiale que l'on observe aujourd'hui permet également d'abriter une très forte diversité de micro-habitats (Kulonen et al., 2018). Par exemple, dans un paysage alpin le long d'un gradient altitudinal, les températures mesurées entre les différents microclimats présents peuvent varier de 2°C à 24°C pour une même période de la journée (Scherrer & Körner, 2010).

0.5.3 Un modèle présentant aussi des particularités

Chaque ensemble de montagne présente une orientation, une étendue et une distribution des vallées différentes. La combinaison de ces trois caractéristiques influence la distribution de la flore, comme c'est le cas dans les Alpes ou les Andes. Dans les Alpes, on observe une distribution non homogène de la flore , marquée par une forte différence de richesse spécifique entre le nord et le sud, et entre l'ouest et l'est, avec seulement 1/4 des espèces endémiques en commun et entre 21% et 56% de similitude floristique entre les étages de végétation (Aeschimann et al., 2011b ; Thiel-Egenter et al., 2011).

Les cycles glaciaires du Pléistocène ont été probablement plus importants dans les Alpes que dans d'autres montagnes tempérées comme l'Himalaya, et surtout beaucoup plus impactants que dans les montagnes tropicales où les plantes ont pu trouver refuge plus facilement le long des gradients d'altitude (Hughes & Atchison, 2015 ; Rahbek et al., 2019a ; Steinbauer et al., 2016). Par exemple, durant le dernier maximum glaciaire (environ -20.000 ans) la majorité des Alpes était recouverte de glaciers (Coutterand & Buoncristiani, 2006), entraînant une diminution de la surface

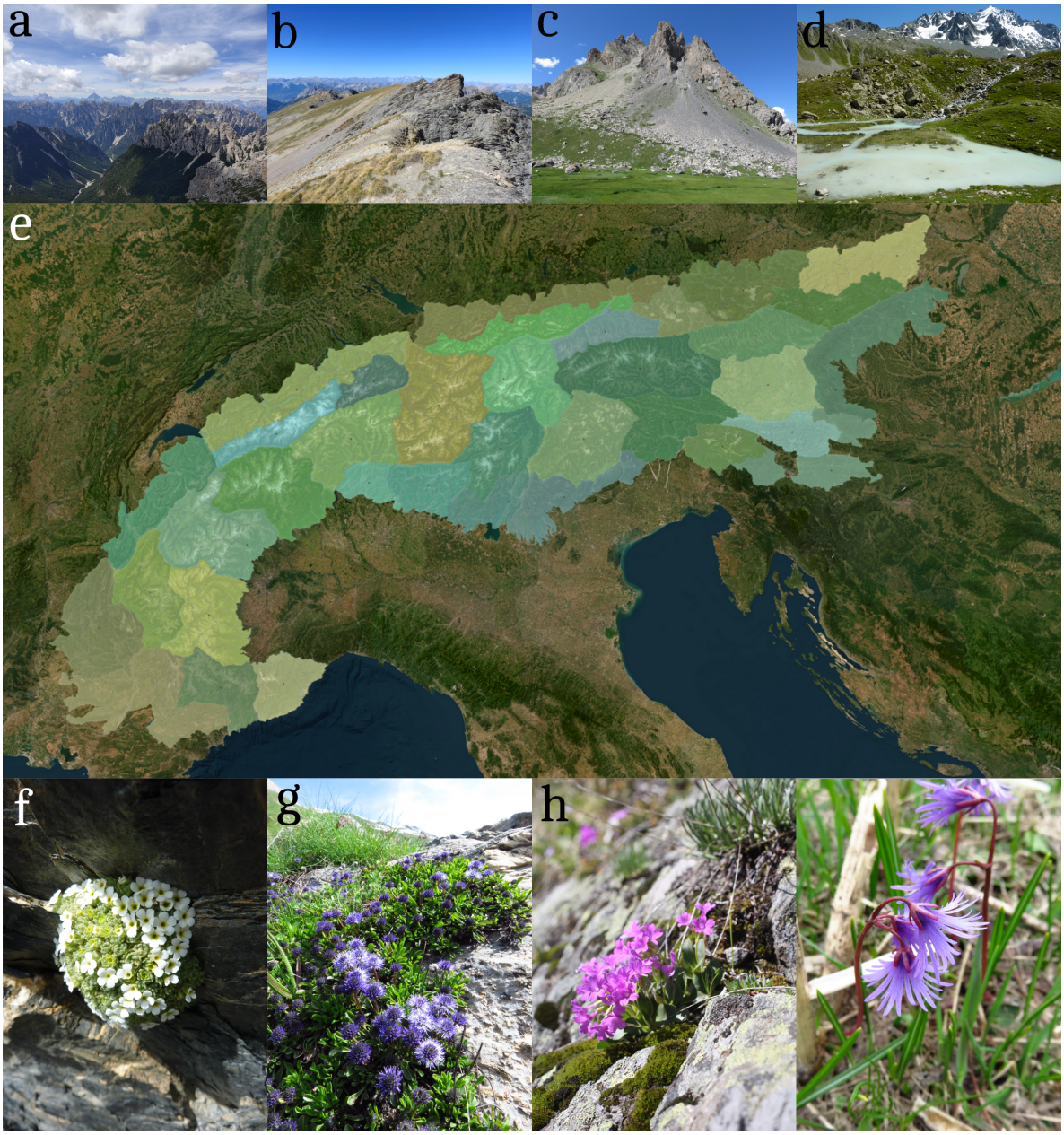


FIGURE 6 – Habitats et espèces des Alpes. Quatre habitats caractéristiques des Alpes sont illustrés, (a) vallées et pentes des Dolomites (Monte Pramaggiore, Italie), (b) crêtes venteuses du Queyras (Sommet Jacquette, Hautes-Alpes, France), (c) éboulis actifs de la vallée de la Clarée (Hautes-Alpes, France), (d) lac de fonte glaciaire (Combeynot, Hautes-Alpes, France). (e) Organisation géomorphologique des Alpes selon la classification SOIUSA. Illustration de quatre espèces issues des groupes les plus diversifiés dans les Alpes (HUGHES & ATCHISON, 2015), (f) *Androsace helvetica* (L.) All., (g) *Globularia cordifolia* L., (h) *Primula vallis-gaudemarica sp. nov.*, (i) *Soldanella pusilla* Baumg.. Photographies et carte Camille Voisin avec les données géographiques de Massimo Accorsi.

des habitats disponibles pour les plantes alpines de 46% à 71% en moyenne (Rosa et al., 2025). Dans ces conditions, les zones refuges pour les plantes étaient majoritairement situées sur la marge sud de la chaîne, en périphérie des glaciers (Schonswetter et al., 2005), et dans les *nunataks* (Rosa et al., 2025). L'orientation ouest-est (à l'inverse des Andes par exemple) a limité les possibilités pour la flore Alpine de migrer le long de l'axe nord/sud pour suivre leur niche pendant les cycles glaciaires et à ainsi agit comme une barrière pour certaines espèces (Rahbek et al., 2019a ; Rangel et al., 2018). De plus, la faible surface disponible au sud des Alpes, du fait de la proximité avec la mer Méditerranée ou la mer Adriatique (*a contrario* de l'Himalaya par exemple), a fortement limité l'espace disponible pour les refuges et est ainsi considéré comme un facteur très important de fragmentation des espèces et d'extinction (Smyčka et al., 2022).

Les Alpes offrent ainsi un cadre idéal pour étudier les mécanismes de spéciation en zone alpine, en particulier pour évaluer l'importance relative de la spéciation allopatrique, souvent considérée comme dominante (Boucher et al., 2016b ; Parisod, 2022), par rapport à la spéciation écologique induite par le substrat (Parisod, 2022 ; Sexton et al., 2014). Les zones alpines abritant de grandes surfaces de milieux rocheux, le rôle du substrat y est peut être particulièrement marqué, les plantes étant en contact direct avec la roche mère.

0.6 Rochers et éboulis, des milieux uniques

0.6.1 Milieux variés, riches en espèces endémiques

Dans les Alpes, les milieux rocheux représentent une surface d'habitat assez importante, avec pour les Alpes françaises 6.6% de la surface totale (contre 20% pour les prairies). Mais une particularité majeure de ces habitats est qu'ils abritent un très grand nombre d'espèces endémiques, car environ 40% de l'ensemble des endémiques des Alpes se retrouvent dans les milieux rocheux (Aeschimann et al., 2013 ; Giupponi et al., 2023). Tout comme le reste de la flore, la flore saxicole présente des différences entre l'ouest et l'est des Alpes, les barrières biogéographiques ainsi que les refuges glaciaires ayant séparé deux grands ensembles floristiques (Aeschimann et al., 2011b). À titre d'exemple, on peut retrouver des espèces emblématiques à l'est comme *Draba dolomitica* ou *Noccaea alpestris*, tandis qu'à l'ouest *Iberis aurosica* et *Noccaea sylvia* seront visibles.

Ces milieux rocheux, et notamment les éboulis ont été et sont encore caractérisés suivant une lithologie simplifiée, avec les éboulis calcaires nommés en phytosociologie *Thlaspietea rotundifolii* et les éboulis siliceux *Androsacetalia alpinae* (Giupponi et al., 2023). Dans cette thèse je définis un éboulis comme étant un milieu rocheux avec une pente suffisamment importante pour maintenir un niveau élevé de perturbation géomorphologique, où la roche mère est le composant dominant (voir *0.6.2 : Un système écologique simplifié*).

Ces milieux présentent une diversité importante que ce soit en terme topographique avec des variations d'exposition (adret, ubac...), de pente, granulométrique (éboulis à gros blocs assez stables, éboulis fins instables...), et géochimique (Körner, 2003a), (Figure 7). Les éboulis étant principalement constitués par des débris de la roche mère, il est possible de les retrouver sur l'ensemble des

lithologies des Alpes (Valachovič et al., 1997) : des éboulis de serpentine dans la vallée de Zermatt, aux éboulis calcaires des préalpes Françaises, en passant par les éboulis dolomitiques des Dolomites Italiennes ou encore des éboulis granitiques du Valais Suisse. De plus, la roche mère associée à ces éboulis a également des impacts sur la formation des sols et donc sur les caractéristiques physico-chimiques de ces derniers (Zimmer et al., 2024b).

Ainsi, Aeschimann et al. (2013) font l'hypothèse que la richesse d'espèces endémiques présentes sur les éboulis est due au fait que ces milieux sont des refuges pour la flore Alpine, car "*ils présentent une stabilité des principaux facteurs écologiques nécessaires pour les plantes (rayonnement, température, eau, nutriments, compétition), tout en offrant une grande variabilité au niveau de ces facteurs sur des distances très faibles [...] en résulte un affranchissement par rapport au climat général, permettant aux espèces [...] d'être moins affectées par les vicissitudes climatiques*". En effet, l'hétérogénéité lithologique des Alpes permet l'existence d'éboulis constitués de roches variées à quelques centaines de mètres de distance seulement, le rajeunissement constant du milieu maintient un état "jeune" avec une succession écologique limitée, conservant des conditions hydriques, nutritives et microclimatiques extrêmes, mais stables.

0.6.2 Un système écologique simplifié

La particularité des conditions de développement dans les éboulis est la prédominance des facteurs abiotiques qui limitent la colonisation de la végétation. Premièrement, ces milieux subissent de très intenses et régulières perturbations physiques du fait de la pente, qui entraînent une instabilité et donc des mouvements répétés du sol de l'amont vers l'aval, notamment lors d'épisode de précipitation intense et et de fonte du manteau neigeux. A cela s'ajoute l'environnement direct (*e.g.* falaises, rochers, pentes) qui induit de manière répétée des chutes de pierres, des transports de sédiments et parfois des laves torrentielles (Haselberger et al., 2024 ; Hendrickx et al., 2020). Le sol de ces habitats est généralement très peu profond, présente une faible teneur en grains fins, et est constamment rajeuni par les perturbations. Deuxièmement, la pédogenèse de ces milieux est très lente car elle est principalement pilotée par des facteurs abiotiques tel que la cryoturbation (*i.e.* alternances de gel et de dégel dans les couches superficielles du sol), et est périodiquement remise à zéro par les perturbations précédemment évoquées (Eichel et al., 2023 ; Pintaldi et al., 2021). Ainsi dans les sols d'éboulis il n'y a pas d'horizons visibles, mais plutôt un agencement gravitaire des débris rocheux et des débris végétaux (Körner, 2003a). Troisièmement, cette très lente pédogenèse, ainsi que des phénomènes de lessivage limitent fortement l'accumulation de nutriment, rendant ces milieux assez pauvres en éléments nutritifs (Pintaldi et al., 2021). La majorité des nutriments présents sont ainsi d'origine aérienne : ils proviennent des dépôts atmosphériques (*i.e.* pluie et neige), (Balestrini et al., 2024 ; Dumas et al., 2025). La faible activité microbienne présente dans ces sols entraîne parfois des accumulations importantes de carbone organique (Pintaldi et al., 2021) ou de phosphore (Kaňa et al., 2023). Enfin, la structure physique des éboulis, notamment ceux issus de roches carbonatées, induit une très faible rétention en eau, ajoutant une pression supplémentaire sur la végétation (Haselberger et al., 2024 ; Nemer et al., 2021).

Ainsi, bien que les sols d'éboulis correspondent à la récente définition d'un sol donnée par Van

Es (2017) : "*une ou plusieurs couches de matériaux minéraux et organiques, situées près de la surface terrestre, continuellement modifiées par des processus physiques, chimiques et biologiques*", ils restent très différents des sols de plaine, de part l'absence d'horizons et la dominance d'éléments grossiers, et sont ainsi souvent considérés comme des "sols naissants" ou de la "terre fine" (Dumas et al., 2025 ; Haselberger et al., 2024).

L'ensemble de ces éléments font des substrats d'éboulis alpins des zones où la couverture végétale est très faible car peu de végétaux sont capables de tolérer ces conditions (Geissler, 1982). La compétition entre plantes y est faible voir absente, car le coût associé à la tolérance de ces milieux stressants (voir *0.6.3 Une végétation spécialisée*) entraîne une diminution de la capacité de compétition (Ivalú Cacho & Strauss, 2014). De plus, l'hypothèse du gradient de stress stipule que plus les conditions sont extrêmes, plus la compétition est réduite au profit de la facilitation (Callaway et al., 2002).

0.6.3 Une végétation spécialisée

Les espèces présentes dans les éboulis sont issues d'un pool restreint d'espèces pionnières ayant des traits adaptatifs qui leur permettent de se développer sur ces conditions environnementales difficiles (Haselberger et al., 2024). Mais ces espèces vont également modifier les conditions locales, en piégeant les particules de sol, et en stockant les matières organiques et les nutriments (Dumas et al., 2025 ; Giupponi et al., 2023), permettant à d'autres espèces de coloniser ces milieux.

Ces milieux vont héberger une végétation présentant deux groupes d'adaptations (Figure 7). Ozenda (1985) définit les lithophytes migrateurs qui présentent des stolons se déplaçant dans le sens de la pente et s'enracinant dans le substrat accumulé, et les lithophytes stabilisateurs qui forment des plaques croissant à la périphérie et devenant sénescentes au centre, tel que *Dryas octopetala*. De manière générale, ces végétaux présentent des adaptations racinaires pour supporter les mouvements du substrat (Ozenda, 1985), avec des systèmes racinaires fins et denses, mais également des tiges flexibles, des taux de croissance rapides et des durées de vie courtes (Eichel et al., 2023). À cela s'ajoute une capacité importante à la reproduction clonale, grâce aux stolons évoqués plus haut, à la division de touffes lors des mouvements du substrat, et à l'enracinement de rosettes basales (Eichel et al., 2023 ; Haselberger et al., 2024).

Le manque de nutriments et la présence d'éléments toxiques dans le substrat vont également induire des adaptations chez les espèces d'éboulis, avec une diminution de la croissance foliaire, réduisant la demande en ressource et les éventuelles pressions d'herbivorie (Endara & Coley, 2011). Ces végétaux vont également présenter des mécanismes physiologiques pour gérer les éléments toxiques et accumuler les éléments nutritifs en faible concentration dans les sols, comme cela a été montré sur les sols de serpentine (Ahatović Hajro et al., 2024). Par exemple, *Noccaea caerulescens* est connue pour être une hyperaccumulatrice, une adaptation qui permet de répondre au stress phytotoxique des sols métallifères (Manara et al., 2020).

Mais comme évoqué précédemment, la tolérance aux extrêmes édaphiques a un coût ("*Cost of to-*

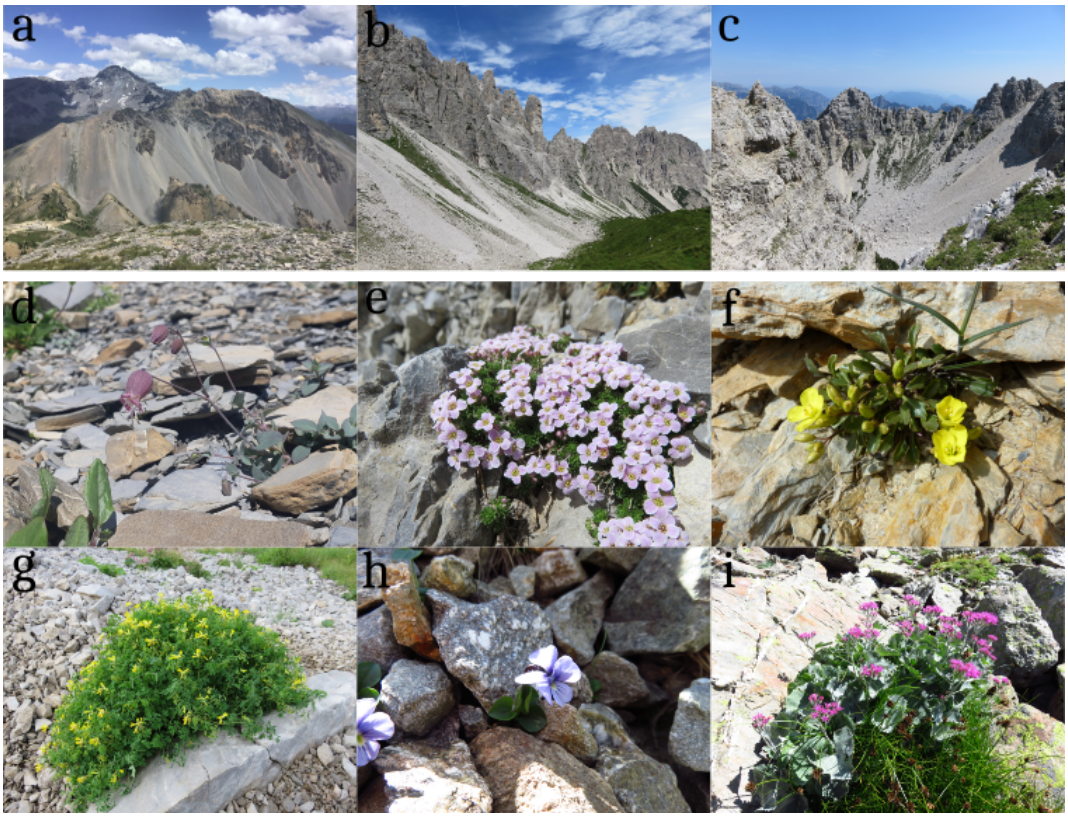


FIGURE 7 – Éboulis et plantes associées. Trois exemples d'éboulis alpins, (a) éboulis calcaire de Monte Pramaggiore (Italie), (b) éboulis dolomitiques du col de l'Izoard (France), (c) éboulis calcaires de Cima Carega (Italie). Six exemples de plantes se développant dans les éboulis des Alpes, (d) *Silene uniflora* Roth (Caryophylaceae), (e) *Petrocallis pyrenaica* (L.) W.T.Aiton (Brassicaceae), (f) *Brassica repanda* (Willd.) DC. (Brassicaceae), (g) *Corydalis lutea* (L.) DC. (Papaveraceae), (h) *Viola cenisia* L. (Violaceae), (i) *Adenostyles alpina* (L.) Bluff & Fingerh. (Asteraceae). Photographies Camille Voisin.

lerance"), (KASSEN et al., 2004 ; RAJAKARUNA, 2018). En effet, les spécialistes édaphiques sont souvent moins compétitives et plus sensibles à l'herbivorie que les non-spécialistes lorsqu'elles se trouvent sur des sols "normaux" (IVALÚ CACHO & STRAUSS, 2014 ; RAJAKARUNA, 2018). De fait, ces zones sont considérées depuis longtemps comme des refuges pour les espèces aux faibles capacités de compétition (RAJAKARUNA, 2018). Certains auteurs ont même considéré que l'adaptation à des conditions édaphiques extrêmes pourrait conduire à une impasse évolutive, comme par exemple l'adaptation aux habitats calcaires qui pourrait être un piège évolutif empêchant le retour à d'autres substrats comme la silice (SMYČKA et al., 2022). Selon cette hypothèse, les multiples adaptations nécessaires pour survivre sur les sols calcaires (*e.g.* stress hydrique, nutritif...) pourraient par exemple empêcher le développement d'adaptations à la compétition. À l'inverse, certains auteurs suggèrent que ces adaptations ne représentent pas toujours une impasse évolutive, mais au contraire, permettent des potentielles diversifications au sein ou entre les substrats (RAJAKARUNA, 2018). Par exemple, l'adaptation à des environnements dénudés pourrait être un précurseur évolutif (*i.e.* une pré-adaptation) aux sols et environnements métallifères difficiles de serpentine (IVALÚ CACHO & STRAUSS, 2014).

0.7 Un modèle caractéristique des milieux d'éboulis

Durant ma thèse j'ai étudié un groupe taxonomique dont l'écologie est presque exclusivement liée aux éboulis Alpins : le complexe *Noccaea rotundifolia sensu lato* de la famille des Brassicaceae. Ce complexe a plusieurs caractéristiques intéressantes : il nous permet (i) de questionner le rôle de la spéciation écologique liée au substrat dans la flore Alpine, (ii) d'étudier les conditions locales qui constituent l'habitat de ce type de plante, et d'en extraire les constituants principaux qui favorisent la spéciation, et (iii) de questionner l'importance de la géodiversité pour comprendre l'origine et le maintien de la biodiversité cryptique en montagne.

0.7.1 Le complexe *Noccaea rotundifolia*

Le complexe *N. rotundifolia s.l.* a été originellement décrit par Fiori (1923) sous le nom de *Thlaspi* section III *Apterigium*. Il était auparavant placé dans le genre *Thlaspi* jusqu'à ce que Meyer mette à jour la systématique en 1979 (Özüdoğru et al., 2019) ; il regroupe l'ensemble des espèces d'un clade de *Noccaea* typique des éboulis du système Alpin Européen, (Figure 8) :

- *Noccaea bellidifolia* (Griseb.) F. K. Mey.
- *Noccaea brevistyla* (DC.) Steud.
- *Noccaea cepaeifolia* (Wulfen) Rchb.
- *Noccaea corymbosa* (J. Gay) F. K. Mey.
- *Noccaea limosellifolia* (Reut. ex Burnat) F. K. Mey.
- *Noccaea minima* (Ard.) F. K. Mey.
- *Noccaea nevadensis* (Boiss. & Reut.) F. K. Mey.
- *Noccaea rotundifolia* (L.) Moench
- *Noccaea stilosa* (Ten.) Rchb.

Bien que des révisions récentes aient été faites par Al-Shehbaz (2014) et Özüdoğru et al. (2019), le genre *Noccaea* et notamment le complexe d'espèces *rotundifolia* restaient avant le début de ma thèse un des clades des Brassicaceae les plus problématiques en terme de systématique (Özüdoğru et al., 2019). Le travail correspondant au premier chapitre de ce manuscrit (*1.4 Résumé*) a permis de résoudre ces problèmes (Voisin et al., 2025a). Ainsi, les descriptions de ce complexe, que ce soit la morphologie ou l'écologie seront dans ce manuscrit basées sur la révision taxonomique faite dans le chapitre 1.

0.7.2 Morphologie et distribution

Ces espèces sont typiques des milieux d'éboulis alpins et subalpins (c. 1600-3200m a.s.l.) des Alpes et des montagnes Européennes, auxquels elles sont inféodées (Figure 8). En effet, les éboulis calcaires sont nommés en phytosociologie *Thlaspietea rotundifolii* dans les Alpes, ou encore *Thlaspietea stylosii* dans les Apennins, ce qui illustre l'importance de ce complexe dans l'étude de la végétation des éboulis (Ozenda, 1985 ; Valachovič et al., 1997). Pour autant, ces espèces semblent assez tolérantes en terme de conditions locales, car il est possible de les observer dans des éboulis calcaires très grossiers et pentus, dans des éboulis schisteux fins et très instables, dans des prairies rocailleuses,



FIGURE 8 – Morphologie, habitat et distribution des espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. (a) *Noccaea rotundifolia* (L.) Moench à Rochemolle (Alpes Cottiennes, Italie),(b) *Noccaea corymbosa* (J. Gay) F. K. Mey. à Grigna Septentrionale (Alpes Bergamasques, Italie), (c) *Noccaea cepaeifolia* (Wulfen) Rchb. à Nordkette (Alpes calcaires du Tyrol du Nord, Autriche), (d) *Noccaea minima* (Ard.) F. K. Mey. à Cima Carega (Préalpes Vicentines, Italie), (e) *Noccaea nevadensis* (Boiss. & Reut.) F. K. Mey. dans la Sierra Nevada (Espagne), (f) *Noccaea limosellifolia* (Reut. ex Burnat) F. K. Mey. au Col de Fenestre (Alpes Maritimes, France), (g) *Noccaea stilosa* (Ten.) Rchb. dans le massif de Gran Sasso (Apennins, Italie), (h) *Noccaea bellidifolia* (Griseb.) F. K. Mey. dans le massif de Pirin (Balkans, Bulgarie). La carte centrale précise la distribution des espèces Alpines. Pour les espèces présentes dans les autres montagnes, à l'exception de la Sierra Nevada espagnole, seule une indication grossière est précisée. Photographies et carte Camille Voisin, Infoflora (*Noccaea corymbosa* en fleur), Špela Pungaršek (*Noccaea minima* en fleur), Baptiste Nicoud (*Noccaea nevadensis* & *Noccaea bellidifolia* plantes & éboulis).

notamment dans les Apennins et les Balkans (C. Voisin, observation personnelle), ou encore dans des zones métallifères (Delerue, 2024).

Les espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* sont des hémicryptophytes vivaces, à durée de vie non connue mais probablement variable (des individus en culture meurent après leur première floraison la deuxième année, tandis que des individus semblant être âgés de plusieurs décennies sont observables dans la nature). Elles forment des rosettes basales de feuilles vertes, glabres, spatulées, charnues et brillantes. Suivant la stabilité des éboulis dans lesquels elles poussent, elles peuvent former de longs stolons ou uniquement des rosettes très denses, tandis que leur racines sont fasciculées et fines, fixées directement au collet ou sur une très longue et épaisse racine centrale. Les fleurs roses-pourpres à blanches sont portées par un pédoncule feuillé et dressé, formant ainsi des inflorescences racémeuses denses et ombelliformes, et elles dégagent un délicat parfum semblable à celui des espèces du genre *Daphne*. Aucune information n'est disponible concernant la pollinisation de ces espèces, mais elles semblent être principalement pollinisées par des insectes généralistes, notamment des syrphes tels que *Eristalis tenax* ou *Scaeva pyrastri* (C. Voisin, observation personnelle, voir la photographie du chapitre 4). Le fruit est une silicule terminée par un long appendice nommé style, et contenant de une à huit graines par *loculus*. Les conditions locales ont une forte influence sur la morphologie de ces espèces, ce qui avait amené certains auteurs à douter de la systématique, basée sur la morphologie (Enrico & Longo, 2004 ; Tison & de Foucault, 2014). Malgré cette variabilité, les espèces ont pu être redéfinies et j'ai pu établir une clef de détermination des espèces du complexe en accord avec la systématique que j'ai révisée (Voisin et al., 2025a).

0.7.3 Un groupe fortement lié au substrat

Au début de ma thèse, le choix de ce groupe comme cas d'étude était lié à la description de plusieurs taxons comme étant inféodés à un seul type de substrat. Alors que la majorité des taxons se développaient sur calcaire, certain étaient décrits comme ne poussant que sur granite, serpentine, ou roche détritique. Ces spécialistes édaphiques semblaient donc une entrée intéressante pour tester et comprendre le rôle de l'adaptation au substrat dans la spéciation en montagne. Bien que le chapitre 1 ait fortement modifié la systématique, et donc clarifié nos connaissances de la distribution et de l'écologie de ces espèces, plusieurs espèces sont tout de même des spécialistes édaphiques (Rajakaruna, 2018). Alors que *Noccaea rotundifolia* et *N. corymbosa* sont des généralistes poussant sur calcaire, schiste et roches ultramafiques, *N. limosellifolia* est endémique d'un seul type de roche (la migmatite), *N. cepaeifolia* se développe uniquement sur roches carbonatées et *N. minima* uniquement sur un sous-groupe de roches calcaires et dolomitiques (voir *1.4 : Résumé*; *2.4 : Résumé*).

De plus comme évoqué précédemment, le substrat a un impact sur la morphologie des différentes espèces (Enrico & Longo, 2004), mais potentiellement aussi sur la spéciation au sein de ce groupe. En effet, la divergence entre *Noccaea limosellifolia* et *N. rotundifolia* semble être un très bon exemple de spéciation écologique en lien avec le substrat, car ces espèces présentent des différences marquées,

tant écologiques, morphologiques, que géographiques (Gottlieb, 2004).

0.8 Rôle du substrat dans la diversification de la flore Alpine : étude des mécanismes d'adaptation et de divergence

0.8.1 Questions et hypothèses

Cette introduction montre bien que la science en écologie évolutive dans les milieux de montagne met principalement en avant le rôle de l'allopatrie dans la spéciation. Pourtant de nombreux exemples récents dans les Alpes plaident en faveur de la spéciation écologique, tel que *Androsace* (Boucher et al., 2021) *Sempervivum* (Klein & Kadereit, 2015) et *Gentiana* (Favre et al., 2022). Mais, son importance relative face à la spéciation allopatrique reste encore peu connue (Meirmans et al., 2011 ; Parisod, 2022 ; Smyčka et al., 2022). De plus, le rôle combiné de ces deux modes de spéciation n'est que très peu pris en compte dans les modèles théoriques et dans les hypothèses d'histoire évolutive, alors que selon Sobel et al. (2010) la spéciation est toujours, au moins en partie, écologique. Enfin, les mécanismes adaptatifs qui entraînent l'apparition et le maintien de l'isolement reproductif entre lignées et à long terme la spéciation écologique ne sont également que peu ou pas connus. Ces mécanismes d'isolement, qu'ils soient génétiques ou phénologiques, peuvent être à l'origine de la divergence, ou être des facteurs de renforcement de l'isolement reproductif ou encore des facteurs empêchant l'inversion de la spéciation (Boucher et al., 2024 ; Nosil, 2012).

Ma thèse, au travers de différents chapitres, va tenter de répondre aux trois questions suivantes, en s'attachant à des hypothèses de travail basées sur la littérature récente et sur la connaissance de la flore alpienne :

- **Question 1 :** La spéciation écologique liée au substrat est-elle un mode de spéciation important au sein du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* et plus généralement dans la flore Alpine ?
- **Hypothèse 1 :** le substrat a favorisé la divergence au sein du complexe *N. rotundifolia s.l.*, permettant le maintien et la divergence d'espèces avec des écologies différentes. Cette question sera traitée dans les chapitres un et quatre.
- **Question 2 :** Quels sont les caractéristiques physico-chimiques du substrat qui permettent le maintien de l'intégrité des espèces à travers la différence de niche ?
- **Hypothèse 2 :** La chimie du substrat est la caractéristique principale de différence entre les substrats des espèces de *Noccaea*, ce qui entraîne de l'adaptation et de la divergence. La topographie et le climat ont des effets plus faibles en comparaison. Cette question sera traitée dans les chapitres deux et trois.
- **Question 3 :** La géodiversité locale des refuges glaciaires a-t-elle été sous-estimée pour comprendre les processus de spéciation au sein de la flore alpienne ?
- **Hypothèse 3 :** La géodiversité locale est un élément important pour comprendre la divergence de complexes d'espèces en milieu de montagne, tel que *N. rotundifolia s.l.*. La diversité édaphique est une barrière sélective forte, notamment les substrats toxiques comme la serpentine. Cette question sera traitée dans les chapitres deux et quatre.

0.8.2 Méthodes dans le contexte de la taxonomie intégrative

Le mécanisme central que j'ai étudié dans ma thèse est la spéciation, et en particulier le rôle de l'adaptation aux substrats dans la divergence entre lignées. Pour étudier cela et répondre aux trois questions énoncées précédemment, il existe une large diversité de méthodes incluant par exemple la génomique, la morphométrie, la phylogénomique, l'expérimentation, etc. (Wiens, 2004). En particulier, l'accès à des données génétiques de très bonne qualité permet aujourd'hui d'utiliser un grand nombre de techniques pour déterminer le moment où a eu lieu la spéciation, estimer le flux de gènes entre espèces, modéliser les variations démographiques passées, modéliser l'évolution de la niche des espèces dans le passé etc. (Burbrink & Ruane, 2021). Dans le cadre de ma thèse j'ai utilisé différentes méthodes issues de la biologie évolutive et de l'écologie pour avoir une approche multiple couvrant le plus possible la nature plurielle de la spéciation (Campbell et al., 2018). Ces méthodes seront décrites dans les introductions de chaque chapitre.

0.8.3 Présentation générale

Ma thèse est divisée en quatre chapitres, suivis d'une discussion mettant en lien les différents résultats et ouvrant sur des perspectives de recherche. Le premier chapitre permet de clarifier la systématique de ce complexe et de mettre à jour la délimitation des espèces. Cela révèle notamment que la distribution des espèces Alpines correspond presque parfaitement aux grandes barrières biogéographiques des Alpes déjà observées. Ensemble, ces résultats suggèrent que le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* est issu de processus de spéciation liés à l'isolement durant les cycles glaciaires et à l'adaptation à des conditions édaphiques différentes. Ce chapitre permet donc de répondre à la question une.

Le chapitre 2 étudie les condition physico-chimiques locales des différentes espèces de *Noccaea*. Ce travail révèle une diversité très importante de conditions à l'échelle locale, notamment entre différentes roches carbonatées. Un *continuum* existe entre les roches calcaires et dolomitiques, représentant une diversité aussi grande qu'entre des roches silicatées et ultramafiques. Les espèces parapatriques de l'arc alpin divergent dans leurs conditions édaphiques locales, notamment en terme de toxicité (présence de métaux lourds) et en terme de nutriment. L'adaptation à ces sols particuliers a donc eu un rôle important sur l'émergence et/ou le maintien de la divergence de ces deux espèces avec leur espèce sœur respective. Ce chapitre permet donc de répondre aux questions deux et trois.

Le chapitre 3 décrit une approche expérimentale visant à tester la présence ou non d'adaptation locale au substrat chez six populations de *N. rotundifolia* issues de trois types de lithologies différentes. En comparant la valeur adaptative sur leur sol d'origine et sur les sols étrangers, ce travail confirme que les roches carbonatées représentent pour les plantes Alpines une diversité importante de conditions édaphiques locales. Ce travail permet également de tester si il existe un gradient d'adaptation le long d'un *continuum* de distances édaphiques, mais les résultats préliminaires ne montrent qu'un faible gradient chez les populations de sol carbonaté. Ce chapitre permet donc de répondre à la question deux.

Enfin, les résultats empiriques des trois chapitres précédents m'ont amené à proposer un modèle

d'évolution de la flore alpine dans un quatrième chapitre. Ce travail est une tentative de replacer dans un même cadre explicatif le rôle de l'isolement géographique pendant les phases glaciaires du Pléistocène, celui des phénomènes d'adaptation aux conditions topographiques et édaphiques locales (*i.e.* la géodiversité) ainsi que ceux des effets positifs et négatifs des contacts secondaires dus aux cycles climatiques. La première partie de ce travail est une synthèse de plusieurs cas d'étude dans les Alpes. La seconde est un test statistique mettant en avant le rôle important de la topographie et de la diversité édaphique comme prédicteur de l'endémisme alpien. Enfin la dernière partie illustre la pertinence de ce modèle appliqué à d'autres chaînes de montagne du monde. Ce chapitre permet donc de répondre aux questions une et trois.

Ainsi, au cours de ces trois années de recherche, J'ai pu montrer que le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* s'est diversifié pendant les périodes glaciaires du Pléistocène, par des processus de fragmentation d'espèces et par des processus adaptatifs. Cette adaptation a permis d'initier et de maintenir la divergence en maintenant les espèces dans des niches édaphiques différentes, caractérisées par de forte variation en terme de nutriments et de métaux lourd phytotoxiques. Ce complexe illustre ainsi un modèle d'évolution en zone alpine, qui pourrait être la norme plutôt que l'exception, tout du moins dans les milieux rocheux des hautes montagnes tempérées.



Noccaea limosellifolia (Burnat) F.K.Mey., dans les roches migmatites du parc du Mercantour, au pied de la Cime Tenibre.

CHAPITRE 1

L'étude des facteurs de spéciation chez les *Noccaea* des Alpes (Brassicaceae) révèle une évolution principalement façonnée par la géographie

phylogeography [...] has been characterized by attempts to build rather to burn empirical and conceptual bridges between the traditionally disengaged disciplines of phylogenetic biology and population genetics

Avise, John C. *Phylogeography : the history and formation of species*. Harvard university press, 2000, p. 20

1.1 Contexte

Le mécanisme principal que j'ai étudié durant ma thèse est la spéciation et plus particulièrement la spéciation écologique liée à l'adaptation au substrat. Comme décrit précédemment, nous avons choisi un modèle d'étude qui, d'après la littérature, présentait des caractéristiques morphologiques et évolutives potentiellement contraintes par le substrat : des écotypes, voire des espèces à la morphologie différenciée avaient été décrits sur certains substrats rares (*Noccaea rotundifolia* sur calcaire, *N. corymbosa* sur silice ou encore *N. cepaeifolia* sur gneiss). Cependant, la description des espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* était assez ancienne, et certains auteurs doutaient de la véracité de la taxonomie utilisée. Ainsi le premier travail nécessaire pour commencer à étudier ces processus de spéciation est de revoir la systématique de notre modèle (voir ci-après *1.2 Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce*).

Cette révision a de multiples objectifs. D'une part, elle permet de circonscrire avec précision les espèces de ce groupe. D'autre part, elle met à jour et vérifie la répartition spatiale et l'écologie de ces espèces pour préparer le terrain aux chapitres suivants. Cette définition des espèces est fondamentale, car pour obtenir une image globale de l'histoire évolutive de la flore des Alpes et des montagnes en général, il est nécessaire de travailler sur des entités biologiques qui sont comparables entre elles. Ainsi, une fois circonscrites de manière robuste et reproductible, les espèces du complexe *Noccaea*

rotundifolia s.l. pourront me servir de modèles pour formuler des hypothèses sur le rôle de la géographie et/ou de l'écologie dans les phénomènes de spéciation.

Cette révision est également nécessaire pour définir les unités biologiques que je vais utiliser dans les analyses de phylogénétique. Ainsi ce travail est l'occasion d'estimer les temps de divergence au sein du complexe et donc la datation des phénomènes de spéciation. Cela me permet également d'estimer le rôle de la fragmentation des populations due aux glaciations du Pléistocène dans les Alpes. Enfin, en plus d'enrichir les connaissances générales de la flore Alpine, cela permet par une étude très détaillée, d'illustrer l'importance relative des mécanismes de fragmentation et d'adaptation dans l'émergence de la flore de montagne.

1.2 Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce

1.2.1 Les concepts d'espèce

Parmi les rangs taxonomiques étudiés en écologie, l'espèce est celui qui a reçu le plus d'attention, en particulier en systématique et conservation, et est considéré par certains comme la seule unité taxonomique "réelle", les taxons supérieurs, comme le genre (rang taxonomique regroupant des espèces entre elles) ou la famille (rang taxonomique regroupant des genres entre eux), représentant uniquement des entités historiques ou conceptuelles (Claridge, 2009 ; Duran et al., 2024). Pour autant, elle ne possède pas de définition acceptée par tous, mais au contraire une multitude de définitions plus ou moins divergentes, ou "*concepts d'espèce*", qui reflètent la complexité inhérente aux systèmes biologiques (Claridge, 2009).

Une de ces définitions d'espèce les plus classiquement utilisées, notamment dans l'enseignement secondaire et la communication au grand public, est le *concept d'espèce biologique*, popularisé par Ernst Mayr sous la définition suivante : "*les espèces sont des groupes de populations naturelles capables de se croiser entre elles et qui sont isolées d'autres groupes semblables sur le plan reproductif*" (Mayr, 1974). Mais en se focalisant particulièrement sur l'aspect isolement reproducteur complet, ce concept définit un moyen de réaliser et de maintenir la spéciation plutôt qu'une définition de l'espèce elle-même (Mallet, 2007).

Parmi les nombreuses autres définitions qui existent (il en existe au moins 13 principales selon de Queiroz (2005b), regroupant environ 24 définitions différentes), on peut par exemple citer le *concept d'espèce écologique* qui met l'accent sur la niche, une espèce étant une lignée qui occupe une zone d'adaptation différentes de toutes les autres lignées dans son aire de répartition et qui évolue séparément de toutes celles en dehors de son aire de répartition (Valen, 1976). Le *concept d'espèce phénétique* quant a lui, regroupe au sein d'une espèce tous les individus qui présentent un ensemble de trais morphologiques plus similaires entre eux qu'avec des individus d'autres espèces (de Queiroz, 2005b, 2007 ; Sokal, 1973). Enfin, le *concept d'espèce phylogénétique* définit une espèce comme le plus petit groupe identifiable d'organismes individuels au sein duquel existe un schéma de parenté ascendante et de descendante (Cracraft, 1983). Deux problématiques principales émergent de cette multiplicité de définitions : ces définitions peuvent être incompatibles dans la mesure où elles peuvent mener à des conclusions différentes concernant les limites et le nombre d'espèces

présentes dans un groupe d'organismes donné, et de ce fait, il devient difficile de comparer les résultats d'études différentes puisque les entités étudiées ne sont pas identiques (Figure 1.1).

Cette multiplicité de définitions d'espèce est, du moins en partie, liée à un désaccord sur l'existence de l'espèce en tant qu'entité biologique, issus d'un conflit entre deux visions philosophiques qui imprègnent encore beaucoup les deux pans de la biologie évolutive que sont la génétique des populations et la phylogénétique. D'un côté, la vision nominaliste ou pragmatiste, que l'on peut résumer par cette citation de Burma (1949) : "*une espèce, qu'il s'agisse d'une plante ou d'un animal, est une fiction, une construction mentale sans existence objective [...] Notre véritable unité biologique est la population reproductrice*". De l'autre côté, la vision réaliste, notamment défendue par Ghiselin (1969) sous ces mots : "*une espèce individuelle n'est pas un type, mais plutôt un individu réel, une entité réelle [...] comme une population dynamique en évolution*".

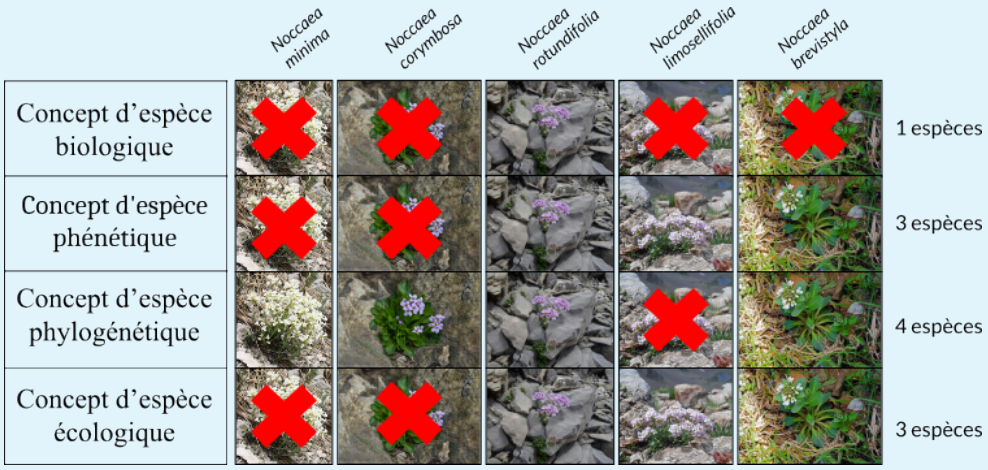


Figure 1.1 – Exemple d'incongruence dans la délimitation d'espèce. En suivant différentes définitions d'espèce, les critères méthodologiques pour les délimiter amènent à reconnaître un nombre d'espèces variables chez *Noccaea rotundifolia s.l.*. Une seule espèce selon le concept d'espèce biologique, car elles sont toutes capables de se reproduire ; trois espèces selon le concept d'espèce phénétique, car trois d'entre elles diffèrent morphologiquement ; quatre espèces selon le concept d'espèce phylogénétique, car *Noccaea limosellifolia* est incluse dans le clade formé par les populations de *N. rotundifolia* ; trois espèces selon le concept d'espèce écologique, car trois d'entre elles occupent la même niche écologique.

1.2.2 Concept d'espèce unifié

En se basant sur l'idée ancienne qui voit les espèces comme des lignées évolutives évoluant dans le temps (Darwin, 2007 ; de Queiroz, 2011), une vision a émergé dans les années 2000 pour tenter d'unifier l'ensemble de ces définitions, sous le nom de "*concept d'espèce unifié*" (de Queiroz, 2005b, 2007, 2020). Avec cette vision unifiée, l'ensemble des concepts modernes d'espèce sont en réalité des variations d'un même thème, autrement dit, ce sont des définitions différentes d'un seul et même concept.

Les différents auteurs à l'origine du concept d'espèce unifié ont étudié ces multiples définitions pour tenter de faire émerger leur point commun. Cela a abouti à définir une espèce comme étant : "*une métapopulation formant une lignée évolutive indépendante d'autres lignées évolutive du même type*", sans autre condition nécessaire (Carstens et al., 2013 ; de Queiroz, 2005b, 2007). Au travers du prisme du concept unifié d'espèce, il devient clair que les définitions divergentes sont issues soit d'une différence de point de vue philosophique (point de vue pragmatique ou réaliste) soit d'une différence du

type d'organisme étudié (*e.g.* plantes, animaux, bactéries...), ce qui avait amené leurs auteurs respectifs à proposer une variété de critères de distinctions entre espèces (par exemple des critères basés sur l'isolement reproducteur, la morphologie, l'écologie, la distance génétique...), (de Queiroz, 2007), (Figure 1.1). Ce désaccord sur les critères à utiliser pour délimiter les espèces n'empêche donc pas de les réconcilier sous un même concept unifié. De plus, ce concept permet de séparer clairement les questions de conceptualisation et de délimitation de ce qu'est une espèce. En effet, ces critères sont uniquement des critères opérationnels, qui permettent de distinguer deux espèces existantes méthodologiquement, sans contredire le concept d'espèce qui est en réalité partagé (de Queiroz, 2005b, 2007), (Figure 1.2).

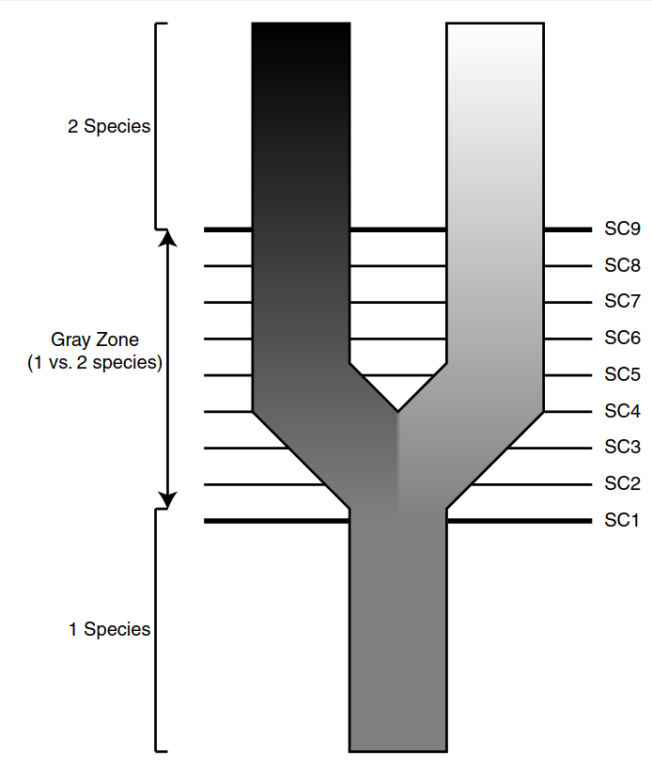


Figure 1.2 – Spéciation et concepts d'espèce d'après de Queiroz (2007). Une lignée (ou espèce) se divise pour former deux lignées (ou espèces). Les nuances de gris représentent la divergence au fil du temps, les lignes horizontales (SC 1-9 pour *species criterion*) représentent l'acquisition des critères opérationnels qui distinguent les deux espèces. La zone entre SC1 et SC9 représente la zone grise de la spéciation, où les différentes définitions de l'espèce entrent en conflit. Avant SC1, toutes les définitions s'accordent sur la délimitation d'une seule espèce, après SC9, elles s'accordent pour en délimiter deux. SC1-8 : huit critères considérés par de Queiroz (2007) comme étant régulièrement utilisés (phénétique, diagnostique, monophylétique, écologique, etc.) ; SC9 : isolement reproductif.

1.2.3 Importance du concept pour généraliser le travail sur l'origine de la biodiversité

Unifier la vision de l'espèce sous ce concept permet également de rendre comparables les travaux sur la spéciation et la systématique à travers les groupes taxonomiques. En effet, ce concept unifié amène avec lui une unification des méthodes de délimitation d'espèces. Cela facilite ainsi la combinaison d'analyses plus informatives et permet une délimitation robuste et comparable d'unités taxonomiques biologiquement significatives (Duran et al., 2024), tout cela en prenant en compte la complexité des frontières entre les espèces (Burbrink & Ruane, 2021).

En effet, comme le concept d'espèce unifié insiste sur le fait qu'il n'y a pas un seul critère de délimitation, mais une pluralité de critères, alors il devient nécessaire d'apporter une multitude de preuves pour justifier la délimitation. De ce fait, ce concept s'inscrit dans une démarche de taxonomie moderne dite intégrative. Dans ce cadre, l'utilisation de multiples sources d'information, issues de différents domaines de recherche (par exemple, des données phylogénétiques, démographiques ou encore morphologiques), permet de délimiter les unités de la biodiversité à partir de perspectives complémentaires (Dayrat, 2005). En effet, identifier deux groupes génétiques distincts par une méthode de *clustering* ne sera pas considéré comme un critère suffisant pour délimiter des espèces mais permettra d'appliquer à ces deux groupes des analyses complémentaires pour confirmer ou infirmer le rang taxonomique. Par exemple, quantifier le flux de gènes entre ces groupes, au moyen d'analyses démographiques, permettra de déterminer s'il existe des barrières à la reproduction. Estimer le temps de divergence ou la monophylie par des analyses phylogénétiques pourrait confirmer deux histoires évolutives distinctes. Ou encore, des analyses morphométriques permettraient d'identifier des différences de traits soutenant une divergence importante.

L'utilisation de ces différentes sources d'informations permet ainsi d'éviter les échecs inhérents à une méthode unique et permet d'accroître la rigueur dans la délimitation des espèces. Les désaccords entre les disciplines sont ainsi résolus par la recherche d'explications évolutives (Schlick-Steiner et al., 2010). Enfin, cette méthodologie contribue à réduire le fossé entre les spécialistes des différentes disciplines impliquées (Dayrat, 2005).

1.3 Détail des données et résultats principaux

Depuis les premières classifications du vivant, la systématique s'est basée sur la morphologie, et notamment pour les plantes, la morphologie des organes floraux. Toutefois, malgré les classifications passées, la morphologie n'est pas toujours discriminante entre deux espèces cryptiques et peut induire des erreurs en cas de convergence évolutive. La systématique s'est donc plus récemment tournée vers la génomique, qui permet d'analyser directement les bases moléculaires de ces divergences. En effet, l'enchaînement de ces bases moléculaires (identifiées comme l'adénine, la thymine, la guanine ou la cytosine), sont à la fois le résultat mais également les sources de l'évolution des espèces puisque le génome représente le matériel héritable et constitue la base des variations phénotypiques observables, cette transmission de génération en génération étant modifiée par les quatre forces évolutives (*i.e.* sélection naturelle, dérive génétique, migration et mutation).

Tout d'abord, la systématique a utilisé le génome chloroplastique pour étudier l'évolution d'espèces végétales (APG : Angiosperm Phylogeny Group), (Group, 1998). Plus aisé à extraire et reconstruire, il a permis de nombreux travaux et est encore utilisé aujourd'hui, car comme les chloroplastes ne sont en général transmis que par la mère, ils livrent une histoire évolutive différente (Avise, 2000). Cependant, il s'agit d'un gène unique, relativement petit qui ne livre pas la totalité de l'histoire d'une espèce. Il a donc été progressivement remplacé par le génome nucléaire provenant du noyau des cellules de l'organisme, qui présente l'avantage de fournir plus d'information car beaucoup plus vaste et contenant de nombreux gènes, aini que d'être diploïde et donc d'être moins soumis à la dérive. En comparant ces données entre individu ou lignées, il est alors possible de détecter des informations de divergence, comme les SNPs (*single nucleotide polymorphism*, polymorphisme nucléotidique) par

exemple. Grâce aux connaissances sur le taux de mutation et de substitution le long du génome, il est alors possible de se servir de ces marqueurs pour estimer la parenté et le temps de divergence entre des lignées. De plus, avec l'avancée technologique, il est possible aujourd'hui d'obtenir assez facilement des centaines de milliers d'informations génomiques pour plusieurs dizaines de lignées. L'ADN fournit donc une information stable sur la parenté des lignées ou des espèces, et ce, même à des échelles de temps très longues de plusieurs millions d'années, permettant de construire des arbres phylogénétiques très précis pour mieux comprendre l'histoire évolutive du vivant (Boucher et al., 2016a ; Jarvis et al., 2014 ; Wickett et al., 2014).

1.3.1 Données

Pour obtenir les informations génomiques, j'ai échantillonné des tissus (quelques feuilles) sur 74 populations provenant de sept espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* à travers l'ensemble de l'arc alpin, ainsi que dans les Apennins et les Balkans (334 individus au total) et couvrant au maximum l'ensemble de leurs aires de distribution ; respectivement *Noccaea bellidifolia* (1 population), *N. cepaeifolia* (21), *N. corymbosa* (5), *N. limosellifolia* (2), *N. minima* (6), *N. rotundifolia* (35) et *N. stilosa* (2). L'ensemble de ces échantillonnages a été fait en relation avec différents parcs nationaux, réserves naturelles et régions administratives de France, Italie, Slovénie, Suisse et Autriche (Figure 1.3).
J'ai ensuite extrait l'ADN présent dans les cellules des tissus récoltés, avant de réaliser une "*double digestion de l'ADN associé à des sites de restriction*" permettant de sélectionner aléatoirement des fragments d'environ 150 paires de bases répartit le long de l'ensemble du génome (Peterson et al., 2012). Ces fragments ont ensuite été amplifiés par PCR (*Polymerase Chain Reaction*), avant d'être séquencés par une entreprise extérieure, pour me permettre d'obtenir au total environ 2 millions de paires de bases pour chaque individu. J'ai ensuite nettoyé ces données et extrait les SNPs avec des protocoles de bio-informatique, pour chacun des individus des différentes populations échantillonnées. J'ai ainsi obtenu 11 525 *loci* (fragments du génome d'environ 150 paires de bases), et suivant les différents protocoles utilisés, entre 8 000 et 280 000 sites polymorphes.

Avec ces données j'ai réalisé des regroupements génétiques, c'est à dire des groupes d'individus similaires génétiquement (sans *a priori*). Cela a permis à la fois d'estimer des lignées ancestrales et d'estimer le partage génétique (*admixture*) qui existe entre les différentes lignées. J'ai également utilisé des méthodes de phylogénomique, pour obtenir les liens de parenté entre les lignées, pour estimer à la fois la proximité (ou l'éloignement) de ces lignées, mais également pour avoir une estimation du temps de divergence entre ces dernières (Samadi & Barberousse, 2006). Dans ce cadre, j'ai utilisé deux grandes méthodes. Premièrement, une méthode de maximum de vraisemblance qui, en utilisant des modèles d'évolution, estime l'arbre phylogénétique mathématiquement le plus probable. Deuxièmement, une méthode bayésienne basée sur la coalescence, qui simule une multitude d'arbres phylogénétiques possibles et estime l'arbre (et ses paramètres associés) le plus probable. Dans mon cas, la première méthode utilise l'ensemble des données génétiques (pour chaque lignée) comme un seul grand gène et donc forme ce que l'on appelle un arbre de gène (*gene tree*), alors que la seconde utilise les différentes parties du génome séparément en regroupant les différentes lignées dans des espèces que j'ai défini et donc forme ce que l'on appelle des arbres d'espèces (*species tree*).

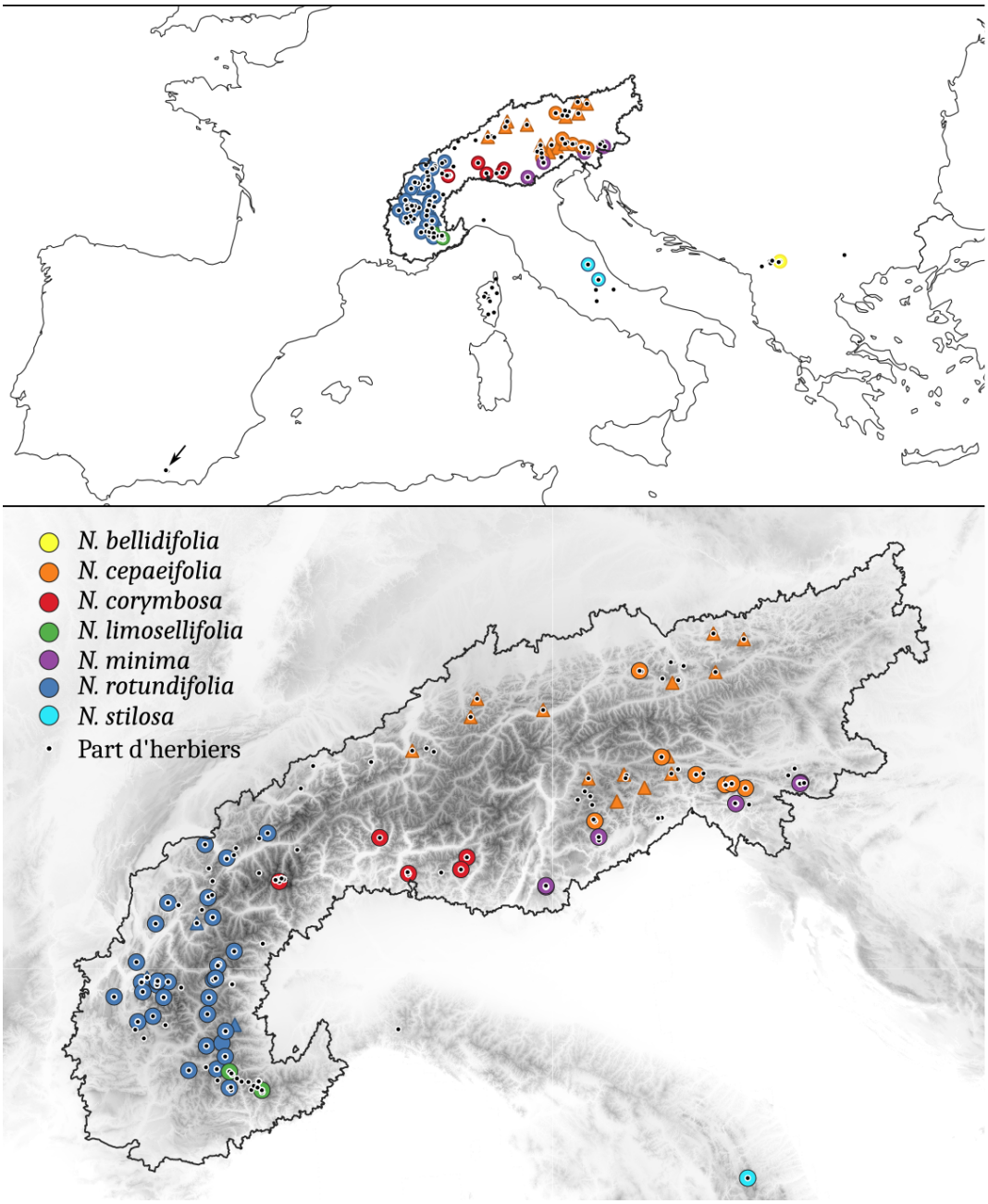


FIGURE 1.3 – Échantillonnage réalisé durant ma thèse. Les couleurs des symboles correspondent aux différentes espèces échantillonnées. Des tissus et du sol ont été récoltés dans les sites représentés par un rond pour les analyses génétiques et physico-chimiques, respectivement, tandis que seuls des tissus ont été collectés dans les sites représentés par un triangle. Les points noirs représentes les localités (parfois estimées) des parts d'herbiers utilisées pour les analyses morphométriques.

En plus de cela, j'ai réalisé des analyses de morphométrie durant cette thèse, sur la base de parts d'herbiers récoltées sur le terrain, mais également issues d'herbiers nationaux (Paris, Genève, Montpellier, Zurich, Moscou, Londres...). J'ai ainsi mesuré 407 parts d'herbier (145 parts d'herbier récoltées sur le terrain et 262 parts d'herbier numériques) 25 traits et 8 ratios couvrant l'ensemble des parties de la plante (5 traits concernant les tiges, 9 concernant les feuilles basales, 7 concernant les feuilles caulinaires, 5 concernant l'inflorescence et 7 concernant les fruits), pour identifier les traits importants dans la distinction de ces espèces assez polymorphes, et réaliser une clef d'identification utilisable

sur le terrain (Figure 1.4). Certaines espèces ayant été assez peu étudiées, le nombre de parts est variable (entre 17 et 130 parts d'herbier par espèce).

Faisant suite à ces analyses, j'ai réalisé une délimitation d'espèce utilisant une méthode de coalescent, c'est à dire modélisant comment les lignées se rejoignent dans le passé, et donc comment leurs ancêtres communs apparaissent au fil du temps (Samadi & Barberousse, 2006). Cette méthode récente nommée *SPEEDEMON* (Douglas & Bouckaert, 2022) permet d'utiliser l'ensemble des analyses précédentes pour construire des espèces potentielles, puis de tester explicitement si ces espèces sont valides en suivant la procédure de décision basée sur des références (Galtier, 2019). Ainsi, ce travail s'inscrit dans une démarche dite de "*taxonomie intégrative*". *A contrario* de la description purement physiologique ou purement génétique, elle cherche à décrire des espèces en prenant en compte une multitude de sources de données, à la fois récentes avec la génétique et plus traditionnelles avec la morphologie. Elle cherche également à regrouper des approches interdisciplinaires, incluant notamment la phylogénétique et la génétique des populations (Naciri & Linder, 2015) qui sont encore parfois opposées (Dayrat, 2005 ; Schlick-Steiner et al., 2010 ; Sukumaran & Knowles, 2017), (voir également *1.2 : Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce*).

1.3.2 Résultats principaux

Les cinq espèces des Alpes forment un clade dont *Noccaea minima*, l'espèce la plus orientale, est l'espèce sœur. Les quatre autres espèces (*N. limosellifolia, N. rotundifolia, N. corymbosa* et *N. cepaeifolia*) forment un clade qui a divergé pendant les cycles glaciaires du Pléistocène, il y a environ 1,8 million d'années et qui s'est diversifié plus récemment (350 000 ans).

La délimitation d'espèce réalisée a fortement modifié la circonscription des espèces Alpines sans pour autant changer les noms utilisés en taxonomie. Les espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* ont donc des distributions allopatriques ou parapatriques. En dehors des Alpes, *N. bellidifolia* est présente dans les montagnes calcaires des Balkans, *N. brevistyla* dans celles de Corse et Sardaigne, *N. nevadensis* dans la Sierra Nevada espagnole et *N. stilosa* dans les Apennins Centraux. Dans les Alpes, *N. limosellifolia* est endémique des Alpes maritimes, à la frontière franco-italienne, *N. rotundifolia* est présente dans les Alpes occidentales depuis les Alpes maritimes jusqu'aux Alpes cotiennes (incluant les Préalpes Françaises, Alpes du Dauphiné, Alpes grées, Alpes lépontines, Alpes bernoises, Alpes glaronnaises ; France, Italie, Suisse), *N. corymbosa* est présente dans les Alpes centrales (incluant les Alpes Pennines, Alpes Lépontines, Alpes Bergamasques ; Italie, Suisse), *N. cepaeifolia* dans les Alpes orientales (incluant les Dolomites, Alpes Carniques, Alpes Juliennes, Alpes d'Allgaü, Alpes Bavaroises, Alpes Schisteuses de Salzbourg ; Allemagne, Italie, Autriche, Slovénie) et *N. minima* dans les Alpes du Sud-Est (Préalpes vénitiennes, Alpes juliennes, Alpes carniques ; Autriche, Italie et Slovénie). Des zones de contact entre les différentes espèces parapatriques existent le long de l'arc alpin, mais sont encore mal définies.

De plus, alors que les espèces *Noccaea rotundifolia* et *N. corymbosa* étaient considérées comme des endémiques édaphiques, elles sont en réalité assez généralistes. La distribution des espèces alpiennes correspond presque parfaitement aux grandes barrières biogéographique connues : la vallée d'Aoste

1a. Style plus court que la silicule; ratio 18–24; style toujours d'une longueur inférieure à 0.5 mm; fleurs blanche; plante endémique de Corse et Sardaigne
..... *Noccaea brevistyla*

1b. Style légèrement plus court que la silicule ; ratio 2–6 ; longueur du style égale ou supérieure à 0,5 mm, fleurs roses, violettes ou blanches
..... 2

2a. Longueur de la feuille basale supérieure à 17 mm et longueur du pétiole de la feuille basale supérieure à 10 mm
..... 3

2b. Longueur de la feuille basale inférieure à 17 mm et longueur du pétiole de la feuille basale inférieure à 10 mm
..... 4

3a. Inflorescence légèrement plus large que longue ; ratio 0,6–0,9 (longueur mesurée entre l'insertion du pédicelle de la silicule la plus basse et le sommet de la silicule la plus haute ; largeur mesurée entre les deux extrémités de la silicule) ; feuille basale 26–39(–54) mm ; longueur de la feuille caulinaire 3,1–5 mm ; plante endémique du sud du Mercantour
..... *Noccaea limosellifolia*

3b. Inflorescence plus longue que large ; ratio 1,2–2 ; feuille basale 17–28 mm ; longueur de la feuille caulinaire 1,8–2,5 mm ; plante endémique de la Sierra Nevada (Espagne).
..... *Noccaea nevadensis*

4a. Feuilles caulinaires plus de 2,6 fois plus longues que larges
..... 5

4b. Feuilles caulinaires 1,4–2,25 fois plus longues que larges
..... 6

5a. Inflorescence plus large que longue ; ratio longueur/largeur 0,5–0,6 ; feuilles caulinaires toujours plus courtes que 2 mm ; longueur du pédicelle plus courte que 3,2 mm (mesurée de l'insertion de la tige à l'insertion de la silicule) ; plante endémique des Apennins
..... *Noccaea stilosa*

5b. Inflorescence plus longue que large ; rapport 1,2–2 ; longueur des feuilles caulinaires 1,9–2,6 mm ; longueur du pédicelle supérieure à 4,4 mm; plante endémique de la Sierra Nevada (Espagne)
..... *Noccaea nevadensis*

6a. Largeur de la feuille basale 3,7–4,4 mm ; longueur du style égale ou supérieure à 2,5 mm ; plante endémique des Balkans
..... *Noccaea bellidifolia*

6b. Longueur du style inférieure à 2,3 mm, parfois plus longue mais dans ce cas, la largeur de la feuille basale est supérieure à 4,4 mm
..... 7

7a. Fleurs blanches ; feuilles caulinaires 2,1–2,6 fois plus longues que larges ; plante endémique du massif de Trenta (Italie) et des Alpes de Carinthie (Autriche)
..... *Noccaea minima*

7b. Fleurs roses à violettes ; feuilles caulinaires 1,4–2,2 fois plus longues que larges
..... 8

8a. Feuilles caulinaires d'une longueur égale ou supérieure à 4 mm ; feuilles caulinaires 1,4–1,7 fois plus longues que larges
..... *Noccaea rotundifolia*

8b. Feuilles caulinaires égales ou inférieures à 3,6 mm ; feuilles caulinaires 1,8–2,2 fois plus longues que larges
..... 9

9a. Longueur du style égale ou supérieure à 1,7 mm ; silicule plus de 3,5 fois plus longue que le style, ratio 3,7–5,7 ; longueur du pédicelle 5,6–6,7 mm ; auricules des feuilles caulinaires si présentes égales ou inférieures à 0,5 mm
..... *Noccaea cepaeifolia*

9b. Longueur du style égale ou inférieure à 1,5 mm ; silicule moins de 3,3 fois plus longue que le style, ratio 2,4–3,3 ; longueur du pédicelle 4,1–5,7 mm ; auricules des feuilles caulinaires souvent présents avec une longueur égale à 0,9 mm.
..... *Noccaea corymbosa*

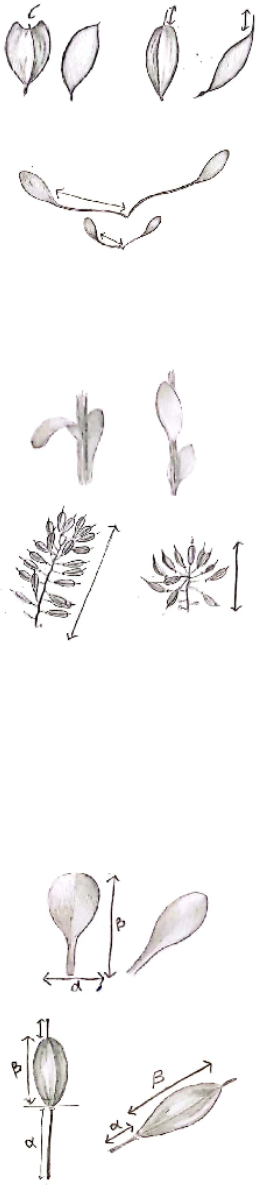


FIGURE 1.4 – Clef de détermination illustrée du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. Dessins de Clara Georges.

(rupture Pennique-Savoyarde) et la zone du Brenner (Parisod, 2022). Contrairement aux hypothèses passées il n'y a donc pas de divergence ancienne entre espèces poussant sur silicates ou carbonates. Néanmoins, mes résultats confirment le statut d'espèce de *N. limosellifolia*, une micro-endémique poussant uniquement sur la migmatite des Alpes Maritimes (une roche proche du gneiss), et présentant une divergence morphologique très importante avec les autres espèces du complexe. Les différences écologiques et morphologiques observées entre *N. limosellifolia* et *N. rotundifolia*, alors que ces espèces sont très proches génétiquement pourraient représenter un nouvel exemple de spéciation par bourgeonnement (*i.e.* espèce géographiquement restreinte et développant de nouveaux traits alors que l'espèce sœur reste inchangée), (Otero et al., 2022). Ce travail a donné lieu à une publication dans *Molecular Phylogenetics and Evolution* :
Voisin, C., Choler, P., Vacher, C., Perrier, C., Renaud, J., Rioux, D., & Boucher, F. C. (2025). Deciphering the drivers of speciation in Alpine *Noccaea* (Brassicaceae) reveal an evolution predominantly shaped by geography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108381.

1.4 Résumé

Le processus de délimitation des espèces, défini comme l'acte d'identification d'unités taxonomiques biologiquement pertinentes, permet de détecter la biodiversité globale et d'explorer les processus de spéciation. Étant donné la nature complexe de l'origine de la biodiversité, un nombre important de groupes cryptiques de plantes alpines présente une ambiguïté quant à leurs relations phylogénétiques et leurs circonscriptions. Dans cette étude, nous avons tenté d'appliquer les principes de la taxonomie intégrative à un ensemble de plantes alpines cryptiques du genre *Noccaea*, qui sont souvent décrites comme des espèces spécialistes d'un substrat. Nous avons bénéficié d'un vaste échantillonnage à travers les Alpes, combiné à un génotypage à haut débit, pour appliquer une méthode moderne et standardisée de délimitation d'espèces. Nous avons constaté que le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* est composé de cinq espèces dans les Alpes, qui présentent une distribution géographique restreinte. Quatre de ces espèces ont divergé il y a environ 350 ka (259-429), ce qui indique une diversification récente. Au lieu de définir des espèces avec des affinités de substrat différentes, comme le fait la taxonomie actuelle, nous constatons plutôt que les espèces les plus répandues sont des généralistes en terme de substrat mais avec des distributions allopatriques. Nos résultats indiquent que *N. rotundifolia* pousse exclusivement à l'ouest de la barrière biogéographique bien connue de la vallée d'Aoste. *N. corymbosa* pousse entre la barrière de la vallée d'Aoste et celle du lac de Côme. *N. cepaeifolia*, quant à elle, est observée dans les Alpes orientales, séparées par la vallée du Brenner. Dans l'ensemble, cette étude fournit une révision systématique détaillée qui confirme le rôle central des barrières biogéographiques alpines dans la répartition et la spéciation des espèces.

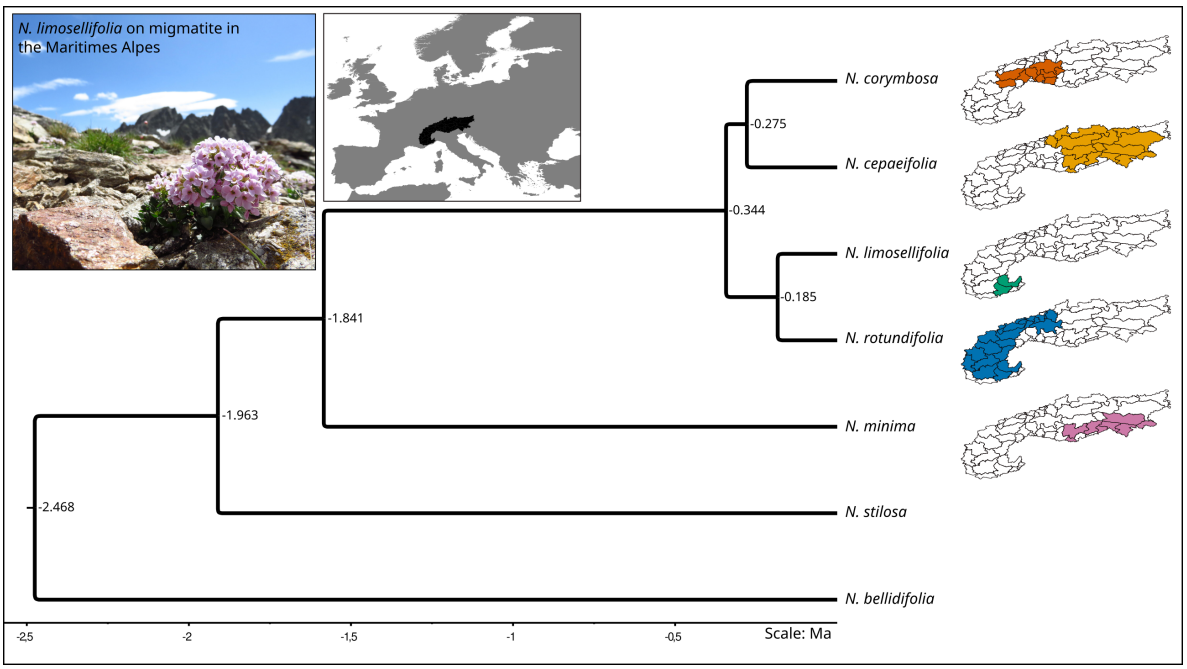


FIGURE 1.5 – Résumé graphique du chapitre 1. Arbre d'espèces de *Noccaea rotundifolia s.l.* et distribution approximative des espèces Alpines. Les datations moyennes des évènements de spéciation sont indiquées à chaque nœud de l'arbre en million d'années.

Molecular Phylogenetics and Evolution 211 (2025) 108381



Contents lists available at ScienceDirect

Molecular Phylogenetics and Evolution

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ympev



Deciphering the drivers of speciation in Alpine *Noccaea* (Brassicaceae) reveal an evolution predominantly shaped by geography

Camille Voisin [a,*], Philippe Choler [a], Camille Vacher [a], Christophe Perrier [b,c], Julien Renaud [a], Delphine Rioux [a], Florian C. Boucher [a]

[a] Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, 38000 Grenoble, France
[b] Independent Botanist, France
[c] Univ. Grenoble Alpes, CNRS, Jardin du Lautaret, 38000 Grenoble, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Noccaea rotundifolia
Allopatric speciation
Integrative taxonomy
Speedemon
Alps
Budding speciation

ABSTRACT

The process of species delimitation, defined as the act of recognising biologically meaningful taxonomic units, enables the detection of overall biodiversity and the exploration of speciation processes. Given the complex nature of the origin of biodiversity, a significant number of cryptic Alpine plant groups exhibit ambiguity regarding their phylogenetic relationships and species circumscription. In this study, we attempt to apply the principles of integrative taxonomy to a complex of cryptic alpine plants from the genus *Noccaea,* which are often described as substrate specialists. We benefited from an extensive sampling across the Alps combined with high-throughput genotyping to apply a modern and standardised method of species delimitation. We find that the *Noccaea rotundifolia* complex is represented by five species within the Alps, which exhibit a restricted geographic distribution. Four of these species diverged approximately 350 ka ago (259–429), indicating a recent diversification. Instead of recognizing species with different substrate affinities, as done by current taxonomy, we rather find that the most widespread species are substrate generalists but with allopatric distributions. Our findings indicate that *N. rotundifolia* is growing exclusively in the west of the well-known biogeographic barrier of the Aosta Valley. *N. corymbosa* is found to grow between the Aosta Valley barrier and the Lake Como one. *N. cepaeifolia*, in turn, is observed in the eastern Alps, separated by the Brenner valley. Overall, this study provides a detailed systematic review, supporting the pivotal role of the recognized Alpine biogeographic barriers, in shaping species distribution and speciation.

1. Introduction

Spanning 171,000 km^2, the Alps represent the most extensive mountain range in Europe and encompass over a third of the continent's flora. A significant proportion of this flora is endemic to the range, particularly in the subalpine and alpine belts, making the Alps a biodiversity hotspot in Europe (Aeschimann et al., 2011b, 2011a). At the Alpine scale, the flora exhibits a west-east diversity gradient, with notable divergence between the two extremes (Aeschimann et al., 2012). At local scales, species distributions are determined by the intricate interplay of various ecological gradients, including topography, geology and climatic history (Alvarez et al., 2009). Within this diversity of landscapes, rocky habitats (boulders, screes and cliffs) shelter a significant proportion of this Alpine flora, including many endemic species (Aeschimann et al., 2011a, 2011b, 2013).

Although the significance of speciation events in shaping Alpine biodiversity has recently been emphasised (Wootton et al., in press), the specific evolutionary history of this Alpine flora remains puzzling (Coyne et al., 2004). This divergence may be the result of neutral processes, like genetic drift acting in geographically isolated populations, which is facilitated by mountains' rugged topography (Boucher et al., 2016b; Flantua & Hooghiemstra, 2018; Parisod, 2022; Schonswetter et al., 2005). Alternatively, natural selection may lead to divergence between populations adapted to different habitats, a situation that is favoured by the environmental heterogeneity typical of mountains (Alvarez et al., 2009; Boucher et al., 2021; Favre et al., 2017; Rahbek et al., 2019). Accumulating evidence has highlighted allopatric divergence as the primary geographic mode of speciation in mountainous regions (Boucher et al., 2016b; Körner, 2003; Willis et al., 2004). But this does not preclude an effect of adaptive processes, which are thought

* Corresponding author at: LECA, 2233, rue de la piscine, 38400 Saint Martin d'Hères, France.
E-mail address: camille.voisin@univ-grenoble-alpes.fr (C. Voisin).

https://doi.org/10.1016/j.ympev.2025.108381
Received 21 January 2025; Received in revised form 23 April 2025; Accepted 26 May 2025
Available online 31 May 2025
1055-7903/© 2025 The Authors. Published by Elsevier Inc. This is an open access article under the CC BY license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

to facilitate a much quicker genetic and morphological divergence (Rundle & Nosil, 2005). However, the successive changes in plant distributions in the Alps over time, due to climatic cycles, may have resulted in secondary contact between formerly isolated populations (Schneeweiss et al., 2017), thereby erasing the genetic divergence that might have accumulated through gene flow (Baumel et al., 2023; Parisod, 2022; Schneeweiss et al., 2017; Voisin et al., 2023) and complexifying the study of biodiversity.

Despite the interest of scientists in the Alpine flora since the nineteenth century (Ball, 1879; Baumel et al., 2023; Merland, 1988; Schneeweiss & Schönswetter, 2010), the aforementioned limitations have resulted in a lack of clarity regarding the phylogenetic relationships within many cryptic groups (Frajman et al., 2019; Pungaršek et al., 2023). This lack of knowledge may have contributed to the ongoing difficulty in clarifying the taxonomy of Alpine species, as evidenced by systematic revisions that led to the description of novel species in recent years (Boucher et al., 2021; Voisin et al., 2023).

However, while species are considered as the currency of biodiversity and are the unit of taxonomy which has received the most attention in the past (Duran et al., 2024), the multiplicity of species definitions has resulted in a blurry picture regarding the biodiversity produced by speciation mechanisms (Carstens et al., 2013; Struck et al., 2018). In this active debate (Martin et al., 2021), a broader vision has emerged, attempting to synthesise the species concept and to unify the diverging visions of evolutionary processes (De Queiroz, 2007; de Queiroz, 2005). This unified species concept is proposed as a stable and a general species definition (de Queiroz, 2021). It describes species as separately evolving metapopulation lineages, with the more "traditional" criteria used to distinguish them (phenotypic differentiation, reproductive isolation, etc…) as additional species attributes that accumulate during the process of speciation (Carstens et al., 2013; de Queiroz, 2005).

Although there is a consensus on this definition, translating this concept into a practical approach for species delimitation poses a significant methodological and practical challenge (Burbrink & Ruane, 2021; Carstens et al., 2013; Duran et al., 2024; Wu et al., 2023). Indeed, any attempt at species delimitation must address a number of issues. These include the proper identification of distinct evolutionary lineages (Burbrink & Ruane, 2021), the resolution of discrepancies between phenotypic and genetic evidence (Wu et al., 2023), and the analysis of gene flow and introgression in wild populations (Petit & Excoffier, 2009).

The ideal approach to address these challenges has been defined as integrative taxonomy, which uses the complementary signals of phylogenetics, population genetics and traditional morphometric analyses (Dayrat, 2005; Schlick-Steiner et al., 2010). This methodology facilitates species identification and biodiversity assessment, leading to a better understanding of speciation processes, and providing insights into biodiversity conservation.

The aim of this study is to apply the principles of integrative taxonomy to a complex of cryptic alpine plants from the genus *Noccaea* (Brassicaceae). The various species names that have been given in this complex illustrate the difficulty of defining biologically meaningful units in cryptic biodiversity, which makes this group an ideal example to demonstrate the capacity of modern species delimitation in exploring speciation in alpine environments. Plants from this complex are restricted to rocky habitats (screes, rock-fissures, rocky slopes) of the alpine and subalpine belts in the Alps and other peripheral European mountains. These habitats are of particular significance, as they shelter a considerable proportion of Alpine endemics due to the presence of stable refugia for plants, protected from the effects of climate (Aeschimann et al., 2012, 2013).

Among the nine species currently recognised in this complex (see 2.1), some have historically been described and named according to the type of substrate on which they grow (Favero-Longo and Siniscalco, 2004). It is long-established that a significant proportion of the high-elevation Alpine flora are substrate specialists (Aeschimann et al., 2012; Smyčka et al., 2022). Recent genetic studies have posited that substrate is a pivotal factor to understanding the phylogenetic structure and speciation in the Alpine flora, especially those growing on outcrops and screes (Boucher et al., 2021; Conti et al., 1999; Kadereit, 2017; Moore & Kadereit, 2013). It has therefore been proposed that *N. rotundifolia,* the most widespread species of the group, should be described as a purely calcicole species, growing along the entire Alpine range. The second most widespread species, *N. corymbosa*, is rather described as a siliceous (and serpentine) restricted species. Occasionally, both species can be found in parapatry, especially along the southern margin of the Alps. These distributions and habitat restrictions appear to exemplify the concept of "ecological species" (Valen, 1976), wherein adaptation to alternative substrates may have played an important role in the speciation process. However, the absence of a defined type (Jarvis, 2007) for *N. rotundifolia*, coupled with the pronounced phenotypic variability observed in the field (Tison & de Foucault, 2014), has complicated the systematics of this complex (Özüdoğru et al., 2019).

In order to clarify the systematics within this group and to provide insights into substrate speciation hypotheses, an extensive sampling across the Alps and neighbouring mountain ranges was conducted. Using high-throughput genotyping, we investigated the genetic structure of the group using both phylogenetic and population genetic approaches. Subsequently, we conducted morphometric analyses with the objective of identifying morphological traits that could be used to distinguish between species. We used the preliminary genetic analyses to build alternative species delimitations scenarios, and applied a modern and standardised method along with the integrative taxonomy approach. Specifically, we examined the value of the current species distinction between *N. rotundifolia* and *N. corymbosa.* This allowed us to revise species circumscription within this group and reconstruct their evolutionary relationships. We thus propose a systematic revision of this group accompanied by a formal identification key.

2. Material and methods

2.1. Study species and current taxonomy

Our study focuses on *Noccaea rotundifolia sensu lato* (Brassicaceae). The group contains several species or subspecies (sometimes varieties) depending on authors (see below). Throughout this study, we will use the latest taxonomy, recently updated by Al-Shehbaz (2014) and refer to the full group as "the *Noccaea rotundifolia* complex".

The core of the *Noccaea rotundifolia* complex corresponds to *Thlaspi* section III *Apterigium* (Al-Shehbaz et al., 2006; Fiori, 1923; these species used to be considered as part of the genus *Thlaspi*), which includes *Noccaea brevistyla* (DC.) Steud., *N. rotundifolia* (L.) Moench, *N. corymbosa* (J. Gay) F. K. Mey., *N. limosellifolia* (Reut. ex Burnat) F. K. Mey., *N. cepaeifolia* (Wulfen) Rchb. and *N. stilosa* (Ten.) Rchb..

We also include in the complex *N. nevadensis* (Boiss. & Reut.) F. K. Mey. and *N. bellidifolia* (Griseb.) F. K. Mey. according to European floras (Flora ibérica, Flora d'Italia, Flore de France de Rouy and Flora Europaea: Castroviejo, 2020; Pignatti et al., 2017; Rouy et al., 1896; Tutin et al., 1976).

Finally, experts suggest that *N. minima* (Ard.) F. K. Mey. might also belong to the *Noccaea rotundifolia* complex, based on its morphology (P. Schönswetter, pers. comm.). The nine species currently recognized in the *Noccaea rotundifolia* complex are restricted to alpine and subalpine screes (c. 1600–3200 m a.s.l.). They are long-lived perennials forming dense to sparse rosettes with absent to very long stolons. The compact inflorescence is purple, pink or white and blooms from May to August. The fruit is a silicula with 1–8 seeds in each loculus. Several authors have highlighted the major influence of substrate on plants' morphology and its possible role in driving speciation (Favero-Longo and Siniscalco, 2004); Tison & de Foucault, 2014). Indeed, some species were described based on substrate divergence rather than morphological features (Gremli & Gremli, 1874; Reichenbach, 1832), as exemplified by the

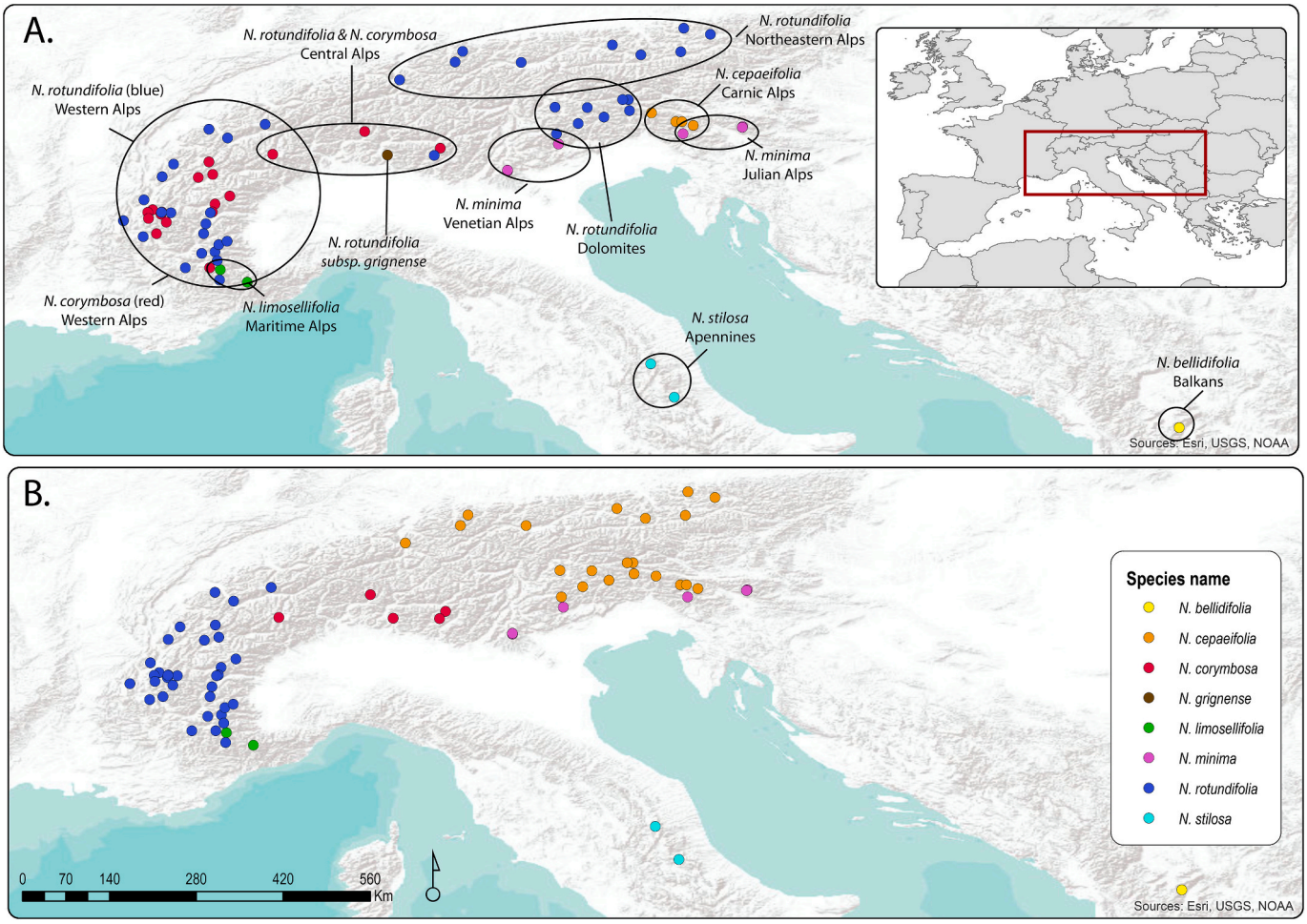


Fig. 1. Sampling map with current and updated taxonomy. (A) Upper map depicts the sampling location and the current taxonomy with colour corresponding to the species name shown in the lower right. The ellipses and text specify the group of populations used in the species delimitation method (see also Supplementary Table 1). (B) Lower map shows the updated taxonomy resulting from the species delimitation with speedemon.

distinction between *N. rotundifolia* (calcicole) and *N. corymbosa* (silicicolous). The main goals of our study is to refine our knowledge on *Noccaea* systematics, including species' circumscription, ecology and distribution. Current taxonomic knowledge states that *N. rotundifolia* has a widespread distribution throughout the Alps from France to Slovenia, on calcareous and dolomitic substrates (Aeschimann et al., 2004), while other species in the *Noccaea rotundifolia* complex have more restricted distributions. Despite the commonness of *N. rotundifolia*, no type has yet been designated (Jarvis, 2007). Following current taxonomic understanding, the second most widely distributed species is *N. corymbosa,* which occurs from the Valais in Switzerland (its type locality) to the North of the Mercantour range (France), on granitic and serpentine soils (Pignatti et al., 2017, Tison & de Foucault, 2014). *N. cepaeifolia* is restricted to the Carnic Alps (Austria and Italy) on dolomite (Pignatti et al., 2017) and *N. limosellifolia* to the migmatite of the southern Mercantour range (Burnat, 1892). *N. minima* occurs on dolomite around the Trenta valley (Italy) and Carinthian Alps (Austria; see Fig. 1) (Pignatti et al., 2017). In addition, some species described in the literature exhibit a peripheral distribution outside of the Alps, such as *N. brevistyla* in Corsica and Sardinia (Pignatti et al., 2017), *N. stilosa* in the Apennines (Italy), *N. nevadensis* in Sierra Nevada (Spain), and *N. bellidifolia* in the Balkan Peninsula, the latter four species occurring only on calcareous bedrock (Tutin et al., 1976). These four species will be referred to as "peripheral species" throughout the present paper.

2.2. Sampling

We sampled a total of 74 wild populations during spring, summer and autumn 2022 and 2023 (see list of samples in Fig. 1 and Supplementary Table 1). While the initial focus was on the Alps, our study encompassed some peripheral species, including populations from *N. stilosa* (Apennines) and *N. bellidifolia* (Balkans). However, we were unable to obtain samples from *N. nevadensis* (Spain) and *N. brevistyla* (Corsica). The seven species sampled were represented by 2–38 populations each, covering as much as possible their complete distribution ranges.

Healthy leaves of 3–5 individuals per population were collected and stored in silica gel for DNA extraction. In addition, one voucher specimen was collected from each population and deposited in the herbarium of University Grenoble Alpes (GR; Supplementary Table 1). Sampling was conducted in accordance with the Nagoya protocol, and a collecting permit was obtained when required (see Acknowledgements).

Relative genome size was measured for one individual per population with flow cytometry according to the simplified methodology detailed in (Dolezel et al., 2007) and by using Otto buffers. *Solanum pseudocapsicum* was used as an internal reference standard (Temsch et al., 2010) and a CyFlow Space (Sysmex) with UV LED 365 nm was used to measure the fluorescence. This measurement confirmed the diploidy of all sampled species from the *Noccaea rotundifolia* complex.

2.3. Genotyping protocol

In order to be able to infer fine-scale genetic structure between closely related taxa, we required a high-throughput genotyping protocol that allowed identifying dozens of thousands of SNPs for non-model organisms. To do so we used a modified version of the original ddRAD-seq protocol (Peterson et al., 2012). DNA was first extracted from silica-dried leaves using the DNEasy Plant mini kit (Qiagen, Germany). A total of 150 ng of DNA template from each individual was then double-digested with 10 units each of PstI and MspI (New England Biolabs Inc.) at 37 °C during 2 h30 in a final volume of 36 µl using the CutSmart buffer provided with the enzymes. Digestion was further continued together with ligation of P1 and P2 adapters (see Peterson et al., 2012) by adding 10 units of T4 DNA ligase (New England Biolabs Inc.), adapters P1 and P2 in tenfold excess (compared to the estimated number of restriction fragments) and 1 µl of 10 mM *ribo*-ATP (New England Biolabs Inc.) in each sample. This simultaneous digestion-ligation reaction was performed on a thermocycler using a succession of 60 cycles of 2 min at 37 °C for digestion and 4 min at 16 °C for ligation. An equal volume mixture of all the digested-ligated fragments were purified with NucleoMag NGS clean-up and Size select (Macherey Nagel Germany). Fragments were size-selected between 200 and 600 bp on a BluePippin. The ddRAD libraries obtained were amplified using the following PCR mix: a volume of 20 µl with 2 µl of DNA template, 10 mM of dNTPs, 10 µM of each PCR probe (Peterson et al., 2012) and 2 U/µl of Taq Phusion-HF (New England Biolabs Inc.); and the following PCR cycles: an initial denaturation at 98 °C for 30 s; 15 cycles of 98 °C for 10 s, 66 °C for 30 s and 72 °C for 1 min; followed by a final extension period at 72 °C for 10 min. The amplified ddRAD libraries were purified with NucleoMag NGS clean-up and Size select (Macherey Nagel Germany) and then sequenced on a full lane of a NovaSeq 6000 sequencer by Fasteris SA (Switzerland).

2.4. Bioinformatics

All sequenced ddRAD-seq tags (c. 750 million reads; mean per individual = 2.1 million, sd = 1.6 million) were demultiplexed based on individual-specific barcodes using the program Stacks (Catchen et al., 2013). The 1,366,906 stacks (similar reads) with a mean coverage of 26.3x per individual (sd = 12.5x, min = 5.8x, max = 82.6x) and a mean number of sites per locus of 181 were subsequently assembled *de novo*.

In order to select the optimal parameters for this assembly, a preliminary optimisation step was conducted following Rochette & Catchen (2017). We selected the 12 individuals with most reads sequenced, ran the Stacks pipeline for values ranging from 3 to 9 for three key parameters: (i) *M*, the number of mismatches allowed between the two alleles of a heterozygote sample, (ii) *m*, the number of identical reads required to call an allele and (iii) *n*, the number of mismatches allowed between sample loci of the complete dataset. Following the optimisation, we selected $M = 6$, $n = 6$, and $m = 3$ as the optimal values for *de novo* assembly. We also tried aligning reads on the reference genomes of *Arabidopsis thaliana* and *Thlaspi arvense* using the same optimization procedure (Rochette & Catchen, 2017) but this resulted in a significant loss of reads, probably because both reference genomes are too distantly related to our focal group, even with the application of lax filters.

Following this first step, we ran the Stacks pipeline on the full dataset and filtered the output with VCFtools (Danecek et al., 2011)(). Two sets of filters were used depending on downstream analyses. For maximum likelihood phylogenetic inference and genetic clustering we filtered with a minimum of 50 % of individuals in each population required to process a locus (−R = 0.5), a maximum observed heterozygosity per population of 70 % required at each locus (−-max-obs-het = 0.7), and a minimum coverage of 10x for each individual (−-minDP = 10), a maximum of 50 % of missing data allowed at each locus (−-max-missing = 0.5), and a maximum of 50 % of missing data allowed for an individual to be included (−-missing-indv > 0.5). We kept all sites (including invariant sites) for maximum-likelihood phylogenetic inference but only SNPs for others analyses (options −vcf-all and −vcf in Stacks, respectively). Finally, preliminary analyses showed that six individuals were likely hybrids between different species (Supplementary Fig. 1) and we thus removed these individuals from phylogenetic analyses (see 3.2 for details). This yielded a total of 11,525 loci, 2,182,832 sites including 277,463 SNPs for 334 individuals in 72 populations (mean missing data per individual = 18.2 %, sd = 10.2 %).

In order to meet the much higher computational demands of multi-species coalescent phylogenetic inference and species delimitation, we applied stricter filters with a minimum of 80 % of individuals across populations required to process a locus (−R = 0.8), a maximum of 40 % of missing data allowed at each locus (−-max-missing = 0.6), a maximum of 60 % of missing data allowed for an individual to be included (−-missing-indv > 0.6), and by keeping one SNP per 200 bp to obtain unlinked SNPs (−-thin 200). This more stringent filtering resulted in 6,657 loci, 8,450 SNPs for 319 individuals in 71 populations (mean missing data per individual = 15.6 %, sd = 16.0 %).

2.5. Phylogenetic analyses

Phylogenetic relationships within the *Noccaea rotundifolia* complex were inferred using maximum-likelihood inference carried out by IQ-TREE on the concatenated sites matrix (including invariant sites; Minh et al., 2020). The best model of DNA substitution for this dataset, GTR + F + I + G4 was selected thanks to ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017) among 153 possible ones according to the Bayesian information criterion (BIC), and 1000 ultrafast bootstrap replicates (Hoang et al., 2018) were used to measure clade support on this phylogeny.

2.6. Genetic clustering

The nonparametric K-means clustering procedure, implemented in the LEA package in R (Frichot & François, 2015; R Core Team, 2023) was employed in order to identify genetic clusters among individuals. The inference of these genetic clusters was conducted without *a priori* grouping, employing an efficient algorithm designed to estimate individual ancestry: sNMF (Frichot et al., 2014). We ran the program for a number of genetic clusters K ranging from 1 to 30 with 1,000 iterations and 20 repetitions per value of K and an alpha value of 100. The optimal number of clusters was selected based on the cross-entropy of the best run for each K value (Frichot et al., 2014). In order to estimate the extent of potential admixture, the same procedure was employed on a subset including the two populations of *N. limosellifolia* and the three closest populations of *N. rotundifolia/N. corymbos*a (i.e. CBO, CDC, COF, LOR, PDL) with a K ranging from 2 to 3.

2.7. Species delimitation using SNP data

In order to clarify the species composition of the *Noccaea rotundifolia* complex, we used a recently developed species delimitation algorithm, SPEEDEMON (Douglas & Bouckaert, 2022). This method uses molecular information to conduct a formal comparison of alternative species delimitation scenarios, ranging from a complete lump of all putative species to their complete splitting. This algorithm relies on the species tree inference method SNAPPER, which is an efficient approximation of the full multi-species coalescent model using diffusion models of allele frequencies within lineages (Leaché et al., 2014; Stoltz et al., 2021). Subsequently, the species boundaries are delineated under the Yule-skyline collapse model which acts as a prior distribution for the species tree. Under this model, populations whose ancestral species divergence time falls below a specified threshold, measured by the ε parameter, are collapsed into a single species. As the ε threshold is a critical factor in determining species boundaries, it is essential to estimate this value in agreement with the biological model under consideration (Carstens et al., 2013; Douglas & Bouckaert, 2022; Monjaraz-Ruedas et al., 2023).

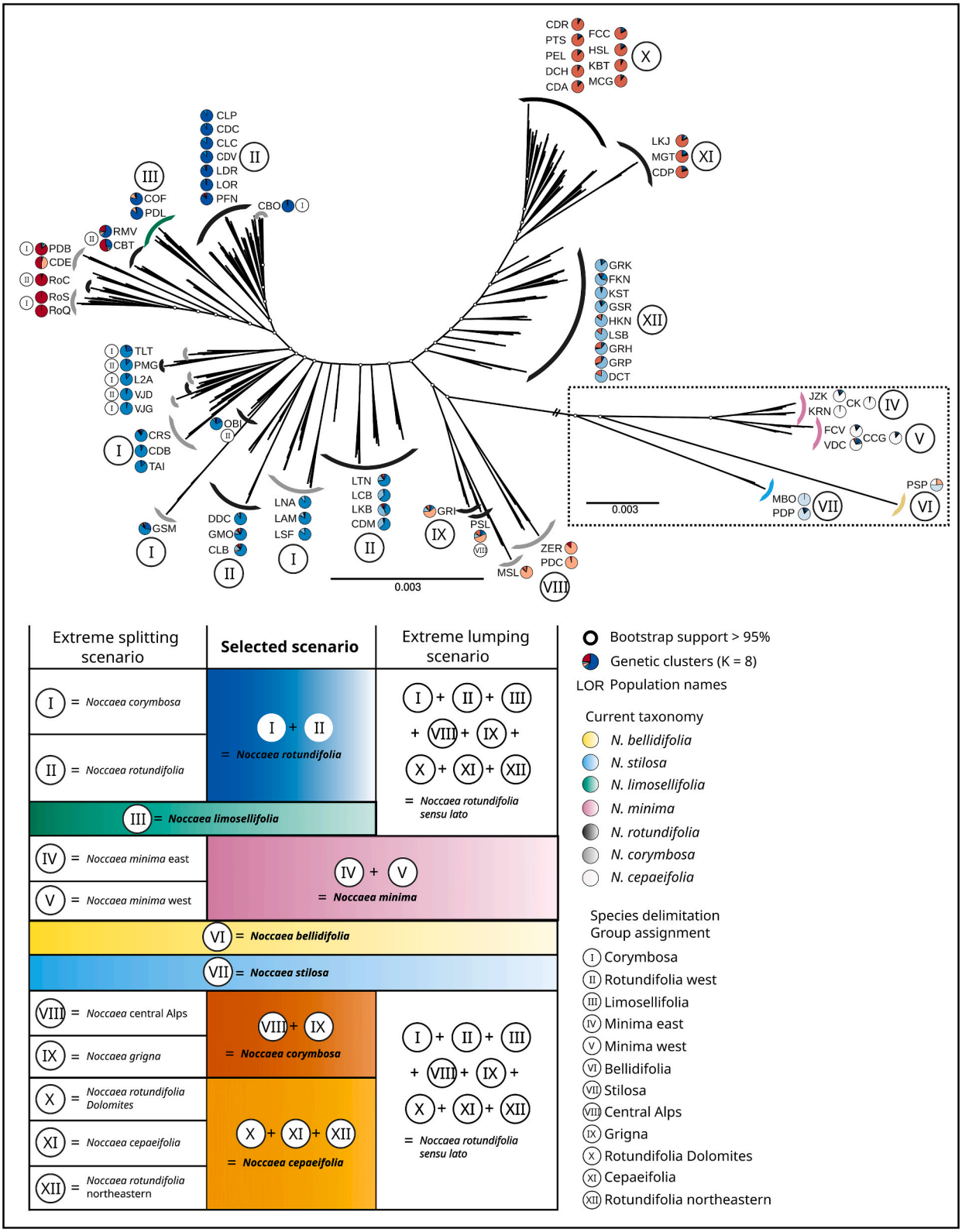


Fig. 2. Maximum likelihood phylogenetic tree and species delimitation scenarios. On the top, the maximum likelihood phylogenetic tree, obtained using the concatenated sites matrix (including 277,463 SNPs, 334 individuals grouped into 72 populations). The very divergent clade on the right is depicted with a different scale as indicated inside the dotted rectangle. The white dots on the nodes indicate bootstrap support > 95 %. The colours and shades of grey of the brackets correspond to the current taxonomy, while Roman numerals correspond to the species delimitation groups assignment (see Supplementary Table 1). The pie chart adjacent to the tree shows the nonparametric K-means clustering result for K = 8 (see also Supplementary Fig. 1) and the associated population codes. The edaphic origin of each population is precised in Supplementary Table 1. At the bottom, the continuum of potential species delimitation scenarios ranging from extreme-splitting to extreme-lumping. The selected scenario, located in the centre, is presented in bold (see details in Table 1). The colours correspond to the updated taxonomy (see Fig. 3).

The initial step of the algorithm requires setting up the maximum 'splitting' species delimitation scenario. To define these putative species, we integrated the current taxonomic knowledge with our own results on the genetic clustering and the broad phylogenetic structure of the complex, as well as morphological data (see Results). As the taxonomy of peripheral species appears uncontroversial, *N. bellidifolia* and *N. stilosa* were left as two putative distinct species, and served as references for comparisons with species delimitation among putative species from the Alps. The populations of *N. minima* were divided into two putative species corresponding to two distinct geographic and phylogenetic lineages (Figs. 1–2, Supplementary Fig. 1, Supplementary Table 1). The species status of the population of *N. rotundifolia* from the Grigna massif in Lombardia (Italy, historically named *N. rotundifolia* subsp. *grignense*) was tested, as well as the independent species status of *N. rotundifolia* populations from the Dolomites and from the north-eastern Alps, based on the genetic clustering and the phylogenetic analysis (see Results). The populations of *N. rotundifolia* and *N. corymbosa* from the central Alps were grouped into one putative species based on the phylogenetic analysis. The remaining populations were assigned to the species currently defined in the taxonomy (see Fig. 1, Supplementary Table 1).

To propose meaning values for the ε threshold, we measured the genetic distance (in units of expected substitutions per site) between all populations from a maximum likelihood phylogenetic tree obtained with a concatenated SNPs matrix (without invariant sites included, Results not shown). From this we extracted the distance between pairs of populations from species whose status is undisputed (*N. bellidifolia, N. minima and N. stilosa*). The minimum observed interspecific divergence was retained, in this case between *N. minima* and *N. stilosa.* As previously done in the literature, two threshold values were then tested, corresponding to a half and a tenth of this minimum interspecific value (Douglas & Bouckaert, 2022; Laroche et al., 2023; Monjaraz-Ruedas et al., 2023). The resulting values were $\varepsilon = 0.025$ and $\varepsilon = 0.005$.

The analyses were configured with the Yule and collapse weight priors set as default. The SNAPPER coalescent rate was calculated using a gamma distribution prior with a mean of 128, following the instructions provided in the SNAPPER manual (https://github.com/BEAST2Dev/beast-docs/releases/download/v1.0/snapper-delimitation-tutorial-2021.zip).

For each ε value, we ran a MCMC chain of 10^7 generations each, and convergence was assessed using Tracer v1.7 (Rambaut et al., 2018). Finally, the posterior support of alternative species assignments was estimated using the ClusterTreeSetAnalyser function implemented in BEAST (Bouckaert et al., 2019).

Once the best species delimitation scenario was identified using SPEEDEMON and corroborated using morphometric measurements, we inferred a final time-calibrated phylogeny of all species within the *Noccaea rotundifolia* complex. This was achieved using the Bayesian species tree inference method SNAPPER implemented in BEAST 2.5 (Bouckaert et al., 2019; Stoltz et al., 2021) following the preparation of the input dataset through the use of the Ruby script snapp_prep.rb (available at https://github.com/mmatschiner/snapp_prep). Divergence times in the species tree were calibrated using a crown age of 2.5 Ma for the *Noccaea rotundifolia* complex (lognormal distribution offset = 0, mean = 2.5, standard deviation = 0.12), as estimated by (Wootton et al., in press). The analysis was run for 10^7 MCMC generations with a 10 % burn-in, and five additional runs of four million MCMC generations were performed to assess the convergence of the chain. The trace profiles were visually checked for convergence using Tracer v1.7 (Rambaut et al., 2018). Species trees from the posterior were then summarised in TreeAnnotator v2.6.2 (Helfrich et al., 2018), in order to generate a maximum clade credibility tree.

2.8. Morphometric analyses

In order to inform the species delimitation using the framework of integrative taxonomy and also to provide discriminating morphological characters, we measured several traits on herbarium vouchers. Traits were selected according to their importance for distinguishing species in different national floras (Aeschimann et al., 2004; Burnat, 1892; Fiori, 1923; Pignatti et al., 2017; Rouy et al., 1896; Tison & de Foucault, 2014; Tutin et al., 1976), and they were chosen in order to encompass all aspects of plant morphology, including, for example, dimensions of the basal and cauline leaves, the silicula, the inflorescence, the style, etc. In total, we measured 25 traits and calculated eight ratios (Supplementary Table 2–3) on over 400 vouchers: 262 high-resolution scans extracted from online herbaria and on 145 original vouchers obtained from populations included in our sampling. The locality of each high-resolution voucher scan was estimated based on the information provided on the label and a knowledge of the species' distribution (Supplementary Fig. 1, Supplementary Table 2).

While only 17 voucher samples were obtained for *N. bellidifolia*, all other species were represented by a minimum of 20 and a maximum of 130 vouchers.

The original vouchers were measured with a calliper, while the digitalised vouchers were measured with the software 'annotate_on' (RECOLNAT-ANR-11-INBS-0004). All of these measurements were statistically compared between taxonomically updated species using the Kruskal-Wallis and non-parametric Wilcoxon tests implemented in the R package rstatix (Kassambara, 2023; R Core Team, 2023). In addition, we performed a canonical discriminant analysis thanks to the R package morphotool2 (Šlenker et al., 2024) in order to select the traits contributing the most to species' trait divergence.

From this we constructed a determination key based on morphological traits. Finally, to measure the predictive power of the identification key, a random forest analysis (Liaw & Wiener, 2002) was performed. The randomForest was implemented with the R package randomForest (Cutler & Wiener, 2022) with a number of trees of 2000 and a number of variables sampled of 8, for the whole dataset and for a subset comprising only three updated species.

3. Results

3.1. Phylogenetic analyses

The maximum likelihood phylogenetic tree obtained using the concatenated sites matrix showed three main clades (Fig. 2) that do not correspond to the current taxonomic delimitation but rather to geographically distinct units. The first clade contained all eastern Alpine populations, including populations previously classified as *N. cepaeifolia*, as well as populations of *N. rotundifolia* from the Dolomites and the Northeastern Alps (topright on the Fig. 2). Bootstrap values were high within the clade (99–100 %), with the exception of two populations from the Northeastern Alps (47–57 %). The second clade contained all western Alpine populations, including populations of *N. limosellifolia*, as well as populations of *N. rotundifolia* and *N. corymbosa* from the Western Alps (Dauphine Alps, Graian Alps, and Savoie Alps; left part on the Fig. 2). The majority of bootstrap values were high (>95 %), with only a few exceptions (Fig. 2). The third clade consisted of the central Alpine populations of *N. corymbosa* and *N. rotundifolia* (Bergamasque Alps, Pennine Alps, Lepontine Alps, plus Lugano Prealps) and a highly divergent clade formed by *N. bellidifolia*, *N. stilosa* and *N. minima* (bottom right on the Fig. 2). Bootstrap support within this clade was 100 % for all nodes. Additionally, the populations of *N. minima* were split into two deeply diverged clades corresponding to distinct geographic groups.

Importantly, *N. rotundifolia* and *N. corymbosa*, as traditionally circumscribed, did not form monophyletic groups, but were interspersed throughout the western Alpine clade. The two populations of *N. limosellifolia* formed a moderately supported clade (bs = 89 %) nested within the western Alpine clade.

Table 1
Species delimitation results, obtained with speedemon. The columns give the name of the species delimitation group assignment (see Fig. 1 and Supplementary Table 1 for details of population assignments). The first and fourth rows give the support of each group for the two epsilon values. For low supports, the rows 2–3, 5–6 and 8–9 give the alternative assignment and the corresponding support for the two epsilon values.

species delimitations		Bellidifolia	Stilosa	Minima west	Minima east	Grigna	Central Alps	Corymbosa	Rotundifolia west	Limosellifolia	Rotundifolia northeastern	Rotundifolia Dolomites	Cepaeifolia
speedemon	E = 0,025	100 %	100 %	0 %	0.01 %	0.02 %	0.02 %	0.01 %	0.01 %	100 %	100.00 %	0.01 %	0.01 %
support													
alternative species	E = 0,025				Minima		Grigna + Central Alps		Rotundifola west sensu lato			Rotundifola east sensu lato	
alternative support	E = 0,025				99.99 %		99.98 %		99.99 %			99.99 %	
speedemon	E = 0,005	99.99 %	100 %	0.02 %	0.02 %	0.01 %	0.01 %	0.01 %	0.01 %	100.00 %	69.50 %	0 %	0.01 %
support													
alternative species	E = 0,005				Minima		Grigna + Central Alps		Rotundifola west sensu lato			Rotundifola east sensu lato	
alternative support	E = 0,005				99.98 %		99.99 %		99.99 %			69.49 %	
alternative species	E = 0,005										Rotundifola east sensu lato		
alternative support	E = 0,005										30.50 %		

3.2. Genetic clustering

The non-parametric K-means clustering procedure showed an optimal value of K = 8. This result revealed that the genetic clusters largely corresponded to different geographic units (Fig. 2, Supplementary Fig. 1).

Populations of the Western Alps were separated into three geographic clusters, all of which included individuals traditionally classified as *N. rotundifolia* and *N. corymbosa*. The first cluster included populations from external ranges of the Western Alps, the second was restricted to the Cottian and Graian Alps, and the last one to the Southwestern Alps. This last cluster also included individuals from *N. limosellifolia*. All populations from the Central Alps formed a single cluster, with individuals from *N. rotundifolia* (including subsp. *grignense*) and *N. corymbosa* (including the *locus classicus* in Zermatt). The Eastern Alps were separated into three clusters: one including *N. rotundifolia* populations from the Northeastern Alps, another grouping populations of *N. cepaeifolia* and *N. rotundifolia* from the Southeastern Alps, and the last one corresponding to *N. minima*. Finally, *N. stilosa* from the Apennines formed a distinct cluster while *N. bellidifolia* from the Balkans was assigned to a mixture of several clusters. The investigation of the subset populations revealed a minimal degree of shared ancestry between populations either assigned to *N. rotundifolia* or *N. limosellifolia* (0–6.7 %), with one or two clusters identified within *N. limosellifolia* for K = 2 and K = 3, respectively. Finally, the per-individual clustering revealed six individuals potentially from hybrid origin (i.e. mixed ancestry of two clusters with more than 40 %assignment each), including all individuals from the CDE population (Vanoise, France), which were thus removed from further analyses.

3.3. Species delimitation using SNP data

The two SPEEDEMON analyses identified species delimitations with decisive support (summarised in Table 1 and Fig. 2). For both epsilon values that we tested, the same eight species were supported. *N. bellidifolia, N. stilosa and N. limosellifolia* were delimited as distinct species (posterior support: PS > 99 % in all cases). *N. minima* was delimited as a distinct species with no recognition of the two geographic lineages within it (PS > 99 %). The populations currently recognized as *N. corymbosa* and *N. rotundifolia* from the Central Alps were lumped into a single species with high support (PS > 99 %). Similarly, all populations currently recognized as *N. corymbosa* and *N. rotundifolia* from the Western Alps were lumped into a unique species (PS > 99 %). Regarding the last two species, the most stringent value of ε = 0.025 resulted in *N. cepaeifolia* and populations of *N. rotundifolia* from the Dolomites being lumped into a single species (PS > 99 %), while populations of *N. rotundifolia* from the northeastern Alps were identified as a distinct species (PS = 100 %). Using the more permissive value of ε = 0.005 for grouping populations into a single species resulted in *N. cepaeifolia* and populations of *N. rotundifolia* from the Dolomites being lumped into a single species (PS = 69.5 %) while populations of *N. rotundifolia* from the northeastern Alps were identified as a distinct species (PS = 69.5 %). An alternative species was weakly supported (PS = 30.5 %), merging *N. cepaeifolia* and populations of *N. rotundifolia* from the Dolomites and Northeastern Alps.

Following the international code of nomenclature, the newly circumscribed species were named as defined by their type specimen. Consequently, the four species names currently in use can be retained, although they are no longer used to designate the previously described entities. From this point onwards, the name used will correspond to the new species circumscription, namely *N. corymbosa* for the Central Alps and *N. cepaeifolia* for the Eastern Alps (see details in 4.2). A *neotypus* was designated for the Western Alps, which was designated as *N. rotundifolia*.

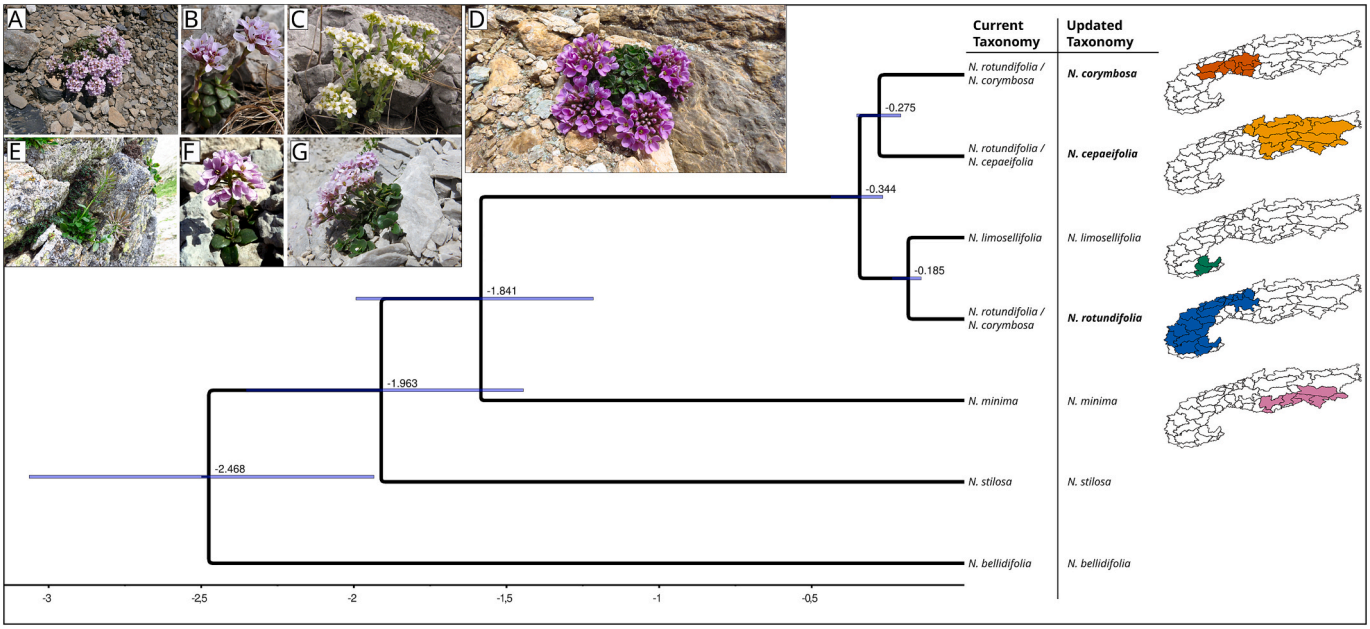


Fig. 3. Time-calibrated phylogeny of all species in the *Noccaea rotundifolia* complex based on maximum clade credibility tree obtained with BEAST (including 8,450 SNPs and 319 individuals grouped into 7 species). Blue bars on nodes show 95% HPD intervals of age estimates, values represent mean age estimates (in millions of years). Current Taxonomy precises the current species taxonomy assignment of the populations present in the clade, while Updated Taxonomy shows the new species taxonomy assignment according to species delimitation results. The maps on the right depict the simplified distributions of the Alpine species. As *N. stilosa* and *N. bellidifolia* occur in the Apennines and the Balkans respectively, the maps are not depicted here. The pictures show the various environments and growth forms of the *N. rotundifolia* complex. (a) *N. bellidifolia*, (b) *N. stilosa*, (c) *N. minima*, (d) *N. rotundifolia*, (e) *N. limosellifolia*, (f) *N. cepaeifolia*, (g) *N. corymbosa*.

3.4. Species tree of newly recognized species

Using the updated species delimitation to inform SNAPPER resulted in a highly resolved species tree, with 100 % posterior support for all nodes (Fig. 3). The five species from the Alps formed a clade at the base of which *N. minima* diverged from the others at 1.84 Ma (1.382–2.340). The remaining four species, which formed a recently diverged clade (344 ka, 0.259–0.429), were separated into a western Alpine sub-clade with *N. rotundifolia* and *N. limosellifolia* (186 Ma, 0.139–0.236) and a central-eastern Alpine sub-clade with *N. corymbosa* and *N. cepaeifolia* (275 Ma, 0.207–0.349). Finally, the two non-Alpine species, *N. bellidifolia* and *N. stilosa,* were found to be early diverging but not sister to each other.

3.5. Morphometric analyses

All traits exhibited significant variability within species (Fig. 4), and there were pronounced differences in the cases of *N. brevistyla, N. bellidifolia* and *N. limosellifolia.* We found that the style, petiole, silicula and basal leaf length, with inflorescence and cauline leaf size were highly effective in distinguishing species within the *Noccaea rotundifolia* complex.

The randomForest analysis of the entire dataset achieved a satisfactory classification accuracy, with an overall estimated error rate of 18 %. Errors were very low (0–4 %) for *N. brevistyla, N. rotundifolia* and *N. stilosa*; medium (11–23 %) for *N. bellidifolia, N. limosellifolia* and *N. nevadensis*; and high (31–43 %) for *N. minima, N. corymbosa* and *N. cepaeifolia*. The low classification accuracy for *N. minima* was due to the omission of the main trait used to discriminate this species, its white flowers, which could not be measured on voucher specimens.

The randomForest analysis of the subset dataset of especially cryptic species (*N. cepaeifolia, N. rotundifolia* and *N. corymbosa*) resulted in a better classification accuracy, with a global estimate of error rate of 15.41 %. The classification errors were lower, from 3 % for *N. rotundifolia* to 35 % for *N. corymbosa.*

The statistically compared measurements were used in order to generate the updated determination key (Fig. 4; see 4.4).

4. Discussion

We take advantage of a unified species concept (De Queiroz, 2007; de Queiroz, 2005) and a contemporary approach to integrative taxonomy, which integrates phylogenetic, population genetic and morphometric methods to deeply revise the systematics of the *Noccaea rotundifolia* complex. Extensive field sampling across the entire range of the study group (Fig. 1) and high-throughput genotyping, resulting in thousands of SNPs, enable the accurate circumscription of five species within this group. Consequently, we undertook a comprehensive reassessment of the role of substrate and geography in a group that had previously been regarded as a case study for ecological specialisation between calcicole and calcifuge species. Our findings demonstrate that species boundaries were predominantly shaped by geographical factors, rather than substrate. This is exemplified by the reassessment of our knowledge regarding the niche of the two mainly distributed species, *N. rotundifolia* (L.) Moench and *N. corymbosa* (J. Gay) F. K. Mey. (Fig. 1, Fig. 3). Nevertheless, while we emphasise the major influence of allopatric speciation in this group, we also acknowledge the contribution of ecological factors to the diversification of *N. limosellifolia*, an endemic species of the southwestern Alps.

4.1. A methodology designed for an unclear plant complex

Species circumscription aims at recognising biologically meaningful taxonomic units. It represents a significant objective in the field of biodiversity research, enabling the detection of overall biodiversity and the exploration of speciation processes (Burbrink & Ruane, 2021). Despite the significant increase in data accessibility and methods for species delimitation in recent years, the results of different approaches can be incongruent for cryptic lineages (Carstens et al., 2013). We used an integrative taxonomy approach (Leaché et al., 2014) and employed the multispecies coalescent model to accurately delimit species in the *Noccaea rotundifolia* complex. Although the primary criticism of the

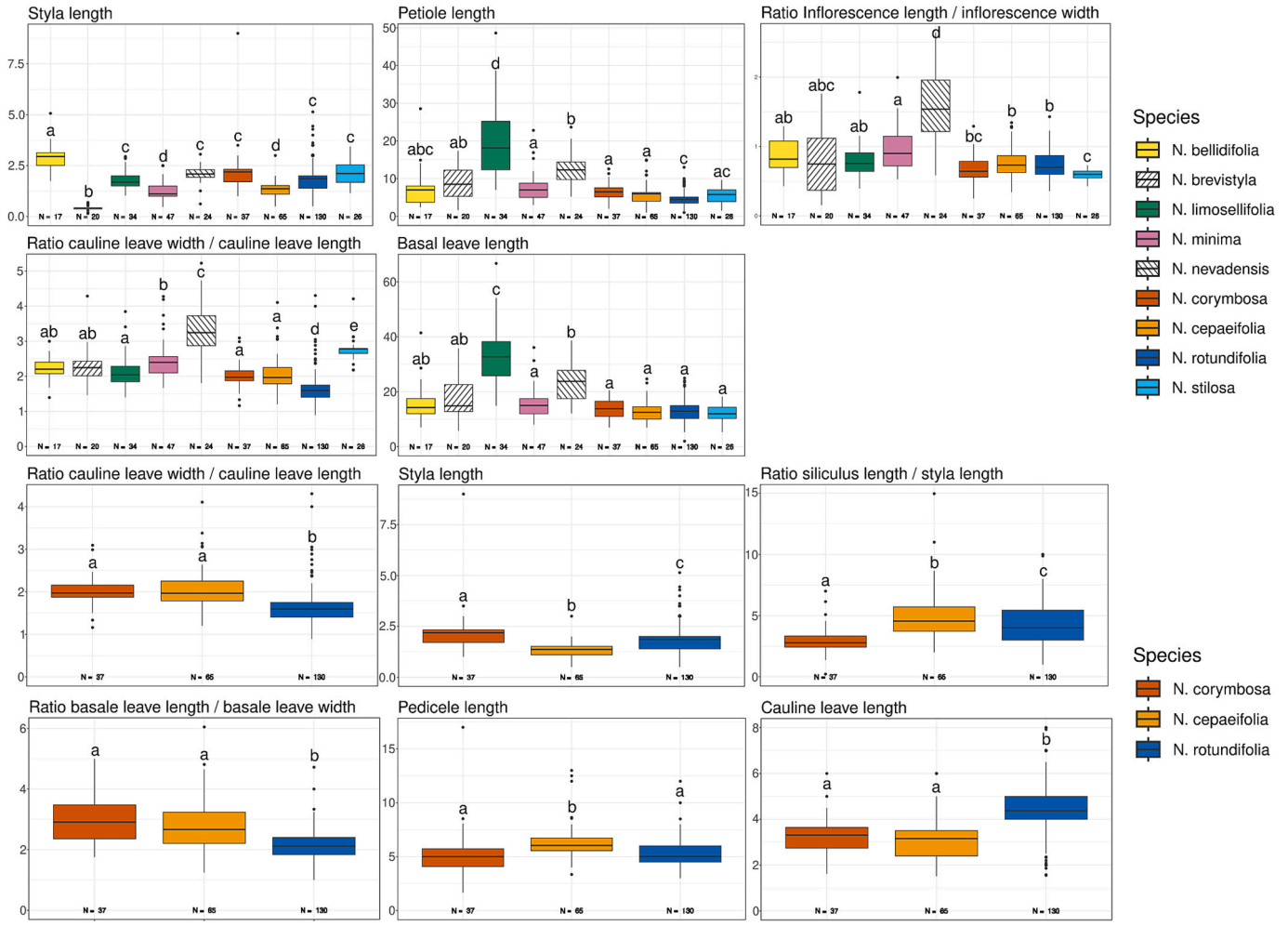


Fig. 4. The boxplots illustrate the distribution of morphometric measurements obtained from herbarium vouchers for each study species. The five figures at the top depict the differences between all nine species, while the six figures at the bottom present the differences between the three most cryptic species (See Supplementary Table 2). The numbers below the boxplots indicate the number of measurements for each species. Different letters indicate a significant Kruskal-Wallis difference between species. Colours correspond to the colours of Figs. 1–3.

molecular species delimitation approach is that it results in the over-splitting of populations more than in the delimitation of "true" species (Leaché et al., 2019; Sukumaran & Knowles, 2017), the parameterisation of the method used here is not arbitrary.

Firstly, we defined *a priori* groupings of populations that combine information from morphology, phylogeny, population genetics and previous taxonomy. This encompassed some species with consensual status, which could then be used as "reference species", as defined in the reference-based taxonomy of Galtier (2019). Secondly, we employed SPEEDEMON, a recently developed method that explicitly compares different species delimitation hypotheses ranging from a full splitting to a full merging of the *a priori* groups (Douglas & Bouckaert, 2022). Due to computation limitations, this method requires the specification of a collapse parameter ε which exerts a significant influence on the number of species recovered, and thus needs to be estimated based on external knowledge (Douglas & Bouckaert, 2022; Monjaraz-Ruedas et al., 2023). In order to achieve this, we proposed two values of ε based on measured genetic divergence between reference species : the morphologically and geographically distinct peripheral species *N. minima* and *N. stilosa*. The two values obtained (ε = 0.025 and ε = 0.005) were consistent with those reported in other studies (Douglas & Bouckaert, 2022; Monjaraz-Ruedas et al., 2023) or even more conservative (*i.e.*, on the 'lumping' side, Duran et al., 2024; Kulagin et al., 2024; Laroche et al., 2023). The two values of ε yielded similar species delimitation results (Table 1) with only ambiguity regarding the status of the populations of *N. rotundifolia* from the northwestern Alps. Given the weak support it received in our analyses (69.5 % for ε = 0.005) and the absence of recognition of this taxon in the literature, it was decided to adopt the most stringent approach and thus to select the scenario merging these populations with *N. cepaeifolia*. In addition, the species circumscription results highlight the geographical separation between Alpine species which follows the well-known Alpine biogeographical barriers (Fig. 1; see 4.2.; Schmitt, 2017; Schonswetter et al., 2005; Thiel-Egenter et al., 2011) and is supported by the significant morphological and ecological divergence of some species, such as *N. limosellifolia*. Furthermore, the default values of epsilon frequently selected in other species groups (Duran et al., 2024; Kulagin et al., 2024; Laroche et al., 2023), would have led to the choice of the over-splitting scenario. By selecting epsilon values based on the genetic divergence between reference species (Galtier, 2019), we reject this scenario in both instances (Fig. 2, Table 1).

Finally, following the recent trend in Alpine plant systematics (Baumel et al., 2023; Boucher et al., 2016a; Boucher et al., 2021; Paun et al., 2008), we present a case of integrative taxonomy where we refine the knowledge of a cryptic group of Alpine species, without inflating the number of species. This illustrates that the application of similar methods in species delimitation research, enables the description of biologically meaningful species (Monjaraz-Ruedas et al., 2023; Smith & Carstens, 2020).

4.2. A genetic structure shaped by geography rather than bedrock

The updated species circumscription reveals a structure shaped by geography rather than bedrock. Previously regarded as a case study in ecological specialisation between calcicole and calcifuge species, we find that the distinction that was made in the Western and Central Alps between *N. corymbosa* (J. Gay) F. K. Mey. on siliceous substrates and *N. rotundifolia* (L.) Moench on calcareous substrates is no longer valid. Overall, our findings indicate that plant populations that were formerly known as *N. rotundifolia* (L.) Moench, which are distributed across much of the Alps on calcareous substrates, actually belong to three distinct species (Fig. 1), separated by the major Alpine biogeographic barriers (Schmitt, 2017; Schonswetter et al., 2005; Thiel-Egenter et al., 2011).

Our research revealed that *N. rotundifolia* is observed to be growing exclusively in the west of the barrier of the Aosta Valley, irrespective of the substrate on which it is growing. A similar pattern is observed in the Central Alps, where *N. corymbosa* is found to grow between the Aosta Valley barrier and the Lake Como one. Furthermore, *N. cepaeifolia*, in turn, is observed in the Eastern Alps, separated by the Brenner barrier.

Our study aligns with previous ones, based on species distributions (Parisod, 2022; Schonswetter et al., 2005; Thiel-Egenter et al., 2011; Tribsch, 2004) or intraspecific genetic distances (Flatscher et al., 2015; Gugerli et al., 2023; Kuss et al., 2011; Thiel-Egenter et al., 2011), pointing out the the Penninic-Savoyic zone and Brenner zone as a major phylogeographic barriers in the Alps (Parisod, 2022).

The climatic changes of the Quaternary have changed the landscape connectivity between mountain ranges in Europe. As a consequence, gene flow between the scree-specialist species of the *Noccaea rotundifolia* complex (Kadereit, 2024; Parisod, 2022; Wallis et al., 2016) may have been reduced or prevented, resulting in allopatric speciation due to neutral processes (Boucher et al., 2016b; Parisod, 2022; Wallis et al., 2016), unless the potential secondary contacts occurring during alternative climate phases had erased the genetic differentiation (Kuss et al., 2011; Parisod, 2022; Schneeweiss et al., 2017; Voisin et al., 2023). This has led to isolation and speciation in southern Europe for *N. bellidifolia* (in the mountains of the Balkans) and *N. stilosa* (in the Apennines) at the beginning of the quaternary (respectively 2.5 and 1.9 Ma), followed by intra-Alpine speciation more recently. Indeed, the dating we have inferred (Fig. 3), suggests that Alpine speciation occurred at the end of the Pleistocene, 344 (0.259–0.429) and 275 (0.207–0.349) ka ago (except for *N. minima*, see below). This timescale is similar to that observed in other Alpine plant groups (Boucher et al., 2021; Kadereit & Abbott, 2021; Tomasello et al., 2020), yet it is also recent enough to result in incomplete reproductive isolation. This is suggested by the population CDE, which occurs in Vanoise where the distributions of *N. rotundifolia* and *N. corymbosa* come into close contact and appears to be made of hybrids between these two species (Fig. 2, Supplementary Fig. 1).

Finally, *N. minima* shows a much older divergence from other Alpine species (1.5 Ma; Fig. 3). This could be attributed to the fact that this species found a refugium in the southeastern margin of the Alps or further south, as observed for several Alpine species (Gentili et al., 2015; Rota et al., 2024) and illustrated by *N. stilosa* in our dataset. This brings to light that the alternation of the Quaternary climatic phases mentioned above have more limited the differentiation within the Alps than in adjacent regions because of homogenisation or extinction (Feliner, 2011).

4.3. Fine scale substrate-related divergences

While the ecological species concept (Valen, 1976) is rejected in the case of the pair formed by *N. rotundifolia* and *N. corymbosa*, edaphic conditions nevertheless exert a notable influence on the distribution of certain *N. rotundifolia* populations (see below), as well as that of the confirmed distinct species *N. limosellifolia*.

This species displays a number of characteristics indicative of a progenitor-derivative relationship with *N. rotundifolia* (Otero et al., 2022). This is illustrated by the paraphyly of *N. rotundifolia* with respect to *N. limosellifolia* in the maximum-likelihood phylogeny (Fig. 2), and by the genetic clustering analysis showing no sign of introgression between them. This phenomenon is commonly observed in cryptic species groups in which speciation is triggered by ecological divergence in a peripheral population, a process known as “budding speciation” (Crawford, 2010; Gottlieb, 2004; Otero et al., 2022). In this case, the derived species is geographically restricted and develops novel traits while the progenitor species remains unchanged, without any radical genotypic modifications (Gottlieb, 2004). This is evidenced by the pronounced morphological divergence between *N. limosellifolia* and the other species of the complex (Fig. 4), by the restricted distribution of the derived species (Fig. 1), its recent divergence (344 Ma, Fig. 4), and the absence of change in the ploidy level. As *N. limosellifolia* is known to grow only on the typical migmatite (a Precambrian metamorphic rock) near the France–Italy border in the Maritime Alps, divergent selection for this contrasted substrate may have played a role in the speciation process (Nosil et al., 2009), an interesting hypothesis that should be tested experimentally. Altogether, it can be hypothesised that *N. limosellifolia* was isolated in the southwestern Alps from *N. rotundifolia* around 350 Ma ago, experiencing a reduction in gene flow due to geographic isolation and substrate specialisation. This ecological divergence may thus have enabled *N. limosellifolia* to maintain its integrity despite multiple potential secondary contacts during subsequent climatic phases.

The influence of substrate is further exemplified by the overall distribution of *Noccaea* species across the Alps. Indeed, despite the capacity of some populations to colonise acidic bedrocks (Supplementary Table 1), no species are currently occurring in the high-elevation crystalline ranges of the Central and Eastern Alps (Tauern mountains and Ötztal Alps), and strong divergence is observed between populations of *N. cepaeifolia* situated to the south or north of these mountains. Our analyses suggest that they form two distinct lineages that have not yet acquired species status (Table 1). This finding is consistent with the observations made by Aeschimann et al. (2012) regarding several calcicole Alpine plants. Furthermore, the rare populations of the *Noccaea rotundifolia* complex that are found growing on crystalline rocks are invariably located in geological settings where calcareous and crystalline rocks are in close proximity (*i.e.* Bergamasque Alps and Graian Alps).

Additionally, our sampling includes two sets of populations growing on divergent substrates at a mere few dozen metres distance, in Rochemolles (Cottian Alps, Italy) on limestone, schist and quartz (respectively populations RoC, RoS and RoQ, Fig. 2, Supplementary Table 1), and in Vaujany (Dauphine Alps, France) on schist and dolomite (VJG and VJD, Fig. 2, Supplementary Table 1). In both cases, the populations growing on calcareous and acidic bedrocks formed closely-related but well-defined clades (Fig. 2) despite the lack of geographical separation. This calls into question the effect of substrate on the reduction of gene flow within this group at small geographical scales. Further investigation is required to gain a complete understanding of the effect of substrate in this study group, including an explicit test of adaptation to substrate. An experiment of cross-transplantation is currently underway to try to disentangle this issue.

4.4. Updated taxonomic treatment

The results presented above indicate that species boundaries within the *Noccaea rotundifolia* complex should be updated in several ways.

Firstly, the situation of the *locus classicus* of *N. cepaeifolia* (Cave del Predil), *N. corymbosa* (Zermatt) and *N. limosellifolia* (Col de la Madone delle Fenestre, Al-Shehbaz, 2014) leads to the conservation of these species name, but requires the designation of a *neotypus* for *N. rotundifolia* (Jarvis, 2007). However, while species names remain unchanged, they do not refer to the same taxonomic entities.

Consequently, it is necessary to comprehensively specify the distribution, ecology and morphology.

Secondly, our analyses support the addition of *N. minima* to the complex, as suggested by botanists (P. schönswetter, pers. comm.). Thirdly, a new determination key should be created in agreement with the aforementioned updates. We answer these three points in the taxonomic treatment below. It should be noted that *N. brevistyla* and *N. nevadensis* have been included in the revision of the entire complex based on previous morphological evidence (Fiori, 1923; Rouy et al., 1896) despite the absence of genetic analysis.

5. Taxonomic treatment

Noccaea bellidifolia (Griseb.) F.K. Mey., *Feddes Repert.* 84: 460. 1973.

Basionym : *Thlaspi bellidifolium* Griseb., *Spic. Fl. Rumel.* 2: 505. 1846.

TYPE:— Macedonia/Serbia. *In reg. alp. sup. Ljubatrin raro inter saxa, A. Grisebach s.n.* (Holotype: GOET002656 [image!]).

Species description: perennial plant forming dense rosettes and erected stems (4–8 cm). Rosette-leaves (0.7–)1.2–1.75(–2.4) cm, oblong-spathulate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.6–)2.7–4.1(–5.5) mm. Petals 6–8 mm long, dark purple. Silicula (5)6–7.1(7.8) mm long, (1.6–)2.1–2.6(–2.8) mm wide with style (1.7–)2.5–3.1(–3.8) mm long. Flowering: May to July. Habitat: stony and rocky grasslands, alpine pastures. Chorology: Balkan Peninsula (Albania, Bulgaria, Macedonia, Serbia).

Noccaea brevistyla (DC.) Steud., *Nomencl. Bot.*, ed. 2,. 2: 196. 1841.

Basionym : *Hutchinsia brevistyla* DC., *Syst. Nat.* 2: 387. 1821.

TYPE: France. Corsica, *Labillardiére s.n.* (Holotype: G-DC, designated by Al-Shebaz (2014: 35), maybe G00202390 [image!]).

≡ *Thlaspi brevistylum* (DC.) Jord., *Observ. Pl. Nouv. 3: 27. 1846.*

Species description: perennial plant forming dense rosettes, and erected stems (9–14 cm). Rosette-leaves (0.6–)1.3–2.3(–3.6) cm, petiolate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.1–)1.8–3(–3.8) mm. Petals 2 mm long, white. Silicula (6.5)7.7–9.7(12.5) mm long, (1.2–)1.7–2.2(–2.9) mm wide with style 0.3–0.4 mm long. Flowering: May to June. Habitat: rocks and pastures. Chorology: Corsica (France) and Sardinia (Italy).

Noccaea cepaeifolia (Wulfen) Rchb., *Fl. Germ. Excurs.* 663. 1832.

Basionym: *Iberis caepaifolia* Wulfen in Jacquin, *Misc. Austriac.* 2: 28. 1781.

TYPE: — Italy. “In valle Rabl”, *F. X. Wulfen s.n.* (Lectotype designated by Meyer (2006: 40): W).

≡ *Thlaspi cepaeifolium* (Wulfen) W.D.J.Koch, *Deutschl. Fl.*, ed. 3. 4: 534. 1833.

Species description: perennial plant forming loose to dense rosettes, and erected stems (7.5–14 cm). Rosette-leaves (0.7–)1–1.4(–2) cm, rosulate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.5–)2.4–3.5(–5) mm. Petals 5 mm long, pink to light purple. Silicula (3)5.2–7(9.4) mm long, (1.5–)2–2.6(–3.2) mm wide with style (0.5–)1.1–1.5(–2) mm long. Flowering: May to July. Habitat: screes, rocky slopes. Chorology: Eastern Alps: Dolomites, Carnic Alps, Julian Alps, Allgaü Alps, Bavarian Alps, Salzburg Slate Alps (Germany, Italy, Austria, Slovenia).

Noccaea corymbosa (J.Gay) F.K.Mey., *Feddes Repert.* 84: 460. 1973.

Basionym: *Hutschinsia corymbosa* J.Gay, *Syll. Pl. Nov.* 1: 169. 1824.

TYPE: — Switzerland. Wallis, near Zermatten, *J. Gay s.n.* (Holotype: K; Isotypes: JE00004178 [image!], W)

≡ *Thlaspi corymbosum* (J.Gay) Rchb., *Ic. Fl. Germ. Helv.* 2: 3. 1837, non Molina, *Sag. Stor. Nat. Chili*, ed. 2. 292. 1810.

= *Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin subsp. *grignense* (F.K .Mey) Greuter & Burdet, *Willdenowia* 13: 96. 1983, *syn. nov.*

= *Thlapsi cepaeifolium* (Wulfen) W.D.J.Koch subsp. *grignense* (F.K. Mey.) Greuter & Burdet, Willdenowia 15: 70. 1985, *syn. nov.*

Species description: perennial plant forming loose to dense rosettes, and erected stems (5.5–11 cm). Rosette-leaves (0.7–)1.1–1.6(–2) cm, rosulate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.6–)2.7–3.6(–4.5) mm. Petals 5 mm, pink to purple. Silicula (3.4)5.1–6.8(8.2) mm long, (1.2–)1.6–2.4(–3.2) mm wide with style (1–)1.7–2.3(–3) mm long. Flowering: May to July. Habitat: screes, rocky slopes. Chorology: Central Alps: Pennine Alps, Lepontine Alps, Bergamasque Alps (Italy, Switzerland).

Noccaea limosellifolia (Reut. ex Burnat) F.K.Mey., *Feddes Repert.* 84: 460. 1973.

Basionym: *Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin var. *limosellifolium* Reut. ex Burnat, *Fl. Alp. Marit.* 1: 142. 1892.

TYPE: — France. Col de la Madone delle Fenestre, 13 Aug 1852, *G. Reuter s.n.* (Holotype: G00383945 [image!]).

Species description: perennial plant forming loose to dense rosettes, and erected stems (8–12 cm). Rosette-leaves (1.5–)2.6–4(–5.4) cm, lengthy petiolate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.8–)3.1–5(–7.1) mm. Petals 5 mm long, purplish. Silicula (4.1)6–7.6(9.3) mm long, (1–)1.9–2.6(–3.1) mm wide with style (1–)1.5–2(–2.7) mm long. Flowering: June to August. Habitat: rocky slopes and grassland. Chorology: Maritime Alps (France, Italy).

Noccaea minima (Ard.) F.K.Mey., *Feddes Repert.* 84: 459. 1973.

Basionym: *Thlaspi minimum* Ard., *Animadv. Bot. Spec. Alt.* 33. 1764.

TYPE: — Italy. [Belluno], Mt. del Vette, *Arduino s.n.* (Lectotype designated by Meyer (2006: 44): LINN 827.5).

= *Thlaspi alpestre* Jacq., *Enum. Stirp. Vindob.*: 116. 1762, non L., *Sp. Pl.*, ed. 2. 2: 903. 1763, *nom. illeg.*

= *Thlaspi kerneri* Huter, *Oesterr. Bot. Z.* 24: 82. 1874.

TYPE: — Italy. Mt. Raut, *Huter 587* (Lectotype designated by Meyer (2006: 46): WU; Isolectotypes: HBG, JE, LI, W).

Species description: perennial plant forming dense rosettes, and erected stems (8–12 cm). Rosette-leaves (0.8–)1.2–1.75(–2.4) cm, petiolate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.4–)2.5–3.5(–4.5) mm. Petals 5 mm long, white. Silicula (2.7)5–6.7(9) mm long, (1.4–)2–3(–3.5) mm wide with style (0.5–)1–1.5(–2.1) mm long. Flowering: May to July. Habitat: screes, rocky slopes and grassland. Chorology: Southeastern Alps, Venetian Prealps, Julian Alps, Carnic Alps (Austria, Italy and Slovenia).

Noccaea nevadensis (Boiss. & Reut.) F.K.Mey., *Feddes Repert.* 84: 460. 1973.

Basionym: *Thlaspi nevadense* Boiss. & Reut., *Pugill. Pl. Afr. Bor. Hispan.* 11. 1852.

TYPE: — Spain. Sierra Nevada, below Cueva de Panderon, Jul 1849, *Reuter s.n.* (Holotype: GG00383952 [image!]).

Species description: perennial plant forming dense rosettes, and erected stems (10–13 cm). Rosette-leaves (1.2–)1.7–2.8(–3.9) cm, rosulate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.2–)1.9–2.6(–3.2) mm. Petals 6–7 mm long, pinkish-white. Silicula (5.9)6.8–7.9(9.2) mm long, (1.4–)1.7–2.9(–3.5) mm wide with style (1.3–)1.9–2.4(–2.7) mm long. Flowering: May to June. Habitat: screes, rock-fissures. Chorology: Sierra Nevada (Spain).

Noccaea rotundifolia (L.) Moench, Suppl. *Meth.* 89. 1802.

Basionym: *Iberis rotundifolia* L., *Sp. Pl.* 2: 649. 1753.

TYPE: “Habitat in Helvetia”, not yet designated (Al-Shebaz, 2014) – Neotype (designated here) : France, Alpes-de-Haute-Provence, massif du Chambeyron, lac d’Orrenaye, [44.4306139/6.9195394], 2420 m a.s.l., 2023/07/07. C. Voisin & C. Vacher s.n. (GR007575).

≡ *Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin, *Fl. Helv.* 4: 218 (1829).

Species description: perennial plant forming loose to dense rosettes, and erected stems (6–11 cm). Rosette-leaves (0.5–)1–1.5(–2.2) cm, rosulate; cauline leaves always glabrous and entire, (2.5–)4–5(–6.5) mm. Petals 5 mm long, pink to purple. Silicula (3)6–8(11) mm long, (1–)2–3(–4) mm wide with style (0.5–)1.4–2(–2.9) mm long. Flowering: May to July. Habitat: screes, rocky slopes. Chorology: Western Alps: French Prealps, Dauphine Alps, Maritime Alps, Cottian Alps, Graian Alps, Lepontine Alps, Bernese Alps, Glarus Alps (France, Italy, Switzerland).

Noccaea stilosa (Ten.) Rchb., *Fl. Germ. Excurs.* 663. 1832.

Basionym: *Iberis stilosa* Ten., *Fl. Napol.* 1: 37. 1812.

TYPE: Italy. La Majella, Mt. Amaro, *Tenore s.n.* (Holotype: NAP0005631 [image!]).

≡ *Thlaspi stilosum* (Ten.) Mutel, *Fl. Franç.* 1: 99. 1834 (as *stylosum*).

Species description: perennial plant forming dense rosettes, and erected stems (3–5 cm). Rosette-leaves (0.5–)1–1.4(–1.8) cm, petiolate; cauline leaves always glabrous and entire, (1.1–)1.8(–2.4) mm. Petals 5 mm long, purplish. Silicula (3.5)5–5.6(8.1) mm long, (0.9–)1.6–2.2(–3) mm wide with style (1.15–)1.7–2.5(–3.4) mm long. Flowering: April to June. Habitat: rocky slopes and grassland. Chorology: Apennines (Italy).

6. Key to the species of the noccaea rotundifolia complex

In order to achieve reliable species identification, mature plants are necessary. In addition, the characteristics of petals can be helpful for identifying certain species, while the features of fruit are essential. Due to the high variability of vegetative morphology, it is necessary to observe these traits on several individuals in order to follow the determination key.

1a. Style much shorter than the silicula; ratio 18–24; Style length always less than 0.5 mm; white flowers; plant endemic to Corsica and Sardinia
……. *Noccaea brevistyla*

1b. Style slightly shorter than the silicula; ratio 2–6; Style length egal or longer than 0.5 mm, pink, purple or white flowers
……..2

2a. Basal leaf length longer than 17 mm and basal leaf petiole length longer than 10 mm
…… 3

2b. Basal leaf length shorter than 17 mm and basal leaf petiole length shorter than 10 mm
…… 4

3a. Inflorescence slightly wider than longer; ratio 0.6–0.9 (length measured between the pedicel insertion of the lowest silicula and the top of the highest silicula ; width measured between the two ends of the silicula); basal leaf 26–39(–54) mm; cauline leaf length 3.1–5 mm; plant endemic to the southern Mercantour
…….. *Noccaea limosellifolia*

3b. Inflorescence longer than wider; ratio 1.2–2; basal leaf 17–28 mm; cauline leaf length 1.8–2.5 mm; plant endemic to the Sierra Nevada (Spain)
……..…….*Noccaea nevadensis*

4a. Cauline leaves more than 2.6 times longer than wide
…….. 5

4b. Cauline leaves 1.4–2.25 times longer than wide
…… 6

5a. Inflorescence wider than long; ratio of length to width 0.5–0.6; cauline leaves always shorter than 2 mm; pedicel length shorter than 3.2 mm (measured from stem insertion to silicula insertion); pedicel length shorter than 3.2 mm (pedicel of the lowest silicula); plant endemic to the Apennines
…… *Noccaea stilosa*

5b. Inflorescence longer than wide; ratio 1.2–2; cauline leaves length 1.9–2.6 mm; pedicel length longer than 4.4 mm; pedicel length longer than 4.4 mm; plant endemic to the Sierra Nevada (Spain)
……..*Noccaea nevadensis*

6a. Basal leaf width 3.7–4.4 mm; style length equal to or longer than 2.5 mm; plant endemic to the Balkans
……..*Noccaea bellidifolia*

6b. Style length lower than 2.3 mm, sometime longer but in this case, basal leaf width longer than 4.4 mm
……7

7a. White flowers; cauline leaves 2.1–2.6 times longer than wide; plant endemic to the Trenta massif (Italy) and Carinthian Alps (Austria)
…….*Noccaea minima*

7b. Pink to purple flowers; cauline leaves 1.4–2.2 times longer than wide
……8

8a. Cauline leaves equal to or longer than 4 mm; cauline leaves 1.4–1.7 times longer than wide
……*Noccaea rotundifolia*

8b. Cauline leaves equal to or shorter than 3.6 mm; cauline leaves 1.8–2.2 times longer than wide
……9

9a. Style length equal to or longer than 1.7 mm; silicula more than 3.5 times longer than the style, ratio 3.7–5.7; pedicel length 5.6–6.7 mm; cauline leaf auricles if present equal or shorter than 0.5 mm.
……*Noccaea cepaeifolia*

(*continued on next column*)

(*continued*)

9b. Style length equal to or lower than 1.5 mm; silicula less than 3.3 times longer than the style, ratio 2.4–3.3; pedicel length 4.1–5.7 mm; cauline leaf auricles often present with length equal to 0.9 mm.
……..*Noccaea corymbosa*

7. Conclusion

Following an integrative taxonomy approach which integrates phylogenetic, population genetic and morphometric analyses, we have conducted a comprehensive investigation into the systematics of an Alpine plant complex and accurately delimit species within this group. Our findings demonstrate that the evolutionary history of the three widespread species *N. rotundifolia*, *N. corymbosa* and *N. cepaeifolia,* was predominantly shaped by geographical factors, even though they were previously considered as a case study in ecological specialisation between calcicole and calcifuge species. The systematic revision of this recently divergent group (>350 ka) has provided genetic evidence of cryptic Alpine species with distributions separated by the classical Alpine biogeographic barriers. However, we acknowledge that ecological factors have contributed to the diversification of *N. limosellifolia*, an endemic species of the southwestern Alps. Finally, following the revision, a comprehensive update is provided on the distribution, ecology and morphology of this group, which is presented in a taxonomic treatment and a determination key.

CRediT authorship contribution statement

Camille Voisin: Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation. **Philippe Choler:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Supervision, Resources. **Camille Vacher:** Writing – review & editing, Investigation. **Christophe Perrier:** Writing – review & editing, Resources. **Julien Renaud:** Writing – review & editing, Visualization, Data curation. **Delphine Rioux:** Writing – review & editing, Data curation. **Florian C. Boucher:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Validation, Supervision, Resources, Methodology, Data curation.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We thank V. Heimer, V. Margreiter, A. Wylie, T. Zeni, P. Schönswetter, A. Seyr, P. Kirschner, M. Zocchi, A. Neugebauer, B. Frajman, S. Ibanez, M. Jurietti, S. Helder, S.H. Alberto, C. Ramette, M.S. Deville-Cavellin, N. Tenoux, G. Bacchetta, H. Santiago, B. Nicoux, L. Hugot, R. Douzet, and R. Perron for sampling. We are grateful to : the Ecrins national park (permits n° 145/2023) ; the Mercantour national park (permits n° 2023-45) ; the Dolomiti-Bellunesi national park (permits n° 18/30-03-2023) ; the Gran Sasso national park (permits n° 0005061) ; the Monti Sibillini national park (permits n° 290/2023) ; the land Salzburg (permits n° 205-05RI/1208/8-2022) ; the land Steiermark (permits n° ABT13-348560/2022-6) ; the Majella national park (permits n° 0004456/04-04-2023) ; the Bezirkshauptmannschaft Kirchdorf (permits n° BHKIN-2022-426748/9-Eb) ; the amt für natur und umwelt (permits n° AV-2022-151) ; the Vallagarina community (permits n° 574 dd 01-07-2021) ; the Abruzzo national park (permits n° 11-04-2023) ; the Ristolas-Mont-Viso natural reserve (permits n° 20-03-2023) ; the Friuli Venezia Giulia autonomous region (permits n° 0037054/P and n° 0040791/P) ; the Auvergne-Rhône-Alpes region (permits n°

382023051600007) ; the Slovenian republic (permits n° 35606-61/2022-2550-4) ; the Triglavski-Narodni park (permits n° 35609-2/2022-2) for allowing the collection of *Noccaea rotundifolia s.l.* on their territory. K. Pagitz, R. Douzet, B. Frajman, T. Wilhalm, T. Zeni, E. Bona, S. Scortegagna, C. Argenti, F. Prosser, F. Martini, P. Juillerat, G. Casazza, M. Mucciarelli, R. Eberwein, S. Lavergne, F. Bartolucci, U. Gamper, J.L. Moreno, S. Abdulhak and the CBNA team gave advice for sampling, while D.E. Pirkebner provided sampling material. C. Georges and F. Latassa helped with the morphological measurements and associated statistical analyses. M.S. Deville-Cavellin, C. Maylandt, L. Nadalin, A. Rosa, M. Greenwood, M. Guéguen and L. Misty Wootton gave help for methods and softwares. P. Mraz provided herbarium vouchers, M. Rome, C. Dentant and N. Rasolofo gave advice for taxonomy and systematic. We thanks S. Pungarsek and B. Frajman for *Noccaea* pictures. Some of the work presented here has benefited from the infrastructure of the Jardin du Lautaret – UAR 3370-UGA/CNRS. Most of the computations presented in this paper were performed using the GRICAD infrastructure (https://gricad.univ-grenoble-alpes.fr), which is supported by Grenoble research communities. LECA is part of the Recherche Labex OSUG@2020 (IA-10-LABX-0056). C.V. received financial support in the form of a PhD fellowship from the Ministry of Research.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.ympev.2025.108381.

Data availability

Research data associated with this study are available from NCBI Sequence Read Archive through BioProject accession PRJNA1188492, with accession number from SAMN44838673 to SAMN44839369, see supplementary Table 1. Additional data and information are available on https://noccaea.osug.fr/general.

References

Aeschimann, D., Lauber, K., Moser, D. M., & Theurillat, J.-P. (2004). *Flora alpina*. Haupt, Belin & Zanichelli. https://www.cipra.org/en/publications/1281.

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2011a). Analyse de la Flore des Alpes. 1 : Historique et Biodiversité. *Candollea*, *66*(1), 27. https://doi.org/10.15553/c2011v661a2.

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2011b). Analyse de la Flore des Alpes. 2 : Biodiversité et Chorologie. *Candollea*, *66*(2), 225. https://doi.org/10.15553/c2011v662a1.

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2012). Analyse de la flore des Alpes. 4 : Écologie. *Candollea*, *67*(2), 193. https://doi.org/10.15553/c2012v672a1.

Aeschimann, D., Rasolofo, N., Theurillat, J.-P., 2013. Analyse de la Flore des Alpes. 5 : Milieux et Phytosociologie. *Candollea*, *68*(1), 5. https://doi.org/10.15553/c2013v681a1.

Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C.A., Banks, E., DePristo, M.A., 1000 Genomes Project Analysis Group, 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27 (15), 2156–2158.

Al-Shehbaz, I.A., 2014. A Synopsis of the Genus Noccaea (coluteocarpeae, Brassicaceae). *Harv. Pap. Bot.* 19 (1), 25–51. https://doi.org/10.3100/hpib.v19iss1.2014.n3.

Al-Shehbaz, I.A., Beilstein, M.A., Kellogg, E.A., 2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae) : An overview. *Plant Syst. Evol.* 259 (2), 89–120. https://doi.org/10.1007/s00606-006-0415-z.

Alvarez, N., Thiel-Egenter, C., Tribsch, A., Holderegger, R., Manel, S., Schönswetter, P., Taberlet, P., Brodbeck, S., Gaudeul, M., Gielly, L., Küpfer, P., Mansion, G., Negrini, R., Paun, O., Pellecchia, M., Rioux, D., Schüpfer, F., Van Loo, M., Winkler, M., IntraBioDiv Consortium, 2009. History or ecology? Substrate type as a major driver of patial genetic structure in Alpine plants. *Ecol. Lett.* 12 (7), 632–640. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01312.x.

Ball, J., 1879. On the origin of the Flora of the European Alps. *Proc. R. Geogr. Soc. Mon. Rec. Geogr.* 1 (9), 564–589. https://doi.org/10.2307/1800268.

Baumel, A., Roquet, C., Lavergne, S., Smyčka, J., Garraud, L., Abdulhak, S., Dentant, C., Mouly, A., Vuillemenot, M., Crémel, K., Chemin, C., Auclair, L., Charrier, M., 2023. Evolutionary distinctiveness with incomplete isolation of the narrow endemic alpine plant Saxifraga delphinensis Ravaud. *Alp. Bot.* https://doi.org/10.1007/s00035-023-00297-2.

Boucher, F.C., Casazza, G., Szövényi, P., Conti, E., 2016a. Sequence capture using RAD probes clarifies phylogenetic relationships and species boundaries in Primula sect, Auricula. *Mol. Phylogenetics Evol.* 104, 60–72. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.003.

Boucher, F.C., Dentant, C., Ibanez, S., Capblancq, T., Boleda, M., Boulangeat, L., Smyčka, J., Roquet, C., Lavergne, S., 2021. Discovery of cryptic plant diversity on the rooftops of the Alps. *Sci. Rep.* 11 (1), 11128. https://doi.org/10.1038/s41598-021-90612-w.

Boucher, F.C., Zimmermann, N.E., Conti, E., 2016b. Allopatric speciation with little niche divergence is common among alpine Primulaceae. *J. Biogeogr.* 43 (3), 591–602. https://doi.org/10.1111/jbi.12652.

Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., Du Plessis, L., Popinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Drummond, A.J., 2019. BEAST 2.5 : An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput. Biol.* 15 (4), e1006650. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650.

Burbrink, F.T., Ruane, S., 2021. Contemporary philosophy and methods for studying speciation and delimiting species. *Ichthyol. Herpetol.* 109 (3). https://doi.org/10.1643/h2020073.

Burnat, E. (1892). *Flore des Alpes maritimes [...] Volume I*.

Carstens, B.C., Pelletier, T.A., Reid, N.M., Satler, J.D., 2013. How to fail at species delimitation. *Mol. Ecol.* 22 (17), 4369–4383. https://doi.org/10.1111/mec.12413.

Castroviejo, S. (2020). *Flora ibérica : Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. 1–784.

Catchen, J., Hohenlohe, P.A., Bassham, S., Amores, A., Cresko, W.A., 2013. Stacks : An analysis tool set for population genomics. *Mol. Ecol.* 22 (11), 3124–3140.

Conti, E., Soltis, D.E., Hardig, T.M., Schneider, J., 1999. Phylogenetic relationships of the silver saxifrages (Saxifraga, Sect. Ligulatae Haworth) : implications for the evolution of substrate specificity, life histories, and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13 (3), 536–555. https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0673.

Coyne, J.A., Orr, H.A., Bradshaw, T., 2004. Book review-//speciation. *Integr. Comp. Biol.* 44 (5), 400.

Crawford, D.J., 2010. Progenitor-derivative species pairs and plant speciation. *Taxon* 59 (5), 1413–1423. https://doi.org/10.1002/tax.595008.

Cutler, F. original by L. B. and A., & Wiener, R. port by A. L. and M. (2022). *randomForest : Breiman and Cutler's Random Forests for Classification and Regression* (Version 4.7-1.1) [Logiciel]. https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/index.html.

Dayrat, B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biol. J. Linn. Soc.* 85 (3), 407–417. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x.

De Queiroz, K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* 56 (6), 879–886. https://doi.org/10.1080/10635150701701083.

de Queiroz, K., 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences*.

de Queiroz, K., 2021. Response to criticisms of an updated subspecies concept. *Herpetol. Rev.*

Dolezel, J., Greilhuber, J., Suda, J., 2007. Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Nat. Protoc.* 2 (9), 2233–2244. https://doi.org/10.1038/nprot.2007.310.

Douglas, J., Bouckaert, R., 2022. Quantitatively defining species boundaries with more efficiency and more biological realism. *Commun. Biol.* 5 (1), 755. https://doi.org/10.1038/s42003-022-03723-z.

Duran, D.P., Laroche, R.A., Roman, S.J., Godwin, W., Herrmann, D.P., Bull, E., Egan, S. P., 2024. Species delimitation, discovery and conservation in a tiger beetle species complex despite discordant genetic data. *Sci. Rep.* 14 (1), 6617. https://doi.org/10.1038/s41598-024-56875-9.

Favero-Longo, S.E., Siniscalco, C., 2004. Influenza del substrato sulla variabilità intraspecifica di Thlaspi rotundifolium (L.) Gaudin nelle Alpi Occidentali. *Revue Valdôtaine D'histoire Naturelle* 58, 129–140.

Favre, A., Widmer, A., Karrenberg, S., 2017. Differential adaptation drives ecological speciation in campions (*Silene*) : Evidence from a multi-site transplant experiment. *New Phytol.* 213 (3), 1487–1499. https://doi.org/10.1111/nph.14202.

Feliner, G.N., 2011. Southern European glacial refugia : A tale of tales. *Taxon* 60 (2), 365–372. https://doi.org/10.1002/tax.602007.

Fiori, A., 1923. *Nuova flora analitica d'Italia, contenente la descrizione delle piante vascolari indigene inselvatichite e largamente coltivate in Italia: Vol. v.1*. Firenze, Tipografia di M. Ricci, 1923-29. https://www.biodiversitylibrary.org/item/40242.

Flantua, S.G., Hooghiemstra, H., 2018. Historical connectivity and mountain biodiversity. *Mountains, Climate and Biodiversity* 171–185.

Flatscher, R., Garcia, P.E., Hülber, K., Sonnleitner, M., Winkler, M., Saukel, J., Schneeweiss, G., Schönswetter, P., 2015. Underestimated diversity in one of the world's best studied mountain ranges : The polyploid complex of Senecio carniolicus (Asteraceae) contains four species in the European Alps. *Phytotaxa* 213 (1), 1–21. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.213.1.1.

Frajman, B., Záveská, E., Gamisch, A., Moser, T., Schönswetter, P., 2019. Integrating phylogenomics, phylogenetics, morphometrics, relative genome size and ecological niche modelling disentangles the diversification of Eurasian Euphorbia seguieriana s. L. (Euphorbiaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 134, 238–252. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.046.

Frichot, E., François, O., 2015. LEA : An R package for landscape and ecological association studies. *Methods Ecol. Evol.* 6 (8), 925–929.

Frichot, E., Mathieu, F., Trouillon, T., Bouchard, G., François, O., 2014. Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients. *Genetics* 196 (4), 973–983. https://doi.org/10.1534/genetics.113.160572.

Galtier, N., 2019. Delineating species in the speciation continuum : a proposal. *Evol. Appl.* 12 (4), 657–663. https://doi.org/10.1111/eva.12748.

Gentili, R., Bacchetta, G., Fenu, G., Cogoni, D., Abeli, T., Rossi, G., Salvatore, M.C., Baroni, C., Citterio, S., 2015. From cold to warm-stage refugia for boreo-alpine plants in southern European and Mediterranean mountains : The last chance to

survive or an opportunity for speciation? *Biodiversity* 16 (4), 247–261. https://doi.org/10.1080/14888386.2015.1116407.
Gottlieb, L.D., 2004. Rethinking classic examples of recent speciation in plants. *New Phytol.* 161 (1), 71–82. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00922.x.
Gremli, A., Gremli, A., 1874. *Excursionsflora für die Schweiz : Nach der analytischen Methode* (Zweite gänzlich umgearbeitete Auflage., p. 1–488). Druck und Verlag von J.J. Christen. https://doi.org/10.5962/bhl.title.153315.
Gugerli, F., Brodbeck, S., Lendvay, B., Dauphin, B., Bagnoli, F., Van Der Knaap, W.O., Tinner, W., Höhn, M., Vendramin, G.G., Morales-Molino, C., Schwörer, C., 2023. A range-wide postglacial history of Swiss stone pine based on molecular markers and palaeoecological evidence. *J. Biogeogr.* 50 (6), 1049–1062. https://doi.org/10.1111/jbi.14586.
Helfrich, P., Rieb, E., Abrami, G., Lücking, A., Mehler, A., 2018. TreeAnnotator: versatile visual annotation of hierarchical text relations. In *Proceedings of the eleventh international conference on language resources and evaluation (LREC 2018)*.
Hoang, D.T., Chernomor, O., von Haeseler, A., Minh, B.Q., Vinh, L.S., 2018. UFBoot2 : improving the ultrafast bootstrap approximation. *Mol. Biol. Evol.* 35 (2), 518–522. https://doi.org/10.1093/molbev/msx281.
Jarvis, C., 2007. Order out of chaos : Linnaean plant names and their types. *The Linnean Society of London* - 65 (2). https://doi.org/10.1017/S096042860806513X.
Kadereit, J.W., 2017. The role of in situ species diversification for the evolution of high vascular plant species diversity in the European Alps—A review and interpretation of phylogenetic studies of the endemic flora of the Alps. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 26, 28–38. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.03.002.
Kadereit, J.W., 2024. The uneven distribution of refugial endemics across the European Alps suggests a threefold role of climate in speciation of refugial populations. *Alp. Bot.* 134 (1), 29–50. https://doi.org/10.1007/s00035-024-00306-y.
Kadereit, J.W., Abbott, R.J., 2021. Plant speciation in the Quaternary. *Plant Ecolog. Divers.* 14 (3–4), 105–142. https://doi.org/10.1080/17550874.2021.2012849.
Kalyaanamoorthy, S., Minh, B.Q., Wong, T.K.F., von Haeseler, A., Jermiin, L.S., 2017. ModelFinder : Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat. Methods* 14 (6), 587–589. https://doi.org/10.1038/nmeth.4285.
Kassambara, A., 2023. rstatix : Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. *CRAN: Contributed Packages*. https://doi.org/10.32614/cran.package.rstatix.
Körner, C., 2003. The alpine life zone. In: Körner, C. (Ed.), *Alpine Plant Life : Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, pp. 9–20. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8_2.
Kulagin, D.N., Lunina, A.A., Simakova, U.V., Vedenin, A.A., Vereshchaka, A.L., 2024. Revision of the '*Acanthephyra purpurea*' species complex (Crustacea : Decapoda), with an emphasis on species diversification in the Atlantic. *Mol. Phylogenet. Evol.* 195, 108070. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2024.108070.
Kuss, P., Armbruster, G.F.J., Ægisdóttir, H.H., Scheepens, J.F., Stöcklin, J., 2011. Spatial genetic structure of *Campanula thyrsoides* across the European Alps : Indications for glaciation-driven allopatric subspeciation. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13 (2), 101–110. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.003.
Laroche, R.A., Duran, D.P., Lee, C.-T.-A., Godwin, W., Roman, S.J., Herrmann, D.P., Egan, S.P., 2023. A genomic test of subspecies in the Eunota togata species group (Coleoptera : Cicindelidae): morphology masks evolutionary relationships and taxonomy. *Mol. Phylogenet. Evol.* 189, 107937. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107937.
Leaché, A.D., Fujita, M.K., Minin, V.N., Bouckaert, R.R., 2014. Species delimitation using genome-wide SNP data. *Syst. Biol.* 63 (4), 534–542. https://doi.org/10.1093/sysbio/syu018.
Leaché, A.D., Zhu, T., Rannala, B., Yang, Z., 2019. The spectre of too many species. *Syst. Biol.* 68 (1), 168–181. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy051.
Liaw, A., 2002. Classification and regression by randomForest. *R news*.
Martin, B.T., Chafin, T.K., Douglas, M.R., Placyk, J.S., Birkhead, R.D., Phillips, C.A., Douglas, M.E., 2021. The choices we make and the impacts they have : Machine learning and species delimitation in North American box turtles (*Terrapene* spp.). *Mol. Ecol. Resour.* 21 (8), 2801–2817. https://doi.org/10.1111/1755-0998.13350.
Merland, M., 1988. Horace-Bénédict de Saussure : Du livre au terrain et du terrain au livre. *Le Monde alpin et rhodanien. Revue Régionale D'ethnologie* 16 (1), 143–149. https://doi.org/10.3406/mar.1988.1366.
Minh, B.Q., Schmidt, H.A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M.D., von Haeseler, A., Lanfear, R., 2020. IQ-TREE 2 : new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Mol. Biol. Evol.* 37 (5), 1530–1534. https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015.
Monjaraz-Ruedas, R., Mendez, R.W., Hedin, M., 2023. Species delimitation, biogeography, and natural history of dwarf funnel web spiders (Mygalomorphae, Hexurellidae, Hexurella) from the United States / Mexico borderlands. *ZooKeys* 1167, 109–157. https://doi.org/10.3897/zookeys.1167.103463.
Moore, A.J., Kadereit, J.W., 2013. The evolution of substrate differentiation in Minuartia series Laricifoliae (Caryophyllaceae) in the European Alps : In situ origin or repeated colonization? *Am. J. Bot.* 100 (12), 2412–2425. https://doi.org/10.3732/ajb.1300225.
Nosil, P., Harmon, L.J., Seehausen, O., 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends Ecol. Evol.* 24 (3), 145–156. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.011.
Otero, A., Vargas, P., Fernández-Mazuecos, M., Jiménez-Mejías, P., Valcárcel, V., Villa-Machío, I., Hipp, A.L., 2022. A snapshot of progenitor–derivative speciation in Iberodes (Boraginaceae). *Mol. Ecol.* 31 (11), 3192–3209. https://doi.org/10.1111/mec.16459.
Özüdoğru, B., Özgişi, K., Tarıkahya-Hacıoğlu, B., Ocak, A., Mummenhoff, K., Al-Shehbaz, I.A., 2019. Phylogeny of the Genus Noccaea (Brassicaceae) and a critical review of its generic circumscription. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 104 (3), 339–354. https://doi.org/10.3417/2019347.
Parisod, C., 2022. Plant speciation in the face of recurrent climate changes in the Alps. *Alp. Bot.* 132 (1), 21–28. https://doi.org/10.1007/s00035-021-00259-6.
Paun, O., Schönswetter, P., Winkler, M., Consortium, I., Tribsch, A., 2008. Historical divergence vs. contemporary gene flow : Evolutionary history of the calcicole Ranunculus alpestris group (Ranunculaceae) in the European Alps and the Carpathians. *Mol. Ecol.* 17 (19), 4263–4275. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03908.x.
Peterson, B.K., Weber, J.N., Kay, E.H., Fisher, H.S., Hoekstra, H.E., 2012. Double digest RADseq : an inexpensive method for De Novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS One* 7 (5), e37135. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135.
Petit, R.J., Excoffier, L., 2009. Gene flow and species delimitation. *Trends Ecol. Evol.* 24 (7), 386–393. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.011.
Pignatti, S., Guarino, R., & La Rosa, M. (2017). *Flora d'italia* (Vol. 1).
Pungaršek, Š., Dolenc Koce, J., Bačič, M., Barfuss, M.H.J., Schönswetter, P., Frajman, B., 2023. Disentangling relationships among the alpine species of Luzula Sect. Luzula (Juncaceae) in the Eastern Alps. *Plants* 12 (4), 4. https://doi.org/10.3390/plants12040973.
R Core Team, 2023. *R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing*.
Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalsgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J., Fjeldså, J., 2019. Humboldt's enigma : What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365 (6458), 1108–1113. https://doi.org/10.1126/science.aax0149.
Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A., 2018. Posterior summarization in bayesian phylogenetics using tracer 1.7. *Syst. Biol.* 67 (5), 901–904. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032.
Reichenbach, H.G.L., 1832. *Flora Germanica excursoria [...] [Vol. 2]*. Biodiversity Heritage Library; Lipsiae : apud Carolum Cnobloch (Dresden, gedruckt in der Gärtner'schen Buchdruckerei). https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/72047.
Rochette, N.C., Catchen, J.M., 2017. Deriving genotypes from RAD-seq short-read data using Stacks. *Nat. Protoc.* 12 (12), 2640–2659. https://doi.org/10.1038/nprot.2017.123.
Rota, F., Carnicero, P., Casazza, G., Nascimbene, J., Schönswetter, P., Wellstein, C., 2024. Survival in nunatak and peripheral glacial refugia of three alpine plant species is partly predicted by altitudinal segregation. *Mol. Ecol.* 33 (9), e17343. https://doi.org/10.1111/mec.17343.
Rouy, G., Foucaud, J., Camus, E.G., 1896. *Flore De France : Ou, Description Des Plantes Qui Croissent Spontanément En France, En Corse et En Alsace-Lorraine*, Vol. 3. Wentworth Press.
Rundle, H.D., Nosil, P., 2005. Ecological speciation. *Ecol. Lett.* 8 (3), 336–352. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x.
Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., Crozier, R.H., 2010. Integrative taxonomy : a multisource approach to exploring biodiversity. *Annu. Rev. Entomol.* 55, 421–438. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432.
Schmitt, T., 2017. Molecular biogeography of the high mountain systems of Europe : An overview. *High Mountain Conservation in a Changing World* 63–74.
Schneeweiss, G.M., Schönswetter, P., 2010. The wide but disjunct range of the European mountain plant Androsace lactea L. (Primulaceae) reflects Late Pleistocene range fragmentation and post-glacial distributional stasis. *J. Biogeogr.* 37 (10), 2016–2025. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02350.x.
Schneeweiss, G.M., Winkler, M., Schönswetter, P., 2017. Secondary contact after divergence in allopatry explains current lack of ecogeographical isolation in two hybridizing alpine plant species. *J. Biogeogr.* 44 (11), 2575–2584. https://doi.org/10.1111/jbi.13071.
Schonswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., Tribsch, A., 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Mol. Ecol.* 14 (11), 3547–3555. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x.
Šlenker, M., Koutecký, P., & Marhold, K. (2024). *MorphoTools2 : Multivariate Morphometric Analysis* (Version 1.0.2.1) [Logiciel]. ttps://cran.r-project.org/web/packages/MorphoTools2/index.html.
Smith, M.L., Carstens, B.C., 2020. Process-based species delimitation leads to identification of more biologically relevant species. *Evolution* 74 (2), 216–229. https://doi.org/10.1111/evo.13878.
Smyčka, J., Roquet, C., Boleda, M., Alberti, A., Boyer, F., Douzet, R., Perrier, C., Rome, M., Valay, J.-G., Denoeud, F., Šemberová, K., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., Wincker, P., Alsos, I.G., Coissac, E., Lavergne, S., 2022. Tempo and drivers of plant diversification in the European mountain system. *Nat. Commun.* 13 (1), 2750. https://doi.org/10.1038/s41467-022-30394-5.
Stoltz, M., Baeumer, B., Bouckaert, R., Fox, C., Hiscott, G., Bryant, D., 2021. Bayesian inference of species trees using diffusion models. *Syst. Biol.* 70 (1), 145–161. https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa051.
Struck, T.H., Feder, J.L., Bendiksby, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V.I., Kistenich, S., Larsson, K.-H., Liow, L.H., Nowak, M.D., Stedje, B., Bachmann, L., Dimitrov, D., 2018. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. *Trends Ecol. Evol.* 33 (3), 153–163. https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.007.
Sukumaran, J., Knowles, L.L., 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114 (7), 1607–1612. https://doi.org/10.1073/pnas.1607921114.
Temsch, E.M., Temsch, W., Ehrendorfer-Schratt, L., Greilhuber, J., 2010. Heavy metal pollution, selection, and genome size : the species of the Žerjav study revisited with flow cytometry. *J. Bot.* 2010 (1), 596542. https://doi.org/10.1155/2010/596542.
Thiel-Egenter, C., Alvarez, N., Holderegger, R., Tribsch, A., Englisch, T., Wohlgemuth, T., Colli, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Jogan, N., Linder, H.P., Negrini, R., Niklfeld, H.,

Pellecchia, M., Rioux, D., Schönswetter, P., Taberlet, P., van Loo, M., Winkler, M., Gugerli, F., 2011. Break zones in the distributions of alleles and species in alpine plants : Break zones in allele and species distributions. *J. Biogeogr.* 38 (4), 772–782. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02441.x.

Tison, J.-M., de Foucault, B., 2014. *Flora gallica : Flore de France*. Biotope.

Tomasello, S., Karbstein, K., Hodač, L., Paetzold, C., Hörandl, E., 2020. Phylogenomics unravels Quaternary vicariance and allopatric speciation patterns in temperate-montane plant species : A case study on the Ranunculus auricomus species complex. *Mol. Ecol.* 29 (11), 2031–2049. https://doi.org/10.1111/mec.15458.

Tribsch, A., 2004. Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation : areas of endemism in the Eastern Alps. *J. Biogeogr.* 31 (5), 747–760. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01065.x.

Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., 1976. *Flora Europaea : Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae)*, Vol. 4. Cambridge University Press.

Valen, L.V., 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25 (2/3), 233–239. https://doi.org/10.2307/1219444.

Voisin, C., Dentant, C., Rioux, D., Boucher, F.C., 2023. Introgression of an isolated Primula lineage suggests the existence of a glacial refugium in the Écrins range (Southwestern French Alps). *Alp. Bot.* 133 (1), 21–33. https://doi.org/10.1007/s00035-022-00288-9.

Wallis, G.P., Waters, J.M., Upton, P., Craw, D., 2016. Transverse alpine speciation driven by glaciation. *Trends Ecol. Evol.* 31 (12), 916–926. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.009.

Willis, K.J., Bennett, K.D., Walker, D., Kadereit, J.W., Griebeler, E.M., Comes, H.P., 2004. Quaternary diversification in European alpine plants : Pattern and process. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 359 (1442), 265–274. https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1389.

Wootton, L.M., Boucher, F.C., Pouchon, C., Roquet, C., Coissac, E., Also, I.G., Valla, P., Husson, L., Bernet, M., Perrier, C., Douzet, R., Rome, M., Valay, J.-G., Alberti, A., Denoeud, F., Zimmermann, N.E., Wincker, P., Thuiller, W., Renaud, J., PhyloNorway consortium, PhyloAlps consortium & Lavergne, S. (in press). Pleistocene climatic cycles, landscape dynamics and the late rise of sky-island vegetation in the European Alps. *Nature Plants*.

Wu, Y., Hipp, A.L., Fargo, G., Stith, N., Ricklefs, R.E., 2023. Improving species delimitation for effective conservation: A case study in the endemic maple-leaf oak (*Quercus acerifolia*). *New Phytol.* nph.18777. https://doi.org/10.1111/nph.18777.



Noccaea rotundifolia (L.) Moench, dans les schistes lustrés du Mont Cenis (Savoie). Anciennement nommé *Thlaspi cenisium* Rouy et Fouc.

CHAPITRE 2

La diversité édaphique comme facteur caché de la spéciation chez les plantes des éboulis alpins

La démonstration de l'importance des effets sélectifs dans la nature est l'un des apports les plus significatifs de la génétique écologique.

Gouyon, Pierre-Henri, et al. *Les avatars du gène : la théorie néodarwinienne de l'évolution*. Paris : Belin, 1997., p. 128

2.1 Contexte

Le premier chapitre de ma thèse a permis de réviser la systématique du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. Ainsi, ce travail a contredit les hypothèses passées qui postulaient que *N. rotundifolia*, *N. corymbosa* et *N. cepaeifolia* étaient respectivement des spécialistes édaphiques du calcaire, de la silice et du gneiss. Au contraire, la distribution géographique de ces espèces est particulièrement bien alignée avec les grandes barrières biogéographiques des Alpes, ce qui semble indiquer une prédominance de la spéciation allopatrique à l'origine de ce groupe.

Pour autant, *N. limoselifolia* semble être un exemple de divergence écologique et certaines paires d'espèces comme *N. minima* et *N. cepaeifolia* sont distantes de quelques kilomètres seulement. Alors que la spéciation allopatrique est théorisée comme n'apportant que très lentement de l'isolement reproductif (Seehausen et al., 2014), cela questionne donc sur les barrières reproductives qui permettent le maintien de l'intégrité des espèces en contact. Dans notre cas, où la divergence entre les espèces Alpines est très récente, les processus de divergence sont peut-être dus à des facteurs plus fins comme par exemple le contexte écologique local, plutôt que des facteurs à très large échelle comme l'isolement géographique par les grandes barrières intra-alpine.

En effet, alors que la lithologie est très souvent évoquée comme une variable limitante sur laquelle les espèces se spécialisent, ou comme un gradient le long duquel les communautés se structurent, elle est souvent étudiée à un niveau de détail très grossier tel que roches silicatées, carbonatées ou ultramafiques. Pourtant, les conditions écologiques locales peuvent présenter des variations au sein

de ces catégories ainsi que des différences à des échelles spatiales extrêmement petites de l'ordre de quelques mètres (Ettema, 2002). Dans le cas particulier des éboulis des Alpes, où les conditions locales varient fortement le long des gradients de pente ou des types lithologiques, il est nécessaire de décrire finement le contexte écologique local pour comprendre les conditions réellement endurées par les espèces qui s'y développent.

Ce second chapitre de ma thèse cherche à comprendre si les caractéristiques du substrat, détaillées à des échelles fines, jouent un rôle sur la distribution des espèces Alpines de *Noccaea*, et si les différences écologiques entre ces dernières sont plutôt afférentes à la structure physique, à la chimie ou à la qualité du substrat. Ainsi, ce travail aspire à élucider si la géodiversité, un concept nouveau issu des sciences de la Terre que je présenterai ci-dessous, est un élément manquant dans l'étude de la niche des espèces alpines, mais également dans la compréhension des processus d'isolement dans des milieux particulièrement hétérogènes.

2.2 Box 2 : Le concept de géodiversité

2.2.1 Origine et définition

La géodiversité peut être définie comme "*la diversité naturelle des caractéristiques géologiques (roches, minéraux, fossiles), géomorphologiques (forme du sol, processus) et pédologiques* [d'un contexte géographique donné]. *Elle comprend leurs assemblages, leurs relations, leurs propriétés, leurs interprétations et leurs systèmes* [liés à ces diversités géologiques, géomorphologiques et pédologiques]" (Gray, 2008 ; Lugon, 2005).

L'idée de concevoir la somme des différents types de rochers, de minéraux et de paysages comme formant un ensemble unifié sous ce concept de géodiversité (Gray, 2008) est récente. C'est d'ailleurs pour cette raison que Lugon (2005) considère que cette notion est très peu développée sur le plan méthodologique et questionne notre capacité à la quantifier. Par exemple, alors qu'il peut paraître évident que la géodiversité inclut la pédodiversité (c'est-à-dire la diversité des types de sols), il demeure plus complexe d'en quantifier précisément le nombre de classes lithologiques, pédologiques ou géomorphologiques. De plus, certains auteurs y incluent également la diversité hydrologique voire même le climat (Bailey et al., 2017 ; Muellner-Riehl et al., 2019). Dans ma thèse, et dans un souci de conserver une notion écologiquement pertinente, je me restreindrai ici aux composantes géologiques et pédologiques du concept de géodiversité.

2.2.2 Les composants de la géodiversité

La littérature s'est concentrée récemment sur le développement de méthodes d'étude de la géodiversité, pour pallier au manque méthodologique évoqué et pour permettre son utilisation comme outil supplémentaire de compréhension des conditions environnementales éprouvées par le vivant. La géodiversité peut être divisée et quantifiée sous la forme de géo-fonctions telles que la surface (d'un type de paysage par exemple), la richesse (nombre de classes lithologiques par exemple) ou encore la connectivité (entre différentes classes de sol par exemple), (Bailey et al., 2017), (Figure 2.1). Ce développement méthodologique permet de réaliser des mesures comparables à la biodiversité telles que la richesse ou l'équitabilité pour apporter de nouveaux éléments de compréhension dans

l'étude des communautés (Ibáñez Martí et al., 2014) et permet également d'avoir des mesures quantitatives et qualitatives (type de sol ou roche par exemple). Ainsi, les différents composants de la géodiversité deviennent des proxies des caractéristiques écologiques précises telles que la niche micro-climatique d'une espèce, la disponibilité en ressources (*e.g.* eau, nutriments), la connectivité des habitats, la fréquence des perturbations, etc. (Bailey et al., 2017 ; Vernham et al., 2023). Vernham et al. (2023) synthétisent les avancées réalisées grâce à la géodiversité dans notre compréhension de l'organisation des communautés biologiques (*e.g.* de plantes, d'oiseaux, de mammifères, de poissons), mais révèlent également les difficultés existantes pour mesurer des géo-fonctions à des échelles biologiquement pertinentes. Par exemple, la diversité géomorphologique (*e.g.* falaise, prairie, crête) peut être pertinente pour étudier certains groupes végétaux, tandis que pour d'autres il sera peut être nécessaire d'observer la diversité lithologique pour comprendre les processus d'assemblage.

Ainsi, alors que les géo-fonctions sont très souvent regroupées sous la forme d'une valeur unique de géodiversité (Bailey et al., 2017), déterminer les processus exacts qui influencent la biodiversité nécessite d'en avoir les différents composants (Bailey et al., 2017 ; Salminen et al., 2023).

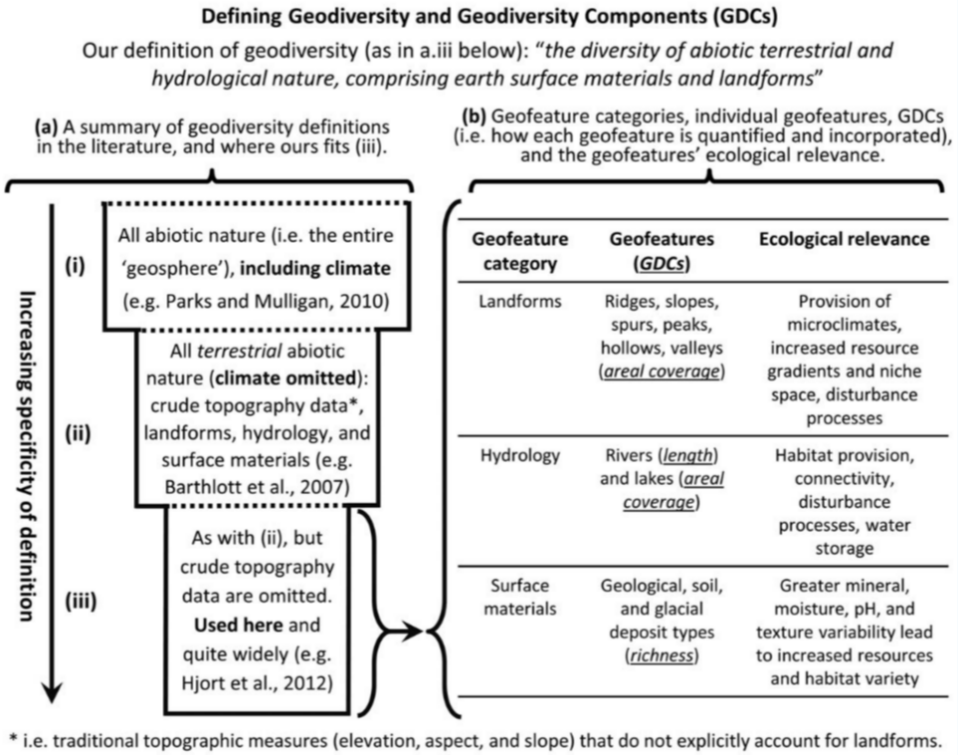


Figure 2.1 – Synthèse de la géodiversité par Bailey et al. (2017). Définition synthétique de la géodiversité et, (a) définitions dans la littérature classées par spécificité, (b) grands types de géo-fonctions et pertinence écologique.

2.2.3 Valeurs et fonctions

La géodiversité est une notion particulièrement importante en milieu de montagne, car ce sont les zones du globe où elle est la plus élevée et la plus hétérogène (Gray, 2008 ; Rahbek et al., 2019a). Alors que les variables climatiques corrèlent très bien avec la biodiversité à grande échelle spatiale, à petite échelle c'est la géodiversité qui en devient le prédicteur le plus important. Cela s'explique par le fait qu'elle reflète de manière précise l'hétérogénéité des conditions locales lithologique et topographique de ces milieux, notamment la diversité de micro-habitats, qui sont nécessaires pour

la persistance et l'établissement des espèces présentes (Bailey et al., 2017). Pour la même raison, les espèces rares et micro-endémiques présentent une relation forte avec la géodiversité car elles sont souvent restreintes à un seul type de micro-habitat, alors que pour les généralistes à large distribution, les variables climatiques sont plus pertinentes pour comprendre leur distribution géographique (Muellner-Riehl et al., 2019).

Ainsi, l'ensemble des géo-fonctions permet de représenter l'espace de niche disponible le long de ces différents axes et sont donc idéales pour explorer les contraintes environnementales et les processus écologiques qui structurent les patrons de distribution des espèces dans les milieux hétérogènes de montagnes (Muellner-Riehl et al., 2019 ; Salminen et al., 2023 ; Vernham et al., 2023). Ce domaine de recherche encore récent permet enfin de créer des approches transdisciplinaires pour étudier la biodiversité en faisant le lien entre sciences géologiques et biologiques (Muellner-Riehl et al., 2019 ; Vernham et al., 2023).

2.3 Détail des données et résultats principaux

2.3.1 Données

Le chapitre 2 se focalise sur les conditions édaphiques locales. Pour ce faire, j'ai échantillonné environ 50-200 g de substrat de 53 sites directement au contact de la rhizosphère de cinq espèces de *Noccaea* à travers l'ensemble de l'arc Alpin (Figure 1.3) ; respectivement 33 (*N. rotundifolia*), 7 (*N. cepaeifolia*), 6 (*N. minima*), 5 (*N. corymbosa*) et 2 sites (*N. limosellifolia*). Comme précisé dans l'introduction (*0.6.2 : Un système écologique simplifié*), le substrat récolté ici est constitué de la "terre fine" présente entre les débris grossiers qui constituent l'éboulis. J'ai ensuite réalisé plusieurs analyses pour caractériser la niche édaphique de ce modèle d'étude, c'est à dire l'ensemble des conditions physico-chimiques du sol.

J'ai mesuré la composition géochimique de chaque substrat grâce à la fluorescence aux rayons X qui, par l'émission de rayons fluorescents, permet d'identifier et de quantifier les éléments minéraux et métalliques présents dans le substrat, donc potentiellement disponibles. De même, cela m'a permis de quantifier les éléments toxiques qui pourraient exercer un fort impact sur la croissance des plantes. J'étais particulièrement intéressé par la concentration des éléments nutritifs majeurs comme l'azote, le phosphore et le potassium et des éléments phytotoxiques connus comme le plomb, le cuivre et l'aluminium. Le fer biodisponible, élément indispensable à la croissance végétale, a été mesuré par un laboratoire extérieur grâce à la méthode EDTA, qui consiste à extraire le fer accroché au substrat grâce à un agent chélatant. J'ai obtenu les teneurs totales en carbone (C) et en azote (N) avec un analyseur élémentaire qui, en les brûlant à haute température, permet de transformer les éléments présents en gaz et ainsi de les mesurer. Le ratio C/N obtenu est un bon proxy de la qualité nutritive du sol. Faible, il révèle une matière organique facilement décomposable par les micro-organismes et donc accessible par les plantes, alors qu'un ratio élevé signifie une matière organique réfractaire. J'ai ensuite estimé la quantité totale de matière organique par perte au feu. J'ai mesuré le pH par extraction à l'eau, une mesure qui, bien que représentant une grande diversité de processus et d'impacts pour les plantes, donne une idée grossière de la chimie du sol. Enfin, la distribution granulométrique a été mesurée par sédimentation, une mesure basée sur la vitesse de chute des particules dans l'eau.

Cela m'a permis d'obtenir une idée de la composition minérale du sol et de sa potentielle rétention en eau. L'ensemble de ces données apportent une mesure des différentes géo-fonctions que sont la chimie, la physique et la qualité du substrat.

Pour comparer la géodiversité avec les variables topographiques et climatiques classiquement utilisées en biogéographie pour expliquer la distribution des espèces, j'ai extrait depuis un modèle numérique de terrain (MNT) l'altitude, la pente, la rugosité et l'orientation de chacun des 53 sites étudiés à une précision de 100 m. Depuis les données satellitaires disponibles par l'*U.S. Geological Survey*, j'ai extrait l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) en tant que proxy de la couverture végétale. Avec ce proxy, j'ai ensuite calculé la date de fonte des neiges (SMOD). Enfin, grâce aux données climatiques de CHELSA, j'ai calculé la température et la précipitation moyenne de la saison de croissance, c'est à dire de début juin à fin août.

2.3.2 Résultats principaux

En observant la géodiversité entre les sites, telle que traduite par l'ensemble des variables que j'ai mesurées, nous retrouvons les grandes classes lithologiques classiques (carbonates, silicates, ultramafiques). Cependant, cette géodiversité forme un *continuum* plutôt que des classes distinctes et elle est très importante au sein des carbonates, avec des différences égales ou supérieures à celles entre des sites de roches silicatées et ultramafiques. Alors que les conditions sur silicates ou sur ultramafiques sont considérées sans aucun doute comme deux mondes différents pour les plantes, j'ai révélé que cela peut être également le cas entre deux roches carbonatées.

En comparant plusieurs paires d'espèces poussant en parapatrie, j'ai révélé que la majorité des espèces de *Noccaea* des Alpes ont une niche édaphique différente de leurs voisines, avec des variations principalement liées à la présence d'éléments phytotoxiques (comme le cuivre ou l'aluminium) et à la quantité de nutriments dans le substrat.

Les espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* semblent avoir divergé à la fois géographiquement et écologiquement, leurs distributions respectives étant séparées par les barrières biogéographiques classiques des Alpes et par des différences de chimie du substrat. Cela suggère que la géodiversité à échelle spatiale fine pourrait avoir un rôle dans l'émergence et le maintien de la biodiversité dans les milieux rocheux d'éboulis. Ce travail a été accepté dans le journal *Plant and Soil* : Voisin, C., Vacher, C., Arnoldi C., Renaud, J., poulenard J., Choler P. & Boucher, F. C. Edaphic Diversity as a Hidden Driver of Speciation in Alpine Scree Plants.

2.4 Résumé

Dans les environnements difficiles tels que les éboulis alpins, le substrat représente l'une des principales contraintes sélectives pour les plantes. L'influence du substrat sur la répartition des espèces a été bien caractérisée à l'aide des grandes classes lithologiques. Cependant, notre compréhension de l'hétérogénéité locale des substrats et de son impact sur les plantes, en particulier dans les environnements montagneux, reste limitée.

Nous avons échantillonné des substrats en contact avec la rhizosphère de plantes d'un complexe d'espèces du genre *Noccaea*, dans 53 sites répartis dans les Alpes. Nous avons analysé la composition et les propriétés des substrats, ainsi que les conditions climatiques et topographiques. Nous avons comparé de multiples aspects du substrat entre paires d'espèces et discuté de l'impact potentiel de la diversité édaphique sur la physiologie végétale.

Les analyses ont démontré que la diversité édaphique forme un *continuum* plutôt que des classes distinctes, et qu'elle abrite une très grande diversité de conditions, en particulier au sein des roches carbonatées. Nous avons constaté que les espèces endémiques alpines de *Noccaea* se développent sur des substrats dont les propriétés chimiques et les concentrations en éléments toxiques diffèrent considérablement, alors que la topographie et le climat où l'on retrouve les différentes espèces restent comparativement similaires.

Cette étude démontre que la diversité locale des conditions édaphiques dans les éboulis alpins a été sous-estimée. Les différences à petite échelle dans la concentration des éléments nutritifs ou toxiques semblent être un facteur clé dans la distribution et l'adaptation des plantes, et peut-être une explication concernant le haut degré d'endémisme observé dans les habitats d'éboulis dans les Alpes.

2.5 Edaphic Diversity as a Hidden Driver of Speciation in Alpine Scree Plants

Camille Voisin[1,2], Camille Vacher[1], Cindy Arnoldi[1], Julien Renaud[1], Jérôme Poulenard[3], Philippe Choler[1], Florian C. Boucher[1]

1 – Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, 38000 Grenoble, France
2 – Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LTSER France, Zone Atelier Alpes, 38000 Grenoble, France
3 – Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, EDYTEM, 73000 Chambéry, France

Keywords : Substrate, Alpine ecology, *Noccaea*, geodiversity, microenvironments

2.5.1 Abstract

Aims
In harsh environments such as Alpine screes, the substrate represents one of the main selective constraints for plants. The substrate's influence on species distributions has been well characterised using major lithological classes. However, our understanding of the local heterogeneity of substrates and the consequent impact on plants, particularly in mountainous environments, remains limited. By analysing multiple facets of the local substrates, we tried to identify if ecological barriers separate scree specialist species.
Methods
We sampled substrates in contact with the rhizosphere of plants from a species complex within the genus *Noccaea*, in 53 sites distributed across the Alps. We analysed the composition and properties of the substrates, in addition with climatic and topographic variables. We compared multiple aspects of substrate between pairs of species and discuss the potential impact of edaphic diversity in terms of plant physiology.
Results
The analyses demonstrated that the edaphic diversity forms a continuum rather than distinct classes, and shelter a very large diversity of conditions, particularly within carbonated rocks. We found that Alpine endemic *Noccaea* species grow in substrates that significantly differ in chemical properties and concentrations in toxic elements, while the topography and climate occupied by different species remain comparatively similar.
Conclusion
This study demonstrates that the local diversity of edaphic conditions in alpine screes has been underestimated. The fine-scale differences in the concentration of nutrient or toxic elements appear to be a key factor in the distribution and adaptation of plants, and possibly a reason for the high degree of endemism observed in scree habitats within the Alps.

2.6 Introduction

There is a long tradition in Alpine plant biogeography to emphasize the pivotal role of lithology in shaping species distributions and assemblages (Theurillat et al., 1995 ; Whittaker, 1956).

This is particularly evident in high-elevation, sparsely vegetated habitats, such as screes and outcrops, where the distinction between carbonates and silicates has been extensively used to characterise biodiversity (Aeschimann et al., 2011a, 2012 ; Ozenda, 1995 ; Parisod, 2022). This approach has been commonly complemented by the incorporation of the ultramafic category (Chytrý et al., 2020 ; Parisod, 2022 ; Rahbek et al., 2019a). Consequently, large-scale comparative studies concerning the Alpine flora's glacial refugia or genetic structure have used these broad lithological classes to identify biogeographic and phylogeographic patterns (Aeschimann et al., 2012 ; Alvarez et al., 2009 ; Schonswetter et al., 2005). One reason is the efficiency of this tool to characterize species distributions (Alvarez et al., 2009 ; Parisod, 2022) or community composition (Ivalú Cacho & Strauss, 2014 ; Nemer et al., 2021), but these broad lithological classes are also related to ecophysiological functions such as plant-soil nutrition (*i.e.* water availability, chemical contents, etc.), (Duchaufour, 1989 ; Nemer et al., 2021 ; Thurmann, 1849) and soil formation (Vidaller et al., 2025). However, the validity of this broad classification of rocks, particularly when used to discriminate between cryptic taxa at shallow taxonomic levels (Beheregaray & Caccone, 2007 ; Bickford et al., 2007 ; Boucher et al., 2021 ; Yost et al., 2012), may be questionable. Indeed, the Alps exhibit a high lithodiversity, which is often overlooked by botanists or ecologists (Ettema, 2002 ; Kaňa et al., 2023 ; Pintaldi et al., 2021).

Rocky habitats, such as screes, where the parental material is the dominant component, are classified following the broad lithological classes mentioned above, and are associated with specific floras (Aeschimann et al., 2013 ; Giupponi et al., 2023). Irrespective of the parental material, screes are habitats characterized by a high level of geomorphic disturbance. Slopes are subject to a dynamic process of rejuvenation, driven by the continuous influx of granular mass flow (Dai et al., 2022 ; Eichel et al., 2023 ; Haselberger et al., 2024 ; Hendrickx et al., 2020). Consequently, the pedogenesis is very slow and interrupted, forming only "incipient soils" or "fine dust" devoid of any identifiable horizons (hereafter named "substrate" for simplification ; (Dumas et al., 2025 ; Haselberger et al., 2024) and exhibiting low nutrient content (Dumas et al., 2025 ; Nemer et al., 2021 ; Pintaldi et al., 2021). Due to the prevalence of coarse elements, the associated slope, and the resultant instability of such environments, screes typically exhibit limited vegetation cover (Geissler, 1982). Notwithstanding the aforementioned limitations, screes provide a habitat for a considerable proportion of the endemic European Alpine flora, ($\sim$ 40% following Aeschimann et al. (2013) et Giupponi et al. (2023)). Consequently, screes represent a subject of particular interest with regard to the origins and conservation of biodiversity.

In such environments, substrate represents one of the main selective constraints for plants (Dumas et al., 2025 ; Rajakaruna, 2018 ; Valachovič et al., 1997), acting on numerous processes, which have been summarised by different hypotheses. Some authors have posited that plant species or communities are mainly ordered along a stress gradient of water availability and competition (Nemer et al., 2021 ; Thurmann, 1849), with substrate texture, carbonated and organic matter contents being the primary properties of interest. Other authors have emphasised the pivotal role of pH (from acidic in siliceous substrates to basic in carbonated ones), in driving nutrient availability and organic matter decomposition (Duchaufour, 1989 ; Neina, 2019). Finally, some have placed a particular emphasis on the local conditions resulting from the presence of phytotoxic heavy metals (Ahatović

Hajro et al., 2024 ; Kazakou et al., 2008). The selective pressures due to the aforementioned unusual substrate conditions regarding scree habitats (disturbances, instability, nutrient contents…), has led to plant adaptations, with direct or indirect effects on fitness (Bijlsma & Loeschcke, 2005 ; Ivalú Cacho & Strauss, 2014). In some cases, the costs associated with these adaptations have resulted in population divergence and edaphic specialisation (*i.e.* restriction to a single lithological class), (Rajakaruna, 2018), albeit with unclear global patterns. On one hand, some authors have hypothesised that adaptation to carbonated substrates could represent an evolutionary dead end, thereby rendering a reversion to higher quality substrates with stronger competition very difficult or even impossible (*i.e.* the 'cost of tolerance'), (Delhaye et al., 2024 ; Kassen et al., 2004 ; Smyčka et al., 2022). This phenomenon has also been postulated in the context of serpentine soils (an ultramafic soil), (Anacker & Strauss, 2014). On the other hand, other studies have posited that plants adapted to extreme habitats may be capable of diversifying in novel environments (Rajakaruna, 2018). For example, adaptation to bare soils habitats is regarded as an evolutionary precursor for colonising the harsh environmental conditions of toxic environments (Endara & Coley, 2011 ; Ivalú Cacho & Strauss, 2014).

Recent studies have provided new insights into the systematics of Alpine plants specialized in rocky habitats (Boucher et al., 2016a ; Moore & Kadereit, 2013 ; Voisin et al., 2025a), and have used broad lithological classes to study the impact of substrate on species distributions and on speciation. Consequently, they have revealed both edaphic specialists and generalists, and proposed hypotheses regarding the role of substrate on speciation processes. However, the use of a broad classification of rocks has resulted in the overlooking of the finer aspects of geodiversity (*i.e.* the diversity of geological, geomorphological and soil features), (Gray, 2008), which may influence speciation processes. In addition, given that lithological classes are structured geographically in mountain regions, the effects of geographic isolation and edaphic selective pressures are often difficult to tease apart. In the present study, we build on a recent systematic revision of *Noccaea* species (Voisin et al., 2025a) to investigate the relationship between geodiversity and cryptic biodiversity (*i.e.* distinct species that were classified as a single one due to morphological similarity) (Bickford et al., 2007). The present study focuses on five closely-related *Noccaea* species that are widespread in the European Alps. They are restricted to alpine and subalpine screes, occurring primarily on carbonated substrates throughout the Alps, and on silicated and ultramafic substrates specifically in the central and western Alps. Some species pairs are geographically disjunct, but others seem to be ecologically distinct, especially in terms of the edaphic conditions they grow in. They are long-lived perennials forming dense to sparse rosettes with absent to very long stolons. The inflorescence is purple, pink or white, and is pollinised mostly by generalist insects such as hoverfly (C. Voisin personal observations) and blooms from May to August. Plants and closely associated substrates were collected from 53 sites throughout the Alps. As *Noccaea* species are growing on screes, their substrates are not proper formed soils but rather consist of fine particles interspersed between rocks. Depending on the locality, substrates were either silicated, carbonated or ultramafic and presented a gradient from almost pure bedrock fragments with no structure, to more organic soils with medium organic matter concentration. The local characteristics of the substrate were analysed in order to ask the following research questions : (i) To what extent does geodiversity vary among the sampled *Noccaea* populations ? (ii) is this geodiversity biologically

meaningful in shaping the distribution of *Noccaea* species ? (iii) is niche divergence between species mostly related to geochemistry, in comparison with climate and topography ? and if yes (iv) what substrate characteristics are associated with the delineation of the cryptic species ?

2.7 Materials and Methods

2.7.1 Study species

Our study focused on a group of five closely related species from the *Noccaea* genus, in the Brassicaceae family, which are widespread in the European Alps and restricted to alpine and subalpine screes (c. 1600-3200m a.s.l.). The systematics of this group of plants has recently been revised (Voisin et al., 2025a), and it includes *N. cepaeifolia*, *N. corymbosa*, *N. limosellifolia*, *N. minima* and *N. rotundifolia* (see Table 1). The study included populations spanning nearly the entire known distribution range of each species. (Figure 2.2, Table 2.1, Figure 2.2 and Table B.1, B.2 for further details).

Table 2.1 – Summary of species distribution, ecology and sampling. As the exact distribution is not known, the column "Distributions" only provides the large scale distributions and the considered countries. "Nb populations" corresponds to the number of sites where substrates were sampled.

Species name	Distribution	Bedrocks	Nb populations
Noccaea cepaeifolia (Wulfen) Rchb.	Eastern Alps (Germany, Italy, Austria, Slovenia)	carbonates	7
Noccaea corymbosa (J.Gay) F.K.Mey.	Central Alps (Italy, Switzerland)	carbonates, silicates, ultramafic rocks	5
Noccaea limosellifolia (Reut. ex Burnat) F.K.Mey.	Maritime Alps (France, Italy)	silicates	2
Noccaea minima (Ard.) F.K.Mey.	Southeastern Alps (Austria, Italy, Slovenia)	carbonates	6
Noccaea rotundifolia (L.) Moench	Western Alps (France, Italy, Switzerland)	carbonates, silicates, ultramafic rocks	33

2.7.2 Substrate collection and analyses

In order to characterise the local edaphic conditions experienced by *Noccaea* species, we collected and analysed about 50–200g of the fine particles between rock fragments, hereafter called substrate, from each Noccaea population during the summers of 2022 and 2023. Specifically, we collected the equivalent of two Falcon tubes of substrate directly in contact with the rhizosphere of 3–5 plants using a sterilized spatula. After removing gravel (>5 mm), we pooled the samples in sterilized plastic bags, air-dried them, and stored them with small bags of silicagel. In total the substrate of 53 localities was collected and the following analyses were done.

— Geochemical composition

X-Ray fluorescence (XRF) was used to measure the mineral and metallic elements present in the substrate and the toxic elements that could exert a strong impact on plant growth. Substrates were sieved to 2 mm and ground in a laboratory ball mills Retsch S100 for 5 min in order to obtain fine powder. Seven grams of powder were then mixed with 0.7 g of LICOWAX micropowder and pelletized before analysis on a Bruker WDXRF S8 TIGER to determine the geochemical composition of major

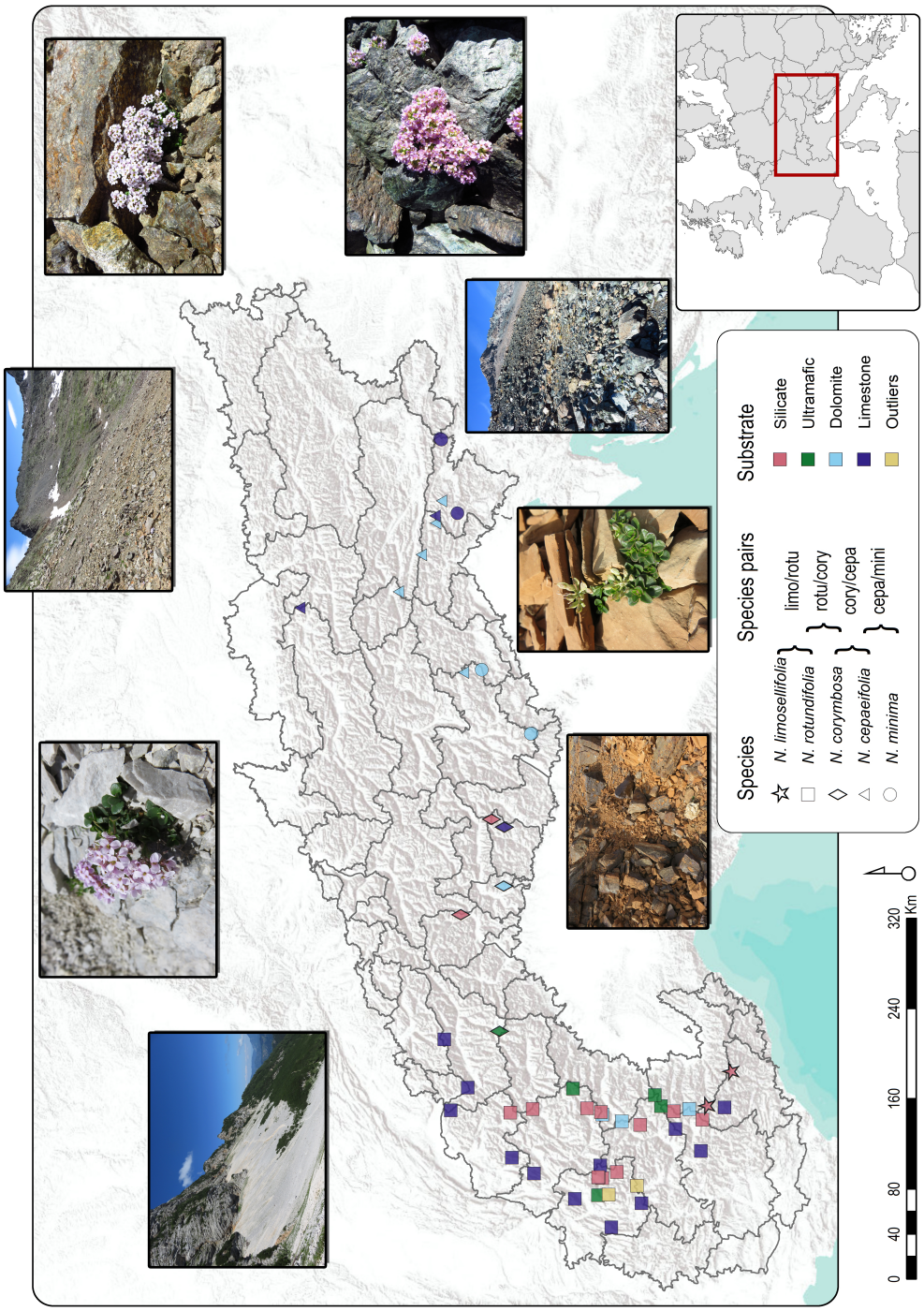


FIGURE 2.2 – Sampling localities are shown along the Alps with icons for species and colour for substrate groups (see Material and Methods and Figure B.2). The legend specifies the pairs of species used throughout the study. The pictures depict examples of screes and local substrate conditions. The background map shows Alpine administrative regions with grey polygons and elevation. Around the map, and from top-left to bottom-left : carbonated scree and local condition from Jezerska Kočna in Kamnik Alps, Slovenia ; silicated scree and local condition from Passo Della Lausa, in Mercantour, France/Italy border ; ultramafic scree and local condition from Col de la Noire in Queyras, France ; carbonated scree and local condition from Vaujany in the Grandes Rousses, France. Photos : C. Voisin.

and trace elements in the substrate. Substrates were first analysed with the norm calibration NCS DC 71303. The substrate samples with a calcium concentration exceeding the calibration were then analysed with the norm calibration CRM 513.

— Bioavailable iron

Bioavailable iron was measured by the LANO laboratory (Laboratoire Agronomique de Normandie http://www.lano.asso.fr) with the NF X 31-120 norm. This method is based on EDTA extraction, which solubilizes and complexes the easily mobilizable iron to estimate the fraction of iron accessible to plants.

— Carbon/Nitrogen ratio

Total C and N content were measured from an oven-dried (40°C, 24h), sieved to 2 mm, ground (2*30s at 1500 min-1) subsample with a FlashEA 1112 elemental analyser (Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA).

— pH

The dried substrates were sieved to 2 mm. 2.5ml of substrate was collected in a glass sample bottle before adding 25 ml of distilled water. Bottles were agitated at 250 min-1 with a Certomat R during 1h, followed by a one hour wait. Then, the solution was vortexed and pH was measured following the ISO 10390 standard (with a 7-10 calibration) with a pH-metre (pH 7110 ; inoLab) with 5 minutes waiting for value stabilisation.

— Organic matter

Substrates were sieved to 2 mm and dried at 40°C for 24h. Substrates were then dried again at 550°C for 4h and burned at 950°C for 2h. Organic matter was estimated as mass loss between 40°C and 550°C (David, 1988).

— Grain size distribution

The LANO laboratory measured the grain size distribution by sedimentation, following the NX F31-107 norm.

— Vegetation cover

The extent of vegetation cover was found to roughly be less than 10% across all sampling sites. In order to enhance the robustness of the comparative analysis, the Normalised Difference Vegetation Index (NDVI) from the Landsat Collection 2 was utilised as a proxy for vegetation cover (see below for data collection).

2.7.3 Topographic and climatic variables

In order to test the hypothesis that the substrate is the ecological variable that most discriminates between species in scree environments, classical climatic and topographic variables were extracted, added and compared with substrate variables presented above in the statistical analyses.

We extracted the elevation, slope, TPI (*i.e.* topographic position index), aspect, roughness and altitude from the Copernicus 30m scaled DEM raster (dataspace.copernicus.eu) thanks to the R package terra (Hijmans et al., 2025 ; Team, 2023) and selected values for each population with the R

package sf (Pebesma, 2018). The slope and aspect values were averaged over the eight neighbouring pixels. Local vegetation cover was estimated using the remotely-sensed Normalised Difference Vegetation Index (NDVImax). We calculated the median of the annual maximum of NDVI over the period 1991-2020 using all available Landsat Collection 2 Tier 1 data provided by the U.S. Geological Survey (USGS). We selected images with an average cloud cover of less than 80% and applied the C Version of Function of Mask (CFmask) to remove pixels with cloud, adjacent to cloud, and cloud shadow. Using the same collection of Landsat images, we also estimated the Snow Melt-Out Date (SMOD) based on the Normalised Difference Snow Index (NDSI). We used a NDSI threshold of 0.15 to classify pixels as snow-covered or snow-free and followed the methodology of Bayle et al. (2025) to identify the median SMOD value over the period 1991-2020. For NDVI and NDSI estimates, we applied the cross-sensor calibration and correction for sampling bias as proposed by Berner et al. (2023) and modified in Choler et al. (2024) aggregated based on the day of the year to obtain a single dense time series.

We used the CHELSA (Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas) product (Chelsa Europe v1.1) to estimate monthly normals of temperature and precipitation for the period 1981-2005 (Karger et al., 2017, 2020). The gridded data set is available at a 30 arcsec resolution (*c.* 650m). Surface temperature was statistically downscaled using a constant environmental lapse rate of 0.0055 ℃ m^{-1} as described in Choler et al. (2025). Estimates of precipitation account for topographic features, but were not downscaled.

2.7.4 Analyses of substrate diversity

To visualise the edaphic diversity, we firstly standardised the variables, calculated a matrix of euclidean distances between sites and computed a dendrogram (Figure B.2) using the 'complete' method of clustering (i.e. the largest distance between a point in one cluster and a point in the other cluster ; R package stats), (Team, 2023). Secondly, we arcsine-transformed the variables in order to reduce the influence of extreme values, and conducted a PCA using the R package factoextra (Figure 2.3A), (Kassambara & Mundt, 2017).

We compared the breadth of the entire available edaphic space, represented by the distribution of euclidean distances between the 53 substrates sampled (see above) and each species' edaphic niche breadth, represented by the distribution of substrate distances within each species individually. A substrate specialist species should have a niche breadth much narrower than the entire available edaphic space. We extracted the distribution of all values from the matrix of euclidean distance and calculated the median, the 0.25 and 0.1 quantiles. Because one species was sampled in only two sites (and we thus have only one distance between sites), we only compared the median of the niche breadth to the 0.25 and 0.1 quantiles of the entire available edaphic space. The niche breadth of each species was thus represented by the distribution of the $n(n-1)/2$ comparisons. The median of the distribution of values within species was then extracted similarly and compared to the total distribution (see Figure 2.3B). For each variable we calculated the difference between pairs of species as the ratio of two logarithm values (*i.e.* log fold-change ; see Figure 2.4 and Table B.3, B.4).

To question the capacity of local geodiversity to provide a more comprehensive explanation of species divergence than broad scale lithology, we only considered pairs of species with overlapping or adjacent distributions. *I.e.* : *N. limosellifolia/N. rotundifolia* ; *N. rotundifolia/N. corymbosa* ; *N. corymbosa/N. cepaeifolia* ; *N. cepaeifolia/N. minima* (see Figure 2.2 and Figure B.1). For these four pairs of species, all variables (including climatic and topographic variables ; Table B.1, B.2) were log-transformed to ensure consistency with the log fold-change used throughout the manuscript, and were statistically compared using Wilcoxon tests. The same procedure was repeated to compare the main substrate groups : carbonates/non-carbonates, silicates/ultramafic and limestone/dolomite (see Figure B.2).

2.7.5 Substrate, climatic and topographic variables

We ended up with 33 variables used throughout this study (Table B.1, B.2). These included three climatic variables (mean temperature and cumulative precipitation over the growing season and snow melt-out date), four topographic variables (elevation, slope, aspect and terrain roughness), NDVI as a proxy of vegetation cover, six bulk soil properties (concentrations of clay, sand and organic matter, pH, C/N ratio and Ca/Mg ratio), 18 elemental composition variables (Si, Ca, Mg, Al, Fe, P, Na, Ti, N, S, Mn, P, Ba, Zn, Pb, Ni, Cu), as well as the concentration of bioavailable Fe. In the objective of comparing the substrate between species with meaningful variables for plant physiology, we eliminated variables that are not known to play an important role in plant growth and fitness. Consequently, Va, Rb, Rs and Zr were not included in the analysis.

It was necessary to apply corrections due to the presence of measurements that fell below the detection limit or exceeded the calibration range of the XRF analyser that we used. High values were arbitrarily set to the calibration range plus 20%, while values lower than the detection threshold were replaced by the threshold value for variables expressed as percentages and by half of the threshold value for variables expressed in ppm (Table B.1, B.2). In addition, all variables were converted to decimal values and any missing data were replaced by the mean value of the 53 substrates analysed.

2.8 Results

2.8.1 Substrate characteristics

The first axis of the PCA of all substrate variables (without the two outliers sites, see below ; 35.3% of the variance explained) correlated negatively with Ca content and positively with Si content (with Ti, Na, P and Fe also strongly correlated), thus separating carbonated from silicated and ultramafic substrates. This is supported by the low pH of silicates and more generally by the concentration of elements such as P or Fe in silicated and ultramafic substrates. The second axis (16.2% of the variance explained) was positively correlated to N, P and organic matter contents and negatively with Mg, thus separating limestone from dolomite, and silicates from ultramafic rocks to a lesser extent. While Mg is known to separate limestone from dolomite, the gradient of N and organic matter appears to reflect a gradient of organic matter accumulation or decomposition. This phenomenon may be attributable to the comparatively lower efficiency of Mg in stabilising organic matter relative to

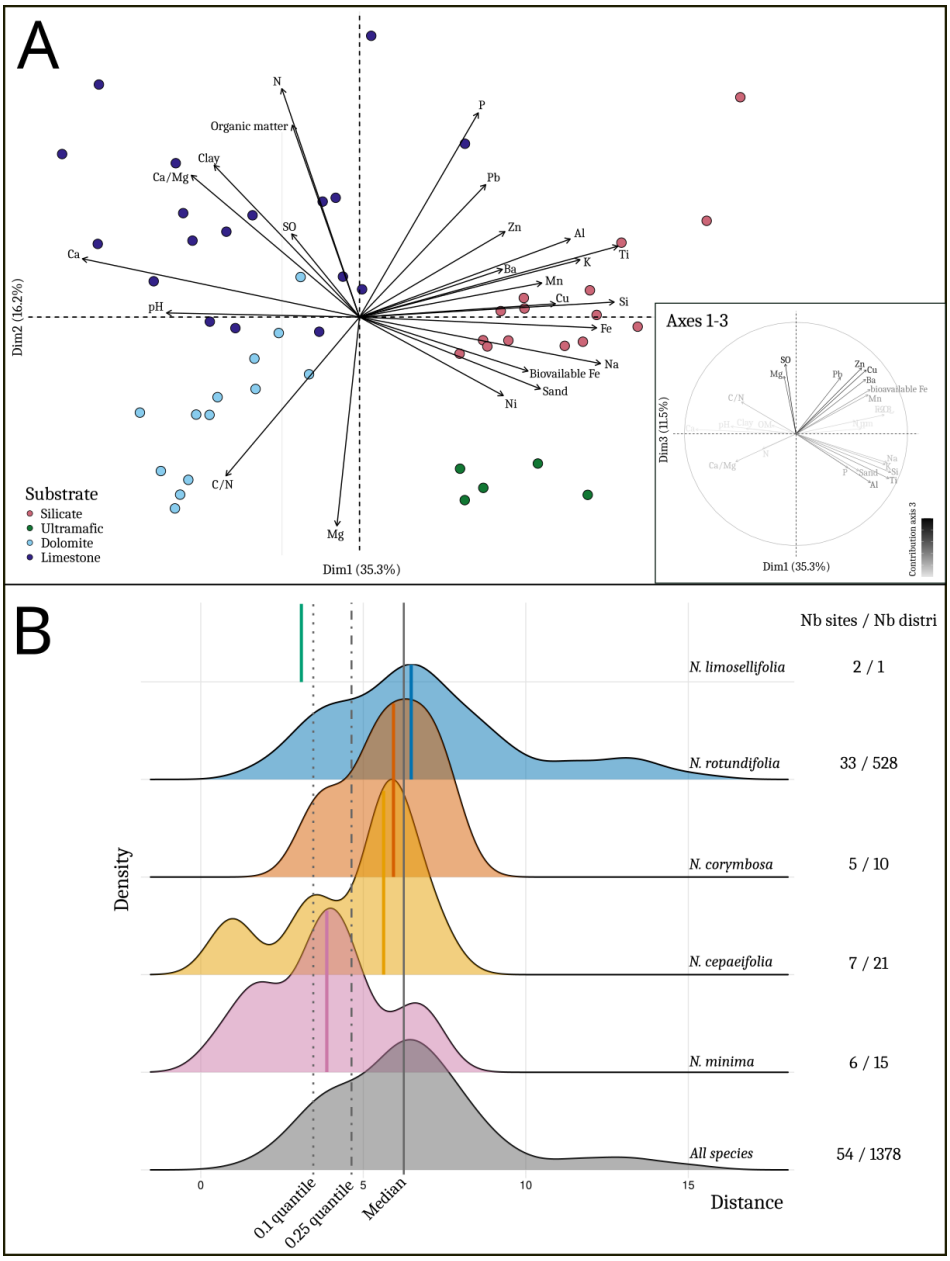


FIGURE 2.3 – Edaphic diversity and species' edaphic niches. (A) PCA of the substrate variables without the two outlier sites. The left figure shows the first two axes of the PCA of the substrate variables. The dots correspond to the sampling sites, while the colours refer to the substrate groups from the dendrogram. The top-right PCA shows the first and third axes of the PCA, with the highlighted contributions of the variables on the third axis. (B) Breadth of the edaphic niches of the five species. The distribution of the entire available edaphic space among the 53 sites (*i.e.* including both inter- and intra-specific comparisons) is depicted in dark grey (all species), while the distributions of intraspecific edaphic distances are depicted in colour. The grey solid, dot-dashed and dotted lines show the median, 0.25 and 0.1 quantiles of the full distribution respectively. The solid coloured lines show the median value for each species. As *N. limosellifolia* has only two populations, no distribution is shown but only the edaphic distance between these two sites. The number of sampling sites and the number of edaphic distances used in order to generate the distribution are specified on the right (Nb sites / Nb distri).

Ca. Consequently, the organic matter concentration may be elevated in limestone substrates, such as those found among silicate and ultramafic substrates. The third axis (11.5% of the variance explained) correlated mostly with Mg, Cu, Ni, K and Al, thus separating silicates from ultramafic substrates. The surprising weak separation of dolomite from limestone by Mg in the third axis underscores the significance of N and organic matter in distinguishing these two lithologies. Overall, while the axes appeared to support the main lithological classes, there were no clear breaks between classes, but rather a continuum (especially within carbonates ; Figure 2.3A).

The clustering of substrates variables identified five clusters : one cluster of ultramafic substrates, one cluster of silicated substrates and two clusters within the carbonates category, separating limestone from dolomite. The last cluster was composed of two sites with very specific substrates (*e.g.* extremely high iron and zinc content) and was thus considered an outlier. It was noteworthy that the diversity observed among carbonated substrates equaled or even exceeded that between silicated and ultramafic substrates. In order to verify this pattern, the mean distance was calculated within carbonates (limestone and dolomite) and non-carbonates (silicates and ultramafic) from a random selection of 10 sites from each of the two groups. This procedure was repeated 10,000 times, yielding mean edaphic distances of 8.32 ± 1.04 and 7.67 ± 0.38 for carbonates and non-carbonates, respectively. These two distributions were statistically different (Wilcoxon p-value < 2.2e-16).

The entire available edaphic space (Figure 2.3B *all species*) included the 1378 distance values (median = 6.25 ; quantile 0.25 = 4.64 ; quantile 0.1 = 3.46). The intra-specific edaphic niche breadths of *N. rotundifolia* included 528 distance values and was very wide (Figure 2.3B *N. rotundifolia* ; median = 6.48). The median value of intra-specific edaphic niche breadths of *N. cepaeifolia* and *N. corymbosa* were high and included respectively 21 and 10 distance values (Figure 2.3B *N. cepaeifolia* ; median = 5.62 ; *N. corymbosa* ; median = 5.93). The intra-specific edaphic niche breadths of the remaining two species were smaller (**Figure 2**B *N. minima* ; median = 3.88 ; *N. limosellifolia* ; median = 3.1) and included 15 and 1 distance values respectively.

The comparison between the entire available edaphic niche space and intra-specific edaphic niche breadths (measured by the distribution of edaphic distances between sampling sites, among and within species, respectively) revealed that two species showed narrower niches than would be expected by chance (Figure 2.3B). *N. limosellifolia* and *N. minima* exhibited median niche breadths that were lower than the 0.1 quantile and 0.25 quantile of the entire edaphic niche space, respectively. In contrast, the median niche breadths of the remaining three species were found to be comparable to the median of the entire edaphic niche space.

Analyses of all variables between species pairs revealed multiple differences (Figure 2.4 and Table B.3, B.4). Many substrate variables exhibited significant divergence in three of the four species pairs that we studied. In comparison, very few differences in climatic and topographic variables were observed. Among all substrate variables, elemental composition (Si, Al, Ti, Mn, Zn, Pb, Cu) as well as the C/N ratio were the variables that most frequently diverged between species pairs. This observation was consistent across the three pairs *N. limosellifolia/N. rotundifolia*, *N. corymbosa/N.*

cepaeifolia and *N. cepaeifolia/N. minima*, while the pair *N. rotundifolia/N. corymbosa* showed almost no differences.

In comparison, analyses of pairs of main substrate categories revealed differences in most of the variables (Figure B.3 and Table B.3, B.4). The pairs limestone/dolomite and silicates/ultramafic show differences in one and three bulk soil properties variables respectively, while showing differences in most of the elemental composition variables. The pair carbonates/non-carbonates shows strong and significant differences in most of all variables, including NDVI, topography and climate.

2.9 Discussion

We conducted a detailed exploration of the relation between geodiversity (here edaphic and topographic diversity) and cryptic biodiversity in screes across the Alps. Our results reveal a large diversity of edaphic conditions, especially within carbonated rocks. While the variables that structure the observed geodiversity are in agreement with classical knowledge in lithology (*i.e.* carbonated, silicated and ultramafic rocks), (Schollenberger, 1922 ; Yost et al., 2012), we find that the disparities within carbonated substrates are similar or even exceed those observed between silicated and ultramafic substrates. Furthermore, we observe edaphic conditions of scree that show intermediate positions between main lithological classes, forming a continuum between these distinct units (Figure 2.3A), especially between limestone/dolomite and silicates/ultramafic rocks. This finding suggests that using broad lithological types tends to overlook an important part of the substrate diversity experienced by plants. Indeed, an analysis of the edaphic diversity of parapatric species pairs reveal that their edaphic niches are significantly divergent (Figure 2.4). This finding has implications for our understanding of both the current species distribution and their past evolutionary history. By focusing on variables presumed to impact plant physiology, we demonstrate that species delimitation within this cryptic group is associated with contrasting elemental composition (including substrate toxicity). Overall, we discuss the significance of geodiversity in shaping Alpine biodiversity, but also the challenges associated with converting broad-scale lithological knowledge into meaningful edaphic categories.

2.9.1 Scree plant distributions are linked to local edaphic conditions

The role of substrate in plant species distribution and divergence has been demonstrated in a number of studies (Alvarez et al., 2009 ; Anacker & Strauss, 2014 ; Ellis & Weis, 2006 ; Harrison & Rajakaruna, 2011 ; Parisod, 2022 ; Smyčka et al., 2022 ; Yost et al., 2012). However, while the significance of large-scale geodiversity has been shown, the importance of fine-scale geodiversity has been overlooked for plants (Baythavong, 2011), or for soil microfauna and bacteria (Ettema, 2002 ; Rousk & Bååth, 2007). By conducting a detailed analysis of the local geodiversity in Alpine screes, we recover the traditional lithological classes (i.e. carbonated, silicated and ultramafic rocks ; Figure B.2) that are used for the classification of vegetation (Aeschimann et al., 2013 ; Giupponi et al., 2023). However, we reveal that the substrate conditions form a continuum along these lithological units, with some sites showing intermediate conditions (Figure 2.3A). This observation highlights the disconnection between the simplified lithologies and the effective conditions experienced by plants.

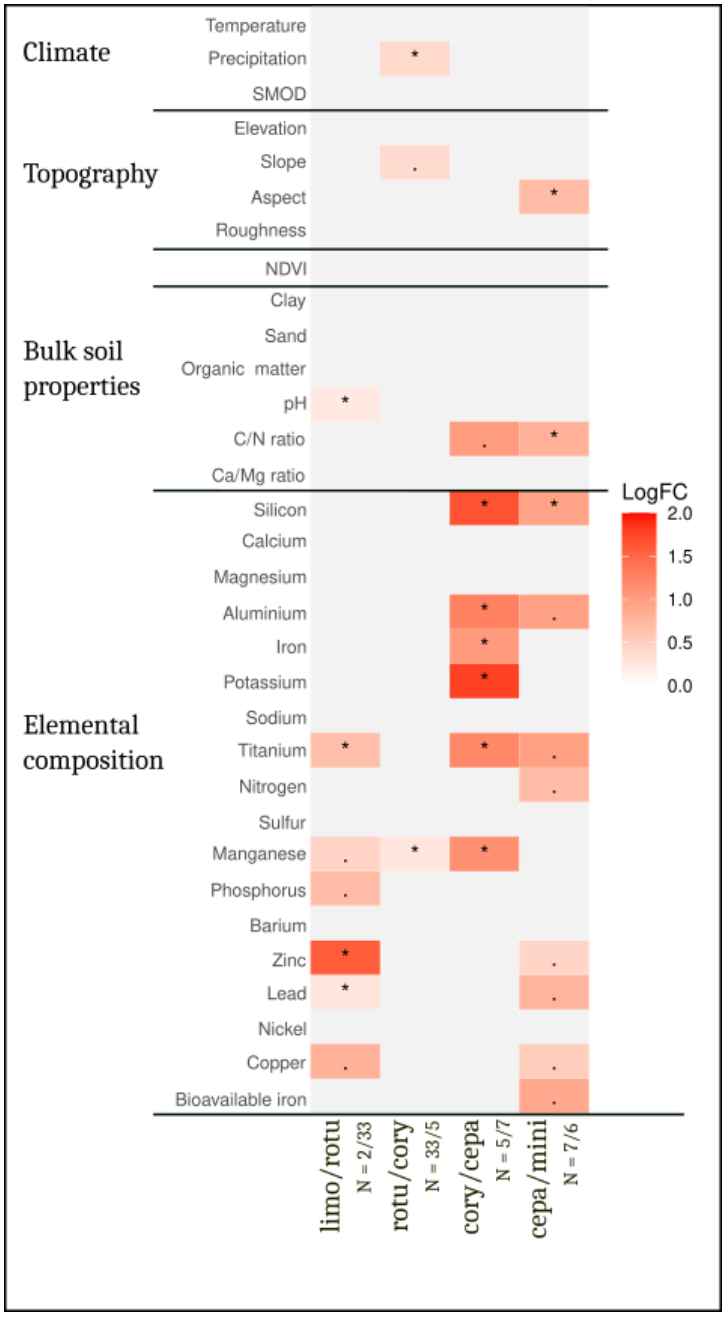


FIGURE 2.4 – Environmental variables comparisons. The four columns show comparisons among species pairs (*N. limosellifolia/N. rotundifolia*; *N. rotundifolia/N. corymbosa*; *N. corymbosa/N. cepaeifolia*; *N. cepaeifolia/N. minima*), with number of sites precise below. Each line presents results for a different variable. Colour corresponds to the scale of difference, calculated as the logFC. Variables within elemental composition are listed in descending order. Only comparisons with a Wilcox test p-value < 0.1 are shown. The p-values and the logFC are depicted on the figure for each comparison. Significance levels : **=p < .01, *=p < .05 and .=0.1 > p > .05

As an example, by examining numerous variables including elemental composition, we demonstrated that Mg alone is insufficient for distinguishing limestone from dolomite from a plant perspective. Rather, the distinction is better explained by a gradient of nitrogen concentration. Furthermore, we surprisingly discover that the edaphic conditions within carbonates are highly diverse, with on average, differences between carbonated substrates similar to those between silicated and ultramafic sites (Figure B.2, B.3). Consequently, while the distinction in edaphic conditions for plants between silicates and ultramafic substrates is indisputable, our findings demonstrate that the variation between two sites designated as 'carbonates' on a geological map (Donnini et al., 2020) could be even more pronounced. As an example within our study sites, in carbonated substrates, pH can vary from 6.66 to 8.73, organic matter 0.2–4.42% or nitrogen 0.05–0.92%.

One hypothesis of our study was the existence of a link between geodiversity and cryptic biodiversity. Indeed, we find that species are differentiated along environmental variables. By examining the edaphic niches of our five study species, we find that the realised niche of some plant species is much narrower than the available edaphic space. This is the case of *N. limosellifolia* and *N. minima* (Figure 2.3B), which can be considered substrate specialists. While this was expected for *N. limosellifolia*, which is known to be endemic to a unique metamorphic substrate of the southwestern Alps (Burnat, 1892 ; Voisin et al., 2025a), this is more surprising for *N. minima* (Figure 2.3B). Distributed in the Venetian and Julian Alps, *N. minima* indeed appears to avoid the neighboring ultramafic soils (Donnini et al., 2020) and the edaphic conditions occupied by *Noccaea cepaeifolia*, while being separated by only a few kilometres. Consequently, it can be hypothesised that the divergence of these two species from their close relatives is attributable to substrate specialisation (Moore & Kadereit, 2013). This hypothesis is further supported by a comprehensive delineation of the substrate properties and composition, which reveals pronounced edaphic differences between pairs of parapatric species (Figure 2.4, Table B.3, B.4). Indeed, the pairs *N. limosellifolia/N. rotundifolia*, *N. corymbosa/N.cepaeifolia* and *N. cepaeifolia/N. minima* exhibit several differences in their substrate composition, particularly in terms of geochemistry, including nutrient and toxic elements (see below) while climate and topography remain roughly similar.

2.9.2 Substrate nutrients and toxicity, appears to be a limitation for Alpine scree vegetation

The chemical and physical properties of the substrate, as well as the concentration of toxic elements, can be pivotal selective factors influencing plant survival, adaptation and speciation (Rajakaruna, 2018). As highlighted above, different *Noccaea* species have dissimilar edaphic niches, especially in terms of their geochemistry (Figure 2.4, Table B.3, B.4). Indeed, species edaphic niches significantly differ in their essential nutrient composition (Fe, K, N, Mg, P) and C/N ratio. For some nutrients, it has been established that very low concentrations in the substrate are capable of inducing a strong deficit in the development of plant and soil organisms (Bueno de Mesquita et al., 2020 ; Prajapati & Modi, 2012 ; Rout & Sahoo, 2015). This is observed for Fe (Colombo et al., 2014 ; Lemanceau et al., 2009) and K (Blake et al., 1999), with possible interactions with other nutrient uptake processes (Blake et al., 1999 ; Rout & Sahoo, 2015). The average disparities in nutrient content, as measured across species pairs, range from 1.2- to 6-fold (logFC from 0.2 to 1.8 ; Figure 2.4, Table B.3, B.4). While

it is challenging to infer the exact impact of these variations due to the absence of measurements in plant tissues, we can postulate that these disparities may represent strong selective factors that require specific adaptations.

Furthermore, the presence of several toxic elements in high concentrations is observed in many samples. This includes Al, which is observed at a toxic level in one member of two species pairs (*N. corymbosa/N. cepaeifolia*, *N. cepaeifolia/N. minima*). A high Al concentration is known to result in physiological damage and reduction in nutrition, especially in carbonated environments (Mossor-Pietraszewska, 2001 ; Zhao & Shen, 2018). A similar situation is observed for Zn, Pb, Cu and Ti, which have been found to have various negative effects on plant growth and nutrient uptake (Burke et al., 2014 ; Dumon & Ernst, 1988 ; Påhlsson, 1989 ; Zimmer et al., 2024b). Our analyses reveal significant variations that may represent pivotal selective factors. These include a 5 times increase (logFC 1.6) in Zn content observed in the *N. limosellifolia* substrates in comparison to the *N. rotundifolia* substrates, and a 1.5 to 3.7 times increase (logFC 0.4–1.3) in Al, Ti, Zn and Pb levels detected in the *N. minima* substrates relative to the *N. cepaeifolia* substrates. However, how concentrations of these elements vary across screes of the Alps, and the interactions between them in terms of bioavailability remain unclear. To confirm these hypotheses, further work is needed, focusing on the potential mobility of these elements, which cannot be verified by total content concentration from XRF analysis.

Consequently, the observed differences in the edaphic niches may be attributable to differences in plant's capacity to cope with nutrient deficits, substrate toxicity and the associated limitation in microbial activity (Colombo et al., 2014 ; Delhaye et al., 2024 ; Ettema, 2002 ; Högberg et al., 2017 ; Rajakaruna, 2018 ; Rousk & Bååth, 2007). While it could be expected between two distinct lithological classes, (for example between plants from carbonated and silicated rocks) it is surprisingly also the case within carbonates, as observed between *N. minima and N. cepaeifolia*.

2.9.3 Ecological and geographical factors of coexistence

As shown above, the majority of niche divergence between species is related to substrate (Figure 2.4) while climate and topographic variables that are classically used in biogeography are roughly similar. However, our study system seems to illustrate various conditions of divergence. First, it illustrates ecological divergence with the pair *N. cepaeifolia/N. minima*, from which the only topographic difference (aspect) could be related to the fact that *N. minima* is distributed in the southern margin of *N. cepaeifolia* distribution. This variation could be thus attributed to a difference in capability to manage the hydric demand in these drier conditions, which forces *N. minima* to grow on north-facing screes. Second, our study supports allopatric divergence, allopatric divergence, with the pair *N. rotundifolia/N. corymbosa*, which exhibit minimal substrate differences and small differences in precipitation and slope. This may reflect a difference of local conditions between the relatively wet and smooth conditions of the Western Alps where *N. rotundifolia* grows and the drier and more rugged habitats of *N. corymbosa* in the Central Alps (Voisin et al., 2025a). Third, it highlights ecological and geographical divergences with the pair *N. corymbosa/N. cepaeifolia* which shows many differences in geochemistry, yet does not show narrow realised niches. This could represent an example of two species having large and different realised niches, although their fundamental niche is largely

overlapping.

Overall, the study of the Noccaea species revealed that they exhibit both distribution breaks along the different biogeographic barriers of the Alps and significant variation in the edaphic conditions they grow in. These two speciation factors do not need to be opposed and they actually constitute two different reproductive barriers, geographic and edaphic isolation, which have probably acted together to lead to speciation multiple times within our study group. Nonetheless, the methodology employed in this study, which integrates large-scale measures (*e.g.* climate and topography) with small-scale measures (particularly edaphic factors) suggests a potential synergistic role for geography and edaphic factors in speciation and/or species maintenance within this plant group.

2.9.4 Local conditions versus regional patterns

As substrate is not distributed homogeneously across the Alps (Donnini et al., 2020), observed differences in edaphic niches between species might not stem from differences in their fundamental niches, but rather from differences in their realised niches (Bailey et al., 2017 ; Fernandez-Going et al., 2014). In order to address this potential issue, we selected only parapatric species pairs so that the edaphic conditions experienced by one species should, in theory, be accessible to the second. In addition, we tried as much as possible to have localities covering the complete range of all species, in order to explore the maximum of the variability of available substrates. This methodology allows us to consider that what we are measuring are actually to a large extent differences in fundamental niches. Nonetheless, we are unable to ensure that we have measured the entire niche space (*i.e.* we may have overlooked significant variables), nor the available niche (*i.e.* we have only sampled a limited number of sites per species). We must remain cautious regarding the reduced niche size of *N. limosellifolia* and *N. minima*. Given the extremely limited distribution of *N. limosellifolia*, it can be hypothesised that a significant proportion of its ecological niche has been sampled. However, the collection of additional samples from *N. minima*, particularly from the central region of its distribution, could provide further evidence to validate our results.

It has been posited by some authors that competition and soil physical properties (*e.g.* water retention) play a key role in shaping plant community structure (Nemer et al., 2021). However, plants of the *Noccaea rotundifolia* complex likely experience very low competition since they live in sparsely vegetated sites. We tried to take into account the potential effect of the physical properties of the substrate by measuring its structure and organic matter content. However, given that we do not directly measure water retention, but rather some proxies for it, it is possible that we may underestimate the physical part of the edaphic divergence between species pairs. Despite the documented correlation between bedrock type and water balance (Gigon, 1987 ; Michalet et al., 2002 ; Nemer et al., 2021), particularly between carbonates and silicates (*i.e.* carbonates being generally drier due to their high porosity), further investigation is required to explain if the geodiversity within carbonates that we found, is related to hydrological variation.

We detected only a few small differences in climatic and topographic niches between species pairs, suggesting that edaphic factors are much stronger in shaping species distribution and diver-

gence. This finding indicates that all the study species occupy rather similar climatic and topographic niches. This is intriguing given that variations in precipitation or snow duration do exist. Indeed, given the use of a macroclimate at a 30 arcsec resolution, we could not properly measure microclimat differences which may play an additional role in habitat divergence (Bailey et al., 2017).

Finally, while our results highlight that the selective pressures exerted by the substrate on plants mostly come from its geochemistry, it is difficult to generalize them to alpine plants growing in more developed soils. The focus of this study was directed towards scree habitats, which are characterised by the presence of fine dust predominantly derived from the gelification of parental rocks. As demonstrated by some authors (Ficetola et al., 2024 ; Zimmer et al., 2024b), vegetation significantly influences the evolution of soil conditions. It can be hypothesised that the substantial variation in substrate conditions observed in our study may be diminished throughout the process of pedogenesis, particularly in scenarios where vegetation assumes a dominant role. In this regard, further research is required to ascertain whether the effects of substrate properties and topography on plants become more or less significant with soil development and with an increase in vegetation cover (Hulshof & Spasojevic, 2020).

2.9.5 The substrate diversity of screes as a model for understanding Alpine rocky habitats

Despite focusing on a group of species that exclusively grow on screes, our results have significance to other high-elevation rocky habitats. Firstly, the values of substrate variables that we observed in Alpine screes are consistent with values measured in other studies focusing on screes, rocky grasslands and nival environments (Dumas et al., 2025 ; Kaňa et al., 2023 ; Thuiller et al., 2024 ; Zimmer et al., 2024b). Secondly, the heterogeneity of carbonated substrates is consistent with other studies focusing on the heterogeneity of ultramafic substrates and its consequences for plants in terms of local adaptation, physiological mechanisms of heavy metal exclusion and root traits modifications (Ahatović Hajro et al., 2024 ; Baythavong, 2011 ; Delhaye et al., 2024 ; Harrison & Rajakaruna, 2011). Unfortunately, edaphic and microclimatic variables remain unavailable at spatial scales of tens of meters, while changes may occur at even finer scales (Baythavong, 2011 ; Boucher et al., 2024 ; Ettema, 2002). Consequently, inferring local substrate variables from lithological information (*i.e.* geological maps) appears unfeasible for large-scale analyses, particularly in highly heterogeneous environments such as mountains, where the assignment to lithological classes is significantly complicated by the presence of allochthon rocks (sedimentary rocks made up of debris from older rocks, such as flysch). Notwithstanding the technical limitation of measuring geodiversity, which precludes its use on a large scale, this approach remains a valuable avenue for understanding ecological processes, such as adaptation and speciation within complex groups of plants, micro-fauna and soil biotic interactions (Boucher et al., 2024 ; Casazza et al., 2017 ; Dorey et al., 2024 ; Ettema, 2002 ; Richardson et al., 2014 ; Yost et al., 2012).

In conclusion, we argue that using the concept of geodiversity can improve our understanding of the evolutionary history of species confined to rocky alpine habitats. Despite the limitations previously mentioned, using this concept in other environmental contexts than screes in the Alps, such

as in other mountain regions (*e.g.* the southern European mountains, the Himalayas and the Southern Alps of New Zealand) or other climatic conditions (*e.g.* arctic environments and subtropical mountains), could provide a better understanding of how soil components influence species distribution, isolation and speciation.

Acknowledgments

We thank P. Kirschner, M. Jurietti, C. Ramette, S. Helder, S.H. Alberto, M.S. Deville-Cavellin, N. Tenoux, R. Douzet for sampling. K. Dumas, N. Bonfanti, R. Goury, M.S. Deville-Cavellin, A. Rosa and M. Guéguen gave help for methods and softwares. We would like to thank the Edytem research lab for the XRF measurements. We thank the LECA for internal funding that enabled part of this study. LECA is part of the Recherche Labex OSUG@2020 (IA-10-LABX-0056).

Statements and Declarations

2.9.6 Fundings

C.V. received financial support in the form of a PhD fellowship from the Ministry of Research.

2.9.7 Competing interests

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

2.9.8 Author Contributions

Camille Voisin : Data curation, Formal analysis, Investigation, Visualization, Methodology, Writing – original draft, Writing – review and editing. **Camille Vacher :** Investigation, Writing – review and editing. **Cindy Arnoldi :** Formal analysis, Writing – review and editing. **Julien Renaud :** Data curation, Investigation, Visualization, Writing – review and editing. **Jérôme Poulenard :** Writing – review and editing. **Philippe Choler :** Resources, Supervision, Validation, Writing – original draft, Writing – review and editing. **Florian C. Boucher :** Methodology, Resources, Supervision, Validation, Writing – original draft, Writing – review and editing.

2.9.9 Data Availability

Additional data and information are available on https://noccaea.osug.fr/general. The R script for all analyses is available at https://gitlab.com/voisicam/alpine-screes.



Noccaea limosellifolia (L.) Moench, à fleurs blanches, se développant entre deux rochers couverts de *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., au milieu d'une pelouse écorchée du Mercantour.

CHAPITRE 3

Adaptation édaphique et plasticité phénotypique chez *Noccaea rotundifolia*

Les inférences généalogiques et évolutives reposent sur l'étude et l'interprétation des similitudes et des différences, et la démarche de base n'est ni simple ni évidente.

Gould, Stephen J. *La vie est belle. Les surprises de l'évolution*. Éditions du Seuil, 1991, p. 272

3.1 Contexte

Le travail réalisé dans les deux chapitres précédents a mis en lumière le substrat comme facteur de sélection, d'adaptation et de divergence chez les espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. Cependant, nous n'avons pas mesuré directement l'adaptation locale au substrat, mais plutôt observé les conséquences évolutives qui proviennent de cette adaptation potentielle. En effet, l'adaptation est rarement mesurée directement mais elle est le plus souvent estimée avec des proxies (Kawecki & Ebert, 2004) comme la distribution des espèces (Angert & Schemske, 2005), leurs traits fonctionnels (Mazer et al., 2022) ou la modélisation de la démographie et des flux de gènes passés (Wadgymar et al., 2022).

Néanmoins, il existe une méthode expérimentale pour mesurer directement l'adaptation locale : la transplantation réciproque (Angert & Schemske, 2005 ; Favre et al., 2017 ; Mazer et al., 2022). Il s'agit "*d'une expérimentation qui compare la valeur adaptative (= fitness) de deux ou plusieurs populations établies réciproquement dans chacun de leur environnement d'origine*" (Wadgymar et al., 2022). La valeur adaptative désigne la capacité d'un individu à survivre et à se reproduire, dans un environnement donné. Il s'agit donc de mesurer, en conditions contrôlées ou semi-contrôlées, des traits qui reflètent la survie et la fécondité des individus dans leur environnement d'origine et dans un environnement étranger. Kawecki et Ebert (2004) ont synthétisé l'interprétation des résultats potentiels dans ce type d'expérimentation. En mesurant la valeur adaptative de deux populations, sur leur substrat d'origine et sur le substrat étranger, on s'attend à observer, en cas d'adaptation locale, une valeur adaptative plus élevée des individus sur leur substrat que des individus sur un substrat

étranger (et *vice versa*). Si la valeur adaptative ne suit pas cette hypothèse, alors cela peut être dû à de la plasticité phénotypique (la capacité d'un génotype à s'exprimer différemment dans différents environnements, aussi appelée acclimatation dans le domaine de la culture végétale) ou à la différence de qualité des deux environnements (DeMarche et al., 2016). Ainsi, ce type d'expérimentation permet de différencier les effets de l'adaptation, de la qualité de l'environnement et de la plasticité phénotypique en fonction des différences de valeur adaptative observées (Baythavong, 2011 ; DeMarche et al., 2016), (Figure 3.1).

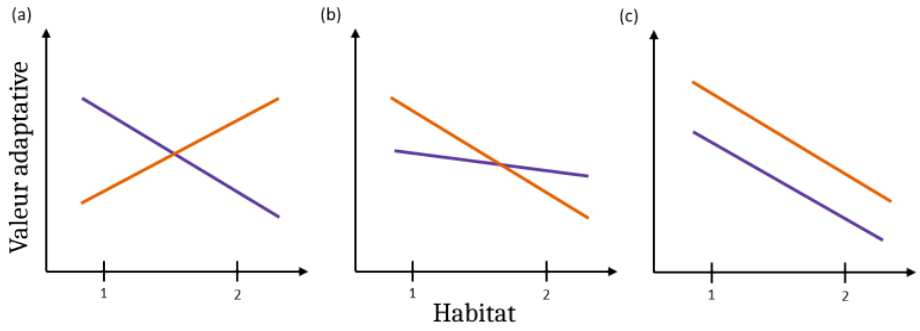


Figure 3.1 – Résultats potentiels d'adaptation locale ou de plasticité phénotypique en fonction de la valeur adaptative de deux populations. Les cas (a) et (b) révèlent une adaptation locale, chaque population présentant une valeur adaptative plus élevée dans son propre environnement que la population étrangère. Le cas (c) révèle une diminution de la valeur adaptative pour les deux populations dans l'habitat 2, suggérant des conditions plus sélectives. La population orange présente une valeur adaptative toujours plus élevée, ce qui pourrait s'expliquer par de la plasticité phénotypique.

Dans ma thèse j'ai réalisé une transplantation réciproque en jardin commun entre six populations de l'espèce *Noccaea rotundifolia* et leurs sols associés (voir données ci après). Nous pensions au départ comparer ici deux (voir trois) espèces différentes. Cependant, la mise à jour de la systématique du chapitre 1 (Voisin et al., 2025a) a montré que les taxons décrits sur calcaire, silice ou serpentine appartenaient à une même espèce, transformant cette expérimentation en une mesure de l'adaptation locale en intra-spécifique. Néanmoins, cette expérimentation permet de répondre à plusieurs questions en se focalisant non plus sur une divergence entre espèces établies, mais plutôt sur les premiers stades de divergence adaptative au sein d'une espèce : (i) observe-t-on de l'adaptation chez *Noccaea rotundifolia* sur les substrats des différentes classes lithologiques (silicates, carbonates et ultramafiques) ? (ii) observe-t-on un gradient d'adaptation et de divergence entre ces classes lithologiques, et au sein de celles-ci, en comparant plusieurs sols appartenant à chacune d'entre elles ?

Ainsi, mesurer explicitement une adaptation nous permettrait de confirmer le rôle de la chimie et de la qualité du substrat dans la divergence mis en avant dans le chapitre 2, et d'éclairer les facteurs et processus de divergence adaptative au tout premier stade de la spéciation.

3.2 Détail des données et résultats principaux

L'expérience de transplantation réciproque étant encore en cours au moment de l'écriture de ce manuscrit, les résultats présentés ici sont préliminaires. En effet, l'expérimentation va prendre fin en

octobre 2026 et certaines données, comme le nombre de graines ou la biomasse sèche des individus, ne sont donc pas encore disponibles. Néanmoins, des mesures préliminaires nous permettent tout de même de commencer à étudier les réponses adaptatives ou plastiques des populations mises en culture.

3.2.1 Données

Le chapitre 3 se base sur une expérimentation de transplantation réciproque en jardin commun, où une seule variable (le substrat) a été manipulée pour tester explicitement l'adaptation au substrat chez *Noccaea*, les variables climatiques n'ont pas été modifiées, et les contraintes hydriques ont été réduites au maximum. Pour ce faire, j'ai collecté plusieurs centaines de graines et environ 30 kg de sol dans six populations de *Noccaea rotundifolia* des Alpes françaises, issues respectivement de deux sols carbonatés (Mont Chaberton dans le massif des Cerces et Grande Moucherolle dans le massif du Vercors), deux sols silicatés (le Nid d'Aigle dans le massif du Mont Blanc et Dôme des petites Rousses dans le massif des Grandes Rousses) et deux sols ultramafiques (dans notre cas, de la serpentine ; Chamrousse dans le massif de Belledonne et le col de la Noire dans le Queyras), (Figure 3.3). Des graines récoltées dans chaque population ont été semées dans leur substrat d'origine ainsi que dans trois autres substrats, un de chaque type lithologique. Cela signifie par exemple pour une population originaire d'un substrat carbonaté, un semis dans les deux substrats carbonatés (son substrat d'origine et l'autre substrat carbonaté), dans un substrat silicaté et dans un substrat ultramafique. Pour limiter l'impact de facteurs non mesurés sur la croissances et la survie des plantes, cette expérimentation a été réalisée au jardin du Lautaret, à 2100 mètres d'altitude, dans des conditions climatiques proches de la niche de cette espèce. Au total, 464 pots ont été réalisés avec succès dans les serres de l'Université Grenoble Alpes durant le printemps 2023, avant d'être mis en place au jardin du Lautaret, incluant 24 conditions expérimentales différentes (6 populations d'origine x 4 substrats) et entre 6 et 26 réplicats par condition (Figure 3.2).

Huit traits ont été mesurés sur les plantes en culture pour estimer leur valeur adaptative (ou *fitness*), c'est à dire la survie et la reproduction. La longueur de la tige, la taille de la rosette, le nombre de feuilles et le nombre de rosettes ont été mesurés comme proxies de la biomasse, car cette dernière sera mesurée à la fin de l'expérimentation. Pour les mêmes raisons, le nombre de fleurs, d'inflorescences et de fruits ont été choisis comme proxies de la production de graines. Enfin, la mortalité a été comptabilisée à la fin de chaque saison de croissance.

3.3 Résumé

J'ai choisi d'écrire ce chapitre sous la forme d'un article en anglais, néanmoins, il reste dans une version très préliminaire. Les résultats présentés sont issus des données intermédiaires de l'expérimentation et attendent une éventuelle confirmation avec les mesures finales fin 2026. Mais, bien que cet article soit dans un stade peu avancé, il est tout de même intéressant de noter que des grandes lignes en ressortent.

Alors que les chapitres un et deux ont amené plusieurs pistes de réponse concernant l'adaptation



FIGURE 3.2 – Illustration des différentes étapes de l'expérimentation de transplantation réciproque en jardin commun. De gauche à droite et de haut en bas : Semis et tests de germination dans les serres du jardin du Lautaret (Grenoble, France) ; premières fleurs dans les conditions subalpines du jardin du Lautaret (Hautes Alpes, France) ; fleurs et leur contexte environnemental ; zoom sur quelques pots illustrant les différences de floraison entre individus ; planche de culture lors de la floraison en juillet 2025.

au substrat, les résultats de la transplantation réciproque confirment bien que la classe lithologique des carbonates comprend une diversité bien plus importante que le laisse suggérer son regroupement sous le même nom. Les populations issues des deux substrats carbonatés sont en effet respectivement adaptées à leur substrat d'origine. Bien que d'autres résultats soient contradictoires, la plupart des comparaisons impliquant une lignée issue de sol carbonaté montrent des signes d'adaptation.

3.4 Edaphic adaptation and phenotypic plasticity in *Noccaea rotundifolia*

Camille Voisin[1], Philippe Choler[1], Florian C. Boucher[1]

1 – Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, 38000 Grenoble, France

Keywords : reciprocal tranplant experiment ; substrate ; *Noccaea* ; local adaptation ; fitness.

3.5 Introduction

The process of lineage divergence, which leads to speciation, is the central focus of evolutionary ecology. The majority of research on mountain divergence has been conducted in association with glacial cycles of the Pleistocene and the resultant range shift into refugia (Hughes & Atchison, 2015 ; Kadereit, 2023 ; Smyčka et al., 2022). Nevertheless, recent studies have emphasised the often-overlooked role of ecology in driving lineage divergence through differential adaptation (Favre et al., 2017 ; Seehausen et al., 2014). A variety of approaches have been employed to demonstrate local adaptation among diverse plant groups over a range of geographic locations (Benítez-Benítez et al., 2025 ; Favre et al., 2017 ; Gorospe et al., 2025).

In such scenarios, speciation is the result of adaptation to divergent environments, wherein divergent selection leads to the reduction of gene flow by selecting against hybrids exhibiting lower fitness than each parent species in its own environment (Butlin & Faria, 2024 ; Nosil, 2012). The ecological speciation assumes that divergent selection can promote the rapid evolution of reproductive isolation, with the fast appearance of pre-mating barriers (Jarrett et al., 2025). Nevertheless, despite the extant literature demonstrating the existence of local adaptation (Leimu & Fischer, 2008), it remains challenging to ascertain whether lineage divergence is attributable to this adaptation or alternative intrinsic or extrinsic factors (for example, neutral processes such as genetic drift), (Favre et al., 2017).

Locally adapted lineages are expected to exhibit higher levels of fitness in their native habitats compared to foreign ones (Kawecki & Ebert, 2004). Alternatively, an absence of fitness responses should be considered as a phenotypic plasticity response (DeMarche et al., 2016). In the context of environmental heterogeneity, the hypothesis is that either adaptation or phenotypic plasticity will be favoured depending on whether the migration capacity. If migration capacity is lower than local heterogeneity, the population remains in a stable environment, favoring adaptation. Conversely, if migration capacity exceeds local heterogeneity, the population experiences diverse environments, making phenotypic plasticity more advantageous (Baythavong, 2011). Therefore, the complexity of environmental conditions which could exert selective pressures, such as microtopography, snow cover, edaphic or lithologic local conditions (especially in mountain environments), makes estimating adaptation or plastcity challenging (Jarrett et al., 2025), and often require *in situ* or *ex situ* experimentations.

The reciprocal transplant experiment, in which different populations are exposed to both local and foreign environments, is considered to be an ideal tool for testing for the existence of local adaptation (Favre et al., 2017). The experimental approach of growing populations in different environmental conditions facilitates the exploration of either adaptation or phenotypic plasticity, and allows to control environmental parameters in order to assess which factors exert strong selective pressures. However, the study of adaptation necessitates the measurement of fitness traits that are truly representative of lifetime fitness (Wadgymar et al., 2022). In the context of research involving long-lived organisms, it is imperative that fitness measurements encompasses both survival and reproductive success. However, it should be noted that some authors have proposed that survival alone is a more accurate metric for assessing local adaptation (Wadgymar et al., 2022).

We used a recent systematic revision to assess the presence of local adaptation in *Noccaea rotundifolia* (Voisin et al., 2025a). This species is intriguing regarding substrate adaptation, because, while it appears to be a generalist in terms of substrate, some authors have noted observable phenotypic divergences across different substrates (Enrico & Longo, 2004). In addition, in closely related species, substrate divergences have been observed and hypothesised as potential factors driving speciation. As an example, *N. limosellifolia*, its sister species, occurs in close proximity (a few kilometers), but only on migmatite, a distinct substrate.

In order to test for local adaptation to substrate in *Noccaea rotundifolia*, we conduct a reciprocal transplant experiment involving individuals from six populations from the French Alps growing on a variety of substrates. The fitness performance of 18 pairs was then compared. The sampling procedure involved a selection of two populations from carbonated, silicated and ultramafic substrates, respectively. The fitness of plants was estimated by measuring survival and flower production over a period of two years. We found signals of local adaptation in almost half of all pairwise comparisons. We found that carbonated substrates are different enough to allow local adaptation within carbonated substrates, while it is not the case within silicated or ultramafic ones. Finally, we could not find a strong gradient of adaptation even if populations from carbonated environment seem to grow better on silicated than ultramafic substrates.

3.6 Materials and Methods

3.6.1 Study species and sites

Our study focused on *Noccaea rotundifolia* (L.) Moench, a perennial species from the Brassicaceae family which is restricted to alpine and subalpine screes in the western Alps (France, Italy, Switzerland), (Voisin et al., 2025a). While its close relative *N. limosellifolia* is a substrate specialist, *N. rotundifolia* can be found on various bedrock types, such as carbonated, silicated and ultramafic rocks. Nevertheless, it has been shown that different species of *Noccaea* in the Alps differ in terms of substrate, notably with regard to nutrients and toxic elements. It has therefore been hypothesised that this clade evolved due to geographic isolation and substrate adaptation (Voisin et al., 2025a).

To measure whether *N. rotundifolia* shows signs of adaptation to different substrates, we col-

lected seeds and substrate from six sites during summers and autumns of 2022 and 2023. We have chosen these sites to obtain two populations (and associated substrates) from carbonated, silicated and ultramafic substrates (See Figure 3.3).

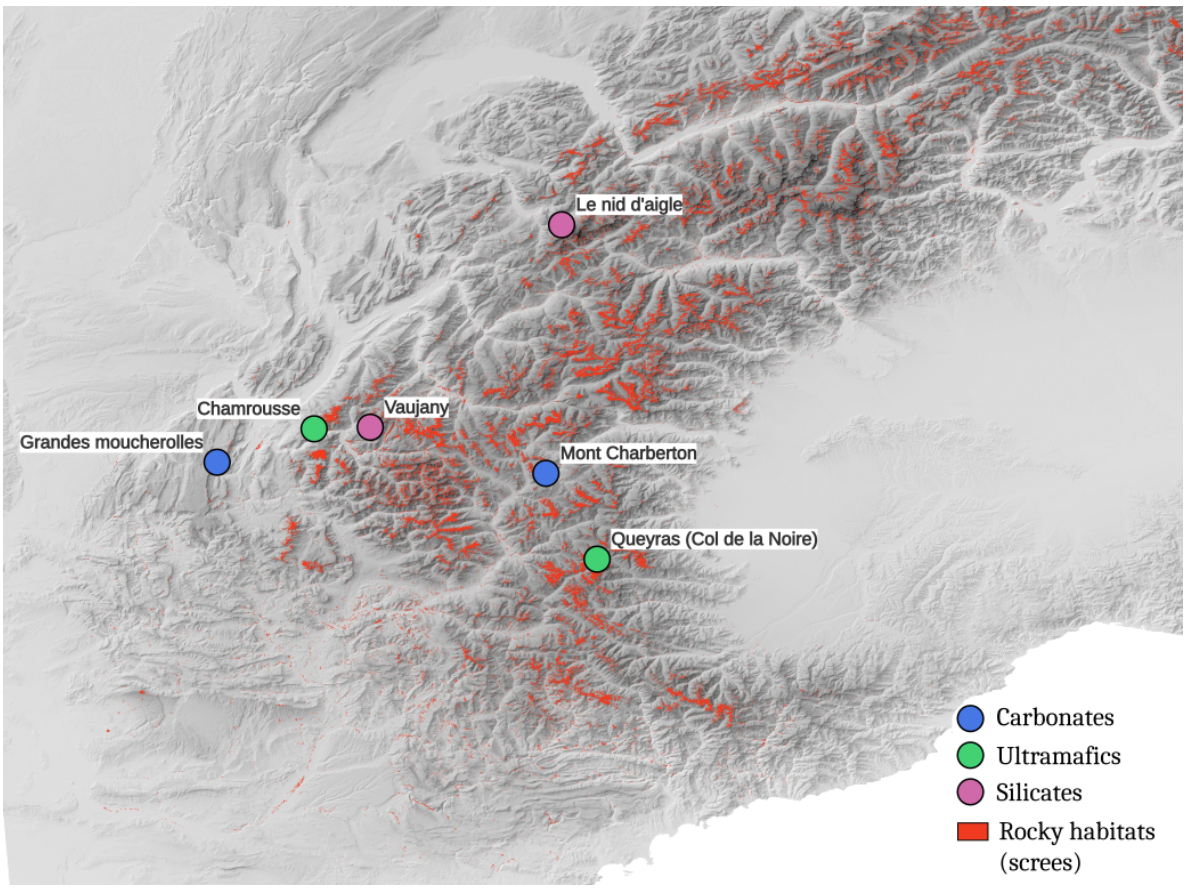


FIGURE 3.3 – Seeds and substrates sampling sites. The six sampling sites are depicted in colours that correspond to lithological classes. The background shows elevation, while the orange areas depict rocky habitats, including alpine scree.

3.6.2 Reciprocal transplant experiment

The reciprocal transplant experiment was designed as follows : we sowed seeds from the six populations into their native substrate, a second substrate of the same lithology and one substrate from each of the other two conditions. For a population originating from a carbonated substrate for example, this would mean sowing seeds on two different carbonated substrates (its own substrate and the other one), one silicated substrate and one ultramafic substrate. Substrates were randomly selected to ensure an equal number of populations on all substrates collected.

In practice, seeds were kept in dry air after sampling. One week before germination, seeds were placed in the refrigerator for vernalisation. Seedlings were sown in March 2024 in an alpine greenhouse (Grenoble, France), under the following temperature conditions : night (18 :00–08 :00) minimum 5 °C, maximum 25 °C ; day (08 :00–18 :00) minimum 15 °C, maximum 25 °C.

To obtain both a germination test and plants for the transplant experiment, 300 seeds were planted in 7 x 7 x 8.5 cm pots for each of the 24 conditions. The number of germinating seeds was counted every week during one month. Then,seedlings were individually transplanted into pots of the same size until the end of May (with 6–26 replicates per condition, depending on germination success). Pots were finally placed in the experimental zone of the Lautaret Garden, in climate conditions similar to those experienced by wild populations (during 1991-2020, the mean number of months without snow was 5, from June to October ; during 2013-2020 the mean temperature during this growing season was 10.2°C), for three years. Additionally, plants were protected with a shade sail during the first month after moving to the experimental zone and with a winter cover during winter. The plants were watered every one or two days during the growing season to reduce drought stress without adding any nutrients. This should overall ensure that the majority of observed effects are attributable to substrate disparities rather than climatic fluctuations.

3.6.3 Fitness measures

Individual survival was scored once a year at the end of the growing season (*i.e.* the beginning of October) over three years. We measured the length of the stem, the size of the rosette, the number of leaves and the number of rosettes as proxies for biomass, and the number of flowers, inflorescences and fruits as proxies for seed production (Table C.1). Destructive measurements above-ground and root biomass and final counts of seeds will be done at the end of the experiment in September 2026.

Individual fitness was calculated as follows :

$$\text{Fitness}_{i,j_k} = P(S_{i,j}) \cdot \sum Repro_{i,j_k}$$

The condition $_{i,j}$ is the population i growing on the substrate j. The fitness of the individual k : $\text{Fitness}_{i,j_k}$ is the survival probability for one condition (population / subtrate) : $P(S_{i,j})$, multiplied by the sum of flowers from each years of this individual : $\sum Repro_{i,j_k}$. Thus, $P(S_{i,j})$ is a constant and collective value for each condition, while $\sum Repro_{i,j_k}$ is an individual measure. Pairwise fitness comparisons between populations were then conducted using a Wilcoxon test of individual fitness within populations. We only compared populations growing on the same substrate.

To determine whether a gradient of adaptation exists along main lithological classes (*e.g.* do population from carbonates substrate exhibits a lower fitness reduction on ultramafic substrate compared to silicates or the opposite ?), we performed Tukey tests across all six populations and compared pairs of populations growing on the same lithological class (*i.e.* carbonates, silicates or ultramafic).

3.7 Results

3.7.1 Germination and survival

Germination tests revealed greater differences between populations than between the substrates. Seeds from the CRS (see the caption of Table 3.1 for population names and localities) had the best germination rate (10–31%), while CDLN and CBT had medium values (10–14% and 6–12%). LNA,

GMO and VJG had low rates (4–8%, 2–3% and 1–3%, respectively).

After measuring germination rate, we transplanted 463 young plants into individual pots, with 6 to 26 replicates (mean = 19) for each of the 24 population x substrate transplant conditions. The mean survival rate after two years was 77.9% across experimental conditions. Three conditions had a survival rate of 100%, while only one condition had a low survival rate of 19% (LNA-CRS ; seeds from silicates of le Nid d'Aigle, growing on ultramafic substrate from Chamrousse).

Germination was found to be correlated with seed origin, while survival was found to be associated with substrate type. Both of these relationships were statistically significant (ANOVA, including all 24 conditions ; $p.val < 10^{-5}$, see also Table 3.1).

Table 3.1 – Transplant conditions, germination rate and survival rate. Conditions of the tranplant experiment with seed and substrate origins (Seed, Substrate), number of replicats per conditions (Replicats), germination rate after one month (Germination) and survival rate after two years (Survival). CBT and GMO (Chaberton and Grande Moucherolle) are two carbonated sites, CDLN and CRS (Col de la Noire and Chamrousse) are two ultramafic sites, LNA and VJG (le nid d'Aigle and Vaujany) are two silicated sites.

Seed	Substrate	Replicats	Germination	Survival
CBT	CBT (Carbonates)	23	0.08	0.913
CBT	CRS (Ultramafics)	22	0.12	0.409
CBT	GMO (Carbonates)	18	0.06	0.667
CBT	VJG (Silicates)	26	0.13	0.923
CDLN	CDLN (Ultramafics)	22	0.14	0.727
CDLN	CRS	20	0.14	0.450
CDLN	GMO	18	0.12	0.833
CDLN	VJG	26	0.10	0.923
CRS	CBT	23	0.19	0.913
CRS	CDLN	22	0.15	0.818
CRS	CRS	21	0.27	0.571
CRS	LNA (Silicates)	18	0.31	0.889
GMO	CBT	15	0.02	1.000
GMO	CDLN	17	0.02	0.706
GMO	GMO	17	0.03	0.882
GMO	LNA	16	0.03	0.938
LNA	CRS	21	0.04	0.190
LNA	GMO	18	0.05	0.722
LNA	LNA	18	0.07	1.000
LNA	VJG	26	0.08	0.962
VJG	CBT	6	0.01	0.667
VJG	CDLN	17	0.02	0.647
VJG	LNA	15	0.03	1.000
VJG	VJG	18	0.01	0.944

3.7.2 Fitness measurements

Fitness varied largely across experimental conditions. When comparing pairs of populations on their local and foreign substrate to test for local adaptation, four pairwise fitness measures showed

a typical pattern of local adaptation, but with low statistical support. We found this signal between the two carbonated substrates (GMO vs. CBT), between carbonates and silicates (GMO vs. LNA), between ultramafic and silicates (CRS vs. LNA) and between carbonates and ultramafic (CBT vs. CRS), (Figure C.1). We found no sign of local adaptation in five conditions (CDLN vs. GMO, CDLN vs. CRS, CBT vs. VJG, LNA vs. VJG and CDLN vs. VJG).

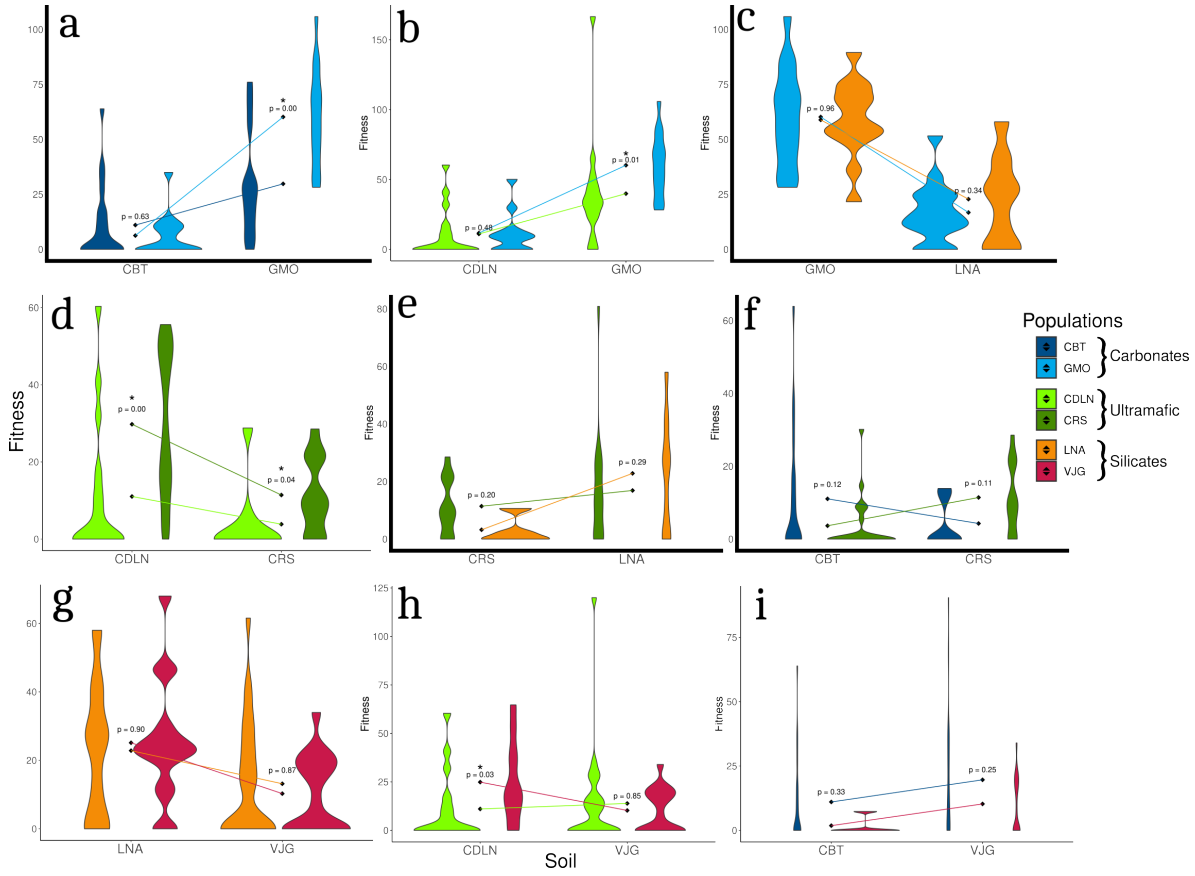


FIGURE 3.4 – Pairwise fitness comparisons from reciprocal transplant experiment. The graphs show the fitness of local and foreign populations on both local and foreign substrates for each of the nine conditions. Colours correspond to the populations (*i.e.* seed origins) while the x-axis represents the experimental substrate conditions. On each graph, the leftmost and righmost violin plots show the fitness of the populations on the local substrates, while the two central plots show the fitness on the foreign substrates. The three graphs on the left show pairwise fitness comparisons between substrates belonging to the same lithological classes. The mean fitness value is indicated by a black dot, and the p-value is shown above. CBT and GMO (Chaberton and Grande Moucherolle) are two carbonated sites, CDLN and CRS (Col de la Noire and Chamrousse) are two ultramafic sites, LNA and VJG (le nid d'Aigle and Vaujany) are two silicated sites. The four comparisons that show signs of adaptation are highlighted with bold lines.

Populations from carbonated substrates showed a slightly higher fitness on silicated substrates compared to ultramafic ones. We observed two opposite trends for populations from ultramafic substrates : while they both showed similar fitness on silicated substrates compared to their native substrates, they had either low or high fitness in carbonated ones. Finally, populations from silicated substrates showed medium fitness on all substrates, except one population which showed high fitness on carbonates.

3.8 Discussion

The reciprocal transplant experiment provided evidences of local adaptation to different substrates in the species *Noccaea rotundifolia*. As anticipated, most of the adaptation signal was detected in comparisons between distinct lithological classes. Despite the extensive literature on adaptation and speciation on ultramafic substrates, no such signals were observed within this substrate type. Surprisingly, the strongest evidence of local adaptation was detected between the two carbonate substrates.

3.8.1 Adaptation in carbonate populations

The local adaptation detected between populations from carbonated substrate (Figure C.1a) corroborates earlier research, which demonstrated that two carbonated substrates can exhibit significantly disparate conditions for plant life (Voisin et al., s. d., accepted). Similar pattern of adaptation might also have been expected between the two populations from ultramafic substrates, given that the litterature on serpentine (a classic ultramafic substrate), often highlights the role of these heterogeneous environmental conditions as drivers of local adaptation and speciation (Baythavong, 2011 ; Harrison & Rajakaruna, 2011 ; Kazakou et al., 2008 ; Yost et al., 2012). Conversely, our findings indicate that local characteristics of ultramafic substrates are homogeneous across diverse geographical locations. This is in line with our previous work (Voisin et al., s. d., accepted), where we found that the diversity of edaphic conditions (including chemical and physical soil properties) was greater within carbonates than within silicated or ultramafic substrates. However, this does not imply that ultramafic substrates do not exert strong selective pressure on plants, it rather suggests that the selective pressure is similar accross different ultramafic sites.

In the four pairs containing carbonated populations, two exhibited clear local adaptation, one exhibited a potential adaptation, and one exhibited no sign of local adaptation (Figure C.1). It is evident that carbonated substrates exert strong selective pressures on plants, resulting in costs in foreign environments (Dorey et al., 2024 ; Nemer et al., 2021 ; Smyčka et al., 2022), we also find adaptations between the ultramafic and silicated substrates of the CRS and LNA populations. In extreme environments such as alpine screes, the cumulative stress conditions resulting from both climatic and physico-chemical factors could require specific adaptations to allow survival, growth and reproduction. As we found signals of local adaptation in half of all paiwise comparisions, we hypothesise that the phenotypic plasticity of generalist populations may be insufficent to allow colonisation and survival (Palacio et al., 2007). In this view, all populations must be adapted to occur.

All pairwise comparisons involving the population VJG from the Grandes Rousses massif (Hautes Alpes, France) with other populations show no sign of local adaptation (Figure C.1). This may be attributable to the local environmental context, given the complexity of the lithology in this area. Notably, a population of *Noccaea rotundifolia* is found in close proximity on carbonated deposits (dolimite) and is phylogenetically closely related to VJG (Voisin et al., 2025a), (in Voisin et al. (2025a) the two populations are VJG and VJD). It can be hypothesised that the presence of this population facilitates gene flow, which may either hinder adaptation by introducing maladaptive alleles or enhance genetic

diversity through adaptative gene flow (Jarrett et al., 2025 ; Rajakaruna, 2018).

3.8.2 Divergence in growth strategy

While our objective was to observe fitness patterns directly, we encountered findings of interest with regard to germination and survival rates. Indeed, a correlation was observed between survival rates and substrates, while germination rates were more strongly associated with seeds origins. It appears that this emphasises the existence of divergent life strategies that are associated with native environmental conditions. Indeed, we observed that seeds from ultramafic origins were smaller and exhibited a higher germination rate (C. Voisin, personal observation). This is in line with studies showing that, in the presence of phytotoxic elements such as those found in ultramafic soils, plants tend to invest more resources in seeds production (Gan et al., 2013). Conversely, seeds from individuals growing on carbonated substrates exhibited increased size and a reduced germination rate. As larger seeds contain more ressources and are known to require longer to germinate, these results could support the hypothesis that populations from carbonated substrates have evolved divergent growth strategies in response to local conditions, with slowed germination and increased seeds production to counteract the elevated risk of drought (Fernández-Pascual et al., 2021 ; Notarnicola et al., 2023).

We measured germination rate over the course of one month. It can be argued that the obtained germination rate may underestimate the germination of seeds that have a slow germination strategy, where seeds have more provision but take more time to germinate (Turnbull et al., 2012). As the same vernalisation conditions have been imposed on all seeds, and they all grow in climates that are relatively similar (Voisin et al., s. d., accepted), it can be assumed that the difference in germination is only linked to adaptation.

Finally, although further validation is required, the present study found that survival was, in general, lower in ultramafic substrate for all populations. This finding supports the hypothesis that such environments are highly stressful for plants due to the presence of heavy metals and low nutrient content (Baythavong, 2011 ; Harrison & Rajakaruna, 2011 ; Kazakou et al., 2008). Furthermore, it was observed that the majority of individuals producing a high number of flowers were cultivated on a carbonated substrate from GMO (11 out of 15 individuals with more than 90 flowers). However, several of these individuals died after fructification. This may also be attributable to a disparity in life strategy, whereby plants growing on substrates with limited water storage or arid conditions exhibit increased seed production, yet have diminished longevity (Notarnicola et al., 2023 ; Wu et al., 2013).

3.8.3 Adaptation gradient and perspective

We did not detect a significant adaptation gradient across lithological classes, except for a minor trend observed in the two populations originating from carbonated substrates. Indeed, while populations from carbonates exhibit different fitness responses to local or foreign carbonates, their fitness is consistently higher on silicated than on ultramafic substrates (GMO and CBT populations,

Figure C.1). This finding lends supports to the physical hypothesis that plants originating from carbonates are adapted to nutrient scarcity and drought stress but possess limited competitive capacity. According to this hypothesis, silicated substrates do not require specific adaptations, instead they are characterised by high levels of competitiveness (Nemer et al., 2021), a factor not accounted for in our experimental design. In contrast, ultramafic substrates impose selective pressures through phytotoxic elements that directly affect plant growth in a similar way, regardless of their location. This distinction may explain the minor trend observed in our study.

The two populations from silicated substrates do not exhibit adaptive gradients, since their fitness trends on other substrates are opposite. This pattern also applies to the two ultramafic substrate populations. This phenomenon may be attributable to a multitude of unmeasured factors, including competition and local microclimates (Delhaye et al., 2024 ; Palacio et al., 2007). As we cultivated individual plants in each condition, we also removed any positive interaction that could play a role in the growth of plants from alpine screes (Callaway et al., 2002 ; Giupponi et al., 2023). Furthermore, we may have modified the microbial activity in the ground by moving substrate from the mountain to the experimental garden, which could affect the observed signal (Casazza et al., 2017 ; Ohler et al., 2023).

Finally, further work will be conducted to include a biomass measure, above and below ground, as a proxy for longevity, in order to provide a better overview of the potential fitness. This may result in the detection of additional signals, which are not currently visible.

To conclude, regarding *Noccaea rotundifolia*, carbonated substrates appear to harbor a high level and diversity of seletive pressures, compelling populations to evolve local adaptatations. While ultramafic substrates also exert such pressures, as anticipated, adaptive responses within this lithology seem to be more uniform compared to those observed in carbonates. The differencial fitness observed between local and foreign environments may limit the colonisation ability of non-local populations and, more broadly, reduce gene flow between adapted and non-adapted popualtions. Given that *N. rotundifolia* and its closely related species are hypothesised to have diversified through ecological speciation driven by substrate adaptation, the local adaptation documented here could represent either an initial step along the speciation *continuum* or the residual divergence of multiple adapted lineages that have since merged.

Acknowledgments

We would like to thank M. Deville-Cavellin, C. Vacher, C. Georges and the staff at the Lautaret Garden for their help with installing, measuring and maintaining the experiment. We are grateful to M. Deville-Cavellin for her assistance with statistical methods. Some of the work presented here benefited from the infrastructure and expertise of the Jardin du Lautaret – UAR 3370- UGA/CNRS. We would like to thank the Edytem research lab for the XRF measurements. We thank the LECA for internal funding that enabled part of this study. LECA is part of the Recherche Labex OSUG@2020 (IA-10-LABX-0056). C.V. received financial support in the form of a PhD fellowship from the Ministry

of Research.

Statements and Declarations

3.8.4 Competing interests

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

3.8.5 Author Contributions

Camille Voisin : Data curation, Formal analysis, Investigation, Visualization, Methodology, Writing – original draft, Writing – review and editing. **Philippe Choler :** Supervision, Validation, Writing – review and editing. **Florian C. Boucher :** Methodology, Resources, Supervision, Validation, Writing – original draft, Writing – review and editing.

3.8.6 Data Availability

The R script for all analyses is available at https://gitlab.com/voisicam/transplant_experiment.



Noccaea rotundifolia (L.) Moench, pollinisé par un syrphe (*Eristalis tenax*) dans les micaschiste des grandes Rousses, Vaujany, France (photographie M. Deville-Cavellin).

CHAPITRE 4

Survie de la flore Alpine pendant les périodes glaciaires : la géodiversité des refuges importe autant que leur emplacement

It is very unlikely that the purely genetic processes of mutation pressure and random fixation cause changes of a sufficiently high order [...] to hold any sizable gene flow in check. It maybe different with selection pressure

Mayr, E. (1947). Ecological factors in speciation. *Evolution*, p. 268

4.1 Contexte

Les trois chapitres précédents ont permis de mettre en lumière le rôle conjoint de la géographie, des cycles glaciaires et de la géodiversité comme facteurs favorisant la spéciation dans la flore des Alpes. Cela nous a conduit à proposer un scénario plus global de spéciation en milieu de montagne. Alors que le maintien de la richesse floristique en montagne, induite par la coexistence des espèces dans un même environnement, est un phénomène bien étudié et connu aujourd'hui ce n'est pas le cas de la spéciation. En effet, la coexistence est vue comme étant due à la la richesse de niches disponibles, ce qui permet aux espèces de ne pas être en compétition pour une même ressource ou un même espace. En revanche, les phénomènes de spéciation à l'origine de cette richesse ne sont pas pensés ou étudiés suivant un même angle en fonction des régions du monde.

Une partie de la littérature, notamment celle des Alpes et des montagnes Nord Américaines, se focalise plutôt sur l'aspect géographique, c'est à dire l'isolement de populations pendant les périodes glaciaires comme étant le facteur principal de spéciation en montagne. La littérature dans les Andes, quant à elle, se concentre davantage sur le rôle des facteurs dynamiques et cycliques dans la divergence, l'alternance contraction/expansion étant alors le facteur dominant de la spéciation. Enfin, de plus en plus d'exemples mettent en lumière le rôle de l'écologie et particulièrement des différences édaphiques dans la divergence et la spéciation, surtout dans les Alpes, mais également dans les montagnes africaines.

Ces trois processus restent ainsi le plus souvent étudiés séparément et rarement à l'échelle globale. Pour autant, ils ne sont pas indépendants comme j'ai pu le montrer durant ma thèse. J'ai donc tenté de mettre en synergie ces trois grands processus dans un cadre explicatif plus global sous la forme d'un scénario général de spéciation en milieu de montagne. En particulier, l'enjeu a été de ré-évaluer le rôle de la géodiversité sur l'origine et la persistance de la spéciation de la flore alpine.

Ce chapitre met en avant le rôle de la géodiversité, définie comme l'hétérogénéité édaphique/lithologique et topographique, comme ayant amplifié les cycles glaciaires du Pléistocène en accélérant les divergences de lignées par la sélection naturelle. D'un côté, les cycles glaciaires ont forcé les espèces à trouver refuge dans des zones nouvelles et isolées les unes des autres, entraînant ainsi de la divergence par des processus neutres comme la dérive génétique. D'un autre côté, les conditions locales nouvelles ont induit, en fonction de la géodiversité, des pressions de sélection divergentes, favorisant la divergence adaptative. Comme ces deux phénomènes agissent en parallèle, et de manière répétée durant chaque cycle glaciaire/interglaciaire, le scénario proposé suggère que la synergie entre la géodiversité et les cycles glaciaires facilite la spéciation dans les montagnes tempérées, et participe à la compréhension de l'origine de la biodiversité actuelle de ces montagnes.

4.2 Box 3 : Spéciation et dynamique des paysages adaptatifs

4.2.1 L'alternance allopatrie-sympatrie ou *pump effect*

L'alternance des cycles glaciaires/interglaciaires du Pléistocène a eu pour conséquence directe pour les espèces alpines une oscillation entre phases de connexion et d'isolement des différentes lignées. Ces cycles sont considérés comme des "*species pump*" ou *pump effect* si ils favorisent la diversification, ou à l'inverse comme des "*species trap*" si ils favorisent plutôt l'extinction (Haffer, 1997 ; Muellner-Riehl, 2019 ; Muellner-Riehl et al., 2019). Cette alternance a eu des effets multiples sur la migration et le flux de gènes, et plus généralement sur la spéciation et l'extinction (Weigelt et al., 2016). À chaque cycle de l'oscillation, les lignées ont pu être isolées dans des zones géographiques aux conditions différentes, ou au contraire, mises en contact avec d'autres lignées déjà différenciées. En cas de contact, deux lignées peuvent soit fusionner, soit conserver leur intégrité à condition que la divergence soit suffisamment importante (Butlin & Faria, 2024).

La divergence entre ces lignées peut être de plusieurs natures. Elle peut être neutre, grâce à l'accumulation de mutations, la fixation ou l'élimination d'allèles par dérive génétique. Avec cette divergence, des incompatibilités génétiques peuvent apparaître par hasard, rendant les hybrides moins performants que leurs parents. Dans ce cas, les hybrides seront contre-sélectionnés par un processus appelé renforcement : les individus qui ne s'hybrident pas produiront des descendants plus féconds, favorisant le transfert de leurs gènes (Nosil, 2012). Mais cette divergence peut aussi être adaptative lorsque les lignées ont évolué sous des pressions de sélections divergentes, ce qui a favorisé l'acquisition d'adaptations génétiques. Seuls les hybrides possédant, par chance, des fragments du génome avantageux présenteront une valeur adaptative élevée dans l'environnement d'un des deux parents, les autres étant contre-sélectionnés. Dans ce cas, du moins dans un premier temps, un flux de gènes adaptatifs peut apparaître permettant l'échange d'allèles avantageux ce qui augmente la spécialisation des lignées en favorisant leurs niveaux d'adaptation respectifs.

L'oscillation climatique lors des cycles successifs, leur offre plusieurs chances de spécialisation et plusieurs chances de renforcement ou de flux de gènes adaptatifs (Aguilée et al., 2011 ; Aguilée et al., 2012 ; Flantua et al., 2019 ; Gillespie & Roderick, 2014).

Durant chaque cycle, des lignées différentes au sein d'une même espèce vont être isolées. Elles vont alors diverger et acquérir une diversité génétique unique (Aguilée et al., 2012 ; Flantua et al., 2019). Dans ce sens, j'ai étudié l'histoire évolutive d'une espèce de primevère, *Primula vallis-gaudemarica sp. nov.*, que je ne développerai pas durant ce manuscrit de thèse, mais qui illustre ce phénomène, où une lignée s'est isolée durant les cycles glaciaires, puis s'est fait introgresser par une espèce se développant dans son environnement proche, sans pour autant s'homogénéiser (Voisin et al., 2023). En l'absence d'homogénéisation, la diversité globale va donc augmenter durant chaque cycle car chaque lignée isolée va accumuler de la divergence génétique. De plus, grâce à l'adaptation locale, les lignées restent, au moins en parti, isolées dans des environnements différents et ne vont être en contact que dans des zones hybrides, considérées comme relativement stables dans le temps, où le flux de gènes est présent mais ne se propage pas dans le reste de l'aire de distribution (Hewitt, 1996). Le *pump effect*, est ainsi perçu par certains, comme entraînant des épisodes de diversifications intenses, pouvant aboutir à de multiples radiations évolutives, comme illustré dans les Páramos (Flantua et al., 2019). À l'inverse, des changements d'environnement lents ou inexistants devraient favoriser le conservatisme de niche, empêchant ainsi la divergence (Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Madriñán et al., 2013 ; Pouchon et al., 2018).

4.2.2 Synergie entre deux modes de spéciation

La spéciation due à des facteurs écologiques est considérée comme rapide à se mettre en place, mais elle est assez sensible au flux de gènes, et peut être réversible rapidement en cas de contact secondaire (Nosil et al., 2009 ; Seehausen et al., 2014). La spéciation écologique, pour fonctionner, implique donc au moins pour un temps de l'isolement reproductif fort, comme par exemple de l'isolement géographique (Butlin & Faria, 2024). Ainsi, allopatrie et écologie jouent un rôle nécessairement synergique. De plus, l'isolement géographique dans deux régions différentes implique presque toujours un certain degré de différence écologique (Sobel et al., 2010).

La fragmentation des espèces due aux cycles glaciaires modifie les conditions environnementales locales auxquelles elles sont confrontées ainsi que les conditions avoisinantes. Les lignées isolées se retrouvent donc dans des conditions différentes (Badgley et al., 2017). Une fois débutée, la divergence écologique va favoriser et renforcer les processus de spéciation allopatrique en modifiant les zones potentiellement accessibles par les lignées adaptées à de nouvelles conditions écologiques (Jarrett et al., 2025). La divergence génétique causée par la dérive génétique et celle due à la sélection vont s'additionner entre les lignées isolées (Aguilée et al., 2011 ; Stein et al., 2014). De plus, l'adaptation va contraindre le déplacement des lignées durant les périodes interglaciaires, modifiant les routes de colonisation en fonction des adaptations acquises et maintenant ces lignées dans des régions distinctes. Par exemple, si une lignée typique des éboulis se retrouve adaptée à pousser dans des prairies écorchées, elle n'occupera plus le même habitat que les autres lignées proches, ce qui va ajouter un isolement reproductif supplémentaire appelé "*isolement écogéographique*" (Butlin & Faria, 2024 ; Sobel et al., 2010).

La spéciation due à des processus d'adaptation est donc rapide à initier, mais rarement complétée par l'action unique de la sélection divergente (Aguilée et al., 2011). Elle nécessite le maintien de la divergence, par la réduction du flux de gène, qu'il soit dû à de l'isolement géographique et/ou

du renforcement (*i.e.* contre sélection des hybrides présentant une valeur adaptative inférieure aux parents), (Aguilée et al., 2011). Un point important pour permettre ce maintien est ainsi le temps passé par les lignées en allopatrie et la durée des contacts secondaires (Aguilée et al., 2011). Le modèle le plus favorable étant des phases en allopatrie assez longues et des phases de contact secondaire courtes et progressives (Aguilée et al., 2011).

Ainsi, la diversification résulte de l'effet cumulé de l'isolement géographique (et de la dérive génétique associée), de la divergence écologique et des processus de réduction du flux de gènes lors des contacts secondaires (Aguilée et al., 2012). L'effet principal des cycles glaciaires sur la divergence peut être finalement vu comme étant la rencontre des lignées avec des conditions écologiques locales variées (Hewitt, 1996).

4.2.3 Compromis entre homogénéisation et divergence

Lors d'un contact secondaire, deux lignées divergentes vont recommencer à échanger des gènes et vont tendre à fusionner à nouveau. Pour autant, si la divergence est importante et qu'elle est en partie due à des processus d'adaptation, alors la sélection peut favoriser d'autres formes supplémentaires d'isolement reproductif regroupées sous le terme de couplage adaptatif (Butlin & Faria, 2024 ; Givnish, 2010). Ce terme rassemble ainsi les processus de renforcement, de déplacement de niche, d'apparition de nouvelle lignée hybride ou encore de flux de gènes adaptatifs. L'ensemble de ces processus participent à favoriser la divergence écologique (Givnish, 2010).

En prenant en compte ces phénomènes, dès lors qu'il y a de l'adaptation, la sélection opère contre les migrants, que ce soit directement au niveau des individus (par exemple, lorsque les immigrants ou les hybrides ne sont pas adaptés à l'environnement local), soit au niveau de certains gènes (par exemple, lorsque un gène d'adaptation à un environnement est désavantageux dans un autre), (Butlin & Faria, 2024). Ainsi, l'hybridation lors des contacts secondaires n'est plus uniquement vue comme un processus de d'homogénéisation mais plutôt un processus d'échange de gènes, permettant d'augmenter le potentiel adaptatif, de transmettre des gènes avantageux. Cet échange de gènes favorise alors l'adaptation des lignées, ce qui devrait augmenter d'autant plus la sélection contre les génotypes non adaptés et ainsi maintenir ou favoriser l'isolement (Flantua et al., 2019 ; Gillespie & Roderick, 2014 ; Givnish, 2010). Par exemple, l'hybridation permet de produire des phénotypes vivant en dehors de la niche des parents, ce qui augmente la variabilité génétique globale (Givnish, 2010).

Néanmoins, comme la sélection stabilisante existe également dans la nature et qu'elle représente potentiellement la forme de sélection la plus courante, de nombreuses lignées ont probablement divergé mais ont ensuite fusionné ou se sont éteintes depuis (Aguilée et al., 2011 ; Rosenblum et al., 2012). Ce phénomène, décrit sous le concept de spéciation éphémère réconcilie différentes visions, en considérant la spéciation comme un phénomène commun et très rapide, mais aboutissant la plupart du temps à l'extinction de l'espèce divergente (Rosenblum et al., 2012).

Enfin, il est à noter que les cycles glaciaires, qui favorisent d'abord l'isolement puis les contacts secondaires, peuvent également favoriser l'extinction en limitant la niche disponible et en réduisant la taille des populations, et ainsi agir comme un 'tamis évolutif' sur la biodiversité (Testolin et al., 2021).

4.3 Résumé

Les montagnes sont considérées comme des points chauds de biodiversité, caractérisées par des niveaux élevés d'endémisme résultant d'événements de spéciation récents et fréquents induits par les cycles glaciaires du Pléistocène. De nombreuses théories ont été avancées pour expliquer les origines de la flore de montagne. Ces théories mettent l'accent sur divers facteurs, notamment l'isolement pendant les périodes glaciaires, l'adaptation à la diversité topographique et lithologique, et les changements de répartition dans des paysages dynamiques. Cependant, ces théories se concentrent souvent sur des mécanismes isolés sans les intégrer dans un cadre global.

Ce travail présente un scénario synthétique qui combine ces mécanismes, soulignant le rôle synergique de la géodiversité et des cycles glaciaires dans la spéciation des plantes alpines. Il a été démontré que la géodiversité, définie comme l'hétérogénéité lithologique et topographique, amplifie l'effet des cycles glaciaires du Pléistocène en accélérant la divergence des lignées grâce à la sélection naturelle. Le scénario proposé suggère que la synergie entre la géodiversité et les cycles glaciaires facilite la spéciation alpine dans les montagnes tempérées.

Des preuves empiriques tirées de la littérature récente soutiennent ce scénario, tandis que des modèles quantitatifs démontrent que la géodiversité associée à la topodiversité est un prédicteur fiable de l'endémisme dans les Alpes. Cette étude souligne l'importance d'intégrer la géodiversité dans notre compréhension de la spéciation alpine et appelle à poursuivre les recherches afin d'explorer la dynamique à long terme des habitats alpins et son impact sur la biodiversité.

4.4 Survival of Alpine flora during Ice Ages : the geodiversity of Refugia matters beyond their location

Camille Voisin[1], Florian C. Boucher[1], Sébastien Lavergne[1], Philippe Choler[1]

1 – Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, 38000 Grenoble, France

Summary

Mountain regions are considered biodiversity hotspots, characterised by elevated levels of endemism resulting from recent and frequent speciation events that were driven by Pleistocene glacial cycles. A wide range of theories have been proposed to explain the origins of mountain floras. These theories emphasise a variety of factors, including isolation during glacial periods, adaptation to topographical and lithological diversity, and range shifts in dynamic landscapes. However, these theories frequently focus on isolated mechanisms without integrating them into a comprehensive framework. Here we present a synthetic scenario combining these mechanisms, and highlighting the synergistic role of geodiversity and glacial cycles in alpine plant speciation. Geodiversity, defined as the heterogeneity in bedrock composition and topography, likely amplified the effect of Pleistocene glacial cycles by accelerating lineage divergences through divergent selection. The proposed scenario suggests that synergy between geodiversity and glacial cycles facilitates alpine speciation in temperate mountains.
Empirical evidence from recent literature supports this scenario, while quantitative models demonstrate that geodiversity associated with topodiversity is a robust predictor of endemism in the Alps. This study emphasises the significance of incorporating geodiversity into our understanding of alpine speciation and calls for further research to explore long-term dynamics of alpine habitats and its impact on biodiversity.

Key words

Temperate mountain flora, evolutionary model, allopatry, speciation, refugia ecology

4.5 Introduction

Mountain regions worldwide are biodiversity hotspots, exhibiting remarkably elevated levels of biodiversity in comparison to the surrounding lowlands and having some of the highest levels of endemism on Earth (Antonelli et al., 2018 ; Hughes & Atchison, 2015 ; Körner, 2003b ; Parisod, 2022 ; Rahbek et al., 2019a ; Testolin et al., 2021).

Within this biodiversity, mountain plants have been a center of interest to built theories of distribution and origin of life (Rahbek et al., 2019a, 2019b). The rich mountain floras worldwide have been found to be young and thus to exhibit high rates of speciation, as clearly demonstrated in the Andes (Hughes & Atchison, 2015 ; Madriñán et al., 2013) and the European Alps (Wootton et al., 2025). To a large extent, these young floras originated during the glacial cycles of the Pleistocene, which have dramatically reshaped global biodiversity patterns, especially in mountain regions

(Wallis et al., 2016). This is particularly evident in temperate mountain regions, where the Pleistocene has been marked by the presence of extensive ice sheets that have covered a substantial portion of land (Ehlers & Gibbard, 2008 ; Wallis et al., 2016). This had considerable repercussions for plant distributions, causing extinction (Testolin et al., 2021) but also triggering speciation (Kadereit & Abbott, 2021 ; Parisod et al., 2022 ; Wallis et al., 2016).

Building upon these observations, several hypotheses have sought to explain the origins of the current mountain floras, emphasizing the role of different factors and processes (Kadereit & Abbott, 2021 ; Marske & Boyer, 2024 ; Muellner-Riehl et al., 2019 ; Rahbek et al., 2019a ; Smyčka et al., 2022 ; Stein et al., 2014). Some authors have insisted on the effects of rapid climatic cycles in constraining species' distributions into glacial refugia, leading to their fragmentation and eventually to intraspecific divergence (Boucher et al., 2016b ; Hughes & Atchison, 2015 ; Kadereit, 2023 ; Schonswetter et al., 2005 ; Wallis et al., 2016). Recent literature has emphasized that the repeated climatic cycles of the Pleistocene have played a dynamic role in generating multiple changes in connectivity and colonisation opportunities, leading to speciation (Flantua & Hooghiemstra, 2018 ; Flantua et al., 2019 ; Gillespie & Roderick, 2014 ; Givnish, 2010 ; Muellner-Riehl et al., 2019). Finally, others view the high geodiversity (*i.e.* heterogeneity of topographic, lithologic and edaphic features) of mountains as a key selective agent that led to divergent adaptations and possibly ecological speciation (Givnish, 2010 ; Parisod, 2022 ; Rahbek et al., 2019a ; Rajakaruna, 2018 ; Smyčka et al., 2022).

However, no scenario has hitherto attempted to assemble these different processes into a more comprehensive framework. More precisely, accounting for geodiversity in relation to the glacial-interglacial range dynamics of incipient species has been largely overlooked in previous research. Here, our aim is to draw together current knowledge on these diverse processes to develop a comprehensive framework that will enable a change in our approach to mountain speciation. After summarising current knowledge on impacts of geodiversity, geographic isolation, and temporal dynamics of glaciations, we will detail and illustrate our scenario, emphasising the synergistic effect of these three processes. Two examples will illustrate our proposal, one browsing current litterature, the second with a statistical model using floristic and environmental datasets.

4.6 Isolated mechanisms of mountain plant speciation

4.6.1 Allopatric speciation with low genetic divergence

Quaternary glacial cycles have significantly limited available niches and have forced displacement of species to isolated refugia (in the meaning of Tribsch et Schönswetter (2003)), (Avise, 2000 ; Monegato & Ravazzi, 2018 ; Parisod, 2022 ; Schonswetter et al., 2005 ; Shafer et al., 2010), in all temperate mountain ranges (Testolin et al., 2020 ; Wallis et al., 2016).
The presence of ice-filled unsuitable areas caused species fragmentation and lineage separation, allowing allopatric lineages to evolve independently (Kadereit, 2024 ; Marske & Boyer, 2024 ; Roquet et al., 2013 ; Tribsch & Schönswetter, 2003 ; Weigelt et al., 2016).

However, while allopatric lineages are free of any gene flow between them, empirical evidence demonstrates that no strong intrinsic reproductive barrier evolved in allopatry, and so, upon se-

condary contact, diverging lineages can reproduce and merge (Coyne et al., 2004 ; Montesinos et al., 2012). Although allopatric speciation is widely regarded as the predominant mode of speciation in mountainous regions (Kadereit, 2017 ; Thomas et al., 2023 ; Wallis et al., 2016), the process is slow and may result in speciation failure if the geographic barrier is to disappear (Hewitt, 1996 ; Rajakaruna, 2018 ; Rosenblum et al., 2012 ; Seehausen et al., 2014).

4.6.2 Adaptative divergence along ecological gradients

It is widely recognised that natural selection constitutes a key mechanism for the process of speciation. Indeed, divergent selection in contrasting environments plays a major role in generating divergence between lineages (Nosil, 2012 ; Rogivue et al., 2025). As sessile organisms, plants are extremely dependent on local conditions because they cannot escape local pressures (Ellis & Weis, 2006 ; Rajakaruna, 2018). In mountain regions, the ecological conditions are characterised by significant heterogeneity (Antonelli et al., 2018 ; Körner, 2003b ; Rahbek et al., 2019a), particularly in terms of topography and lithology (*i.e.* geodiversity ; Lugon (2005)), which bring divergent selective pressures, in addition to the already intense ones associated with mico-climate (Körner, 2003b). For instance, the flora growing on serpentine soils has evolved physiological adaptations to cope with the low nutrient content and high phytotoxic element concentrations of these substrates (Ahatović Hajro et al., 2024 ; Kazakou et al., 2008 ; Rajakaruna, 2018 ; Yost et al., 2012), leading to the build-up of reproductive isolation from closely related lineages not adapted to serpentine.

However, it is hypothesised that speciation resulting from extrinsic factors, such as geodiversity, is more rapid but more vulnerable to extinction compare to speciation from neutral process such as Dobzhansky–Muller incompatibilities (Nosil et al., 2009 ; Seehausen et al., 2014).

4.6.3 Dynamic landscapes, factors of speciation and extinction

The climatic cycles of the Pleistocene have led to drastic species range dynamics with contractions during glacial and expansions during interglacial periods (Antonelli et al., 2018 ; Körner, 2003b ; Testolin et al., 2021). This pattern was reiterated during multiple glacial cycles (*e.g.* at least 13 times in the Alps), (Monegato et al., 2023) and variations in glacial extent between cycles have resulted in the establishment of a complex network of lineage connections and disconnections. During glacial periods, most alpine plant species underwent a significant reduction in range and population size (Rosa et al., 2025), forcing species to seek refugia into areas that were both available and suitable for them, potentially within a different environmental context (Stewart et al., 2009). This has resulted in significant imprints being left upon the genetic structure of mountain plant species, such as in the Alps, where ecological conditions of refugia (and in particular lithology) have been identified as a major determinant of refugial survival and post-glacial migration (Alvarez et al., 2009).

However, Pleistocene glacial cycles have been mostly theorised as negative factors for biodiversity, leading to the homogenisation of diverging lineages after secondary contact or to extinction of some lineages (Antonelli et al., 2018 ; Givnish, 2010 ; Hewitt, 1996 ; Seehausen et al., 2014). Nonetheless, given the high probability of extinction and homogenisation rates, the observed biodiversity of mountains must result from speciation factors that are sufficiently robust to circumvent

these limitations.

4.7 Synergic impacts on speciation

Although the previous speciation scenarios have been supported by several sources, none of them is especially efficient on its own to circumvent the limitations we mentionned. Indeed, glacial cycles have promoted allopatric lineage to evolve independently, but secondary contacts may have erased this divergence. Geodiversity has been demonstrated to promote ecological speciation ; however, climatic oscillations should have erased emerging adaptations by reshuffling lineage distributions. Finally, range expansions favour colonisation opportunities, but contraction phases on the other hand result in lineage extinctions. Yet, the high biodiversity and endemism levels observed in temperate mountain floras contradict these predictions.

In this study, we argue that the interaction between a high geodiversity and drastic climatic cycles within alpine environments can on the contrary foster remarkable effectiveness in speciation. This occurs because both processes function in synergy, thereby attenuating the homogeneising effect of gene flow and concomitantly promoting adaptation and divergence.

4.7.1 The whole is greater than the sum of its parts

Geodiversity between glacial refugia has been overlooked in alpine plant speciation, although it has amplified the effects of Pleistocene glacial cycles. Indeed, geodiversity and allopatry are both essential at all stages of speciation. While genetic drift alone acts slowly on species divergence (Figure 4.1a 2-4), (Seehausen et al., 2014), this divergence can be accelerated if allopatric lineages are subject to divergent selective pressures (Figure 4.1b 2), (Aguilée et al., 2011 ; Butlin & Faria, 2024 ; Givnish, 2010 ; Nosil, 2012 ; Parisod, 2022 ; Stein et al., 2014). This phenomenon can be attributed to the fact that environmental heterogeneity (*e.g.* geodiversity) promotes both isolation and adaptation through abiotic selective pressures (Aguilée et al., 2011 ; Badgley et al., 2017 ; Rajakaruna, 2018 ; Stein et al., 2014), (Figure 4.1b 2-3).

The process of adaptation to new ecological conditions is dependent upon the migration of a lineage into a refugium where the favourable conditions exist, but are surrounded by a distinct ecological context. In this kind of setting, selection will act to adapt the population to the new ecological conditions that predominate in the refugium. Accordingly, glacial cycles have led to the isolation of lineages, which have subsequently grown in a new local context of geodiversity. Depending on their particular location, some glacial refugia might also have been hotspots of geodiversity. In such instances, lineages were subject to novel selective pressures, leading to their divergence through adaptation. (Figure 4.1b 2), (Rajakaruna, 2018).

Whilst the complete merging of diverging lineages that survived in alternative refugia is the norm upon secondary contact, geodiversity between these refugia can allow divergence to be maintained by reducing the rate of gene flow between diverging lineages adapted to different habitats (Figure 4.1b 3), (Sexton et al., 2014). There is even potential for the increase of divergence in the

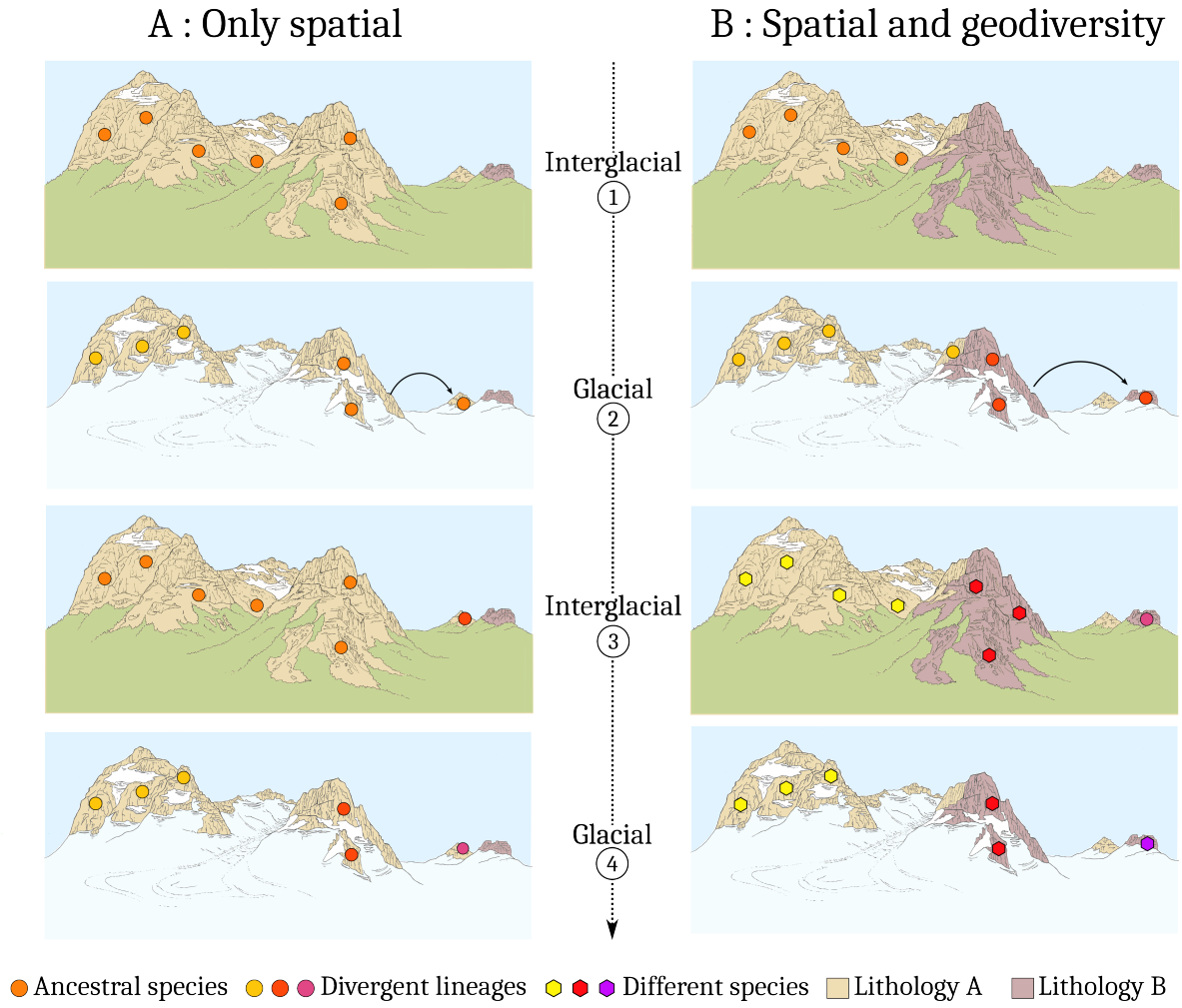


FIGURE 4.1 – Schematic representation of the proposed evolutionary framework for rapid speciation in highly geodiverse glacial refugia.
On the left (A) we present a classic scenario of speciation with repeated glacial/interglacial cycles sufficiently intense to force shifts in species distribution, but that does not account for geodiversity. During a glacial period, an ancestral species species splits into two lineages that start diverging, with one colonising an isolated mountain. During the interglacial period, the two lineages come into secondary contact, but since no reproductive barrier between them exists any longer they merge into a single species again. The lineage on the isolated mointain remains isolated and diverges.
On the right (B) we present our framework where geodiversity and climatic cycles act together, where different glacial refugia exhibit different ecological conditions, here simplified as two different lithologies. The ancestral species is adapted to lithology 'a'. During the glacial period, the species split into two lineages again : one remained on lithology 'a', while the other is confined in a refugia where lithology 'a' is present but is minority compare to lithology 'b'. In this case, this lineage start to adapt to lithology 'b' and colonised the isolated mountain. During the subsequent interglacial period, the two divergent lineages remained separated and continued to diverge, as did the isolated ones.

event of adaptive coupling (Aguilée et al., 2012 ; Butlin & Faria, 2024 ; Givnish, 2010). Therefore, we propose that in many temperate mountain systems, geodiversity has acted in synergy with glacial cycles by bringing new selective pressures that have increased divergence through adaptation during the stages of incipient speciation (Figure 4.1b 2), (Jarrett et al., 2025). Alternatively, as the combined effects of geography and geodiversity lead to accelerated divergence, it has been hypothesised that, in case of secondary contact, high adaptive divergence could potentially result in changes in ploidy level or in transgressive hybridisation (Aguilée et al., 2012 ; Givnish, 2010 ; Paun et al., 2009). In the later scenario, hybrids are capable of colonising environments outside of their parents' niches, thereby contributing to hybrid speciation (Figure 4.1b 3).

As ecological factors have been demonstrated to be important for post-glacial retreats and recolonisation (Favre et al., 2022 ; Jiménez-Mejías et al., 2015), it can be posited that geodiversity in temperate mountains has also played a secondary role in constraining post-glacial recolonisation routes, thereby limiting contact zones betwen ecologically divergent lineages (Figure 4.1a,b 2), (Hewitt, 1996). Furthermore, after adapting to a novel geodiversity context, a lineage can colonise geographically distant but ecologically similar environments that were previously inaccessible without these adaptations (Figure 4.1b 2).

Finally, even if the synergy between glacial refugia and geodiversity efficiently builds divergence, this can still lead to ephemeral speciation, whereby incipent species go extinct quickly after their origination (Hughes & Atchison, 2015 ; Seehausen et al., 2014). However, the repeated glacial cycles of the Pleistocene epoch may have enabled this scenario to recur multiple times over the past 2.5 million years. Each period of isolation allowed divergence to begin in some lineages and be reinforced in others, cycle after cycle.

In this study, we argue that this framework is applicable to all temperate mountains. Indeed, there is ample evidence to suggest that glacial impacts have been occurring with high frequency and intensity in the Southern Alps, European Alps, North America, Patagonia and the Himalayas (Boucher et al., 2021 ; Emadzade et al., 2015 ; Meudt et al., 2009 ; Peng et al., 2023 ; Tremetsberger et al., 2009). However, the small-scale heterogeneity of geodiversity between glacial refugia has distinguished areas in the mountains that are particularly suitable for this framework from areas that are not. This heterogeneity consequently gave rise to the observed differences in species richness and endemism between regions. In the following section, we present a series of empirical examples that lend support to our theoretical framework. Firstly, we conduct a survey of the extant literature that, while not employing our framework, appears to be supporting it. Secondly, we conduct a quantitative test of our model across the endemic flora of the European Alps.

4.7.2 Examples from recent literature

Recent advances in genomic tools have enabled researchers to explore mountain speciation patterns in greater detail. Many of these examples, while not primary aimed at testing it, do actually conform to our theoretical framework and we have compiled an informal list of examples from temperate mountain floras worldwide to illustrate it. Most examples come from the European Alps,

which is expected because this mountain range is known to have been subject to intense glaciations (Monegato & Ravazzi, 2018), to harbour high levels of geodiversity (Körner, 2003b) and to be one of the most studied mountain ranges in the world (Parisod, 2022).

Supporting our framework, we identified several cases where species are restricted to areas that can be considered as likely locations for speciation : glacial refugia with high geodiversity (including high topodiversity and lithodiversity), (Figure 4.2). Notable examples include : *Caulanthus* in North America (Daundasekara et al., 2025), *Hordeum* in the Southern Andes (Jakob et al., 2009), *Roscoea* in the Himalayas (Zhao et al., 2021) and *Pachycladon* in the New Zealand's Alps (Joly et al., 2014). In other cases, identifying the potential location of speciation events is more challenging due to the extensive distributions of current species (DeChaine et al., 2014 ; Emadzade et al., 2015 ; Klein & Kadereit, 2015 ; Kreuzer et al., 2014 ; Li et al., 2012 ; Ren et al., 2017 ; Tremetsberger et al., 2009). Nevertheless, reinterpreting these studies through the lens of our framework could provide valuable insights. Finally, in the Alps, multiple studies suggest that speciation events may have occurred in areas we identify as the most geodiverse (*i.e.,* the Soutwestern Alps and Lombardian pre-Alps), especially in the genera *Androsace, Noccaea* and *Primula* (Boucher et al., 2021 ; Boucher et al., s. d., accepted ; Voisin et al., 2025a).

4.7.3 Statistical test of our theory : geodiversity is a good predictor of endemism in the European Alps

In order to test our scenario, we used existing floristic and environmental datasets for the Alps assembled within the IntraBiodiv project (Alvarez et al., 2009 ; Gugerli et al., 2008 ; Taberlet et al., 2012). We use exhaustive floristic relevés at a grid size of 22*25 km for all pixels across the Alps that were mainly above the treeline. From this dataset, comprehensive information on the distribution of Alpine endemic species was selected. The choice of studying endemics only is based on the hypothesis that endemic species from the Alps likely originated and survived glacial cycles within or in the close periphery of the Alps, while this is less evident for other non-endemic species. Our aim was to formerly test the validity of the verbal model we have detailed above by evaluating the performance of different models of spatial variation of endemism using two geodiversity variables (lithodiversity and topodiversity) as well as the glacial extent at the Last Glacial Maximum (LGM ; see Supporting Information for more details ; Figure 4.3).

When comparing different models for predicting endemic species richness, we found that the best model was the one including effects of both aspects of geodiversity (lithodiversity and topodiversity), along with their interactions with LGM glacial extent (R^2 = 0.39 ; Figure 4.3, Table 4.1). Both topodiversity and lithodiversity were significant predictors of endemic richness. The interaction between glacial extent and topodiversity showed a negative effect, reducing the positive influence of topodiversity alone, which supports the idea that speciation occurred in unglaciated refugia. Surprisingly, the interaction between glacial extent and lithodiversity was also significant, indicating that lithodiversity remained an important predictor of endemic richness even when accounting for glacial history. This could be due to other unmeasured aspects in our study, such as recolonisation roads or nunatak survival and speciation. Nevertheless, these findings are consistent with our scenario,

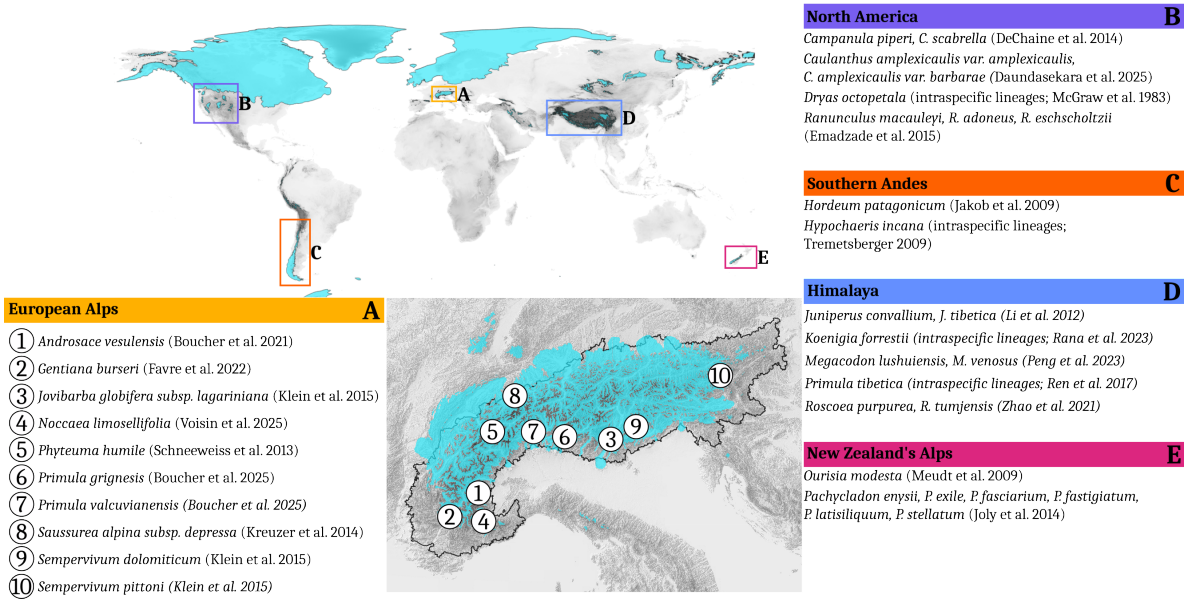
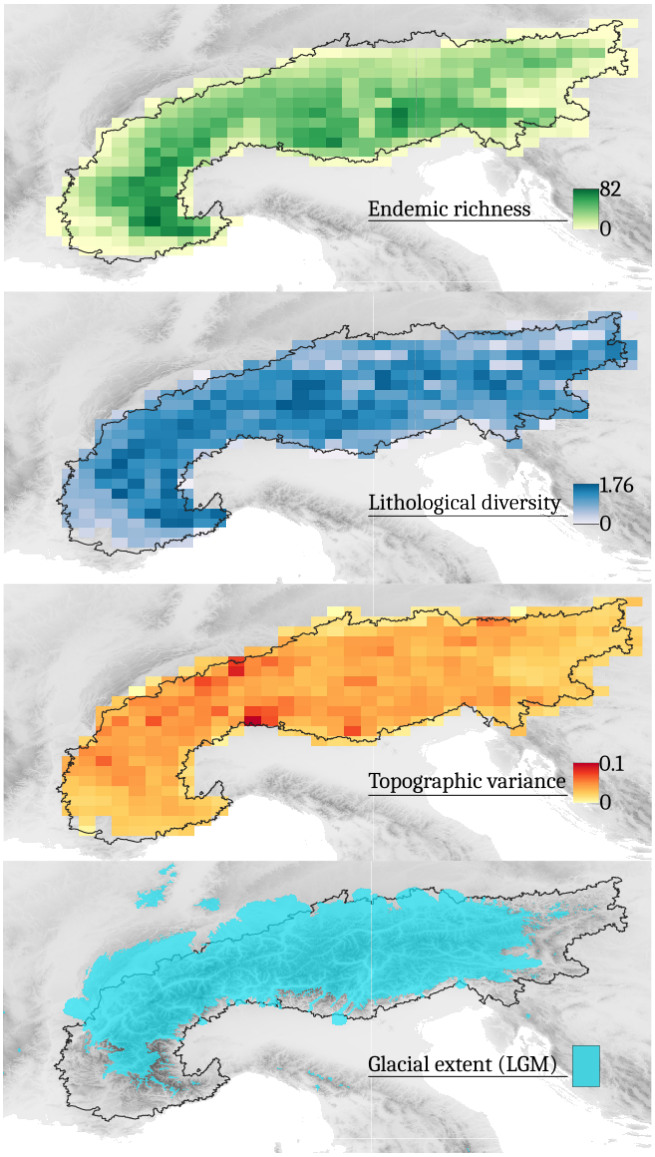


FIGURE 4.2 – Species examples from the recent literature that support our proposed evolutionary scenario for each temperate mountain range. A special focus on the European Alps is depicted with potential locations of speciation events. Empirical examples were chosen based on three criteria : recent speciation during the Pleistocene, ecological niche shifts related to geodiversity components and isolation during glacial periods. Some deep intraspecific lineage divergences were also chosen based on the same criteria. Maps show elevation in levels of grey and glacial extent during the last glacial maximum in light blue (KARGER et al., 2023). The examples included are (A) European Alps : *Androsace vesulensis* (BOUCHER et al., 2021), *Gentiana burseri* (FAVRE et al., 2022), *Noccaea limosellifolia* (VOISIN et al., 2025a), *Phyteuma humile* (SCHNEEWEISS et al., 2013), *Primula grigensis, P. valcuvaniensis* (Boucher et al. 2025 Accepted), *Saussurea alpina subsp. depressa* (KREUZER et al., 2014), *Jovibarba globifera subsp. lagariniana, Sempervivum dolomiticum, S. pittonii* (KLEIN & KADEREIT, 2015). Additional examples were consistent with our scenario but could not be depicted precisely on a map due to their current large distribution : *Adenostyle alpina subsp. alpina* (DILLENBERGER & KADEREIT, 2013), *Androsace pubescens* (BOUCHER et al., 2021), *Cherleria laricifolia subsp. laricifolia, C. laricifolia subsp. ophiolitica* (KADEREIT, 2023 ; MOORE & KADEREIT, 2013), *Facchinia herniarioides* (DILLENBERGER & KADEREIT, 2017), *Jovibarba globifera subsp. hirsta, Sempervivum wulfenii, S. calcareum* (KLEIN & KADEREIT, 2015), *Silene exscapa* (PARISOD, 2022). (B) North America : *Campanula piperi, C. scabrella* (DECHAINE et al., 2014), *Caulanthus amplexicaulis var. amplexicaulis, C. amplexicaulis var. barbarae* (DAUNDASEKARA et al., 2025), *Dryas octopetala* (MCGRAW & ANTONOVICS, 1983), *Ranunculus macauleyi, R. adoneus, R. eschscholtzii* (EMADZADE et al., 2015). (C) Southern Andes : *Hordeum patagonicum* (JAKOB et al., 2009), *Hypochaeris incana* (TREMETSBERGER et al., 2009). (D) Himalaya : *Juniperus convallium, J. tibetica* (LI et al., 2012), *Koenigia forrestii* (RANA et al., 2023), *Megacodon lushuiensis, M. venosus* (PENG et al., 2023), *Primula tibetica* (REN et al., 2017), *Roscoea purpurea, R. tumjensis* (ZHAO et al., 2021). (E) New Zealand's Alps : *Ourisia modesta* (MEUDT et al., 2009), *Pachycladon enysii, P. exile, P. fasciarium, P. fastigiatum, P. latisiliquum, P. stellatum* (JOLY et al., 2014).

highlighting the synergistic role of geodiversity and glacial refugia in alpine plant speciation.



Model		AIC	adj. R^2
m1	endemics ~topodiversity	3,211.20	0.22
m2	endemics ~lithodiversity	3,182.34	0.28
m3	endemics ~glacier	3,274.64	0.08
m4	endemics ~topodiversity + lithodiversity + glacier	3,135.05	0.37
m5	endemics ~topodiversity + lithodiversity + topodiversity :glacier + lithodiversity :glacier	3,125.77	0.39

FIGURE 4.3 – Graphical representation of the best linear model (left) and summary of all five linear models (right). Endemic richness is from Intrabioiv (TABERLET et al., 2012). Lithological diversity is the Shannon index of lithological classes from DONNINI et al. (2020). Topographic variance is the sum of variances of elevation, slope and solar radiation. The LGM glacial extent is from (KARGER et al., 2023). Results of all five linear models include the model parameters (Model), the AIC and the adjusted R^2 (adj. R^2).

4.8 Open questions and perspectives

We have formulated an evolutionary scenario proposing that geodiversity interacts with glacial refugia to constitute a pivotal element in alpine plant speciation. Here we mostly sumarise geodiversity as lithology and topography, but we argue that geodiversity is a neglected but valuable way to summarise spatially and temporaly multiple habitat dimensions (BAILEY et al., 2017 ; VERNHAM et al., 2023). Consequently, it should motivate us to investigate geodiversity both empirically and theoretically. Indeed, while some speciation models have focused on lithological or elevational shifts, current

speciation models do not adequately reflect the interaction over time of different facets of geodiversity and their interaction with glaciers (Smyčka et al., 2022 ; Testolin et al., 2021). Furthermore, as we proposed in our literature example, we believe that re-examining speciation cases not only in terms of glacial extent, but also through the lens of local geodiversity among glacial refugia could enhance our understanding of alpine plant speciation. This could, in turn, help explaining why some alpine regions are highly diverse while others are not.

However, although we believe that geodiversity is a necessary and valuable tool for understanding the evolution of alpine flora, it remains challenging to select the geofunctions (or variables) that are relevant to organisms and at the appropriate spatial scale. Moreover, the availability of these data is not consistent at different scales, such as in pedology, where variations can occur on a scale of only a few metres. For this very reason, and in order to compare plant responses to geodiversity within and between temperate mountain ranges, it is imperative to enhance our knowledge of past climates and microclimates (Ettema, 2002 ; Rahbek et al., 2019b).

Our primary focus is on temperate mountain ranges because these are the regions where climatic oscillations of the Pleistocene had the most obvious effects : glaciers did cover vast expanses of land in these regions. However, it is evident that disparities in connectivity through time and space have also existed in other regions of the world. Because ecological gradients (for example, elevation or lithology) can be very different between mountain ranges, species may exhibit divergent responses to geodiversity, particularly in terms of speciation rates or ecological niche shifts (Flantua & Hooghiemstra, 2018). It may prove beneficial to observe the various patterns exhibited by different mountain ranges, especially in light of geological history, as orogenesis did not occur simultaneously across all regions.

This scenario is intimately associated with glacial cycles and isolation due to glacial extent. However, this framework is certainly adaptable to tropical and subtropical environments, including the Andes, East African mountains, or even oceanic islands, where climatic cycles and ecological factors are recognised as the primary drivers of speciation (Antonelli et al., 2018 ; Flantua et al., 2019 ; Gorospe et al., 2025 ; Hughes & Atchison, 2015 ; Kadereit & Abbott, 2021 ; Kandziora et al., 2022). Indeed, during the climatic cycles of the Pleistocene, species distributions in tropical and subtropical mountains were also fragmented by unsuitable habitat. This is supported by recent publications on the flora of African mountains (Gorospe et al., 2025 ; Kandziora et al., 2022) and of the Andes (Salomón et al., 2025), which highlight the role of both climatic cycles and changes in ecological niches or traits in speciation.

Finally, while we hope that this scenario will facilitate a reinterpretation of previously published studies on alpine plant speciation and will stimulate new ones, it may also underpin the development of additional theoretical in silico models, encompassing the temporality of mountain uplift and the associated geodiversity changes.

Acknowledgements

We would like to thank M.S. Deville-Cavellin, R. Goury, Z. Rosa, M. Guéguen, L. Wooton, G. Deschamps and M. Tamalout for discussions, ideas and their assistance with methods and graphics. We are grateful to M. Janel for her outstanding contributions to Figure 1. J. Renaud produced the solar radiation data and provided assistance with geographic analyses. We would like to thank the IntraBiodiv Consortium for making the dataset available. We thank J. Smycka for the endemic data from IntraBiodiv. LECA is part of the Recherche Labex OSUG@2020 (IA-10-LABX-0056).

Supporting Information

4.8.1 Informal examples, article selection

To illustrate the proposed scenario, we selected articles from the literature on species divergence/speciation that seem to be linked to the factors highlighted here. To this end, we selected articles focusing on temperate mountain ranges that were impacted by extensive glacial cover during the Pleistocene (based on glacial reconstructions from Karger et al. (2023)) We selected works from Northwestern America, the Southern Andes, the European Alps, the Himalayas, and the New Zealand Alps. In each of these areas, we searched for articles containing a combination of the following keywords on Google scholar : speciation, adaptation, ecology, niche, edaphic, refugia, Pleistocene, plants and alpine. We then selected articles that met three criteria : (1) isolation of lineages during Pleistocene glacial cycles, (2) ecological divergence between lineages along some dimensions of geodiversity, and (3) speciation dating from the Pleistocene. Although this is not intended to be an exhaustive literature review, we ended up with 26 articles : two from the Southern Andes and New Zealand's Alps, four from North America, five from the Himalayas and thirteen from the European Alps.

4.8.2 Quantitative example, data and model

To explicitly test our scenario, we built models based on different data sources. As a proxy for Alpine plant speciation, we use the richness in endemics from the IntraBiodiv consortium (Gugerli et al., 2008), which is available at https://github.com/smyckaj/Endemism_and_diversification_PPEES. We extracted the list of plants in each cell and retained only those classified as endemic by Flora Indicativa. This resulted in a total of 250 retained species, with endemic richness ranging from 0 to 82 across the different IntraBiodiv pixels (22×25 km).
In macroecological analyses, geodiversity is often simplified by considering only elevation or topography. Here, we estimated two components of geodiversity : topodiversity and lithodiversity. We calculated topodiversity by summing the variances in elevation, slope, and aspect, within each pixel and we calculated lithodiversity as the Shannon diversity index for lithological classes in each pixel. We extracted the elevation and slope values from a 100 m DEM and used the solar radiation values as a proxy for the aspect values (as the aspect values are circular, it is difficult to calculate their variance properly). We calculated solar radiation at a 100 m scale with 30 min intervals for the period from 15 June to 30 August using the Area Solar Radiation function in ArcGIS (Desktop, 2011). We

extracted the lithology at a 100 m scale from (Donnini et al., 2020), keeping the ten different lithological classes proposed and assigning to each 100 m cell its dominant lithological class. Once we had these four datasets, we only kept pixels that fell inside the perimeter of the Alpine Convention (https://www.atlas.alpconv.org/) and that were located above the treeline (*i.e.*, with a mean annual temperature < 6.4 °C during the Last Glacial Maximum (LGM), according to (Paulsen & Körner, 2014) and available at https://chelsa-climate.org/chelsa-trace21k/.
The glacial extent was extracted as binary values using the dataset from Karger et al. (2023), and considered a pixel as glaciated during the LGM if more than 99% of its surface was covered by ice.
To explicitly test our scenario, we built five linear models with endemic richness as the response variable. Three simple models were built using either the topodiversity, the lithodiversity or the glacial extent as predictor ; one model was built using all three variables with additive effects ; and one model was built using the topodiversity, the lithodiversity and the interaction of both with glacial extent.
The best model was the fifth, with all parameters being statistically significant. We found that the interaction between glacial extent and topodiversity had a negative effect on endemic richness, whereas the interaction between glacial extent and lithodiversity showed a positive effect (Table 4.1).

Table 4.1 – Result of the best lineal model. Parameters, estimates and p-values are precised. Signif *** = p.val < 0.01, ** = p.val < 0.05.

Model 5	**Estimate**	**Std.Error**	**t.val**	**p.val**
(Intercept)	-12.786	3.056	-4.183	3.60e-05 ***
topodiversity	720.044	94.77	7.598	2.56e-13 ***
lithodiversity	16.424	2.778	5.912	7.75e-09 ***
topodiversity :glacier	-386.976	115.042	-3.364	0.00085 ***
lithodiversity :glacier	12.097	3.906	3.097	0.00211 **

4.8.3 Data Availability

The fully-reproduscible R script for all analyses is available at https://gitlab.com/voisicam/alpine_speciation_scenario.



Graines de *Noccaea rotundifolia* (L.) Moench, récoltées au Mont Chaberton, Hautes Alpes, France. Grossissement 15x.

CHAPITRE 5

Discussion générale

Mon arbre dans un siècle encor malentendu
Dressé dans la forêt des raisons éternelles
Grandira lentement, se pourvoira de feuilles,
A l'égal des plus grands sera tard reconnu.

Mais alors, il fera l'orage ou le silence,
Sa voix contre le vent aura cent arguments,
Et s'il semble agité par de nouveaux tourments,
C'est qu'il voudra plutôt se débarrasser de son trop de science.

Ponge, Francis. *Douze petits écrits* Gallimard, 1926.

Lorsque De Candolle en 1875 décrit l'inégale répartition de la flore dans les Alpes, parfois de manière assez piquante en considérant la flore de certaines régions comme "*insignifiante*" (Candolle, 1875), il perpétue la recherche fondamentale qui anime les botanistes depuis des siècles, à savoir pourquoi cette organisation géographique de la nature ? En reprenant l'étude des "*causes physiques*" qui influent sur la répartition de la flore, il conclut que les causes récentes ne peuvent pas être suffisantes pour la comprendre, et qu'il faut prendre en compte les causes antérieures géographiques et géologiques. Cependant, il rejette alors l'influence géologique pour insister, avec déjà beaucoup d'exactitude, sur l'impact des cycles glaciaires du Pléistocène dans les Alpes sur la végétation, forçant les espèces Alpines à trouver refuge le long de la marge sud des Alpes non englacée ou dans des "*oasis de verdure, au milieu des neiges*" (Candolle, 1875).

A cette même époque, Charles Flahault, fervent défenseur de la géographie botanique puis de la phytosociologie, s'efforce de tracer des limites qui séparent les zones de végétation en latitude ou en altitude (Broc, 2010). En se focalisant sur les associations végétales, ce jardinier cherche à comprendre le rapport entre végétation, climat et sol. Bien qu'il considère la végétation comme le miroir du climat, auquel il prête un rôle majeur, il ne néglige pas pour autant d'autres facettes des conditions locales que sont la nutrition et l'humidité (Broc, 2010). Suivant les mêmes approches, Gaston Bonnier décrit les différentes communautés végétales qui se développent dans les habitats variés des Alpes, mettant en avant le rôle clef du climat et de l'altitude sur la distribution des espèces Alpines, mais un rôle assez mineur du sol (Bonnier, 1879, 1895). En effet, tout comme chez de Candolle, le

sol apparaissait comme un facteur trop récent, et seule la géographie et la géologie avaient la temporalité suffisante pour contraindre la distribution des espèces (Candolle, 1875).

Cette époque voit l'émergence de la pensée darwinienne et de la science en écologie, qui questionnent l'organisation de la nature sous le prisme de l'adaptation. En effet, pour ces chercheurs et botanistes, la flore a été détruite par les glaciations, et a donc recolonisé les Alpes plus tardivement. Or, alors que certains estimaient que les plantes observées aujourd'hui étaient déjà adaptées aux conditions des montagnes et sont donc venues des régions polaires, d'autres comme Bonnier font l'hypothèse d'adaptation aux climats alpins des plantes de plaines environnantes (Bonnier, 1895). En réalisant des expérimentations de transplantation, Bonnier montre alors que les plantes peuvent s'acclimater à condition de les cultiver dans le même sol. Ainsi, alors qu'il met l'accent sur l'adaptation au climat alpin comme facteur principal d'organisation de la flore, il parait évident que le sol joue un rôle également très important sur cette réponse mais, semble-t-il, comme un facteur actuel plutôt qu'historique (Bonnier, 1879, 1895).

Toutes ces contributions à la compréhension de l'organisation de la végétation Alpine, que Marie Brockmann-Jerosch synthétise au début du XXe siècle comme étant le résultat de l'interaction entre l'environnement local (sol et climat) et historique (adaptation, survie, extinction), (Holderegger et al., 2011), nécessitent alors des preuves provenant d'autres disciplines comme la géologie et la climatologie pour les confirmer. Avec l'avancée des connaissances scientifiques, il a été depuis possible de décrire avec précision l'étendue des glaciations dans les Alpes, mais c'est surtout l'émergence de la génétique qui a bousculé l'étude de la flore alpine. En étudiant les facteurs et processus qui gouvernent la distribution des lignées, la phylogéographie a poursuivi l'étude du rôle fondamental de la géographie, de la topographie et du climat sur la distribution de la flore, et sur l'origine des espèces alpines (Taberlet et al., 1998).

En quittant l'étude unique de la distribution des espèces, et en se focalisant sur leur émergence, ces données génétiques nouvelles ont permis d'étudier de plus en plus précisément le processus de spéciation, le long du *continuum* de divergence, pour des organismes et des environnements variés (Combrink et al., 2025 ; Coyne et al., 2004). Cela a donné lieu à une large littérature mettant en avant le rôle de l'isolement géographique comme facteur de spéciation (Avise, 2000), notamment en zone alpine, où l'environnement est particulièrement fragmenté (Badgley et al., 2017). En parallèle, une autre littérature s'est focalisée sur le rôle direct de l'écologie, autrement dit les conditions locales, comme facteur d'adaptation et de spéciation chez les plantes (Funk et al., 2006 ; Nosil, 2012). Différents modèles ont alors mis en lumière les forces et les limites de ces modes de spéciation (Aguilée et al., 2012 ; Gavrilets, 2014).

Cette partie du manuscrit présente une synthèse des principaux résultats obtenus au cours de ma thèse. En mobilisant un ensemble de données génétiques, morphologiques et édaphiques, ce travail contribue à préciser le rôle des différents facteurs environnementaux dans les processus de spéciation au sein des milieux rocheux des Alpes, et, plus largement, dans la flore alpine tempérée.

5.1 Synthèse des résultats : diversification du complexe d'espèces *Noccaea rotundifolia s.l.*

5.1.1 Révision taxonomique associée à une diversification récente

Durant ma thèse, j'ai adopté une approche de taxonomie intégrative afin de clarifier la systématique du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. Pour ce faire j'ai pu compter sur un jeu de données génétiques conséquent pour établir les relations phylogénétiques entre les populations et pour analyser la structure génétique spatialisée. Mon travail se basait évidement sur les hypothèses historiques de délimitation d'espèces et dans ce sens j'ai profité de la riche collection de parts d'herbier disponible pour étudier les traits morphologiques de ces taxons. En synthétisant les résultats obtenus en phylogénétique, en génétique des populations et en morphométrie, j'ai pu définir des espèces *a priori*, puis tester leur pertinence à l'aide d'une méthode récente de délimitation (Douglas & Bouckaert, 2022).

J'ai également suivi une approche de taxonomie basée sur une référence (Galtier, 2019) en utilisant le niveau de divergence génétique observé entre deux espèces reconnues comme valides comme étant le seuil minimal requis pour accepter la délimitation des espèces. Cette méthodologie de systématique moderne m'a permis de réviser la délimitation des différentes espèces au sein de ce complexe. Cette révision contredit les délimitations passées, basées sur la morphologie et l'écologie supposées des espèces (Enrico & Longo, 2004), sans pour autant modifier ni le nombre total d'espèces, ni les noms utilisés pour les désigner. Néanmoins, ces noms ne désignent plus les mêmes entités biologiques. Il est important de souligner que cette approche n'aurait pas abouti aux mêmes résultats si elle s'était limitée à des méthodes plus simples et encore couramment employées, comme une analyse purement phylogénétique ou morphologique.

Bien que cette méthodologie ne soit pas techniquement applicable à l'ensemble du vivant, alors que de nombreux complexes d'espèces existent ne serait-ce qu'en France, elle est indispensable pour explorer les processus de spéciation dans ce groupe. Elle a notamment permis de révéler l'existence d'une espèce micro-endémique, une découverte susceptible d'avoir des implications en matière de conservation. Malgré les défis techniques et méthodologiques qu'elle pose, la taxonomie intégrative présente l'avantage de concilier différentes approches et visions autour d'une question fondamentale : comment délimiter et classifier les espèces ? Elle offre ainsi un cadre pour rassembler des disciplines parfois cloisonnées, comme j'ai cherché à le démontrer au cours de ma thèse.

J'ai révélé que le complexe *N. rotundifolia s.l.* est composé de sept espèces, parmi lesquelles *N. bellidifolia*, endémique des montagnes des Balkans, apparaît comme espèce sœur du reste du groupe, dont la divergence est estimée au début du Pléistocène (Wootton et al., 2025). *N. stilosa* quant à elle, endémique des Apennins, est sœur des espèces Alpines. Les cinq espèces Alpines forment un clade caractérisé par une divergence ancienne (1,8 Ma) entre *N. minima* dans le sud-est des Alpes et les quatre autres espèces Alpines. Cela confirme l'hypothèse émise par des botanistes autrichiens selon laquelle *N. minima* est bien membre du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*. Le clade composé par les quatre autres espèces Alpines comprend deux lignées sœurs (divergence estimée à 344 000 ans), constituées d'une part des espèces du centre et de l'est des Alpes, *N. corymbosa* et *N. cepaeifolia*, et

d'autre part des espèces de l'ouest des Alpes, *N. rotundifolia* et *N. limosellifolia*. Cela confirme le statut d'espèce de *N. limosellifolia*, une micro-endémique se développant à la frontière franco-italienne. Dans l'ensemble, la clarification de la systématique du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* apporte un exemple supplémentaire de diversification récente durant les cycles glaciaires du Pléistocène, une période importante pour la formation de la flore Alpine actuelle (Kadereit & Abbott, 2021 ; Wootton et al., 2025).

Il apparaît que des diversifications ont eu lieu au début du Pléistocène, dont ont émergé d'une part des espèces extra-Alpines et d'autres part des espèces intra-Alpines. Comme les cycles glaciaires ont eu des conséquences majeures sur la distribution des espèces, les distributions actuelles ne reflètent pas nécessairement les distributions passées. Néanmoins, il est possible de faire l'hypothèse que le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* s'est d'abord diversifié dans le sud de l'Europe, entre les Balkans, les Apennins et le sud-est des Alpes. Cette zone particulière est connue pour être un lieu de diversification important en Europe, car les habitats y étaient très fragmentés pendant le dernier maximum glaciaire (Španiel & Rešetnik, 2022), (Figure 5.1). En effet, nombre d'exemples illustrent des divergences intraspécifiques ou des phénomènes de spéciation : des divergences entre les Apennins et les Balkans, séparés par la mer adriatique ou entre les Alpes et les Apennins/Dinarides, séparés par de vastes plaines très sèches, elles-mêmes fragmentées par des glaciers et des rivières de fonte glaciaire comme celle de Meduna et Tagliamento (Frajman & Schönswetter, 2017 ; Kirschner et al., 2023 ; Španiel & Rešetnik, 2022 ; Voisin et al., 2025b).

Dans les Alpes, les espèces se sont diversifiées le long de l'arc Alpin et on les retrouve aujourd'hui séparées par les barrières biogéographiques des Alpes (Thiel-Egenter et al., 2011). En effet, les espèces actuelles *N. rotundifolia*, *N. corymbosa* et *N. cepaeifolia* sont respectivement séparées par la vallée d'Aoste (rupture Pennique-Savoyarde) et la vallée du Brenner (Parisod, 2022 ; Schonswetter et al., 2005 ; Thiel-Egenter et al., 2011). Ces ruptures bien connues dans la composition de la végétation Alpine correspondent à de larges vallées, englacées pendant les périodes froides et sèches pendant les périodes interglaciaires, qui ont agi comme des barrières à la dispersion des espèces d'altitude, isolant géographiquement et donc génétiquement les lignées et favorisant leur divergence (Schmitt, 2017). Le clade Alpin a probablement colonisé l'ensemble des Alpes lors des différents cycles climatiques, en profitant des nombreuses zones refuges le long de leur marge Sud, puis les barrières biogéographiques ont limité le flux de gène et ont favorisé la divergence. Bien que ces barrières biogéographiques soient évidentes au vu de la littérature, la délimitation d'espèce réalisée durant ma thèse a apporté pour la première fois un exemple très précis où les ruptures correspondent presque parfaitement à la distribution d'espèces phylogénétiquement proches.

Sans pour autant revenir aux hypothèses passées qui postulaient que toutes les espèces Alpines étaient des spécialistes édaphiques, j'ai pu démontrer, en plus de ces séparations géographiques, que les espèces du complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* ne partagent pas la même niche écologique. En effet, les niches édaphiques de chaque paire d'espèces poussant en parapatrie présentent des différences importantes en terme de caractéristiques chimiques et notamment en terme de présence d'éléments phytotoxiques (à l'exception de la paire *N. rotundifolia/N. corymbosa*). Alors que certaines de ces es-

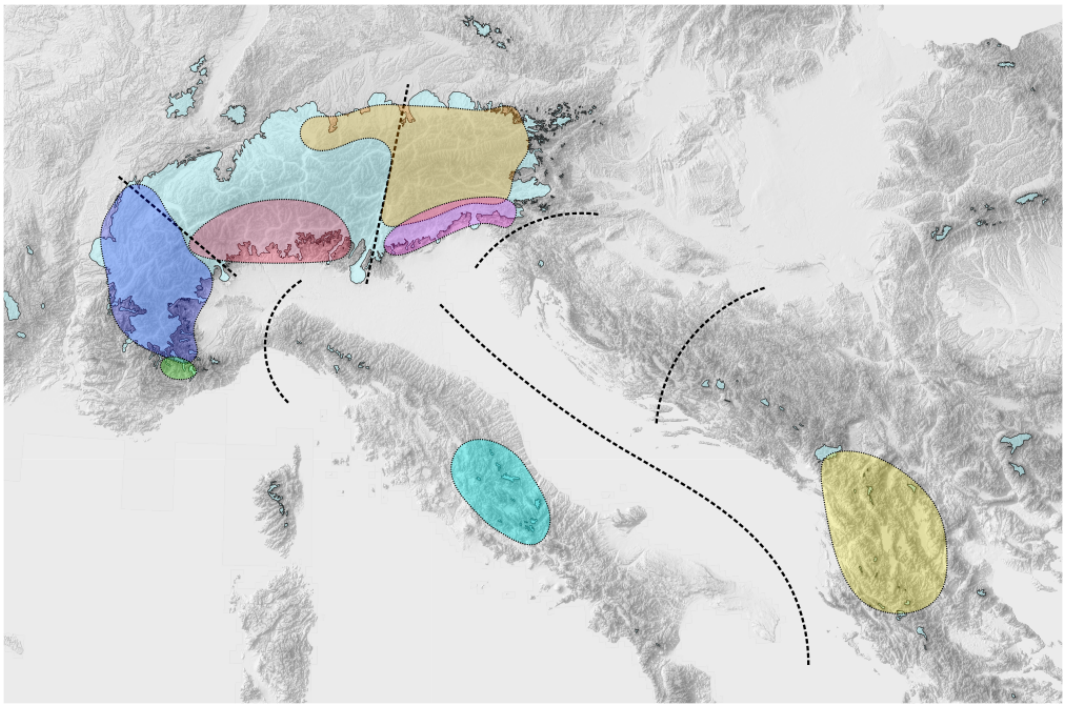


FIGURE 5.1 – Distributions actuelles et barrières biogéographiques potentiellement impliquées dans la diversification de *Noccaea rotundifolia s.l.*. La distribution actuelle approximative de chaque espèce est représentée par des polygones de couleur (jaune : *N. bellidifolia* ; bleu ciel : *N. stilosa* ; rose : *N. minima* ; orange : *N. cepaeifolia* ; rouge : *N. corymbosa* ; bleu foncé : *N. rotundifolia* ; vert : *N. limosellifolia*). Les lignes pointillées représentent les deux barrières biogéographiques des Alpes. Les courbes pointillées représentent les principales barrières extra-Alpines à proximité des Alpes. L'étendue des glaciers lors du dernier maximum glaciaire est représenté en bleu clair.

pèces se développent à des distances spatiales suffisamment faibles pour permettre la colonisation, elles ne se retrouvent pas dans les mêmes milieux et ne semblent pas être sujettes à des flux de gènes importants. Par exemple, *N. limosellifolia* se retrouve dans des sols plus acides et contenant des concentrations de zinc, de titane et de plomb beaucoup plus importantes que dans les sols où *N. rotundifolia* se développe. Le sol dans lequel *N. cepaeifolia* se développe présente des valeurs de nutriments très faibles en comparaison avec le substrat de *N. corymbosa* tandis que *N. minima* supporte des concentrations en éléments toxiques (Ti, Al, Pb, etc.) beaucoup plus importantes dans son sol que *N. cepaeifolia*. Ces faibles concentrations en éléments nutritifs et la présence de fortes concentrations d'éléments phytotoxiques (à des niveaux considérés comme toxiques pour certains) nécessitent des adaptations pour tolérer ou éviter leurs effets négatifs sur la croissance ou la reproduction (DELHAYE et al., 2024 ; HÖGBERG et al., 2017 ; KRÄMER, 2010 ; RAJAKARUNA, 2018 ; WELLSTEIN et al., 2013).

Malgré les zones de contact potentielles entre les espèces, celles-ci ne semblent pas re-fusionner en raison de ces différences écologiques. Cette idée selon laquelle la niche écologique des espèces joue un rôle dans la divergence est au centre de ma thèse et regroupe deux visions différentes. D'une part, l'isolement géographique dû aux cycles glaciaires par exemple, favorise l'adaptation aux conditions écologiques locales (SOBEL et al., 2010). D'autre part, l'adaptation locale favorise l'isolement géographique, car les espèces colonisent des régions géographiques distinctes en raison de leurs adaptations différentes (appelé "*isolement géographique effectif*" ou "*divergence éco-géographique*")

(Butlin & Faria, 2024 ; Sobel et al., 2010). Mes résultats sur le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.* rejoignent ceux de plusieurs études récentes montrant l'existence de divergences intra- ou interspécifiques dans la flore des Alpes, maintenues grâce à une différence de niche édaphique (Alvarez et al., 2009 ; Boucher et al., 2021 ; Dillenberger & Kadereit, 2013 ; Favre et al., 2022 ; Kadereit, 2023 ; Klein & Kadereit, 2015 ; Kreuzer et al., 2014). L'originalité de ce travail réside dans le fait que, alors que la quantification des variables nécessaires pour relier les effets physico-chimiques à la spéciation reste souvent un défi (Hulshof & Spasojevic, 2020 ; Rahbek et al., 2019a), j'ai pu ici décrire les conditions locales qui distinguent les niches édaphiques des espèces (Vidaller et al., 2025).

Enfin, la niche climatique et topographique ne présente que de très rares différences entre les espèces, ce qui suggère que les facteurs édaphiques jouent un rôle bien plus important dans la répartition et la divergence des espèces. Cela reste intrigant car on sait qu'il existe des variations dans la quantité de précipitations ou la durée de l'enneigement entre les différents massifs montagneux des Alpes. Cette absence de différences mesurées entre espèces pourrait être due à l'utilisation de variables macroclimatiques dont la résolution est notoirement inadéquate pour représenter les conditions locales de température et d'humidité en montagne (Bailey et al., 2017). Je n'ai pas pu répondre à cette problématique dans ma thèse, mais il existe aujourd'hui des modèles de microclimat utilisant des données climatiques ou de télédétection qui permettent d'obtenir des variables micro-climatiques comme l'humidité du sol ou la température de l'air à des échelles spatiales fines (Klinges et al., 2022 ; Zellweger et al., 2019). Il serait intéressant d'intégrer ce type de données dans des analyses de niche écologique pour confirmer ou infirmer le rôle supplémentaire du micro-climat dans la divergence entre espèces.

5.1.2 Scénario évolutif synthétique

Le complexe d'espèces *Noccaea rotundifolia s.l.* représente un exemple de diversification qui pourrait s'avérer représentatif pour la flore Alpine des milieux rocheux. Tout comme une grande partie de la flore des Alpes, ces espèces ont probablement trouvé refuge pendant les périodes glaciaires dans des zones à la marge des Alpes, où les glaciers ne recouvraient pas les environnements rocheux (Kadereit & Abbott, 2021 ; Rahbek et al., 2019a ; Schonswetter et al., 2005 ; Tribsch & Schönswetter, 2003), ou dans des *nunataks* au dessus des glaciers, où les conditions sont restées stables (Rosa et al., 2025 ; Schönswetter & Schneeweiss, 2019). Ces milieux hors des glaces étaient isolés les uns des autres par des zones de plaine semi-arides ou des glaciers, ce qui a favorisé l'isolement de différentes lignées intraspécifiques (Gentili et al., 2015 ; Gómez & Lunt, 2007 ; Kadereit, 2023). Pour les espèces comme celles du complexe *N. rotundifolia s.l.* poussant majoritairement sur des substrats carbonatés, les refuges étaient principalement situés sur la marge sud des Alpes (Schonswetter et al., 2005). Suivant les conditions topographiques et géologiques locales, ces refuges ont soumis ces lignées isolées à des pressions de sélection différentes (Stewart et al., 2009). En effet, les espèces du complexe *N. rotundifolia s.l.* ont été isolées dans des refuges où les conditions environnementales disponibles et similaires à leur niche écologique, étaient potentiellement minoritaires. Dans ces conditions majoritairement éloignées de leur *optimum* de niche, la survie des espèces a reposé sur une plasticité phénotypique leur permettant de persister malgré les contraintes locales, suivie d'une adaptation progressive aux nouvelles conditions environnementales des refuges

glaciaires (Baythavong, 2011 ; Combrink et al., 2025 ; De Villemereuil et al., 2018 ; Wadgymar et al., 2022). La survie de ces lignées a également été fortement influencée par deux facteurs clés : la taille de la zone refuge et l'intensité des pressions sélectives. Une surface réduite limite la taille des populations, ce qui restreint la diversité génétique. Dans ce cas, la capacité de la population à répondre à la sélection naturelle est limitée car la dérive génétique est très forte dans des populations de petite taille. En revanche, une sélection forte accélère les processus d'adaptation et permet potentiellement aux espèces de s'adapter sur des temps courts, comme un cycle glaciaire par exemple. Mais si les pressions de sélection dépassent la capacité d'adaptation des espèces, ce qui est d'autant plus probable en cas de faible diversité génétique, alors le risque d'extinction est accru pour ces lignées (Bijlsma & Loeschcke, 2005 ; Rajakaruna, 2018).

Lors des périodes interglaciaires, les lignées isolées ont migré à nouveau dans les Alpes, en suivant leur niche écologique (climatique, édaphique, etc...). Comme certaines lignées ont acquis de nouvelles adaptations (à un type de substrat différent par exemple), leur niche fondamentale a probablement été modifiée. De ce fait, les routes de recolonisation n'ont pas été identiques d'un cycle climatique à l'autre (Cho et al., 2020 ; Kolář et al., 2016 ; Özüdoğru et al., 2020). Cela a donc réduit les probabilités de contact secondaire avec d'autres lignées ne présentant pas ces mêmes adaptations et conduit à un l'isolement éco-géographique (Butlin & Faria, 2024 ; Sobel et al., 2010). C'est probablement le cas entre *N. limosellifolia* et *N. rotundifolia*, dont les adaptations respectives ont contraint la première à conserver une distribution uniquement dans le Mercantour, pendant que la seconde recolonisait plus largement les Alpes de l'ouest. Malgré tout, de nombreux contacts secondaires ont dû avoir lieu durant les cycles climatiques du Pléistocène entre les lignées divergentes (Hewitt, 2011 ; Schneeweiss et al., 2017), induisant une augmentation du flux de gène avec deux conséquences possibles. Si la divergence était faible ou absente, ou si le temps de contact était très long (Aguilée et al., 2011), ce flux de gènes a homogénéisé les deux lignées, conduisant à leur fusion (Antonelli et al., 2018 ; Givnish, 2010 ; Seehausen et al., 2014). Dans le cas d'une divergence importante entre ces lignées, notamment due à l'adaptation issue de sélection divergente, les deux lignées ont conservé leur intégrité par des processus de couplage adaptatif, où le flux de gène est réduit et seuls les allèles adaptatifs sont échangés (Butlin & Faria, 2024 ; Givnish, 2010 ; Hewitt, 2011). C'est probablement le cas des deux espèces citées précédemment, entre lesquelles aucun hybride n'est détecté aujourd'hui dans notre échantillonnage.

A l'image du travail de phylogéographie que j'ai réalisé durant ma thèse, la littérature a révélé de très nombreux exemples où des lignées intraspécifiques sont séparées par des barrières géographiques et/ou par adaptations édaphiques (Christe et al., 2014 ; Dillenberger & Kadereit, 2013). Des refuges disjoints pour de nombreuses espèces ou communautés ont été inférés à la marge sud des Alpes ou dans des *nunatak* (Kadereit, 2024 ; Rosa et al., 2025 ; Stewart et al., 2009), comme chez *Androsace, Primula* ou *Saxifraga* (Rota et al., 2024 ; Schonswetter et al., 2005 ; Szövényi et al., 2009). Ces zones refuges, ainsi que les probables routes de recolonisations depuis ces refuges, sont souvent la base des hypothèses cherchant a expliquer la structure génétique spatiale des espèces Alpines observée aujourd'hui. Comme le scénario décrit ici s'est reproduit à de nombreuses reprises au cours des 13 cycles climatiques du Pléistocène (Monegato et al., 2023), chaque cycle a participé à augmenter

la divergence entre les lignées n'ayant pas fusionné lors des cycles précédents (Figure 5.2). De plus, chaque cycle a également permis de scinder à nouveau les lignées ayant fusionné, dans différents refuges, redémarrant ainsi les potentiels processus d'adaptation et de divergence. Néanmoins, malgré l'accessibilité croissante des données génétiques, il reste encore très difficile aujourd'hui d'étudier séparément l'impact de ces cycles successifs, tout comme détecter les zones de contact et de fusion anciennes. La fusion de deux lignées entraîne l'hybridation de leurs génomes, ce qui empêche de les comparer individuellement et masque ainsi toute trace génétique de leurs passés séparés.

5.1.3 Différences de niches édaphiques à la lumière de la géodiversité

Alors que la caractérisation fine des propriétés physico-chimiques du substrat avait pour but de décrire précisément la niche édaphique des espèces, elle a aussi mis en lumière des propriétés sous-estimées des substrats rocheux alpins. En effet, comme la roche mère est le composant principal des substrats alpins (Pintaldi et al., 2021) j'ai pu caractériser les substrats sur lesquels poussent les populations de *Noccaea* que j'ai échantillonnées selon leur lithologie. Mais plutôt que de distinguer des classes carbonatées, silicatées et ultramafiques distinctes, j'ai révélé un *continuum* entre ces classes. Les substrats dolomitiques et calcaires forment un *continuum* de conditions locales, allant d'un sol dolomitique "pur", caractérisé par un ratio C/N faible, de faibles concentrations en phosphore et de fortes teneurs en magnésium, à un sol calcaire "pur", qui présente le profil inverse (Figure 2.3). Dans une moindre mesure, le même schéma est observé entre des substrats silicatés et des substrats ultramafiques.

En utilisant des méthodes de géochimie, j'ai pu caractériser les substrats sans me limiter aux éléments classiquement utilisés en écologie (pH, ratio C/N et rétention en eau), (Ettema, 2002 ; Kaňa et al., 2023 ; Pintaldi et al., 2021). J'ai mis en évidence que la diversité de conditions existantes dans les substrats carbonatés égale ou excède celle entre des substrats silicatés et ultramafiques. Alors que la différence entre un sol de serpentine et un granite par exemple semble évidente (Harrison & Rajakaruna, 2011 ; Kazakou et al., 2008), la distance édaphique pour une plante peut être au moins aussi importante entre deux sols sous l'appellation "calcaire". Par exemple, entre les sites carbonatés étudiés le pH varie entre 6,66 et 8,73, la quantité de matière organique varie de plus de 20 fois entre les valeurs extrêmes (entre 0,2 et 4,42%), et la concentration en azote varie presque autant (entre 0,05 et 0,92%). Les sols alpins, qui sont le plus souvent regroupés sous leur classe lithologique, varient donc énormément en fonction de la concentration en éléments nutritifs et en éléments phytotoxiques. En effet, la pente favorise le lessivage des éléments, l'altitude et l'orientation influencent la cryoturbation (*i.e.* déplacement des particules du sol par effet répété de gel et dégel) et donc le relargage d'éléments nutritifs ou toxiques issus de la roche mère. Ces différents facteurs, associés à la lithologie du contexte environnant, vont contribuer à créer une forte variabilité spatiale des conditions locales pour les plantes (Augusto et al., 2017 ; Kaňa et al., 2023 ; Michalet et al., 2002 ; Vidaller et al., 2025 ; Zimmer et al., 2024b, 2024a).

L'interaction entre topographie, lithologie et pédologie est regroupée sous la notion de géodiversité. Ce concept résume les conditions réellement expérimentées par les plantes et, bien que peu utilisé sous cette forme en écologie, il représente néanmoins un axe classique de compréhension des

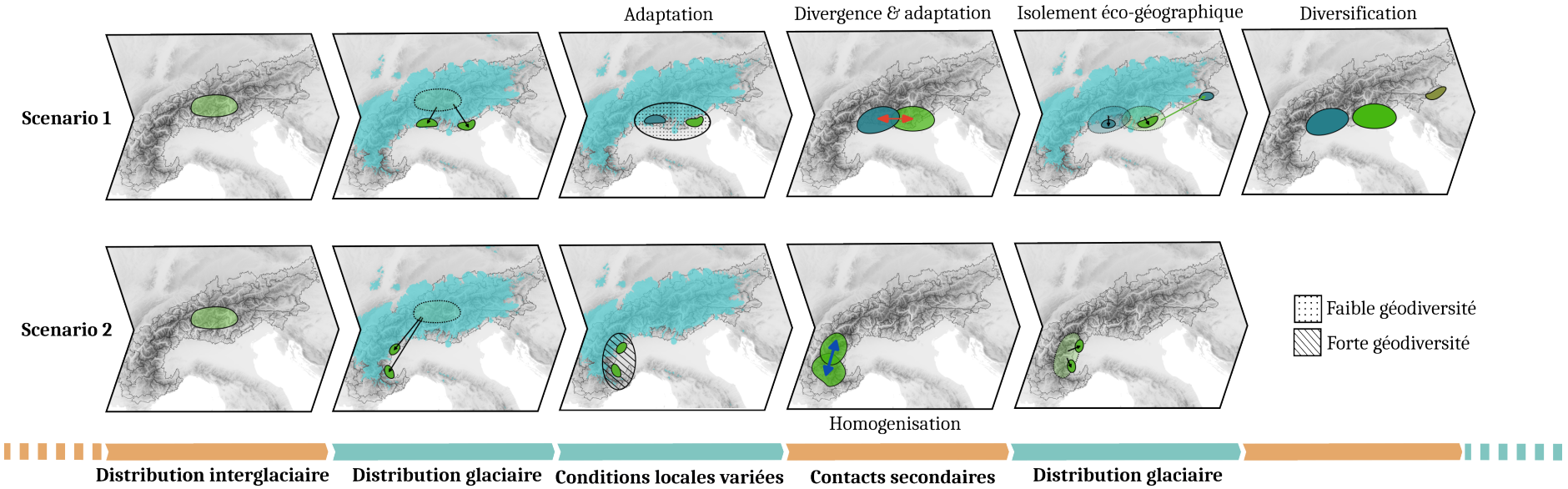


FIGURE 5.2 – Scénario théorique mêlant cycles glaciaires et géodiversité. La frise colorée indique en orange les phases interglaciaires chaudes et en bleu les phases glaciaires froides. Deux scénarios sont proposés, l'un avec des refuges glaciaires à géodiversité élevée, l'autre avec une géodiversité faible. Une espèce est présente au centre des Alpes pendant une phase interglaciaire. Deux lignées s'isolent ensuite pendant la phase glaciaire. Dans le scénario 1, ce refuge présente une géodiversité forte, ce qui entraîne de l'adaptation. Dans le scénario 2, la faible géodiversité n'entraîne pas de pression de sélection particulière. Lors de la phase interglaciaire suivante, dans le scenario 1, les deux lignées conservent leur intégrité grâce au couplage adaptatif et continuent donc de diverger. La phase glaciaire suivante permet aux deux lignées de continuer à diverger, et permet un isolement éco-géographique grâce aux adaptations acquises. Dans le scenario 2, les deux lignées s'homogénéisent et fusionnent à nouveau. Au final, alors que dans le scenario 2, une seule espèce est présente à la fin, dans le scénario 1 deux espèces sont présentes ainsi qu'une lignée supplémentaire en cours de divergence.

conditions environnementales qui permettent le maintien de la biodiversité (Hulshof & Spasojevic, 2020 ; Vernham et al., 2023). En revanche, cette notion n'est pas ou peu utilisée en biologie évolutive, alors que l'histoire de l'évolution des conditions locales au cours du temps est liée à l'histoire de la diversification du vivant. Par exemple, l'adaptation locale que j'ai pu révéler entre des populations de *N. rotundifolia* issues de deux substrats carbonatés différents renforce l'idée que la géodiversité est un élément important en écologie pour comprendre les conditions locales qui permettent le maintien de la divergence entre les lignées. Mais dans ce sens, il est nécessaire de retracer l'histoire de la géodiversité dans le temps long, par exemple en estimant les conditions édaphiques des zones refuges pendant les périodes glaciaires, ou en datant la mise en place des habitats rocheux comme les éboulis dans les Alpes suite aux retraits glaciaires.

Fait bien connu des botanistes Alpins, le nombre d'espèces endémiques dans les Alpes est plus important parmi la flore calcicole que calcifuge (Aeschimann et al., 2011b, 2012). Comme discuté précédemment, la répartition lithologique des Alpes a favorisé la survie de la flore calcicole dans la marge sud des Alpes, alors que la flore calcifuge elle, a pu survivre dans des refuges plus disparates et dans des *nunataks* (Rosa et al., 2025). De plus, la surface totale mais surtout la géodiversité de ces différentes zones ont été différentes, tant géographiquement, entre les zones refuges, que temporellement, le long de l'histoire glaciaire des Alpes (Sternai et al., 2012 ; van der Beek & Bourbon, 2008). Par exemple, dans la marge sud des Alpes, bien que les altitudes maximales soit inférieures à celles des massifs centraux, les gradients d'altitude hors des glaces étaient plus importants, les bilans hydriques et thermiques plus contrastés. De plus, mes résultats pourraient indiquer des différences géochimiques plus importantes que dans les massifs cristallins. Ainsi, la diversité d'endémiques pourrait donc en partie s'expliquer à la lumière de la géodiversité, car la "flore calcicole" se développerait dans des conditions locales beaucoup plus variées et stables que la flore calcifuge. Cependant, pour généraliser cette hypothèse, il serait nécessaire de comparer également la diversité de micro-niches et l'âge de formation des sols.

Le modèle *Noccaea* étudié ici omet la compétition entre plantes, un facteur potentiellement clef à l'échelle de la biodiversité Alpine. En effet, les adaptations à des sols carbonatés sont considérées par certains auteurs comme des impasses évolutives car le coût adaptatif est trop important pour acquérir les autres adaptations nécessaires pour coloniser et survivre dans des milieux où la compétition entre plantes est plus forte (Smyčka et al., 2022). Les pressions de sélection supplémentaires dues à la présence d'éléments phytotoxiques existant, par exemple, dans certains sols calcaires peuvent donc représenter différents extrêmes adaptatifs et expliquer les différences de stratégies de croissance observées dans ma thèse (Hulshof & Spasojevic, 2020 ; Rajakaruna, 2018 ; Wellstein et al., 2013). De ce fait, la géodiversité permet à la fois de révéler une diversité de conditions locales sous-estimée mais surtout d'analyser les facteurs importants pour les plantes alpines, se développant *in situ* depuis des millions d'années, et qui favorisent des processus évolutifs tels que l'adaptation et la spéciation (Hulshof & Spasojevic, 2020 ; Vidaller et al., 2025).

5.2 Confrontation des résultats à la littérature

5.2.1 Systématique moderne, intégrative et reproductible ?

La notion d'espèce renvoie à plusieurs définitions mettant en avant différents critères de distinction que j'ai pu détailler dans le box 1 (*1.2 : Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce*), (de Queiroz, 2005a ; de Queiroz, 2007, 2020). Cependant, en utilisant le concept d'espèce unifié, toutes ces définitions s'intègrent en un seul concept d'espèce (Carstens et al., 2013 ; de Queiroz, 2005b, 2007). La taxonomie intégrative encourage le rassemblement de preuves issues de différentes disciplines pour appréhender la nature complexe du processus de spéciation. Elle permet, non pas seulement de multiplier les preuves pour asseoir une délimitation d'espèce particulière, mais apporte plutôt des éléments qui permettent de vérifier les différentes définitions de l'espèce qui ont été données par le passé (Dayrat, 2005 ; Schlick-Steiner et al., 2010 ; Will et al., 2005). C'est ce que j'ai fait durant ma thèse, en associant des preuves phylogénétiques (monophylie d'un groupe d'individus), morphologiques (traits distinctifs), de génétique des populations (*clusters* génétiques), géographiques (distribution) et écologiques (en particulier le substrat dans lequel poussent les plantes). Sans taxonomie intégrative, ces différentes preuves n'ont *a priori* pas la même valeur dans la délimitation d'espèces, car la géographie permet de former quelques dizaines de groupes au maximum, les traits morphologiques apportent quelques dizaines, centaines ou rarement milliers de caractères qui peuvent permettre de distinguer des groupes d'individus, tandis que la génétique fournit des dizaines voire des centaines de milliers de caractères. La taxonomie intégrative au contraire cherche à mettre au même niveau ces différentes sources de données comme étant des critères complémentaires. Néanmoins, la génétique étant souvent beaucoup plus résolutive que les autres sources d'information, la systématique reste principalement une systématique moléculaire, puisque l'immense majorité des critères de délimitation proviennent des données génétiques (Fujita et al., 2012 ; Karbstein et al., 2024 ; Miralles et al., 2024).

C'est pour cette raison que de nombreuses descriptions d'espèce récentes sont fondées exclusivement sur des données génétiques (Leaché et al., 2014, 2019 ; Luo et al., 2018 ; Škaloud, 2022). L'accessibilité croissante des données génétiques massives, voire même de génomes complets pourrait même accentuer cette situation. Mais bien que la génétique apporte un message potentiellement plus net et précis, elle supprime l'observation *in situ*, une méthode utilisée depuis les premières classifications botaniques, ce qui pourrait limiter l'élaboration de nouvelles hypothèses taxonomiques (Carstens et al., 2013 ; Hausdorf, 2025). Dans mon cas, l'utilisation exclusive de la génétique, sans informations morphologiques ni géographiques, ne m'aurait pas permis de révéler la nature biologique de *N. limosellifolia*, puisque reconnaître cette espèce rend *N. rotundifolia* paraphylétique.

Pour tenter de mettre à des niveaux similaires ces diverses sources d'information, il est possible non pas de les comparer directement, mais plutôt de les utiliser pour construire différents scénarios, que l'on va tester avec les données génétiques. Pour ce faire, j'ai utilisé dans le premier chapitre une méthode récente de délimitation phylogénétique nommée SPEEDEMON (Douglas & Bouckaert, 2022). Cette méthode présente l'avantage que les espèces candidates dont le statut est testé sont construites *a priori*, en regroupant les lignées échantillonnées en fonction de nos hypothèses basées

sur la morphologie, la distribution géographique et la similitude génétique. Cette méthodologie est donc applicable à tout type d'organismes, car la formulation des hypothèses de délimitation d'espèces est basée sur des mesures quantitatives et objectives issues des informations récoltées *in situ*, avant d'être testées puis validées par des méthodes de délimitation (Hausdorf, 2025 ; Schlick-Steiner et al., 2010).

Pour autant, l'un des points défendus par les partisans de la taxonomie intégrative est l'idée de construire une méthode de délimitation d'espèces qui soit biologiquement pertinente, mais surtout comparable pour l'ensemble du règne vivant (Dayrat, 2005). Mais peut-on vraiment homogénéiser la systématique de groupes biologiques aussi disparates que des animaux, des plantes, des insectes, des bactéries, etc. ? En effet, alors que certains groupes comme les mammifères sont très bien étudiés et délimités, d'autres groupes de micro-organismes ne sont connus que par des code-barres génétiques issus d'une seule portion du génome et la notion même d'espèce reste très floue pour des organismes se reproduisant par clonage (Cohan, 2002 ; Wiens, 2008). Néanmoins, la taxonomie intégrative conserve toute sa pertinence, car la méthode de taxonomie basée sur une référence (Galtier, 2019), (voir *1.2 : Box 1 : Qu'est-ce qu'une espèce ? Regard sur les concepts d'espèce*) permet en partie de faire face à ces limites. De fait, j'ai suivi durant ma thèse l'idée que la révision systématique d'un organisme doit se baser sur celle d'autres espèces proches dont le statut n'est pas controversé. En prenant comme base de référence des espèces qui sont "validées" par la communauté, il est possible de délimiter des espèces dont la pertinence biologique est similaire (Galtier, 2019 ; Leaché et al., 2021). C'est ce que j'ai fait, en basant la valeur du seuil de délimitation d'espèce utilisé par le logiciel SPEEDEMON sur la distance génétique existant entre *N. stilosa* et *N. minima*, deux espèces unanimement acceptées.

Un point que je n'ai pas abordé jusqu'à présent est le coût des études génétiques. L'extraction, le séquençage et l'analyse de données génétiques massives représentent un coût financier et environnemental très important, qui pose des problèmes tant éthiques que sociaux (Byrd et al., 2020 ; Smart et al., 2016). Afin de réduire ces coûts et rendre la taxonomie moderne plus accessible, tout en réalisant des délimitations pertinentes, il serait possible d'associer : des données génétiques réduites, quelques milliers de marqueurs par exemple, avec des preuves complémentaires utilisées en taxonomie intégrative, dont la collecte, l'accès et l'analyse sont moins coûteux. Cela ne supprimerait évidement pas l'utilisation de données génétiques, mais permettrait de limiter l'inflation de leur utilisation. De plus, reprendre à la lumière de la taxonomie intégrative des analyses anciennes basées sur de faibles quantités de données ou sur des données de moins bonne qualité (*e.g.* quelques dizaines de marqueurs, uniquement chloroplastiques, AFLPs, etc.), permettrait sûrement d'améliorer la justesse de la délimitation sans produire de nouvelles données génétiques. Dans ce sens, j'ai pu par exemple mesurer des traits sur plusieurs centaines de parts d'herbiers, accessibles gratuitement en ligne et dont la mesure et l'analyse ont été réalisées en local avec un simple ordinateur.

L'acquisition de données complémentaires, morphologiques par exemple, demande néanmoins souvent plus de temps et ce, sans garantie de résultat. Ce même constat est observable pour les données expérimentales comme ce fut le cas pour l'expérimentation réalisée dans le cadre de ma

thèse. Cette dernière a représenté beaucoup d'effort, tant pour récolter les graines et la terre *in situ* (au total environ 360 kg de terre récoltés en montagne), que pour réaliser l'expérimentation et mesurer des traits. Cela explique la rareté de ce type d'expérimentation dans la littérature, et questionne l'utilité de la phylogénie moléculaire associée à des approches expérimentales. De plus, en observant la littérature, il est aisé de se rendre compte que des travaux expérimentaux, des études très précises sur un petit groupe biologique non-modèle ne sont pas publiées avec la même visibilité que des études plus générales impliquant des grands groupes mais à des échelles moins précises (Dietrich et al., 2014 ; Jennions & Moller, 2002). Pourtant, dans un monde où la science devient de plus en plus une science des données (Farley et al., 2018), la science exploratoire reste nécessaire pour étudier les processus, dont la compréhension est essentielle pour formuler des scénarios globaux (Courchamp et al., 2015). Enfin, des groupes très étudiés car peut-être plus "attrayants", peuvent ne pas représenter correctement le reste de la communauté environnante. C'est le cas dans les Alpes par exemple, où l'étude du genre *Androsace*, un des groupes les plus emblématiques avait conduit à surestimer l'age de la flore alpine (Boucher et al., 2016b ; Roquet et al., 2013 ; Smyčka et al., 2022), cette dernière ayant émergé majoritairement durant le Pléistocène (Wootton et al., 2025).

5.2.2 Les différents modes de spéciation sont-ils entièrement distincts les uns des autres ?

Durant ma thèse, j'ai souvent mis en opposition les différents modes de spéciations étudiés, et notamment l'opposition entre la spéciation allopatrique due à la fragmentation des habitats pendant les cycles glaciaires, et la spéciation écologique due à la sélection divergente entre différentes conditions écologiques locales. Cette opposition est couramment employée dans la littérature, car cette dernière a traditionnellement étudié séparément la spéciation en allopatrie impliquant potentiellement de la dérive génétique et la spéciation sympatrique impliquant de la sélection naturelle (Mayr, 1974 ; Nosil, 2008). Par exemple, lorsque Avise (2000) fait la synthèse des connaissances en phylogéographie, la spéciation allopatrique y est dominante. Cependant, la littérature plus récente a mis en lumière l'existence de phénomènes de spéciation impliquant à la fois de la séparation géographique et écologique, impliquant uniquement de la géographie, uniquement de l'écologie (plus rarement) ou encore aucune des deux (polyploïdie par exemple), (Gorospe et al., 2025 ; Li et al., 2025 ; Nevado et al., 2018 ; Slovák et al., 2023 ; Voisin et al., 2023). De plus, la vision classique du flux de gènes comme un facteur uniquement d'homogénéisation des lignées est remise en cause, et le rôle positif du flux de gènes dans l'adaptation, la divergence et la spéciation a récemment été souligné (Butlin & Faria, 2024 ; Fasanella et al., 2023 ; Flantua et al., 2019). Néanmoins, bien que ces deux modes de spéciation soient de plus en plus souvent inclus dans les hypothèses évolutives, ils sont encore mis en opposition pour comprendre l'origine de la biodiversité. En d'autres termes, il s'agit souvent de déterminer si la divergence est due à la géographie ou à l'écologie (Boucher et al., 2016b ; Sexton et al., 2014 ; Verboom et al., 2015).

Comme discuté précédemment, les différentes définitions d'espèces revoient à des critères opérationnels qui peuvent apparaître plus ou moins rapidement durant le processus de spéciation. La divergence que l'on observe au travers de ces critères, peut être influencée par différents facteurs agissant à différents moments le long du *continuum* de spéciation (Campbell et al., 2018). En effet, alors

que la spéciation est vue comme un *continuum* entre deux extrêmes, une population panmictique et deux espèces intégralement isolées reproductivement (Butlin & Faria, 2024), la relation entre la divergence et l'isolement reproductif n'est pas graduelle, mais suit plutôt une fonction sigmoïde (ou *courbe en S*), (Monnet et al., 2025 ; Nosil et al., 2024 ; Roux et al., 2016), (Figure 5.3). Récemment mis en lumière, le changement entre deux lignées peu isolées sur le plan reproductif vers deux lignées fortement isolées reproductivement semble plus rapide chez les plantes que chez les animaux (Monnet et al., 2025). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer ce phénomène, notamment des différences génétiques (incluant le chloroplaste comme source de barrière reproductive supplémentaire chez les plantes par rapport aux animaux), des différences de dispersion ou encore des différences liées aux pollinisateurs. Cependant, tous ces facteurs peuvent agir à différents moments le long du *continuum* de spéciation. Surtout, ce qui semble être le plus important à noter est cette augmentation rapide de l'isolement reproductif, qui peut laisser supposer que des facteurs différents s'accumulent le long du processus de divergence (Nosil et al., 2024). Si la spéciation nécessite l'accumulation de facteurs variés, habituellement analysés de manière isolée selon différents modes de spéciation, faut-il dès lors persister à distinguer ces modes et, par conséquent, à considérer la spéciation comme le résultat de processus distincts ? Ou bien convient-il, au contraire, de considérer l'ensemble de ces mécanismes comme les composantes d'un unique et même processus de spéciation ?

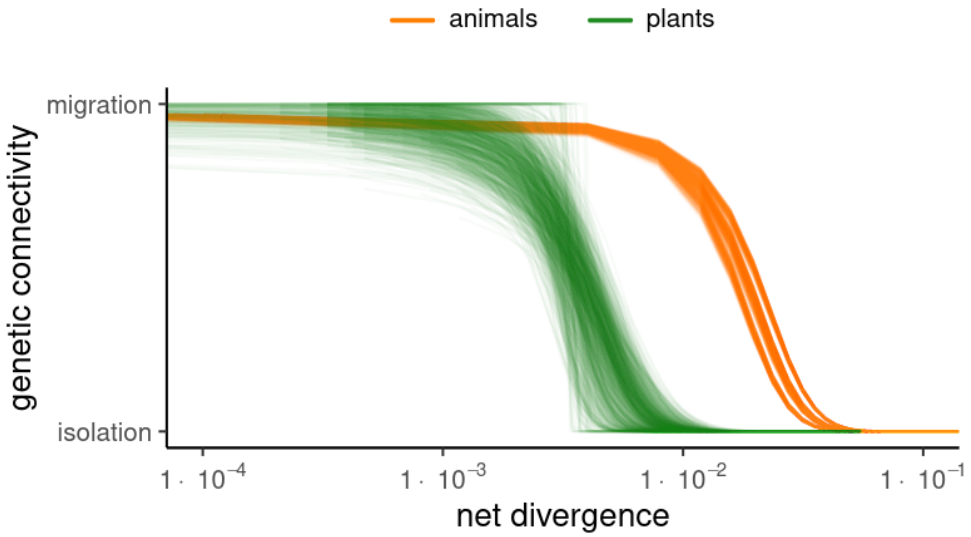


Figure 5.3 – Patrons génomiques d'introgression le long d'un *continuum* de divergence chez les plantes et chez les animaux d'après Monnet et al. (2025). La divergence génomique moyenne et l'état d'isolement ont été estimés sur 280 paires d'espèces végétales (vert) et animales (orange) avec une méthode ABC. Les plantes sont soumises à moins d'introgression que les animaux à un même niveau de divergence génétique, ce qui suggère que les barrières entre espèces s'établissent plus rapidement chez les plantes.

Comme j'ai tenté de le mettre en lumière dans le chapitre 4, les différents facteurs considérés dans les modes de spéciation agissent en synergie. Des modèles théoriques avaient d'ailleurs déjà insisté sur ce rôle cumulé des facteurs géographiques, écologiques et temporels pour permettre la complétion de la spéciation (Aguilée et al., 2012 ; Borregaard et al., 2016 ; Gavrilets, 2014). De

plus, comme je l'ai déjà évoqué, pour des plantes un isolement géographique, même partiel, induit forcément des différences écologiques (Sobel et al., 2010), et ces différences peuvent être très importantes même dans des situations où le milieu semble similaire (*e.g.* entre deux substrats calcaires). Cependant, les différences observées peuvent représenter des différences de niche réalisée ou fondamentale, nécessitant des analyses approfondies pour confirmer l'existence d'adaptation et d'isolement. Comme les mesures de la divergence, de l'adaptation ou encore des barrières reproductives sont très complexes ou coûteuses à réaliser, il est souvent nécessaire de regarder ces processus séparément, et de choisir des modèles où seul un de ces processus semble agir. Mais si la spéciation est due à différents facteurs qui agissent en synergie, ou de manière répétée à différents moments le long du *continuum* de spéciation, l'étude séparée de ces facteurs permettra plus difficilement d'éclairer son fonctionnement global (Nosil et al., 2024).

Enfin, différents auteurs ont mis en avant le lien entre type de divergence et probabilité d'extinction, les espèces apparaissant rapidement étant plus susceptibles d'être des espèces éphémères (Aguilée et al., 2012 ; Seehausen et al., 2014). En suivant cette hypothèse, les groupes d'espèces issues de radiation évolutive rapide (comme par exemple dans les genres *Lupinus, Senecio, Androsace...*) pourraient être plus susceptibles de s'éteindre. Mais cette idée qu'un fort taux de spéciations est suivi d'extinctions rapides pourrait également représenter un processus de diversification (*i.e.* mécanisme dynamique de spéciation et d'extinction qui contribue à augmenter globalement la biodiversité) assez commun et général. Par exemple, il est estimé que les phases de contacts secondaires induisent en premier lieu un "*boost*" de diversification et parfois également de polyploïdie suivi d'une forte extinction et d'une disploïdie (*i.e.* réduction du nombre de duplications du génome), (Flantua et al., 2019 ; Levin, 2020 ; Rosenblum et al., 2012). La diversification pourrait être vue comme une succession de différentes phases : des stagnations, des radiations rapides et intenses, puis des extinctions (Figure 5.4).

Cela m'amène à faire le lien avec la taxonomie utilisée en Suisse par la base de données nationale sur la flore Infoflora notamment (P. Juillerat, pers. comm.) qui, pour les groupes complexes, utilise souvent la notion d'agrégats d'espèces (Eggenberg & Möhl, 2013 ; Lauber et al., 2001). Cette classification assez peu utilisée en France, a d'abord une dimension pratique puisqu'elle permet aux botanistes de terrain de regrouper plusieurs espèces difficiles à distinguer morphologiquement sous un même nom collectif. Souvent, un agrégat regroupe des espèces qui sont, sauf à de rares exceptions près, phylogénétiquement proches et qui ne sont pas intrinsèquement isolées reproductivement, bien qu'isolées écologiquement ou géographiquement. Dans ce cas, l'agrégat pourrait représenter un moment particulier du processus de diversification : soit une phase de radiation évolutive rapide, où chacune des espèces formées explore différents facteurs de divergence (géographiques, écologiques, génétiques). Soit au contraire la fin d'une radiation évolutive, où ces espèces sont en (re)connexion, et potentiellement au point de départ d'une homogénéisation, selon l'idée que certaines espèces sont éphémères (McKay & Zink, 2015 ; Rosenblum et al., 2012).

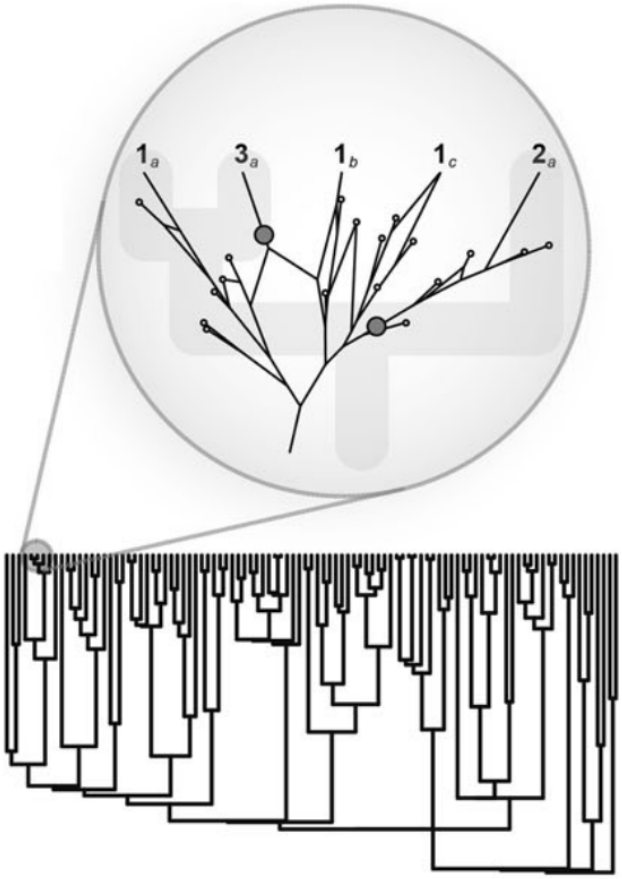


FIGURE 5.4 – Formation d'une espèce "durable" d'après ROSENBLUM et al. (2012). Arbre phylogénétique montrant que les espèces sont composées de nombreuses formes naissantes, dont la plupart disparaissent ou sont réabsorbées par hybridation. Les deux disques dans l'encart pourraient représenter des cas de flux de gènes adaptatifs.

5.2.3 Géodiversité : un des facteurs principaux de divergence chez les flores de montagne ?

Le point central de la spéciation écologique est la différence de niche écologique entre espèces, qui entraîne des pressions de sélection divergentes favorisant, à leur tour, la divergence des lignées (NOSIL, 2012). En milieu de montagne, l'écologie est le plus souvent étudiée à travers le prisme du climat (KADEREIT, 2024), de la topographie (principalement l'altitude) (SMYČKA et al., 2017) ou de la lithologie (le type de roche mère), (RAHBEK et al., 2019a). Or, dans les environnements très fragmentés et très hétérogènes des montagnes, les conditions écologiques locales peuvent varier à des échelles spatiales très réduites, et un habitat, un type lithologique ou une altitude peuvent correspondre à des conditions et des pressions de sélection très différentes (ETTEMA, 2002 ; RICHARDSON et al., 2014). C'est d'autant plus le cas pour des plantes de petite taille (comme en milieu alpin) et qui ne possèdent pas de capacités particulières pour se disperser sur de longues distances, pour lesquelles un habitat peut abriter une très forte diversité de micro-conditions (BOUCHER et al., 2017, 2024 ; ELLIS & WEIS, 2006).

Cependant, la divergence et la spéciation s'inscrivent dans le temps long, sur des échelles de quelques centaines de milliers à quelques millions d'années (Hedges et al., 2015). Les conditions écologiques évoquées précédemment ont donc pu varier sur ces échelles de temps. Les conditions climatiques par exemple, ont été très changeantes au cours du Pléistocène, variant très fortement entre phases glaciaires et interglaciaires (Marini et al., 2008) alors que la lithologie a été un facteur très stable. Les conditions topographiques, quant à elles, ont été modifiées en lien avec les processus érosifs, avec une notable accélération durant les cycles climatiques mais restant probablement assez stables sur les échelles de temps évoquées (Fauquette et al., 2015 ; Kuhlemann, 2007). Les conditions édaphiques, qui sont dépendantes de la microfaune et microflore du sol, ont pu également être affectées par les conditions climatiques (Blankinship et al., 2011 ; Jansson & Hofmockel, 2019). Si les communautés du sol changent avec les modifications climatiques, alors les conditions physico-chimiques du sol ont pu également être très variables pendant les cycles climatiques du Pléistocène (Philippot et al., 2024 ; Saidi-Mehrabad et al., 2020). Enfin, même si les organismes du sol permettent de maintenir des conditions édaphiques stables, les interactions directes entre les plantes et les micro-organismes peuvent être modifiées (Ettema, 2002 ; Philippot et al., 2024). Dans ce cas, bien que les conditions édaphiques soient stables, la niche édaphique des espèces peut néanmoins être variable.

La géodiversité, qui inclut ces différentes variables écologiques classiquement utilisées en phylogéographie des plantes alpines, permet de mettre en commun différentes géo-fonctions qui représentent directement les processus écologiques potentiellement à l'œuvre dans la divergence (Bailey et al., 2017 ; Vernham et al., 2023). Mes résultats semblent le confirmer, puisque l'étude de la géodiversité a permis d'observer des différences de niche édaphique entre espèces alors que leurs niches climatiques sont similaires. Cependant, alors que la mesure de la lithologie aujourd'hui permet d'obtenir une image réaliste de celle du passé, faire l'hypothèse que les conditions édaphiques actuelles sont un bon proxy de celles du passé peut être erroné (Pintaldi et al., 2022). Néanmoins, en se focalisant sur des habitats d'éboulis, où la roche mère est le composant principal, et où la pédogenèse est constamment rajeunie, il est possible de minimiser ce risque. De plus, les espèces ayant trouvé refuge dans des zones non englacées pendant les périodes froides, en marge des Alpes ou dans des *nunataks*, les sols alpins de ces zones ont pu se maintenir tout au long du Pléistocène sans être effacés par les glaciers (D'Amico et al., 2019 ; Pintaldi et al., 2022).

En suivant l'hypothèse que les sols des zones refuges ont été relativement stables aux échelles de temps de la divergence et de la spéciation, alors l'hétérogénéité édaphique a bien représenté des pressions de sélection divergentes pour les plantes comme cela a été théorisé pour les sols carbonatés. En effet, le pH élevé de ces sols réduit l'accès aux nutriments, ce qui nécessite pour les plantes des adaptations, pour rendre accessible les éléments nutritifs et pour pouvoir les absorber (Michalet et al., 2002 ; Nemer et al., 2021). De plus, les sols carbonatés sont connus pour présenter une faible rétention en eau, ce qui augmente les risques de déficits hydriques (Nemer et al., 2021). Mais ces adaptations, qui permettent aux espèces présentes d'extraire et capturer les éléments nutritifs augmentent également le risque d'absorber des éléments phytotoxiques présents (Hoque et al., 2021 ; Kosakivska et al., 2021 ; Moura et al., 2012). Comme j'ai pu le montrer dans le second chapitre, il

s'agit justement des concentrations en éléments nutritifs et phytotoxiques qui différencient la niche édaphique de la plupart des espèces de *Noccaea*. De plus, l'adaptation aux sols carbonatés pourrait représenter une impasse évolutive, nécessitant des adaptations si importantes pour les plantes qu'il leur serait difficile de recoloniser des sols moins stressants (Smyčka et al., 2022). Que cette hypothèse soit valide ou non, elle met en lumière l'importance de l'adaptation pour les plantes se développant sur ces sols particulièrement stressants. Dans ce cas, un faible changement (par exemple, une légère augmentation de la concentration d'un élément toxique ou une réduction d'un élément nutritif) pourrait nécessiter une adaptation majeure, et favoriser la divergence et la spéciation (Ivalú Cacho & Strauss, 2014 ; Palacio et al., 2007).

L'adaptation que j'observe dans mon expérience de transplantation réciproque entre les deux populations issues de sols carbonatés semble confirmer l'hypothèse précédente. Cependant, contrairement à l'hypothèse physique (Nemer et al., 2021) qui postule que les plantes calcicoles ne devraient être limitées que par la compétition sur les sols silicatés, je n'observe pas chez les populations issues des deux substrats carbonatés d'augmentation de la valeur adaptative lorsque cultivées sur des sols silicatés pourtant sans compétition. De plus, je n'observe pas de gradient d'adaptation entre les classes lithologiques, c'est-à-dire un gradient de valeur adaptative le long d'un axe de distance édaphique. Par exemple d'après la littérature, j'aurais pu m'attendre à observer une valeur adaptative des populations issues des substrats carbonatés plus faible sur serpentine, et plus forte sur silicates. Si ce résultat n'est pas un artefact des mesures préliminaires de valeur adaptative des plantes (qu'il faudra confirmer avec la suite de l'expérimentation) alors, la spécialisation édaphique que l'on observe chez les plantes alpines pourrait être due principalement à des phénomènes stochastiques. Autrement dit, pendant les cycles climatiques les refuges glaciaires sont colonisés de manière stochastique en fonction de la capacité de dispersion des espèces (comme par exemples, les migrations longues distances), (Voisin et al., 2025b ; Willner et al., 2023). Les conditions édaphiques locales permettent alors la survie ou conduisent à l'extinction de la population présente dans le refuge, selon que les conditions écologiques sont suffisamment similaires ou trop différentes. Si les lignées se maintiennent, les conditions édaphiques peuvent évoluer au fil du temps, comme évoqué précédemment (par exemple, un sol carbonaté peut se décalcifier sous l'effet de la pluie), et amener certaines lignées à développer des adaptations au fur et à mesure des changements, ce phénomène favorisant alors la spéciation écologique.

Enfin, ma thèse met en lumière la nécessité d'étudier la géodiversité à des échelles spatiales fines et sur le temps long pour affiner notre compréhension des processus de divergence, de spéciation mais aussi plus généralement pour mieux comprendre la distribution des espèces alpines. Cependant, obtenir cette résolution pour les différentes facettes de la géodiversité semble peu envisageable actuellement. En effet, alors que les variables topographiques sont accessibles à des échelles de quelques mètres voire quelques centimètres avec la technologie du LiDAR, les bases de données de pédologie ne permettent pas d'atteindre cette résolution. Bien que certains travaux de modélisation proposent des données spatialisées de variables du sol comme le pH (Poggio et al., 2021), j'ai montré que les variables physico-chimiques du substrat varient à des échelles très fines, et ne sont que partiellement corrélées aux données géologiques qui sont souvent les données spatialisées servant

de bases à ces travaux de modélisation. De plus, la reconstitution des conditions édaphiques locales au dernier maximum glaciaire semble encore un défi majeur, même pour des propriétés simples et à des échelles spatiales peu résolutives (D'Amico et al., 2019 ; Jiang, 2008 ; Liu et al., 2018).

5.2.4 Synergie entre temps, espace et habitat

Durant ma thèse j'ai pu, par différents points de vue, questionner l'importance de la géodiversité dans les processus évolutifs à l'origine de la flore Alpine. Mes résultats suggèrent que, dans le contexte des cycles climatiques du Pléistocène, la géodiversité au sein des refuges est tout aussi importante que leur surface ou leur localisation. Bien évidemment la taille des refuges est d'une importance majeure, puisqu'elle conditionne la taille des populations qui s'y développent et donc leur diversité génétique. La localité des refuges, quant à elle, a conditionné la connectivité avec d'autres milieux ou, au contraire, leur isolement, mais aussi les conditions climatiques locales, et forme donc la source d'une riche littérature (Kadereit, 2024 ; Schmitt, 2017 ; Schonswetter et al., 2005 ; Stewart et al., 2009).

Néanmoins, la géodiversité semble avoir deux rôles majeurs qui sont encore peu pris en compte dans les scénarios évolutifs. Premièrement, elle contraint les processus stochastiques de colonisation : d'une part, elle limite les possibilités de colonisation suivant les capacités de dispersion des espèces en jouant un rôle de barrière physique (par exemple, les crêtes rocheuses de haute altitude peuvent stopper la dispersion des graines transportées par le vent), et d'autre part, elle joue un rôle de barrière écologique, puisque les conditions édaphiques locales peuvent être défavorables à la croissance des lignées qui s'y implantent selon leurs préadaptations. Deuxièmement, la géodiversité favorise l'adaptation et la divergence dans des contextes locaux différents. Lorsque les lignées s'implantent, elles sont contraintes par les conditions locales potentiellement différentes de leur niche écologique optimale, les pressions de sélection locales dues aux conditions topographiques et édaphiques favorisant alors l'adaptation, la divergence et potentiellement la spéciation (Stewart et al., 2009).

Enfin, ces processus ont pris place dans cette période de grandes oscillations climatiques qu'est le Pléistocène. Les possibilités de colonisation d'un refuge nouveau, les chances d'adaptation à des conditions écologiques divergentes ou encore les risques d'extinction locale ont pu advenir à chaque cycle glaciaire-interglaciaire, ce qui a pu permettre la rencontre d'une multitude de conditions, certaines rares, d'autres fréquentes.

5.3 Analyse des limites méthodologiques

Le point de départ de ma thèse était d'étudier en détail un facteur particulier du contexte alpin qui pourrait favoriser la spéciation écologique : le substrat. Dans ce cadre, j'ai été amené à déterminer quel modèle biologique aurait pu être le plus pertinent. D'autres groupes ont été envisagés, notamment dans les genres *Primula* et *Sempervivum*. Le complexe *N. rotundifolia s.l.* a finalement été choisi pour plusieurs raisons. D'une part, la taxonomie nous laissait penser qu'il y avait des spécialistes édaphiques très clairs, ce qui s'est finalement avéré erroné. D'autre part, *Noccaea* est un genre de la famille des Brassicaceae, relativement proche d'*Arabidopsis thaliana*, la plante modèle en génétique et donc une source d'information importante pour aligner et/ou annoter le génome. Cependant, cette proximité avec *A. thaliana* ne s'est pas révélée exploitable, car malgré les nombreux essais, je n'ai pas pu aligner correctement le génome de *N. rotundifolia* avec cette espèce sans perdre une quantité trop importante de données. Le même résultat a été obtenu avec le génome de *Thlaspi caerulescens*, une espèce proche notamment étudiée pour son hyper-tolérance aux métaux lourds. Enfin, j'ai choisi ce complexe pour des questions pratiques de facilité de culture. Ayant déjà cultivé par le passé dans les conditions alpines du jardin du Lautaret des espèces du genre *Iberis*, un genre phylogénétiquement proche, ce modèle semblait plus pertinent pour envisager la réalisation d'expérimentations en jardin commun.

En débutant ma thèse, j'ai fait l'hypothèse d'une spéciation liée au substrat chez *Noccaea rotundifolia s.l.*, dans la mesure où les représentants de ce complexe étaient considérés comme spécialistes de différentes lithologies. La délimitation d'espèces réalisée dans le chapitre 1 a modifié les attendus, ce qui m'a contraint à changer assez drastiquement l'approche méthodologique des différents chapitres de la thèse, notamment le chapitre 2. J'ai donc dû ré-orienter mon plan de travail. En particulier, cela m'a conduit à avoir un échantillonnage peu homogène entre les espèces (en terme de nombre de populations), ne me permettant pas de réaliser des analyses d'inférence démographique pour estimer plus précisément l'évolution des tailles de populations au cours du temps et/ou l'importance du flux de gènes entre lignées. Cela a également impacté l'expérimentation de transplantation réciproque (voir ci dessous).

Bien que ce travail n'avait pas pour vocation de réaliser une analyse quantitative de l'ensemble de la flore Alpine, l'ensemble de ces points ont limité la généralisation des résultats obtenus. En particulier, la quantification du flux de gènes entre les espèces du complexe et la réalisation d'inférences démographiques auraient permis de construire avec plus de certitude un scénario biogéographique à l'échelle du système alpin européen. Néanmoins, la délimitation d'espèces réalisée dans le chapitre 1 a modifié les attendus et a finalement fait du modèle *N. rotundifolia s.l.* un modèle dont l'histoire évolutive, mêlant isolement géographique et adaptation à des substrats divergents, pourrait représenter un schéma plus classique pour la flore Alpine qu'attendu. En revanche, alors que le milieu rocheux d'éboulis alpin permet de simplifier les hypothèses de travail car la compétition entre plantes est moindre dans les milieux où le couvert végétal est très faible, j'ai passé sous silence toutes formes d'interactions biotiques (Early & Keith, 2019). Les interactions biotiques étant majoritairement positives dans les environnements stressants avec une augmentation de la facilitation le long d'un

gradient de stress (Callaway et al., 2002), il est probable que cette simplification ne nuise pas à la compréhension de l'histoire évolutive du complexe *N. rotundifolia s.l.*. Pour autant, les éboulis alpins constituent probablement des habitat extrêmes, dont les conditions abiotiques ne reflètent pas nécessairement celles des milieux rocheux ou alpins dans leur ensemble. Cela pourrait donc limiter la généralisation de mes résultats à l'ensemble de la flore de ces environnements.

Dans l'étude de la relation plante-sol, les interactions avec les micro-organismes sont fondamentales. En effet, dans les éboulis et en milieu alpin plus généralement, les plantes sont des ingénieurs qui modifient leur environnement en apportant de la matière organique et en structurant les communautés microbiennes (Dumas et al., 2025 ; Ettema, 2002 ; Giupponi et al., 2023). Mais l'inverse est également vrai, l'hétérogénéité du sol contrôle et modifie la structure des micro-organismes et donc à terme, de la végétation (Ettema, 2002). De plus, les micro-organismes du sol peuvent représenter des limites pour la croissance des plantes, par exemple en immobilisant les nutriments (Čapek et al., 2021), ou au contraire des avantages, en dégradant la matière organique ou en rendant accessibles certains éléments nutritifs (Casazza et al., 2017 ; Kaňa et al., 2023). Comme je n'ai pas pu réaliser les analyses d'ADN environnemental, une méthode d'identification des micro-organismes du sol, je ne peux pas déterminer si la niche réalisée des espèces de *Noccaea* est plutôt contrôlée par les interactions avec les micro-organismes ou par les conditions édaphiques. Par ailleurs, je ne peux pas non plus estimer si la présence des micro-organismes du sol est plutôt un facteur de limitation ou de facilitation. De plus, l'absence de mesure directe des éléments nutritifs et phytotoxiques dans les tissus végétaux limite ma capacité à estimer correctement les pressions de sélection du substrat sur les plantes. En revanche, *Noccaea* est un genre de plantes connues pour être hyper-tolérantes et hyper-accumulatrices (Jakovljević et al., 2024 ; Mandáková et al., 2015), présentant des adaptations physiologiques pour gérer la présence d'éléments phytotoxiques, ce qui soutient mes hypothèses de travail.

Comme j'ai pu le développer dans le chapitre 3, l'expérimentation de transplantation réciproque menée durant ma thèse s'est focalisée sur une seule espèce, *N. rotundifolia*, qui semble être l'espèce la plus généraliste du complexe en termes de conditions édaphiques. Pourtant, j'ai détecté des signes d'adaptation locale chez les populations issues de substrats carbonatés et ultramafiques. Bien que ces résultats soient préliminaires et nécessitent une confirmation par des mesures directes de la valeur adaptative (par exemple, la production de graines), cela questionne notre capacité à étudier la niche écologique perçue par les plantes. En effet, alors que j'ai pu mesurer des différences de niche édaphique entre espèces, la niche de *N. rotundifolia* recouvre presque l'intégralité des conditions occupées par les différentes espèces du complexe *N. rotundifolia s.l.*. De plus, je n'ai pas observé de corrélation entre la distance écologique et la distance génétique dans le chapitre 1, ce qui semble contradictoire avec l'adaptation mesurée dans l'expérimentation. Néanmoins, une dissociation entre divergence génétique et écologique, tandis que l'isolement reproductif évolue de manière linéaire, a été révélée en intraspécifique chez des insectes du genre *Timema*, un groupe d'insectes dont la radiation évolutive est suggérée comme étant écologique (Nosil et al., 2024). Suivant ce modèle, de nombreuses lignées se formeraient en permanence au cours du temps suivi d'épisodes de spéciation particulièrement rapides. Cependant, la plupart de ces espèces seraient éphémères, et seules celles

acquérant une divergence écologique forte pourraient former des espèces "stables" (Rosenblum et al., 2012). Dans ce cas, on observerait principalement aujourd'hui chez *Noccaea* les phases initiales et finales de ce processus.

Durant ma thèse, j'ai fait des hypothèses sur le rôle de la géodiversité et principalement du substrat comme moteur de la divergence pour les plantes de milieux rocheux alpins. Cependant, alors que la phylogénie réalisée représente explicitement la divergence évolutive, les différences écologiques mesurées entre espèces restent uniquement corrélatives. La transplantation réciproque aurait pu permettre de mesurer expérimentalement combien les divergences édaphiques contribuaient à l'isolement reproductif entre les espèces de *N. rotundifolia s.l.*, mais sa réalisation en intra-spécifique ne m'a permis d'étudier que les premiers stades de l'adaptation. À cela s'ajoute le fait que la majorité des populations de *Noccaea* que j'ai été amené à échantillonner se trouvent dans des zones qui étaient couvertes par les glaces il y a 20 000 ans. L'adaptation et la divergence que je mesure sont donc potentiellement très récentes, car même si les conditions édaphiques sont restées stables dans le temps, la niche réalisée des espèces a pu être très variable en raison des variations climatiques. Néanmoins, en se concentrant sur des variables environnementales relativement stables dans le temps, comme les caractéristiques physico-chimiques du substrat, on limite l'influence des cycles glaciaires. Les différences de niche observées aujourd'hui reflètent ainsi probablement assez bien celles qui existaient dans le passé. Enfin, la délimitation d'espèces au sein du complexe *N. rotundifolia s.l.* et l'analyse de leur niche édaphique semblent bien confirmer notre hypothèse selon laquelle l'adaptation au substrat a eu un rôle important sur l'émergence et/ou le maintien de la divergence entre espèces du complexe. Cependant, il n'est pas possible de déterminer avec certitude si l'adaptation entraîne directement la divergence, si elle est secondaire après une divergence allopatrique, ou si elle provoque un changement de milieu et donc un décalage géographique qui favorise l'accumulation de divergence.

5.4 Perspectives de recherche

Ma thèse regroupe un ensemble de points de vue différents sur les causes écologiques de la divergence et de la spéciation chez la flore alpine et plus particulièrement les causes édaphiques. J'ai pu étudier ces causes à travers le prisme de la phylogénie dans le premier chapitre, à travers une approche d'écologie de la niche écologique dans le second chapitre et une étude explicite de l'adaptation dans le troisième chapitre. Enfin, le quatrième chapitre représente une synthèse de ces résultats sous la forme d'un scénario de spéciation nouveau que je propose pour la flore des montagnes tempérées. Mais bien que ma thèse fournisse une étude détaillée de l'évolution d'un complexe d'espèces, elle apporte également son lot de questions sans réponses et de nouvelles perspectives de recherche.

Une suite générale à ce travail de thèse serait de ré-explorer les groupes emblématiques des Alpes comme *Primula*, *Androsace* ou encore *Soldanella* à la lumière de la géodiversité. En effet, comme ces groupes sont parmi les plus diversifiés dans les Alpes, ces radiations évolutives pourraient être liées à de l'adaptation à des conditions édaphiques divergentes, ces espèces pourraient avoir des niches édaphiques très réduites, ou encore les refuges glaciaires estimés pour ces groupes d'espèces pourraient présenter une géodiversité plus forte que pour des groupes moins diversifiés. Comparer la niche

édaphique des différentes espèces de ces groupes semble à la fois pertinent pour tester le scénario évolutif proposé, et faisable puisque ces groupes ne représentent que quelques dizaines d'espèces et leurs relations phylogénétiques sont déjà clarifiées. De plus, les descriptions ou confirmations d'espèces récentes au sein de ces groupes ont déjà suggéré un rôle de l'adaptation à des conditions édaphiques divergentes, ce qui encourage à aller observer plus en détail les variables écologiques importantes et la généralisation de ces processus (Boucher et al., 2021 ; Boucher et al., s. d., accepté). Ce travail, mené sur plusieurs groupes taxonomiques, permettrait d'évaluer dans quelle mesure la spéciation induite par des processus d'adaptation aux conditions locales de géodiversité constitue un phénomène généralisé ou, au contraire, reste limitée à des cas particuliers ou à des anomalies. Cela permettrait également de déterminer s'il existe un gradient entre des mécanismes de spéciation indépendants de la géodiversité et ceux résultant exclusivement de l'adaptation à cette dernière.

Comme j'ai pu le discuter dans les limites méthodologiques, j'ai réalisé ma thèse à l'échelle des espèces mais pas à l'échelle des communautés. Pourtant, la géodiversité et les pressions de sélection associées vont agir sur l'ensemble des espèces présentes dans un milieu donné (Vernham et al., 2023). Si les pressions de sélection sont très fortes, comme je l'avance dans le chapitre 2, alors des patrons similaires d'adaptation et de divergence devraient être observés entre plantes d'une même communauté. Les refuges glaciaires des Alpes étant de mieux en mieux estimés ou modélisés (Rosa et al., 2025 ; Záveská et al., 2021), il devrait être possible de comparer deux communautés présentes dans deux refuges glaciaires distincts, et donc dans deux contextes de géodiversité différents, en analysant notamment la divergence génétique et écologique entre les populations présentes. Par exemple, en se focalisant sur les espèces dominantes des éboulis alpins de l'association phytosociologique *Thlaspietea rotundifolii*, comme *Campanula cochleariifolia*, *Linaria alpina* et *Silene vulgaris subsp. glareosa*, il serait possible expérimentalement de comparer l'adaptation entre populations de même espèce mais issues de refuges différents, ou de comparer la phylogéographie de ces lignées en relation avec la divergence écologique des refuges. De plus, comme les interactions biotiques positives augmentent le long d'un gradient de stress (Callaway et al., 2002), il serait intéressant dans des milieux comme les éboulis alpins, d'étudier l'impact de la facilitation sur l'occurrence des espèces et donc son rôle potentiel dans les étapes initiales de colonisation et d'adaptation (Liancourt et al., 2012). En d'autres termes, la facilitation permet-elle à des lignées de coloniser des milieux écologiquement dissemblables, d'y survivre et, à terme, de s'adapter ?

Dans la suite de cette idée, les interactions plante-sol sont considérées comme étant, au moins en partie, structurées ou modifiées par les micro-organismes (Ettema, 2002 ; Richardson et al., 2014). Il serait donc intéressant de coupler l'analyse de la niche édaphique avec une analyse de la communauté des micro-organismes. Cela permettrait d'intégrer les interactions biotiques plante-sol dans les questions d'adaptation et de différence de niche. De plus, tout comme pour la facilitation entre plantes mentionnée au-dessus, les micro-organismes peuvent jouer un rôle de facilitation en modifiant le contexte édaphique local, par exemple en stabilisant les métaux lourds ou en libérant les éléments nutritifs (Kaňa et al., 2023). Observer des communautés similaires dans la rhizosphère d'individus éloignés spatialement permettrait de tester cette hypothèse. De plus, comme j'ai pu le montrer dans le chapitre 2, les éléments phytotoxiques, qui semblent induire une différence de niche

entre les espèces de *Noccaea*, sont pour certains des fongicides ou des bactéricides (Kunito et al., 1999). Dans ce cas, la capacité des plantes à se développer sur ces sols pourrait être liée non pas à une gestion directe des éléments phytotoxiques, mais plutôt à une adaptation leur permettant de se développer en l'absence d'association avec des micro-organismes (Rúa et al., 2016).

La réalisation de ce manuscrit m'a amené à lire et à me questionner sur le processus de spéciation dans sa globalité. Des études récentes ont pu montrer que le *continuum* de spéciation n'est pas linéaire, mais présente des phases de stagnation et des phases d'accélération (Monnet et al., 2025 ; Roux et al., 2016). De plus, le changement qui existe entre un axe d'isolement reproductif et un axe de divergence génétique est plus rapide et abrupt chez les plantes que chez les animaux (Monnet et al., 2025). Récemment, Nosil et al. (2024) ont également révélé que la distance écologique et la divergence génétique ne sont pas corrélées linéairement, ce qui questionne le rôle de différents facteurs le long du processus de spéciation. En suivant en partie l'idée de synergie que j'ai pu développer dans le chapitre 4, il me semble intéressant d'étudier l'impact sur la divergence et la spéciation des différents processus que sont la dérive génétique, la sélection divergente, l'isolement géographique, etc., non pas isolément mais en synergie le long de ce *continuum*. Peut-on observer un impact plus ou moins grand de ces différents facteurs au début ou à la fin du *continuum* de spéciation ou encore au moment du changement rapide d'isolement reproductif ? Observe-t-on une augmentation rapide de l'isolement reproductif lorsque ces facteurs sont en synergie ? Enfin, quel est le rôle du flux de gène adaptatif ou plus généralement de l'hybridation dans l'adaptation, la divergence et la spéciation ?

Pour clore ce manuscrit, j'aime à imaginer que pour les plantes, le Pléistocène a été une succession de voyages dans des terres inconnues, aux conditions variées, des dalles froides du Mont Blanc, aux roches granitiques chaudes du Mercantour, comme une oscillation entre roche, glacier et minuscules grains de pollen.



Potentiel prédateur de *Noccaea rotundifolia sensu lato*, Grand Galibier, Hautes Alpes, France.

Références

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2011a). Analyse de la Flore des Alpes. 1 : Historique et Biodiversité. *Candollea*, *66*(1), 27. https://doi.org/10.15553/c2011v661a2

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2011b). Analyse de la Flore des Alpes. 2 : Biodiversité et Chorologie. *Candollea*, *66*(2), 225. https://doi.org/10.15553/c2011v662a1

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2012). Analyse de la flore des Alpes. 4 : Écologie. *Candollea*, *67*(2), 193. https://doi.org/10.15553/c2012v672a1

Aeschimann, D., Rasolofo, N., & Theurillat, J.-P. (2013). Analyse de la Flore des Alpes. 5 : Milieux et Phytosociologie. *Candollea*, *68*(1), 5. https://doi.org/10.15553/c2013v681a1

Aguilée, R., Lambert, A., & Claessen, D. (2011). Ecological speciation in dynamic landscapes : Speciation in dynamic landscapes. *Journal of Evolutionary Biology*, *24*(12), 2663-2677. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02392.x

Aguilée, R., Claessen, D., & Lambert, A. (2012). Adaptive radiation driven by the interplay of eco-evolutionary and landscape dynamics : adaptive radiation in dynamic landscapes. *Evolution*, *67*(5), 1291-1306. https://doi.org/10.1111/evo.12008

Ahatović Hajro, A., Hasanović, M., Murtić, S., Kalajdžić, A., Pojskić, N., & Durmić-Pašić, A. (2024). Serpentine environment prevails over geographic distribution in shaping the genetic diversity of Medicago lupulina L. *Molecular Genetics and Genomics*, *299*(1), 28. https://doi.org/10.1007/s00438-024-02124-7

Al-Shehbaz, I. A. (2014). A Synopsis of the Genus Noccaea (coluteocarpeae, Brassicaceae). *Harvard Papers in Botany*, *19*(1), 25-51. https://doi.org/10.3100/hpib.v19iss1.2014.n3

Alvarez, N., Thiel-Egenter, C., Tribsch, A., Holderegger, R., Manel, S., Schönswetter, P., Taberlet, P., Brodbeck, S., Gaudeul, M., Gielly, L., Küpfer, P., Mansion, G., Negrini, R., Paun, O., Pellecchia, M., Rioux, D., Schüpfer, F., Van Loo, M., Winkler, M., … Consortium, I. (2009). History or ecology ? Substrate type as a major driver of patial genetic structure in Alpine plants. *Ecology Letters*, *12*(7), 632-640. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01312.x

Anacker, B. L., & Strauss, S. Y. (2014). The geography and ecology of plant speciation : range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *281*(1778), 2013-2980. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2980

Angert, A. L., & Schemske, D. W. (2005). The evolution of species' distributions : reciprocal transplant across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. *Evolution*, *59*(8), 1671-1684. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01817.x

Antonelli, A., Kissling, W. D., Flantua, S. G. A., Bermúdez, M. A., Mulch, A., Muellner-Riehl, A. N., Kreft, H., Linder, H. P., Badgley, C., Fjeldså, J., Fritz, S. A., Rahbek, C., Herman, F., Hooghiemstra, H., & Hoorn, C. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience*, *11*(10), 718-725. https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z

Augusto, L., Achat, D. L., Jonard, M., Vidal, D., & Ringeval, B. (2017). Soil parent material—A major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, *23*(9), 3808-3824. https://doi.org/10.1111/gcb.13691

Avise, J. C. (2000). *Phylogeography : the history and formation of species*. Harvard University Press.

Badgley, C., Smiley, T. M., Terry, R., Davis, E. B., DeSantis, L. R., Fox, D. L., Hopkins, S. S., Jezkova, T., Matocq, M. D., Matzke, N., McGuire, J. L., Mulch, A., Riddle, B. R., Roth,

V. L., Samuels, J. X., Strömberg, C. A., & Yanites, B. J. (2017). Biodiversity and Topographic Complexity : Modern and Geohistorical Perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, *32*(3), 211-226. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.12.010

Bailey, J. J., Boyd, D. S., Hjort, J., Lavers, C. P., & Field, R. (2017). Modelling native and alien vascular plant species richness : At which scales is geodiversity most relevant ? *Global Ecology and Biogeography*, *26*(7), 763-776. https://doi.org/10.1111/geb.12574

Balestrini, R., Diémoz, H., Freppaz, M., Delconte, C. A., Caschetto, M., & Matiatos, I. (2024). Nitrogen atmospheric deposition in a high-altitude Alpine environment : A chemical and isotopic approach to investigate the influence from anthropized areas. *Atmospheric Environment*, *328*, 120513.

Barley, A. J., Nieto-Montes De Oca, A., Manríquez-Morán, N. L., & Thomson, R. C. (2024). Understanding Species Boundaries that Arise from Complex Histories : Gene Flow Across the Speciation Continuum in the Spotted Whiptail Lizards (B. Carstens, Éd.). *Systematic Biology*, *73*(6), 901-919. https://doi.org/10.1093/sysbio/syae040

Baythavong, B. S. (2011). Linking the Spatial Scale of Environmental Variation and the Evolution of Phenotypic Plasticity : Selection Favors Adaptive Plasticity in Fine-Grained Environments. *The American Naturalist*, *178*(1), 75-87. https://doi.org/10.1086/660281

Beck, E., Senser, M., Scheibe, R., Steiger, H.-M., & Pongratz, P. (1982). Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine 'giant rosette'plants. *Plant, Cell & Environment*, *5*(3), 215-222.

Beheregaray, L. B., & Caccone, A. (2007). Cryptic biodiversity in a changing world. *Journal of Biology*, *6*(4), 1-5. https://doi.org/10.1186/jbiol60

Benítez-Benítez, C., Jiménez-Mejías, P., Calleja-Alarcón, J. A., Leo, M., Sanz-Arnal, M., Lara, F., Garilleti, R., Martín-Bravo, S., Escudero, M., Fernández-Mazuecos, M., Calatayud, J., & Medina, N. G. (2025). Plant Neighbourhood as Predictor of Allopatric Speciation in Sedges. *Molecular Ecology*, *34*(6), e17683. https://doi.org/10.1111/mec.17683

Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, *22*(3), 148-155. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004

Bijlsma, R., & Loeschcke, V. (2005). Environmental stress, adaptation and evolution : an overview. *Journal of Evolutionary Biology*, *18*(4), 744-749. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00962.x

Blake, L., Mercik, S., Koerschens, M., Goulding, K. W. T., Stempen, S., Weigel, A., Poulton, P. R., & Powlson, D. S. (1999). Potassium content in soil, uptake in plants and the potassium balance in three European long-term field experiments. *Plant and Soil*, *216*(1), 1-14. https://doi.org/10.1023/A:1004730023746

Blankinship, J., Niklaus, P., & Hungate, B. (2011). A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, *165*, 553-565. https://doi.org/10.1007/s00442-011-1909-0

Bonnier, G. (1879). Quelques Observations Sur Les Relations Entre La Distribution Des Phanérogames Et La Nature Chimique Du Sol. *Bulletin de la Société Botanique de France*, *26*(9), 338-341. https://doi.org/10.1080/00378941.1879.10825799

Bonnier, G. (1895). Les Plantes De La Région Alpine : Et Leurs Rapports Avec Le Climat. *Annales de Géographie*, *4*(17), 393-413.

Borregaard, M. K., Matthews, T. J., & Whittaker, R. J. (2016). The general dynamic model : towards a unified theory of island biogeography ? *Global Ecology and Biogeography*, *25*(7), 805-816. https://doi.org/10.1111/geb.12348

Boucher, F. C., Casazza, G., Szövényi, P., & Conti, E. (2016a). Sequence capture using RAD probes clarifies phylogenetic relationships and species boundaries in Primula sect. Auricula. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *104*, 60-72. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.003

Boucher, F., Voisin, C., Livache, L., Rioux, D., & Dendant, C. (s. d.). Species delimitation among Primula hirsuta and related taxa (Primulaceae) confirms the existence of cryptic species in the Europeans Alps [accepted].

Boucher, F. C., Dentant, C., Ibanez, S., Capblancq, T., Boleda, M., Boulangeat, L., Smyčka, J., Roquet, C., & Lavergne, S. (2021). Discovery of cryptic plant diversity on the rooftops of the Alps. *Scientific Reports*, *11*(1), 11128. https://doi.org/10.1038/s41598-021-90612-w

Boucher, F. C., Verboom, G. A., Gallien, L., & Ellis, A. G. (2024). Multiple reproductive barriers maintain species boundaries in stone plants of the genus *Argyroderma*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *204*(2), 187-197. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad046

Boucher, F. C., Verboom, G. A., Musker, S., & Ellis, A. G. (2017). Plant size : a key determinant of diversification ? *New Phytologist*, *216*(1), 24-31. https://doi.org/10.1111/nph.14697

Boucher, F. C., Zimmermann, N. E., & Conti, E. (2016b). Allopatric speciation with little niche divergence is common among alpine Primulaceae. *Journal of Biogeography*, *43*(3), 591-602. https://doi.org/10.1111/jbi.12652

Broc, N. (2010). Chapitre XVI. De la géographie botanique à l'écologie. In *Une histoire de la géographie physique en France (XIXe - XXe siècles) : Les hommes – les œuvres – les idées* (p. 173-186). Presses universitaires de Perpignan.

Bueno de Mesquita, C. P., Brigham, L. M., Sommers, P., Porazinska, D. L., Farrer, E. C., Darcy, J. L., Suding, K. N., & Schmidt, S. K. (2020). Evidence for phosphorus limitation in high-elevation unvegetated soils, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, *147*(1), 1-13. https://doi.org/10.1007/s10533-019-00624-y

Burbrink, F. T., & Ruane, S. (2021). Contemporary Philosophy and Methods for Studying Speciation and Delimiting Species. *Ichthyology & Herpetology*, *109*(3), 874-894. https://doi.org/10.1643/h2020073

Burke, D. J., Zhu, S., Pablico-Lansigan, M. P., Hewins, C. R., & Samia, A. C. S. (2014). Titanium oxide nanoparticle effects on composition of soil microbial communities and plant performance. *Biology and Fertility of Soils*, *50*(7), 1169-1173. https://doi.org/10.1007/s00374-014-0938-3

Burma, B. H. (1949). The Species Concept : A Semantic Review. *Evolution*, *3*(4), 369-370. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1949.tb00037.x

Burnat, E. (1892). Flore des Alpes maritimes [...] Volume I.

Butlin, R. K., & Faria, R. (2024). Local adaptation and reproductive isolation : when does speciation start ? *Evolutionary Journal of the Linnean Society*, *3*(1), kzae003. https://doi.org/10.1093/evolinnean/kzae003

Byrd, J. B., Greene, A. C., Prasad, D. V., Jiang, X., & Greene, C. (2020). Responsible, practical genomic data sharing that accelerates research. *Nature Reviews Genetics*, *21*, 615-629. https://doi.org/10.1038/s41576-020-0257-5

Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D., & Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, *417*(6891), 844-848. https://doi.org/10.1038/nature00812

Campbell, C. R., Poelstra, J. W., & Yoder, A. D. (2018). What is Speciation Genomics ? The roles of ecology, gene flow, and genomic architecture in the formation of species. *Biological Journal of the Linnean Society*, *124*(4), 561-583. https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly063

Candolle, A. d. (1875). *Sur les causes de l'inégale distribution des plantes rares dans la chaîne des Alpes*. Imprim. Ricci.

Čapek, P., Choma, M., Tahovská, K., Kaňa, J., Kopáček, J., & Šantrůčková, H. (2021). Coupling the resource stoichiometry and microbial biomass turnover to predict nutrient mineralization and immobilization in soil. *Geoderma*, *385*, 114884. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114884

Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, *22*(17), 4369-4383. https://doi.org/10.1111/mec.12413

Casazza, G., Lumini, E., Ercole, E., Dovana, F., Guerrina, M., Arnulfo, A., Minuto, L., Fusconi, A., & Mucciarelli, M. (2017). The abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi

are linked to the soil chemistry of screes and to slope in the Alpic paleo-endemic Berardia subacaulis (R. Aroca, Éd.). *PLOS ONE*, *12*(2), e0171866. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171866

Cho, W.-B., So, S., Han, E.-K., Myeong, H.-H., Park, J.-S., Hwang, S.-H., Kim, J.-H., & Lee, J.-H. (2020). Rear-edge, low-diversity, and haplotypic uniformity in cold-adapted *Bupleurum euphorbioides* interglacial refugia populations. *Ecology and Evolution*, *10*(19), 10449-10462. https://doi.org/10.1002/ece3.6700

Choler, P. (2005). Consistent Shifts in Alpine Plant Traits along a Mesotopographical Gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *37*(4), 444-453. https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0444:CSIAPT]2.0.CO;2

Choler, P., Bayle, A., Fort, N., & Gascoin, S. (2025). Waning snowfields have transformed into hotspots of greening within the alpine zone. *Nature Climate Change*, *15*(1), 80-85. https://doi.org/10.1038/s41558-024-02177-x

Christe, C., Caetano, S., Aeschimann, D., Kropf, M., Diadema, K., & Naciri, Y. (2014). The intraspecific genetic variability of siliceous and calcareous Gentiana species is shaped by contrasting demographic and re-colonization processes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *70*, 323-336. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.09.022

Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S. M., Knollová, I., Janssen, J. A. M., Rodwell, J. S., Peterka, T., Marcenò, C., Landucci, F., Danihelka, J., Hájek, M., Dengler, J., Novák, P., Zukal, D., Jiménez-Alfaro, B., Mucina, L., Abdulhak, S., Aćić, S., Agrillo, E., … Schaminée, J. H. J. (2020). EUNIS Habitat Classification : Expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats (S. Schmidtlein, Éd.). *Applied Vegetation Science*, *23*(4), 648-675. https://doi.org/10.1111/avsc.12519

Claridge, M. F. (2009). Species are Real Biological Entities. In *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* (p. 91-109). John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781444314922.ch5

Cohan, F. (2002). What are Bacterial Species ? *Annual review of microbiology*, *56*, 457-87. https://doi.org/10.1146/annurev.micro.56.012302.160634

Collectif-Rimaye. (2025). Glacier de la Girose – Versant sensible. *Journal of Alpine Research | Revue de géographie alpine*. https://doi.org/10.4000/13u20

Colombo, C., Palumbo, G., He, J.-Z., Pinton, R., & Cesco, S. (2014). Review on iron availability in soil : interaction of Fe minerals, plants, and microbes. *Journal of Soils and Sediments*, *14*(3), 538-548. https://doi.org/10.1007/s11368-013-0814-z

Combrink, L. L., Golcher-Benavides, J., Lewanski, A. L., Rick, J. A., Rosenthal, W. C., & Wagner, C. E. (2025). Population Genomics of Adaptive Radiation. *Molecular Ecology*, *34*(2), e17574. https://doi.org/10.1111/mec.17574

Contreras-Ortiz, N., Atchison, G. W., Hughes, C. E., & Madriñán, S. (2018). Convergent evolution of high elevation plant growth forms and geographically structured variation in Andean Lupinus (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *187*(1), 118-136. https://doi.org/10.1093/botlinnean/box095

Courchamp, F., Dunne, J. A., Le Maho, Y., May, R. M., Thébaud, C., & Hochberg, M. E. (2015). Fundamental ecology is fundamental. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*(1), 9-16. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.005

Coutterand, S., & Buoncristiani, J.-F. (2006). Paléogéographie du dernier maximum glaciaire du Pléistocène récent de la région du Massif du Mont Blanc, France. *Quaternaire*, (vol. 17/1), 35-43. https://doi.org/10.4000/quaternaire.633

Coyne, J. A., Orr, H. A., & Bradshaw, T. (2004). Speciation. *Integrative and Comparative Biology*, *44*(5), 400.

Cracraft, J. (1983). Species Concepts and Speciation Analysis. In R. F. Johnston (Éd.), *Current Ornithology* (p. 159-187). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6

Dai, B.-B., Wu, F.-Y., Zhong, W.-T., Shi, Y.-H., Qin, J.-T., Yang, J.-J., & Yang, J. (2022). Particle Sorting in Scree Slopes : Characterization and Interpretation From the Micromechanical Perspective.

Journal of Geophysical Research : Earth Surface, *127*(5), e2021JF006372. https://doi.org/10.1029/2021JF006372

D'Amico, M. E., Pintaldi, E., Catoni, M., Freppaz, M., & Bonifacio, E. (2019). Pleistocene periglacial imprinting on polygenetic soils and paleosols in the SW Italian Alps. *CATENA*, *174*, 269-284. https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.11.019

Darwin, C. (2007). *On the Origin of Species (1859)*. Greenwood Press.

Daundasekara, K. C., Garza, E. R., & Pepper, A. E. (2025). Plastomic studies inform the mechanisms of edaphic adaptation in North American species in the tribe Thelypodieae (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, *112*(7), e70071. https://doi.org/10.1002/ajb2.70071

David, M. B. (1988). Use of loss-on-ignition to assess soil organic carbon in forest soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, *19*(14), 1593-1599. https://doi.org/10.1080/00103628809368037

Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, *85*(3), 407-417. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x

de Bang, T. C., Husted, S., Laursen, K. H., Persson, D. P., & Schjoerring, J. K. (2021). The molecular-physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *The New Phytologist*, *229*(5), 2446-2469. https://doi.org/10.1111/nph.17074

de Queiroz, A. (2005a). The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(2), 68-73. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.11.006

de Queiroz, K. (2005b). A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy. *Proceeding of the California academu of sciences*, *56*(18), 196-215.

de Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, *56*(6), 879-886. https://doi.org/10.1080/10635150701701083

de Queiroz, K. (2011). Branches in the lines of descent : Charles Darwin and the evolution of the species concept. *Biological Journal of the Linnean Society*, *103*(1), 19-35. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01634.x

de Queiroz, K. (2020). An updated concept of subspecies resolves a dispute about the taxonomy of incompletely separated lineages. *Herpetological Review*.

de Queiroz, K. (2021). Response to criticisms of an updated subspecies concept. *Herpetological Review*, *52*(4).

De Villemereuil, P., Mouterde, M., Gaggiotti, O. E., & Till-Bottraud, I. (2018). Patterns of phenotypic plasticity and local adaptation in the wide elevation range of the alpine plant *Arabis alpina* (H. Jacquemyn, Éd.). *Journal of Ecology*, *106*(5), 1952-1971. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12955

DeChaine, E. G., Wendling, B. M., & Forester, B. R. (2014). Integrating environmental, molecular, and morphological data to unravel an ice-age radiation of arctic-alpine *Campanula* in western North America. *Ecology and Evolution*, *4*(20), 3940-3959. https://doi.org/10.1002/ece3.1168

Delerue, F. (2024). *Syndromes fonctionnels des plantes herbacées métallicoles et conséquences pour les interactions entre plantes dans les écosystèmes métallifères (HDR)* [thèse de doct., Université de bordeaux].

Delhaye, G., Dimitrakopoulos, P. G., & Adamidis, G. C. (2024). Interspecific trait differences drive plant community responses on serpentine soils. *Journal of Ecology*, *112*(12), 2887-2900. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14429

DeMarche, M. L., Kay, K. M., & Angert, A. L. (2016). The scale of local adaptation in *Mimulus guttatus* : comparing life history races, ecotypes, and populations. *New Phytologist*, *211*(1), 345-356. https://doi.org/10.1111/nph.13971

Desktop, E. A. (2011). Release 10. *Redlands, CA : Environmental Systems Research Institute*, *437*(438), 501-523.

Deville-Cavellin, M. S., Rome, M., Arnoldi, C., Rioux, D., Renaud, J., Campillo-Cressot, S., Sentenac, S., Regimbal, L., Carnicero, P., Guedron, S., Rossi, M., Gateuille, D., Reveton, M., & Boucher, F. (s. d.). Rapid and exceptionally small-scale adaptation of the alpine plant Cardamine resedifolia to mining-contaminated soils [In review].

Dietrich, M., Ankeny, R., & Chen, P. M. (2014). Publication Trends in Model Organism Research. *Genetics*, *198*, 787-794. https://doi.org/10.1534/genetics.114.169714

Dillenberger, M. S., & Kadereit, J. W. (2013). The phylogeny of the European high mountain genus *Adenostyles* (Asteraceae-Senecioneae) reveals that edaphic shifts coincide with dispersal events. *American Journal of Botany*, *100*(6), 1171-1183. https://doi.org/10.3732/ajb.1300060

Dillenberger, M. S., & Kadereit, J. W. (2017). Simultaneous speciation in the European high mountain flowering plant genus Facchinia (Minuartia s.l., Caryophyllaceae) revealed by genotyping-by-sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *112*, 23-35. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.016

Donnini, M., Marchesini, I., & Zucchini, A. (2020). A new Alpine geo-lithological map (AlpineGeo-LiM) and global carbon cycle implications. *GSA Bulletin*, *132*(9-10), 2004-2022. https://doi.org/10.1130/B35236.1

Dorey, T., Frachon, L., Rieseberg, L. H., Kreiner, J. M., & Schiestl, F. P. (2024). Biotic interactions promote local adaptation to soil in plants. *Nature Communications*, *15*(1), 5186. https://doi.org/10.1038/s41467-024-49383-x

Douglas, J., & Bouckaert, R. (2022). Quantitatively defining species boundaries with more efficiency and more biological realism. *Communications Biology*, *5*(1), 755. https://doi.org/10.1038/s42003-022-03723-z

Duchaufour, P. (1989). Pédologie et groupes écologiques. I : Rôle du type d'humus et du pH. *Pédologie et groupes écologiques. I : Rôle du type d'humus et du pH*, *20*(1), 1-6.

Dufresnes, C., Poyarkov, N., & Jablonski, D. (2023). Acknowledging more biodiversity without more species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *120*(40), e2302424120. https://doi.org/10.1073/pnas.2302424120

Dumas, K., Bonfanti, N., Grange, A., Millery-Vigues, A., Consortium, O., Gallet, C., Yannic, G., Poulenard, J., Lavergne, S., & Ibanez, S. (2025). Cushion plants as soil engineers : the formation of islands of fertility differ between species in nival environments. *Plant and Soil*, 1-18.

Dumon, J. C., & Ernst, W. H. O. (1988). Titanium in Plants. *Journal of Plant Physiology*, *133*(2), 203-209. https://doi.org/10.1016/S0176-1617(88)80138-X

Duran, D. P., Laroche, R. A., Roman, S. J., Godwin, W., Herrmann, D. P., Bull, E., & Egan, S. P. (2024). Species delimitation, discovery and conservation in a tiger beetle species complex despite discordant genetic data. *Scientific Reports*, *14*(1), 6617. https://doi.org/10.1038/s41598-024-56875-9

Early, R., & Keith, S. A. (2019). Geographically variable biotic interactions and implications for species ranges. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(1), 42-53. https://doi.org/10.1111/geb.12861

Eggenberg, S., Champoud, L., Leibundgut, M., Parisod, C., Wyss, L., & Kozlowski, G. (2023). Calamagrostis lonana (Poaceae) : a new grass species from the Pennine Alps (Switzerland). *Candollea*, *78*(1), 1-9. https://doi.org/10.15553/c2023v781a1

Eggenberg, S., & Möhl, A. (2013). Flora vegetativa. *Haupt, Bern*.

Ehlers, J., & Gibbard, P. (2008). Extent and chronology of Quaternary glaciation. *Episodes*, *31*(2), 211-218. https://doi.org/10.18814/epiiugs/2008/v31i2/004

Eichel, J., Stoffel, M., & Wipf, S. (2023). Go or grow ? Feedbacks between moving slopes and shifting plants in high mountain environments. *Progress in Physical Geography : Earth and Environment*, *47*(6), 967-985. https://doi.org/10.1177/03091333231193844

Ellis, A. G., & Weis, A. E. (2006). Coexistence and differentiation of 'flowering stones' : the role of local adaptation to soil microenvironment. *Journal of Ecology*, *94*(2), 322-335. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01074.x

Emadzade, K., Lebmann, M. J., Hoffmann, M. H., Tkach, N., Lone, F. A., & Hörandl, E. (2015). Phylogenetic relationships and evolution of high mountain buttercups (Ranunculus) in North America and Central Asia. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *17*(2), 131-141. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.02.001

Endara, M.-J., & Coley, P. D. (2011). The resource availability hypothesis revisited : a meta-analysis. *Functional Ecology*, *25*(2), 389-398. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x

Enrico, S., & Longo, C. S. (2004). Influenza del substrato sulla variabilità intraspecifica di Thlaspi rotundifolium (L.) Gaudin nelle Alpi Occidentali. *Revue Valdotaine d'histoire naturelle*, (58), 129-140.

Ettema, C. (2002). Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(4), 177-183. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5

Farley, S. S., Dawson, A., Goring, S. J., & Williams, J. W. (2018). Situating Ecology as a Big-Data Science : Current Advances, Challenges, and Solutions. *BioScience*, *68*(8), 563-576. https://doi.org/10.1093/biosci/biy068

Fasanella, M., Mathiasen, P., Juri, G., Díaz, D. G., Hasbún, R., & Premoli, A. C. (2023). Ancient vicariance is reinforced by adaptive divergence in the southern beech : Contributions from geogenomics. *Journal of Biogeography*, *50*(3), 564-575. https://doi.org/10.1111/jbi.14554

Fauquette, S., Bernet, M., Suc, J.-P., Grosjean, A.-S., Guillot, S., van Der Beek, P., Jourdan, S., Popescu, S.-M., Jiménez-Moreno, G., Bertini, A., Pittet, B., Tricart, P., Schwartz, S., Zheng, Z., Roche, E., Pavia, G., & Gardien, V. (2015). Quantifying the Eocene to Pleistocene topographic evolution of the soutwestern Alps, France and Italy. *Earth and Planetary Science Letters*, *412*, 220-234. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.12.036

Favre, A., Michalak, I., Chen, C.-H., Wang, J.-C., Pringle, J. S., Matuszak, S., Sun, H., Yuan, Y.-M., Struwe, L., & Muellner-Riehl, A. N. (2016). Out-of-Tibet : the spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae). *Journal of Biogeography*, *43*(10), 1967-1978. https://doi.org/10.1111/jbi.12840

Favre, A., Paule, J., & Ebersbach, J. (2022). Incongruences between nuclear and plastid phylogenies challenge the identification of correlates of diversification in Gentiana in the European Alpine System. *Alpine Botany*, *132*(1), 29-50. https://doi.org/10.1007/s00035-021-00267-6

Favre, A., Widmer, A., & Karrenberg, S. (2017). Differential adaptation drives ecological speciation in campions (*Silene*) : evidence from a multi-site transplant experiment. *New Phytologist*, *213*(3), 1487-1499. https://doi.org/10.1111/nph.14202

Fernandez-Going, B. M., Anacker, B. L., Harrison, S. P., & Harrison, S. P. (2014). Climate change and the future of edaphic floras. *Plant ecology and evolution in harsh environments'.(Eds N Rajakaruna, RS Boyd, T. Harris) pp*, 297-312.

Fernández-Pascual, E., Carta, A., Mondoni, A., Cavieres, L. A., Rosbakh, S., Venn, S., Satyanti, A., Guja, L., Briceño, V. F., Vandelook, F., Mattana, E., Saatkamp, A., Bu, H., Sommerville, K., Poschlod, P., Liu, K., Nicotra, A., & Jiménez-Alfaro, B. (2021). The seed germination spectrum of alpine plants : a global meta-analysis. *New Phytologist*, *229*(6), 3573-3586. https://doi.org/10.1111/nph.17086

Ficetola, G. F., Marta, S., Guerrieri, A., Cantera, I., Bonin, A., Cauvy-Fraunié, S., Ambrosini, R., Caccianiga, M., Anthelme, F., Azzoni, R. S., Almond, P., Alviz Gazitúa, P., Ceballos Lievano, J. L., Chand, P., Chand Sharma, M., Clague, J. J., Cochachín Rapre, J. A., Compostella, C., Encarnación, R. C., … Carteron, A. (2024). The development of terrestrial ecosystems emerging after glacier retreat. *Nature*, *632*(8024), 336-342. https://doi.org/10.1038/s41586-024-07778-2

Fiori, A. (1923). *Nuova flora analitica d'Italia, contenente la descrizione delle piante vascolari indigene inselvatichite e largamente coltivate in Italia* (T. v.1). Firenze, Tipografia di M. Ricci, 1923-29.

Fitzsimons, S. J., & Veit, H. (2001). Geology and Geomorphology of the European Alps and the Southern Alps of New Zealand : A Comparison. *Mountain Research and Development*, *21*(4), 340-349. https://doi.org/10.1659/0276-4741(2001)021[0340:GAGOTE]2.0.CO;2

Flantua, S. G., & Hooghiemstra, H. (2018). Historical connectivity and mountain biodiversity. *Mountains, Climate and Biodiversity*, 171-185.

Flantua, S. G., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, *46*(8), 1808-1825. https://doi.org/10.1111/jbi.13607

Frajman, B., & Schönswetter, P. (2017). Amphi-Adriatic distributions in plants revisited : Pleistocene trans-Adriatic dispersal in the Euphorbia barrelieri group (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *185*(2), 240-252. https://doi.org/10.1093/botlinnean/box055

Fujita, M. K., Leaché, A. D., Burbrink, F. T., McGuire, J. A., & Moritz, C. (2012). Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(9), 480-488. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.04.012

Funk, D. J., Nosil, P., & Etges, W. J. (2006). Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(9), 3209-3213. https://doi.org/10.1073/pnas.0508653103

Galtier, N. (2019). Delineating species in the speciation continuum : A proposal. *Evolutionary Applications*, *12*(4), 657-663. https://doi.org/10.1111/eva.12748

Gan, J.-h., Xiong, Z.-T., Li, J.-P., & Chen, D.-Q. (2013). Differential response to copper stress in the reproductive resources and allocation of metallophyte Kummerowia stipulacea. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *89*, 204-211. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.11.033

Gavrilets, S. (2014). Models of Speciation : Where Are We Now ? *Journal of Heredity*, *105*(S1), 743-755. https://doi.org/10.1093/jhered/esu045

Geissler, P. (1982). Alpine Communities. In *Bryophyte Ecology* (p. 167-189). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_6

Gentili, R., Bacchetta, G., Fenu, G., Cogoni, D., Abeli, T., Rossi, G., Salvatore, M. C., Baroni, C., & Citterio, S. (2015). From cold to warm-stage refugia for boreo-alpine plants in southern European and Mediterranean mountains : the last chance to survive or an opportunity for speciation ? *Biodiversity*, *16*(4), 247-261. https://doi.org/10.1080/14888386.2015.1116407

Ghiselin, M. T. (1969). *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press.

Gigon, A. (1987). A Hierarchic Approach in Causal Ecosystem Analysis The Calcifuge-Calcicole Problem in Alpine Grasslands. In *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis* (p. 228-244). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-71630-0_11

Gillespie, R. G., & Roderick, G. K. (2014). Geology and climate drive diversification. *Nature*, *509*(7500), 297-298. https://doi.org/10.1038/509297a

Giupponi, L., Leoni, V., Pedrali, D., Zuccolo, M., & Cislaghi, A. (2023). Plant cover is related to vegetation and soil features in limestone screes colonization : A case study in the Italian Alps. *Plant and Soil*, *483*(1-2), 495-513. https://doi.org/10.1007/s11104-022-05760-3

Givnish, T. J. (2010). Ecology of plant speciation. *TAXON*, *59*(5), 1326-1366. https://doi.org/10.1002/tax.595003

Gómez, A., & Lunt, D. (2007). Refugia within Refugia : Patterns of Phylogeographic Concordance in the Iberian Peninsula. *Phylogeography of Southern European Refugia*. https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_5

Gorospe, J. M., Záveská, E., Chala, D., Gizaw, A., Tusiime, F. M., Gustafsson, A. L. S., Piálek, L., Kolář, F., Brochmann, C., & Schmickl, R. (2025). Ecological speciation with gene flow followed initial large-scale geographic speciation in the enigmatic afroalpine giant senecios (*Dendrosenecio*). *New Phytologist*, *246*(5), 2307-2323. https://doi.org/10.1111/nph.20432

Gottlieb, L. D. (2004). Rethinking classic examples of recent speciation in plants. *New Phytologist*, *161*(1), 71-82. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00922.x

Gradwohl, G., Stüwe, K., Robl, J., & Liebl, M. (2024). Topography and Landscape Evolution of the Alps. In *Geodynamics of the Alps 1* (p. 115-160). John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9781394299508.ch3

Gray, M. (2008). Geodiversity : developing the paradigm. *Proceedings of the Geologists' Association*, *119*(3-4), 287-298. https://doi.org/10.1016/S0016-7878(08)80307-0

Group, T. A. P. (1998). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri botanical Garden*, 531-553.

Gugerli, F., Englisch, T., Niklfeld, H., Tribsch, A., Mirek, Z., Ronikier, M., Zimmermann, N., Holderegger, R., & Taberlet, P. (2008). Relationships among levels of biodiversity and the relevance of intraspecific diversity in conservation – a project synopsis. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *10*(4), 259-281. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.07.001

Haffer, J. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia : an overview. *Biodiversity & Conservation*, *6*(3), 451-476. https://doi.org/10.1023/A:1018320925954

Harrison, S., & Rajakaruna, N. (2011). *Serpentine : the evolution and ecology of a model system*. Univ of California Press.

Haselberger, S., Junker, R. R., Ohler, L.-M., Otto, J.-C., & Kraushaar, S. (2024). Structural shifts in plant functional diversity during biogeomorphic succession : Moving beyond taxonomic investigations in an alpine glacier foreland. *Earth Surface Processes and Landforms*, *49*(8), 2458-2474. https://doi.org/10.1002/esp.5838

Hausdorf, B. (2025). Species Delimitation Using Genomic Data : Options and Limitations. *Molecular Ecology*, *34*(8), e17717. https://doi.org/10.1111/mec.17717

Hedges, S. B., Marin, J., Suleski, M., Paymer, M., & Kumar, S. (2015). Tree of Life Reveals Clock-Like Speciation and Diversification. *Molecular Biology and Evolution*, *32*(4), 835-845. https://doi.org/10.1093/molbev/msv037

Hegi, G. (1909). *illustrierte Flora von mittel-Europa* (T. 1). P. Parey.

Hendrickx, H., De Sloover, L., Stal, C., Delaloye, R., Nyssen, J., & Frankl, A. (2020). Talus slope geomorphology investigated at multiple time scales from high-resolution topographic surveys and historical aerial photographs (Sanetsch Pass, Switzerland). *Earth Surface Processes and Landforms*, *45*(14), 3653-3669. https://doi.org/10.1002/esp.4989

Herman, F., Seward, D., Valla, P. G., Carter, A., Kohn, B., Willett, S. D., & Ehlers, T. A. (2013). Worldwide acceleration of mountain erosion under a cooling climate. *Nature*, *504*(7480), 423-426. https://doi.org/10.1038/nature12877

Hewitt, G. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *58*(3), 247-276. https://doi.org/10.1006/bijl.1996.0035

Hewitt, G. M. (2011). Quaternary phylogeography : the roots of hybrid zones. *Genetica*, *139*(5), 617-638. https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3

Hijmans, R. J., Barbosa, M., Bivand, R., Brown, A., Chirico, M., Cordano, E., Dyba, K., Pebesma, E., Rowlingson, B., & Sumner, M. D. (2025, février). terra : Spatial Data Analysis.

Hobohm, C. (Éd.). (2014). *Endemism in Vascular Plants* (T. 9). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6913-7

Högberg, P., Näsholm, T., Franklin, O., & Högberg, M. N. (2017). Tamm Review : On the nature of the nitrogen limitation to plant growth in Fennoscandian boreal forests. *Forest Ecology and Management*, *403*, 161-185. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.045

Holderegger, R., Thiel-Egenter, C., & Parisod, C. (2011). Marie Brockmann-Jerosch and her influence on Alpine phylogeography. *Alpine Botany*, *121*(1), 5-10. https://doi.org/10.1007/s00035-010-0086-9

Hoque, M. N., Tahjib-Ul-Arif, M., Hannan, A., Sultana, N., Akhter, S., Hasanuzzaman, M., Akter, F., Hossain, M. S., Sayed, M. A., Hasan, M. T., Skalicky, M., Li, X., & Brestič, M. (2021). Melatonin Modulates Plant Tolerance to Heavy Metal Stress : Morphological Res-

ponses to Molecular Mechanisms. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(21), 11445. https://doi.org/10.3390/ijms222111445

Hughes, C., & Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale : Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(27), 10334-10339. https://doi.org/10.1073/pnas.0601928103

Hughes, C. E., & Atchison, G. W. (2015). The ubiquity of alpine plant radiations : from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytologist*, *207*(2), 275-282. https://doi.org/10.1111/nph.13230

Hulshof, C. M., & Spasojevic, M. J. (2020). The edaphic control of plant diversity (F. Schrodt, Éd.). *Global Ecology and Biogeography*, *29*(10), 1634-1650. https://doi.org/10.1111/geb.13151

Ibáñez Martí, J. J., Saldaña, A., & Olivera, D. (2014). Biodiversity and pedodiversity : a matter of coincidence ? . *Spanish Journal of Soil Science*, *2*, 167. https://doi.org/10.3232/SJSS.2012.V2.N3.01

Ivalú Cacho, N., & Strauss, S. Y. (2014). Occupation of bare habitats, an evolutionary precursor to soil specialization in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(42), 15132-15137. https://doi.org/10.1073/pnas.1409242111

Jakob, S. S., Martinez-Meyer, E., & Blattner, F. R. (2009). Phylogeographic Analyses and Paleodistribution Modeling Indicate Pleistocene In Situ Survival of Hordeum Species (Poaceae) in Southern Patagonia without Genetic or Spatial Restriction. *Molecular Biology and Evolution*, *26*(4), 907-923. https://doi.org/10.1093/molbev/msp012

Jakovljević, K., Mišljenović, T., van der Ent, A., Baker, A. J. M., Invernón, V. R., & Echevarria, G. (2024). "Mining" the herbarium for hyperaccumulators : Discoveries of nickel and zinc (hyper)accumulation in the genus Noccaea (Brassicaceae) through X-ray fluorescence herbarium scanning. *Ecological Research*, *39*(4), 450-459. https://doi.org/10.1111/1440-1703.12448

Jansson, J., & Hofmockel, K. (2019). Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, *18*, 35-46. https://doi.org/10.1038/s41579-019-0265-7

Jarrett, B. J. M., Downing, P. A., & Svensson, E. I. (2025). Meta-analysis reveals that phenotypic plasticity and divergent selection promote reproductive isolation during incipient speciation. *Nature Ecology & Evolution*, *9*(5), 833-844. https://doi.org/10.1038/s41559-025-02687-7

Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S. Y. W., Faircloth, B. C., Nabholz, B., Howard, J. T., Suh, A., Weber, C. C., da Fonseca, R. R., Li, J., Zhang, F., Li, H., Zhou, L., Narula, N., Liu, L., … Zhang, G. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, *346*(6215), 1320-1331. https://doi.org/10.1126/science.1253451

Jennions, M., & Moller, A. (2002). Relationships fade with time : a meta-analysis of temporal trends in publication in ecology and evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, *269*, 43-48. https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1832

Jiang, D. (2008). Vegetation and soil feedbacks at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *268*(1), 39-46. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.07.023

Jiménez-Mejías, P., Fernández-Mazuecos, M., Amat, M. E., & Vargas, P. (2015). Narrow endemics in European mountains : high genetic diversity within the monospecific genus *Pseudomisopates* (Plantaginaceae) despite isolation since the late Pleistocene. *Journal of Biogeography*, *42*(8), 1455-1468. https://doi.org/10.1111/jbi.12507

Joelson, N. Z., Simon, A., Lampe, F. v., Loguercio, G. Á., Zerbe, S., Leuschner, C., & Walentowski, H. (2025). Floristic patterns in the Andes of northern Patagonia's forests, Argentina : towards integrating ecological responses with expert-based and unsupervised classification methods. *Vegetation Classification and Survey*, *6*, 37-56. https://doi.org/10.3897/VCS.134621

Johnston, A. K., & Humboldt, A. v. (1846). *The physical atlas; a series of maps illustrating the geographical distribution of Natural Phænomena*. Taylor & Francis.

Joly, S., Heenan, P. B., & Lockhart, P. J. (2014). Species Radiation by Niche Shifts in New Zealand's Rockcresses (Pachycladon, Brassicaceae). *Systematic Biology*, *63*(2), 192-202. https://doi.org/10.1093/sysbio/syt104

Kadereit, J. W. (2017). The role of in situ species diversification for the evolution of high vascular plant species diversity in the European Alps—A review and interpretation of phylogenetic studies of the endemic flora of the Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *26*, 28-38. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.03.002

Kadereit, J. W. (2023). Adaptive evolutionary divergence of populations persisting in warming cold-stage refugia : candidate examples from the periphery of the European Alps. *Alpine Botany*, *133*(1), 1-10. https://doi.org/10.1007/s00035-022-00291-0

Kadereit, J. W. (2024). The uneven distribution of refugial endemics across the European Alps suggests a threefold role of climate in speciation of refugial populations. *Alpine Botany*, *134*(1), 29-50. https://doi.org/10.1007/s00035-024-00306-y

Kadereit, J. W., & Abbott, R. J. (2021). Plant speciation in the Quaternary. *Plant Ecology & Diversity*, *14*(3-4), 105-142. https://doi.org/10.1080/17550874.2021.2012849

Kadereit, J. W., Lauterbach, M., Kandziora, M., Spillmann, J., & Nyffeler, R. (2019). Dual colonization of European high-altitude areas from Asia by Callianthemum (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution*, *305*(6), 431-443. https://doi.org/10.1007/s00606-019-01583-5

Kaňa, J., Kaštovská, E., Choma, M., Čapek, P., Tahovská, K., & Kopáček, J. (2023). Undeveloped till soils in scree areas are an overlooked important phosphorus source for waters in alpine catchments. *Scientific Reports*, *13*(1), 14725. https://doi.org/10.1038/s41598-023-42013-4

Kandziora, M., Gehrke, B., Popp, M., Gizaw, A., Brochmann, C., & Pirie, M. D. (2022). The enigmatic tropical alpine flora on the African sky islands is young, disturbed, and unsaturated. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(22), e2112737119. https://doi.org/10.1073/pnas.2112737119

Karbstein, K., Kösters, L., Hodač, L., Hofmann, M., Hörandl, E., Tomasello, S., Wagner, N. D., Emerson, B. C., Albach, D. C., Scheu, S., Bradler, S., De Vries, J., Irisarri, I., Li, H., Soltis, P., Mäder, P., & Wäldchen, J. (2024). Species delimitation 4.0 : integrative taxonomy meets artificial intelligence. *Trends in Ecology & Evolution*, *39*(8), 771-784. https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.11.002

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, *4*(1), 170122. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122

Karger, D. N., Dabaghchian, B., Lange, S., Thuiller, W., Zimmermann, N. E., & Graham, C. H. (2020). High resolution climate data for Europe. https://doi.org/10.16904/envidat.150

Karger, D. N., Nobis, M. P., Normand, S., Graham, C. H., & Zimmermann, N. E. (2023). CHELSA-TraCE21k – high-resolution (1 km) downscaled transient temperature and precipitation data since the Last Glacial Maximum. *Climate of the Past*, *19*(2), 439-456. https://doi.org/10.5194/cp-19-439-2023

Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Package 'factoextra'. *Extract and visualize the results of multivariate data analyses*, *76*.

Kassen, R., Llewellyn, M., & Rainey, P. B. (2004). Ecological constraints on diversification in a model adaptive radiation. *Nature*, *431*(7011), 984-988. https://doi.org/10.1038/nature02923

Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, *7*(12), 1225-1241. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x

Kazakou, E., Dimitrakopoulos, P. G., Baker, A. J. M., Reeves, R. D., & Troumbis, A. Y. (2008). Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils : from species to ecosystem level. *Biological Reviews*, *83*(4), 495-508. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00051.x

Kirschner, P., Záveská, E., Hülber, K., Wessely, J., Willner, W., Schönswetter, P., & Frajman, B. (2023). Evolutionary dynamics of Euphorbia carniolica suggest a complex Plio–Pleistocene

history of understorey species of deciduous forest in southeastern Europe. *Molecular Ecology*, *32*(19), 5350-5368. https://doi.org/10.1111/mec.17102

Klein, J. T., & Kadereit, J. W. (2015). Phylogeny, Biogeography, and Evolution of Edaphic Association in the European Oreophytes *Sempervivum* and *Jovibarba* (Crassulaceae). *International Journal of Plant Sciences*, *176*(1), 44-71. https://doi.org/10.1086/677948

Klinges, D. H., Duffy, J. P., Kearney, M. R., & Maclean, I. M. D. (2022). mcera5 : Driving microclimate models with ERA5 global gridded climate data. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*(7), 1402-1411. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13877

Köhler, P., & van de Wal, R. S. W. (2020). Interglacials of the Quaternary defined by northern hemispheric land ice distribution outside of Greenland. *Nature Communications*, *11*(1), 5124. https://doi.org/10.1038/s41467-020-18897-5

Kolář, F., Fuxová, G., Záveská, E., Nagano, A. J., Hyklová, L., Lučanová, M., Kudoh, H., & Marhold, K. (2016). Northern glacial refugia and altitudinal niche divergence shape genome-wide differentiation in the emerging plant model Arabidopsis arenosa. *Molecular ecology*, *25*(16), 3929-3949.

Körner, C. (2003a). The alpine life zone. In C. Körner (Éd.), *Alpine Plant Life : Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (p. 9-20). Springer.

Körner, C. (2003b). *Alpine Plant Life*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8

Körner, C. (2021). Alpine treelines. In C. Körner (Éd.), *Alpine Plant Life : Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (p. 141-173). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8_7

Körner, C., Paulsen, J., & Spehn, E. M. (2011). A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, *121*(2), 73. https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4

Kosakivska, I. V., Babenko, L. M., Romanenko, K. O., Korotka, I. Y., & Potters, G. (2021). Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. *Cell Biology International*, *45*(2), 258-272. https://doi.org/10.1002/cbin.11503

Krämer, U. (2010). Metal Hyperaccumulation in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, *61*, 517-534. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112156

Kreuzer, M., Tribsch, A., & Nyffeler, R. (2014). Ecological and genetic differentiation of two subspecies of Saussurea alpina in the Western Alps. *Alpine Botany*, *124*(1), 49-58. https://doi.org/10.1007/s00035-014-0128-9

Kuhlemann, J. (2007). Paleogeographic and paleotopographic evolution of the Swiss and Eastern Alps since the Oligocene. *Global and Planetary Change*, *58*(1-4), 224-236. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2007.03.007

Kulonen, A., Imboden, R. A., Rixen, C., Maier, S. B., & Wipf, S. (2018). Enough space in a warmer world ? Microhabitat diversity and small-scale distribution of alpine plants on mountain summits (J. Diez, Éd.). *Diversity and Distributions*, *24*(2), 252-261. https://doi.org/10.1111/ddi.12673

Kunito, T., Saeki, K., Oyaizu, H., & Matsumoto, S. (1999). Influences of copper forms on the toxicity to microorganisms in soils. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *44*(2), 174-181. https://doi.org/10.1006/eesa.1999.1820

Lauber, K., Wagner, G., Gygax, A., Eggenberg, S., & Michel, A. (2001). *Flora helvetica*. P. Haupt Vienna, Bern, Stuttgart.

Leaché, A. D., Davis, H. R., Singhal, S., Fujita, M. K., Lahti, M. E., & Zamudio, K. R. (2021). Phylogenomic Assessment of Biodiversity Using a Reference-Based Taxonomy : An Example With Horned Lizards (Phrynosoma). *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 678110. https://doi.org/10.3389/fevo.2021.678110

Leaché, A. D., Fujita, M. K., Minin, V. N., & Bouckaert, R. R. (2014). Species Delimitation using Genome-Wide SNP Data. *Systematic Biology*, *63*(4), 534-542. https://doi.org/10.1093/sysbio/syu018

Leaché, A. D., Zhu, T., Rannala, B., & Yang, Z. (2019). The Spectre of Too Many Species. *Systematic Biology*, *68*(1), 168-181. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy051

Leimu, R., & Fischer, M. (2008). A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants (A. Buckling, Éd.). *PLOS ONE*, *3*(12), e4010. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004010

Lemanceau, P., Expert, D., Gaymard, F., Bakker, P. A. H. M., & Briat, J. .-. (2009, janvier). Chapter 12 Role of Iron in Plant–Microbe Interactions. In *Advances in Botanical Research* (p. 491-549, T. 51). Academic Press. https://doi.org/10.1016/S0065-2296(09)51012-9

Levin, D. A. (2020). Did dysploid waves follow the pulses of whole genome duplications ? *Plant Systematics and Evolution*, *306*(5), 75. https://doi.org/10.1007/s00606-020-01704-5

Li, J., Wang, S., Miehe, G., Opgenoorth, L., Yang, H., Wu, D., & Mao, K. (2025). Ecological Selection as Drivers During Early Speciation : Insights From Two Allopatric Cypress Species in the Himalaya. *Molecular Ecology*, e70072. https://doi.org/10.1111/mec.70072

Li, Z., Zou, J., Mao, K., Lin, K., Li, H., Liu, J., Källman, T., & Lascoux, M. (2012). Population genetic evidence for complex evolutionary histories of four high altitude juniper species in the Qinghai–Tibetan Plateau. *Evolution*, *66*(3), 831-845.

Liancourt, P., Choler, P., Gross, N., Thibert-Plante, X., & Tielbörger, K. (2012). How Facilitation May Interfere with Ecological Speciation. *International Journal of Ecology*, *2012*(1), 725487. https://doi.org/10.1155/2012/725487

Liu, S., Jiang, D., & Lang, X. (2018). A multi-model analysis of moisture changes during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews*, *191*, 363-377. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.029

Lugon, R. (2005). Murray Gray, Geodiversity, valuing and conserving abiotic nature : Ed. J. Wiley & Sons, Chichester, 2004, 434 p. *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, *11*(3). https://doi.org/10.4000/geomorphologie.416

Luo, A., Ling, C., Ho, S., & Zhu, C. (2018). Comparison of Methods for Molecular Species Delimitation Across a Range of Speciation Scenarios. *Systematic Biology*, *67*, 830-846. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy011

Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, *4*, 192.

Mallet, J. (2007). Hybrid speciation. *Nature*, *446*(7133), 279-283. https://doi.org/10.1038/nature05706

Manara, A., Fasani, E., Furini, A., & DalCorso, G. (2020). Evolution of the metal hyperaccumulation and hypertolerance traits. *Plant, Cell & Environment*, *43*(12), 2969-2986. https://doi.org/10.1111/pce.13821

Mandáková, T., Singh, V., Krämer, U., & Lysak, M. A. (2015). Genome Structure of the Heavy Metal Hyperaccumulator *Noccaea caerulescens* and Its Stability on Metalliferous and Nonmetalliferous Soils. *Plant Physiology*, *169*(1), 674-689. https://doi.org/10.1104/pp.15.00619

Marazzi, S. (2005). *Atlante orografico delle Alpi : SOIUSA : suddivisione orografica internazionale unificata del sistema alpino*. Priuli & Verlucca.

Marini, L., Prosser, F., Klimek, S., & Marrs, R. H. (2008). Water-energy, land-cover and heterogeneity drivers of the distribution of plant species richness in a mountain region of the European Alps. *Journal of Biogeography*, *35*(10), 1826-1839. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01924.x

Marske, K. A., & Boyer, S. L. (2024). Phylogeography reveals the complex impact of the Last Glacial Maximum on New Zealand's terrestrial biota. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, *54*(1), 8-29. https://doi.org/10.1080/03036758.2022.2079682

Matute, D. R., & Cooper, B. S. (2021). Comparative studies on speciation : 30 years since Coyne and Orr. *Evolution*, *75*(4), 764-778. https://doi.org/10.1111/evo.14181

Mayr, E. (1974). *Populations, Especes et Evolution (Hermann, ed.)* Chirat Press, Paris.

Mazer, S. J., Sakai, A. K., Weller, S. G., & Larios, E. (2022). What determines the evolutionary trajectories of wild plant species ? Approaches to the study of quantitative fitness-related traits. *American Journal of Botany*, *109*(11), 1673-1682. https://doi.org/10.1002/ajb2.16097

McCain, C. M., & Grytnes, J.-A. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. In *Encyclopedia of life sciences*. John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548

McGraw, J. B., & Antonovics, J. (1983). Experimental Ecology of Dryas Octopetala Ecotypes : I. Ecotypic Differentiation and Life-Cycle Stages of Selection. *The Journal of Ecology*, *71*(3), 879. https://doi.org/10.2307/2259599

McKay, B. D., & Zink, R. M. (2015). Sisyphean evolution in Darwin's finches. *Biological Reviews*, *90*(3), 689-698. https://doi.org/10.1111/brv.12127

Medinski, T., Mills, A., Esler, K., Schmiedel, U., & Jürgens, N. (2010). Do soil properties constrain species richness ? Insights from boundary line analysis across several biomes in south western Africa. *Journal of Arid Environments*, *74*(9), 1052-1060. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.03.004

Meirmans, P. G., Goudet, J., IntraBioDiv Consortium & Gaggiotti, O. E. (2011). Ecology and life history affect different aspects of the population structure of 27 high-alpine plants : Life history, ecology and genetic structure. *Molecular Ecology*, *20*(15), 3144-3155. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05164.x

Merland, M. (1988). Horace-Bénédict de Saussure : du livre au terrain et du terrain au livre. *Le Monde alpin et rhodanien. Revue régionale d'ethnologie*, *16*(1), 143-149. https://doi.org/10.3406/mar.1988.1366

Meudt, H. M., Lockhart, P. J., & Bryant, D. (2009). Species delimitation and phylogeny of a New Zealand plant species radiation. *BMC Evolutionary Biology*, *9*(1), 111. https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-111

Michalet, R., Gandoy, C., Joud, D., Pages, J.-P., & Choler, P. (2002). Plant Community Composition and Biomass on Calcareous and Siliceous Substrates in the Northern French Alps : Comparative Effects of Soil Chemistry and Water Status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *34*, 102. https://doi.org/10.2307/1552514

Miralles, A., Puillandre, N., & Vences, M. (2024). DNA Barcoding in Species Delimitation : From Genetic Distances to Integrative Taxonomy. *Methods in molecular biology*, *2744*, 77-104. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3581-0_4

Monegato, G., Gianotti, F., Ivy-Ochs, S., Reitner, J. M., Scardia, G., & Akçar, N. (2023). The Early and Middle Pleistocene glaciations in the Alps. *Alpine and Mediterranean Quaternary*, *36*(2), 127-148. https://doi.org/10.26382/AMQ.2023.07

Monegato, G., & Ravazzi, C. (2018). The late Pleistocene multifold glaciation in the Alps : updates and open questions. *Alpine and Mediterranean Quaternary*, *31*, 225-229.

Monnet, F., Postel, Z., Touzet, P., Fraisse, C., Van De Peer, Y., Vekemans, X., & Roux, C. (2025). Rapid establishment of species barriers in plants compared to animals. *Science*, *389*(6765), 1147-1150. https://doi.org/DOI:10.1126/science.adl2356

Montesinos, D., Santiago, G., & Callaway, R. M. (2012). Neo-allopatry and rapid reproductive isolation. *The American Naturalist*, *180*(4), 529-533.

Moore, A. J., & Kadereit, J. W. (2013). The evolution of substrate differentiation in Minuartia series Laricifoliae (Caryophyllaceae) in the European Alps : In situ origin or repeated colonization ? *American Journal of Botany*, *100*(12), 2412-2425. https://doi.org/10.3732/ajb.1300225

Mossor-Pietraszewska, T. (2001). Effect of aluminium on plant growth and metabolism. *Acta Biochimica Polonica*, *48*(3), 673-686. https://doi.org/10.18388/abp.2001_3902

Moura, D. J., Péres, V. F., Jacques, R. A., & Saffi, J. (2012). Heavy Metal Toxicity : Oxidative Stress Parameters and DNA Repair. In D. K. Gupta & L. M. Sandalio (Éd.), *Metal Toxicity in Plants : Perception, Signaling and Remediation* (p. 187-205). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22081-4_9

Muellner-Riehl, A. N. (2019). Mountains as Evolutionary Arenas : Patterns, Emerging Approaches, Paradigm Shifts, and Their Implications for Plant Phylogeographic Research in the Tibeto-Himalayan Region. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 195. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00195

Muellner-Riehl, A. N., Schnitzler, J., Kissling, W. D., Mosbrugger, V., Rijsdijk, K. F., Seijmonsbergen, A. C., Versteegh, H., & Favre, A. (2019). Origins of global mountain plant biodiversity : Testing the 'mountain-geobiodiversity hypothesis'. *Journal of Biogeography*, *46*(12), 2826-2838. https://doi.org/10.1111/jbi.13715

Naciri, Y., & Linder, H. P. (2015). Species delimitation and relationships : the dance of the seven veils. *Taxon*, *64*(1), 3-16.

Neina, D. (2019). The Role of Soil pH in Plant Nutrition and Soil Remediation. *Applied and Environmental Soil Science*, *2019*(1), 5794869. https://doi.org/10.1155/2019/5794869

Nemer, D., Liancourt, P., Delerue, F., Randé, H., & Michalet, R. (2021). Species stress tolerance and community competitive effects drive differences in species composition between calcareous and siliceous plant communities. *Journal of Ecology*, *109*(12), 4132-4142. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13785

Nevado, B., Contreras-Ortiz, N., Hughes, C., & Filatov, D. A. (2018). Pleistocene glacial cycles drive isolation, gene flow and speciation in the high-elevation Andes. *New Phytologist*, *219*(2), 779-793. https://doi.org/10.1111/nph.15243

Nosil, P. (2012). *Ecological speciation*. Oxford university press.

Nosil, P. (2008). Ernst Mayr and the integration of geographic and ecological factors in speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *95*(1), 26-46. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01091.x

Nosil, P., Gompert, Z., & Funk, D. J. (2024). Divergent dynamics of sexual and habitat isolation at the transition between stick insect populations and species. *Nature Communications*, *15*(1), 2273. https://doi.org/10.1038/s41467-024-46294-9

Nosil, P., Harmon, L. J., & Seehausen, O. (2009). Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(3), 145-156. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.011

Notarnicola, R. F., Nicotra, A. B., Kruuk, L. E. B., & Arnold, P. A. (2023). Effects of warming temperatures on germination responses and trade-offs between seed traits in an alpine plant. *Journal of Ecology*, *111*(1), 62-76. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14014

Ohler, L.-M., Haselberger, S., Janssen, S., Otto, J.-C., Kraushaar, S., & Junker, R. R. (2023). Proglacial slopes are protected against erosion by trait diverse and dense plant communities associated with specific microbial communities. *Basic and Applied Ecology*, *71*, 57-71. https://doi.org/10.1016/j.baae.2023.05.008

Otero, A., Vargas, P., Fernández-Mazuecos, M., Jiménez-Mejías, P., Valcárcel, V., Villa-Machío, I., & Hipp, A. L. (2022). A snapshot of progenitor–derivative speciation in Iberodes (Boraginaceae). *Molecular Ecology*, *31*(11), 3192-3209. https://doi.org/10.1111/mec.16459

Ozenda, P. (1985). *La vegetation de la chaine alpine dans l' espace montagnard europeen.*

Ozenda, P. (1995). L'endémisme au niveau de l'ensemble du Système alpin. *Acta Botanica Gallica*, *142*(7), 753-762. https://doi.org/10.1080/12538078.1995.10515302

Özüdoğru, B., Özgişi, K., Perktaş, U., & Gür, H. (2020). The Quaternary range dynamics of Noccaea iberidea (Brassicaceae), a typical representative of subalpine/alpine steppe communities of Anatolian mountains. *Biological Journal of the Linnean Society*, *131*(4), 986-1001. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa147

Özüdoğru, B., Özgişi, K., Tarikahya-Hacioğlu, B., Ocak, A., Mummenhoff, K., & Al-Shehbaz, I. A. (2019). Phylogeny of the Genus Noccaea (Brassicaceae) and a Critical Review of its Generic Circumscription. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *104*(3), 339-354. https://doi.org/10.3417/2019347

Påhlsson, A.-M. B. (1989). Toxicity of heavy metals (Zn, Cu, Cd, Pb) to vascular plants : a literature review. *Water, Air, and Soil Pollution*, *47*(3), 287-319.

Palacio, S., Escudero, A., Montserrat-Martí, G., Maestro, M., Milla, R., & Albert, M. J. (2007). Plants Living on Gypsum : Beyond the Specialist Model. *Annals of Botany*, *99*(2), 333-343. https://doi.org/10.1093/aob/mcl263

Parisod, C. (2022). Plant speciation in the face of recurrent climate changes in the Alps. *Alpine Botany*, *132*(1), 21-28. https://doi.org/10.1007/s00035-021-00259-6

Parisod, C., Lavergne, S., Sun, H., & Kadereit, J. W. (2022). Plant evolutionary ecology in mountain regions in space and time. *Alpine Botany*, *132*(1), 1-4. https://doi.org/10.1007/s00035-022-00279-w

Paulsen, J., & Körner, C. (2014). A climate-based model to predict potential treeline position around the globe. *Alpine Botany*, *124*(1), 1-12. https://doi.org/10.1007/s00035-014-0124-0

Paun, O., Forest, F., Fay, M. F., & Chase, M. W. (2009). Hybrid speciation in angiosperms : parental divergence drives ploidy. *New Phytologist*, *182*(2), 507-518. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02767.x

Pebesma, E. (2018). Simple Features for R : Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, *10*(1), 439-446.

Peng, J., Ma, X., & Sun, H. (2023). Ancient allopatry and ecological divergence act together to promote plant diversity in mountainous regions : evidence from comparative phylogeography of two genera in the Sino-Himalayan region. *BMC Plant Biology*, *23*(1), 572. https://doi.org/10.1186/s12870-023-04593-1

Pépy, É.-A. (2020, juin). Des nouvelles des cimes : les échanges naturalistes sur la montagne au xviiie siècle (correspondance entre Villars, Picot de la Peyrouse et Ramond de Carbonnières). In L. Bergès (Éd.), *La montagne explorée, étudiée et représentée : évolution des pratiques culturelles depuis le xviiie siècle*. Éditions du Comité des travaux historiques et scientifiques.

Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S., & Hoekstra, H. E. (2012). Double Digest RADseq : An Inexpensive Method for De Novo SNP Discovery and Genotyping in Model and Non-Model Species (L. Orlando, Éd.). *PLOS ONE*, *7*(5), e37135. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135

Philippot, L., Chenu, C., Kappler, A., Rillig, M. C., & Fierer, N. (2024). The interplay between microbial communities and soil properties. *Nature Reviews Microbiology*, *22*(4), 226-239. https://doi.org/10.1038/s41579-023-00980-5

Pintaldi, E., D'Amico, M. E., Colombo, N., Colombero, C., Sambuelli, L., De Regibus, C., Franco, D., Perotti, L., Paro, L., & Freppaz, M. (2021). Hidden soils and their carbon stocks at high-elevation in the European Alps (North-West Italy). *CATENA*, *198*, 105044. https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105044

Pintaldi, E., Santoro, V., D'Amico, M. E., Colombo, N., Celi, L., & Freppaz, M. (2022). Origin and characteristics of ancient organic matter from a high-elevation Lateglacial Alpine Nunatak (NW Italy). *European Journal of Soil Science*, *73*(6), e13328. https://doi.org/10.1111/ejss.13328

Poggio, L., de Sousa, L. M., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B. M., Kempen, B., Ribeiro, E., & Rossiter, D. (2021). SoilGrids 2.0 : producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *SOIL*, *7*(1), 217-240. https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021

Pouchon, C., Fernández, A., Nassar, J. M., Boyer, F., Aubert, S., Lavergne, S., & Mavárez, J. (2018). Phylogenomic Analysis of the Explosive Adaptive Radiation of the Espeletia Complex (Asteraceae) in the Tropical Andes (A. Antonelli, Éd.). *Systematic Biology*, *67*(6), 1041-1060. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy022

Prajapati, K., & Modi, H. A. (2012). The importance of potassium in plant growth–a review. *Indian journal of plant sciences*, *1*(02-03), 177-186.

Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019a). Building mountain biodiversity : Geological and evolutionary processes. *Science*, *365*(6458), 1114-1119. https://doi.org/10.1126/science.aax0151

Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019b). Humboldt's enigma : What causes global patterns of mountain biodiversity ? *Science*, *365*(6458), 1108-1113. https://doi.org/10.1126/science.aax0149

Rajakaruna, N. (2018). Lessons on Evolution from the Study of Edaphic Specialization. *The Botanical Review*, *84*(1), 39-78. https://doi.org/10.1007/s12229-017-9193-2

Rana, H. K., Rana, S. K., Luo, D., & Sun, H. (2023). Existence of biogeographic barriers for the long-term Neogene–Quaternary divergence and differentiation of *Koenigia forrestii* in the Himalaya–Hengduan Mountains. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *201*(2), 230-253. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac045

Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., Cassemiro, F. A. S., Rahbek, C., & Colwell, R. K. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity : Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, *361*(6399), eaar5452. https://doi.org/10.1126/science.aar5452

Ren, G., Mateo, R. G., Liu, J., Suchan, T., Alvarez, N., Guisan, A., Conti, E., & Salamin, N. (2017). Genetic consequences of Quaternary climatic oscillations in the Himalayas : *Primula tibetica* as a case study based on restriction site-associated DNA sequencing. *New Phytologist*, *213*(3), 1500-1512. https://doi.org/10.1111/nph.14221

Richardson, J. L., Urban, M. C., Bolnick, D. I., & Skelly, D. K. (2014). Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*(3), 165-176. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.002

Rogivue, A., Leempoel, K., Guillaume, A. S., Choudhury, R. R., Felber, F., Kasser, M., Joost, S., Parisod, C., & Gugerli, F. (2025). Locally Specific Genome-Wide Signatures of Adaptation to Environmental Variation at High Resolution in an Alpine Plant. *Molecular Ecology*, *34*(4), e17646. https://doi.org/10.1111/mec.17646

Roquet, C., Boucher, F. C., Thuiller, W., & Lavergne, S. (2013). Replicated radiations of the alpine genus Androsace (Primulaceae) driven by range expansion and convergent key innovations (A. Phillimore, Éd.). *Journal of Biogeography*, *40*(10), 1874-1886. https://doi.org/10.1111/jbi.12135

Rosa, Z., Blancheteau, H., Renaud, J., Guéguen, M., Féaud, B., Valla, P. G., Thuiller, W., Ibanez, S., & Lavergne, S. (2025). How prevalent were nunataks as glacial refugia in the Alps ? Insights from range hindcasting of the nival flora. *Alpine Botany*, 1-18. https://doi.org/10.1007/s00035-025-00334-2

Rosenblum, E. B., Sarver, B. A. J., Brown, J. W., Des Roches, S., Hardwick, K. M., Hether, T. D., Eastman, J. M., Pennell, M. W., & Harmon, L. J. (2012). Goldilocks Meets Santa Rosalia : An Ephemeral Speciation Model Explains Patterns of Diversification Across Time Scales. *Evolutionary Biology*, *39*(2), 255-261. https://doi.org/10.1007/s11692-012-9171-x

Rota, F., Carnicero, P., Casazza, G., Nascimbene, J., Schönswetter, P., & Wellstein, C. (2024). Survival in nunatak and peripheral glacial refugia of three alpine plant species is partly predicted by altitudinal segregation. *Molecular Ecology*, *33*(9), e17343. https://doi.org/10.1111/mec.17343

Rousk, J., & Bååth, E. (2007). Fungal and bacterial growth in soil with plant materials of different C/N ratios. *FEMS Microbiology Ecology*, *62*(3), 258-267. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00398.x

Rout, G. R., & Sahoo, S. (2015). Role of iron in plant growth and metabolism. *Reviews in agricultural science*, *3*, 1-24.

Roux, C., Fraïsse, C., Romiguier, J., Anciaux, Y., Galtier, N., & Bierne, N. (2016). Shedding Light on the Grey Zone of Speciation along a Continuum of Genomic Divergence (C. Moritz, Éd.). *PLOS Biology*, *14*(12), e2000234. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000234

Rúa, M., Antoninka, A., Antunes, P., Chaudhary, V., Gehring, C., Lamit, L. J., Piculell, B. J., Bever, J., Zabinski, C., Meadow, J. F., Lajeunesse, M., Milligan, B., Karst, J., & Hoeksema, J. D. (2016). Home-field advantage ? evidence of local adaptation among plants, soil, and arbuscular mycorrhizal fungi through meta-analysis. *BMC Evolutionary Biology*, *16*. https://doi.org/10.1186/s12862-016-0698-9

Sabatini, F. M., Jiménez-Alfaro, B., Jandt, U., Chytrý, M., Field, R., Kessler, M., Lenoir, J., Schrodt, F., Wiser, S. K., Arfin Khan, M. A. S., Attorre, F., Cayuela, L., De Sanctis, M., Dengler, J., Haider, S., Hatim, M. Z., Indreica, A., Jansen, F., Pauchard, A., … Bruelheide, H. (2022). Global patterns of vascular plant alpha diversity. *Nature Communications*, *13*(1), 4683. https://doi.org/10.1038/s41467-022-32063-z

Saidi-Mehrabad, A., Neuberger, P., Hajihosseini, M., Froese, D., & Lanoil, B. (2020). Permafrost Microbial Community Structure Changes Across the Pleistocene-Holocene Boundary. *Frontiers in Environmental Science*, *8*, 133. https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00133

Salminen, H., Tukiainen, H., Alahuhta, J., Hjort, J., Huusko, K., Grytnes, J.-A., Pacheco-Riaño, L. C., Kapfer, J., Virtanen, R., & Maliniemi, T. (2023). Assessing the relation between geodiversity and species richness in mountain heaths and tundra landscapes. *Landscape Ecology*, *38*(9), 2227-2240. https://doi.org/10.1007/s10980-023-01702-1

Salomón, L., Gorospe, J. M., Fér, T., Kolař, F., Sklenář, P., & Schmickl, R. (2025). So Young, So Rich : Habitat Shifts Combined With Trait Evolution Promoted Species Radiation in *Senecio* in the Andes. *Journal of Biogeography*, e15161. https://doi.org/10.1111/jbi.15161

Samadi, S., & Barberousse, A. (2006). The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society*, *89*(3), 509-521. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00689.x

Scherrer, D., & Körner, C. (2010). Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, *16*(9), 2602-2613. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02122.x

Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., & Crozier, R. H. (2010). Integrative Taxonomy : A Multisource Approach to Exploring Biodiversity. *Annual Review of Entomology*, *55*(Volume 55, 2010), 421-438. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432

Schmitt, T. (2017). Molecular biogeography of the high mountain systems of Europe : an overview. *High mountain conservation in a changing world*, 63-74.

Schneeweiss, G. M., Pachschwöll, C., Tribsch, A., Schönswetter, P., Barfuss, M. H., Esfeld, K., Weiss-Schneeweiss, H., & Thiv, M. (2013). Molecular phylogenetic analyses identify Alpine differentiation and dysploid chromosome number changes as major forces for the evolution of the European endemic Phyteuma (Campanulaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *69*(3), 634-652. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.015

Schneeweiss, G. M., Winkler, M., & Schönswetter, P. (2017). Secondary contact after divergence in allopatry explains current lack of ecogeographical isolation in two hybridizing alpine plant species. *Journal of Biogeography*, *44*(11), 2575-2584. https://doi.org/10.1111/jbi.13071

Schollenberger, C. J. (1922). Silica and silicates in relation to plant growth and composition. *Soil Sci*, *14*(5), 347-362.

Schonswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., & Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, *14*(11), 3547-3555. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x

Schönswetter, P., & Schneeweiss, G. M. (2019). Is the incidence of survival in interior Pleistocene refugia (nunataks) underestimated ? Phylogeography of the high mountain plant *Androsace alpina* (Primulaceae) in the European Alps revisited. *Ecology and Evolution*, *9*(7), 4078-4086. https://doi.org/10.1002/ece3.5037

Seehausen, O., Butlin, R. K., Keller, I., Wagner, C. E., Boughman, J. W., Hohenlohe, P. A., Peichel, C. L., Saetre, G.-P., Bank, C., Bränström, Å., Brelsford, A., Clarkson, C. S., Eroukhmanoff, F., Feder, J. L., Fischer, M. C., Foote, A. D., Franchini, P., Jiggins, C. D., Jones, F. C., … Widmer, A. (2014). Genomics and the origin of species. *Nature Reviews Genetics*, *15*(3), 176-192. https://doi.org/10.1038/nrg3644

Sexton, J. P., Hangartner, S. B., & Hoffmann, A. A. (2014). Genetic isolation by environment or distance : which pattern of gene flow is most common ? *Evolution*, *68*(1), 1-15. https://doi.org/10.1111/evo.12258

Shafer, A. B. A., Cullingham, C. I., Côté, S. D., & Coltman, D. W. (2010). Of glaciers and refugia : a decade of study sheds new light on the phylogeography of northwestern North America. *Molecular Ecology*, *19*(21), 4589-4621. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04828.x

Škaloud, P. (2022). Species Delimitation. *Evolutionary Biology*. https : / / doi . org / 10 . 1093 / obo / 9780199941728-0140

Slovák, M., Melichárková, A., Štubňová, E. G., Kučera, J., Mandáková, T., Smyčka, J., Lavergne, S., Passalacqua, N. G., Vďačný, P., & Paun, O. (2023). Pervasive Introgression During Rapid Diversification of the European Mountain Genus *Soldanella* (L.) (Primulaceae) (Y. Yang, Éd.). *Systematic Biology*, *72*(3), 491-504. https://doi.org/10.1093/sysbio/syac071

Smart, A. S., Weeks, A., Rooyen, A. R., Moore, A. L., McCarthy, M., & Tingley, R. (2016). Assessing the cost-efficiency of environmental DNA sampling. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12598

Smyčka, J., Roquet, C., Boleda, M., Alberti, A., Boyer, F., Douzet, R., Perrier, C., Rome, M., Valay, J.-G., Denoeud, F., Šemberová, K., Zimmermann, N. E., Thuiller, W., Wincker, P., Alsos, I. G., Coissac, E., the PhyloAlps consortium, Roquet, C., Boleda, M., … Lavergne, S. (2022). Tempo and drivers of plant diversification in the European mountain system. *Nature Communications*, *13*(1), 2750. https://doi.org/10.1038/s41467-022-30394-5

Smyčka, J., Roquet, C., Renaud, J., Thuiller, W., Zimmermann, N. E., & Lavergne, S. (2017). Disentangling drivers of plant endemism and diversification in the European Alps – A phylogenetic and spatially explicit approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *28*, 19-27.

Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, *64*(2), 295-315. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x

Sokal, R. R. (1973). The Species Problem Reconsidered. *Systematic Biology*, *22*(4), 360-374. https : //doi.org/10.2307/2412944

Španiel, S., & Rešetnik, I. (2022). Plant phylogeography of the Balkan Peninsula : spatiotemporal patterns and processes. *Plant Systematics and Evolution*, *308*(5), 38. https://doi.org/10.1007/s00606-022-01831-1

Stadel, C. (1991). Altitudinal Belts in the Tropical Andes : Their Ecology and Human Utilization. *Yearbook. Conference of Latin Americanist Geographers*, *17/18*.

Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, *17*(7), 866-880.

Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Chou, C.-H., De Sanctis, M., De Sequeira, M. M., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., … Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, *25*(9), 1097-1107. https://doi.org/10.1111/geb.12469

Sternai, P., Herman, F., Champagnac, J.-D., Fox, M., Salcher, B., & Willett, S. D. (2012). Preglacial topography of the European Alps. *Geology*, *40*(12), 1067-1070. https : / / doi . org / 10 . 1130/G33540.1

Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I., & Dalén, L. (2009). Refugia revisited : individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *277*(1682), 661-671. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272

Sukumaran, J., & Knowles, L. L. (2017). Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(7), 1607-1612. https://doi.org/10.1073/pnas.1607921114

Szövényi, P., Arroyo, K., Guggisberg, A., & Conti, E. (2009). Effects of Pleistocene glaciations on the genetic structure of *Saxifraga florulenta* (Saxifragaceae), a rare endemic of the Maritime Alps. *TAXON*, *58*(2), 532-543. https://doi.org/10.1002/tax.582017

Taberlet, P., Fumagalli, L., WUST-SAUCY, A.-G., & COSSON, J.-F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular ecology*, *7*(4), 453-464.

Taberlet, P., Zimmermann, N. E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Niklfeld, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., Ahlmer, W., Marsan, P. A., Bona, E., Bovio, M., Choler, P., Cieślak, E., Colli, L., Cristea, V., Dalmas, J.-P., … IntraBioDiv Consortium. (2012). Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities (M. Vellend, Éd.). *Ecology Letters*, *15*(12), 1439-1448. https://doi.org/10.1111/ele.12004

Team, R. C. (2023). R Core Team (2023). R : A language and environment for statistical computing.

Testolin, R., Attorre, F., Borchardt, P., Brand, R. F., Bruelheide, H., Chytrý, M., De Sanctis, M., Dolezal, J., Finckh, M., Haider, S., Hemp, A., Jandt, U., Kessler, M., Korolyuk, A. Y., Lenoir, J., Makunina, N., Malanson, G. P., Montesinos-Tubée, D. B., Noroozi, J., … Jiménez-Alfaro, B. (2021). Global patterns and drivers of alpine plant species richness (A. Bjorkman, Éd.). *Global Ecology and Biogeography*, *30*(6), 1218-1231. https://doi.org/10.1111/geb.13297

Testolin, R., Attorre, F., & Jiménez-Alfaro, B. (2020). Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. *Ecography*, *43*(6), 779-788. https://doi.org/10.1111/ecog.05012

Theurillat, J.-P., Aeschimann, D., Küpfer, P., & Spichiger, R. (1995). The higher vegetation units of the Alps. *Colloq Phytosociol*, *23*, 189-239.

Thiel-Egenter, C., Alvarez, N., Holderegger, R., Tribsch, A., Englisch, T., Wohlgemuth, T., Colli, L., Gaudeul, M., Gielly, L., Jogan, N., Linder, H. P., Negrini, R., Niklfeld, H., Pellecchia, M., Rioux, D., Schönswetter, P., Taberlet, P., Van Loo, M., Winkler, M., … Gugerli, F. (2011). Break zones in the distributions of alleles and species in alpine plants : Break zones in allele and species distributions. *Journal of Biogeography*, *38*(4), 772-782. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02441.x

Thomas, A., Meudt, H. M., Larcombe, M. J., Igea, J., Lee, W. G., Antonelli, A., & Tanentzap, A. J. (2023). Multiple origins of mountain biodiversity in New Zealand's largest plant radiation. *Journal of Biogeography*, *50*(5), 947-960. https://doi.org/10.1111/jbi.14589

Thuiller, W., Saillard, A., Abdulhak, S., Augé, V., Birck, C., Bonet, R., Choler, P., Delestrade, A., Kunstler, G., Leccia, M.-F., Lienard, B., Poulenard, J., Valay, J.-G., Bayle, A., Bonfanti, N., Brousset, L., Bizard, L., Calderón-Sanou, I., Dentant, C., … Consortium, T. O. (2024). ORCHAMP : an observation network for monitoring biodiversity and ecosystem functioning across space and time in mountainous regions. *Comptes Rendus. Biologies*, *347*(G1), 223-247. https://doi.org/10.5802/crbiol.165

Thurmann, J. (1849). *Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines : ou Étude de la dispersion des plantes vasculaires envisagée principalement quant à l'influence des roches soujacentes*. Jent et Gassmann.

Tison, J.-M., & de Foucault, B. (2014). *Flora gallica : flore de France*. Biotope.

Tremetsberger, K., Urtubey, E., Terrab, A., Baeza, C. M., Ortiz, M. Á., Talavera, M., König, C., Temsch, E. M., Kohl, G., Talavera, S., & Stuessy, T. F. (2009). Pleistocene refugia and polytopic replacement of diploids by tetraploids in the Patagonian and Subantarctic plant *Hypochaeris incana* (Asteraceae, Cichorieae). *Molecular Ecology*, *18*(17), 3668-3682. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04298.x

Tribsch, A., & Schönswetter, P. (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *TAXON*, *52*(3), 477-497. https://doi.org/10.2307/3647447

Turnbull, L. A., Philipson, C. D., Purves, D. W., Atkinson, R. L., Cunniff, J., Goodenough, A., Hautier, Y., Houghton, J., Marthews, T. R., Osborne, C. P., Paul-Victor, C., Rose, K. E., Saner, P., Taylor, S. H., Woodward, F. I., Hector, A., & Rees, M. (2012). Plant growth rates and seed size : a re-evaluation. *Ecology*, *93*(6), 1283-1289. https://doi.org/10.1890/11-0261.1

Valachovič, M., Dierssen, K., Dimopoulos, P., Hadač, E., Loidi, J., Mucina, L., Rossi, G., Tendero, F. V., & Tomaselli, M. (1997). The vegetation on screes—A synopsis of higher syntaxa in Europe. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, *32*(2), 173-192. https://doi.org/10.1007/BF02803739

Valen, L. V. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, *25*(2/3), 233-239. https://doi.org/10.2307/1219444

Valla, P. G., Sternai, P., & Fox, M. (2021). How climate, uplift and erosion shaped the Alpine topography. *Elements : An International Magazine of Mineralogy, Geochemistry, and Petrology*, *17*(1), 41-46.

van der Beek, P., & Bourbon, P. (2008). A quantification of the glacial imprint on relief development in the French western Alps. *Geomorphology*, *97*(1-2), 52-72. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2007.02.038

Van Es, H. (2017). A new definition of soil. *Csa News*, *62*(10), 20-21.

Verboom, G. A., Bergh, N. G., Haiden, S. A., Hoffmann, V., & Britton, M. N. (2015). Topography as a driver of diversification in the Cape Floristic Region of South Africa. *New Phytologist*, *207*(2), 368-376. https://doi.org/10.1111/nph.13342

Vernham, G., Bailey, J. J., Chase, J. M., Hjort, J., Field, R., & Schrodt, F. (2023). Understanding trait diversity : the role of geodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, *38*(8), 736-748. https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.02.010

Vidaller, I., Otero, X. L., Igual, J. M., Nobrega, G. N., Ferreira, T. O., Moreno, A., & López-Moreno, J. I. (2025). Incipient soils : New habitats in proglacial areas of the Maladeta massif (Central Pyrenees). *Science of The Total Environment*, *967*, 178740. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.178740

Voisin, C., Choler, P., Vacher, C., Perrier, C., Renaud, J., Rioux, D., & Boucher, F. C. (2025a). Deciphering the drivers of speciation in Alpine Noccaea (Brassicaceae) reveal an evolution predominantly shaped by geography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108381.

Voisin, C., Dentant, C., Rioux, D., & Boucher, F. C. (2023). Introgression of an isolated Primula lineage suggests the existence of a glacial refugium in the Écrins range (Southwestern French Alps). *Alpine Botany*, *133*(1), 21-33. https://doi.org/10.1007/s00035-022-00288-9

Voisin, C., Kirschner, P., Záveská, E., Frajman, B., Hülber, K., Wessely, J., Willner, W., Schönswetter, P., & Carnicero, P. (2025b). Spatiotemporal diversification of forest understorey species reveals the existence of multiple Pleistocene forest refugia in Central Europe. *bioRxiv*, 2025.05.13.653645.

Voisin, C., Vacher, C., Arnoldi, C., Renaud, J., Poulenard, J., Choler, P., & Boucher, F. C. (s. d.). Edaphic Diversity as a Hidden Driver of Speciation in Alpine Scree Plants [Accepted].

Wadgymar, S. M., DeMarche, M. L., Josephs, E. B., Sheth, S. N., & Anderson, J. T. (2022). Local Adaptation : Causal Agents of Selection and Adaptive Trait Divergence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *53*(1), 87-111. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012722-035231

Wallis, G. P., Waters, J. M., Upton, P., & Craw, D. (2016). Transverse Alpine Speciation Driven by Glaciation. *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(12), 916-926. https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.009

Weigelt, P., Steinbauer, M. J., Cabral, J. S., & Kreft, H. (2016). Late Quaternary climate change shapes island biodiversity. *Nature*, *532*(7597), 99-102. https://doi.org/10.1038/nature17443

Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galiè, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation*, *22*(10), 2353-2374. https://doi.org/10.1007/s10531-013-0484-6

Whittaker, R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, *26*(1), 1-80. https://doi.org/10.2307/1943577

Wickett, N. J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., Matasci, N., Ayyampalayam, S., Barker, M. S., Burleigh, J. G., Gitzendanner, M. A., Ruhfel, B. R., Wafula, E., Der, J. P., Graham, S. W., Mathews, S., Melkonian, M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Miles, N. W., … Leebens-Mack, J. (2014). Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(45), E4859-E4868. https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111

Wiens, J. (2008). Species Delimitation : New Approaches for Discovering Diversity. *Systematic biology*, *56*, 875-878. https://doi.org/10.1080/10635150701748506

Wiens, J. J. (2004). What Is Speciation and How Should We Study It ? *The American Naturalist*, *163*(6), 914-923. https://doi.org/10.1086/386552

Will, K. W., Mishler, B. D., & Wheeler, Q. D. (2005). The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy. *Systematic Biology*, *54*(5), 844-851. https://doi.org/10.1080/10635150500354878

Willner, W., Wessely, J., Gattringer, A., Moser, D., Záveská, E., Dullinger, S., Schönswetter, P., & Hülber, K. (2023). Post-glacial range formation of temperate forest understorey herbs – Insights from a spatio-temporally explicit modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*, *32*(7), 1046-1058. https://doi.org/10.1111/geb.13677

Wootton, L. M., Boucher, F. C., Pouchon, C., Roquet, C., Coissac, E., Renaud, J., Alsos, I. G., Valla, P. G., Husson, L., Bernet, M., Perrier, C., Douzet, R., Rome, M., Valay, J.-G., Alberti, A., Denoeud, F., Zimmermann, N. E., Wincker, P., Thuiller, W., … Lavergne, S. (2025). The late rise of sky-island vegetation in the European Alps. *Nature Plants*, 1-12. https://doi.org/10.1038/s41477-025-02001-0

Wu, G.-L., Du, G.-Z., & Shi, Z.-H. (2013). Germination strategies of 20 alpine species with varying seed mass and light availability. *Australian Journal of Botany*, *61*(5), 404-411. https://doi.org/10.1071/BT12119

Yost, J. M., Barry, T., Kay, K. M., & Rajakaruna, N. (2012). Edaphic adaptation maintains the coexistence of two cryptic species on serpentine soils. *American Journal of Botany*, *99*(5), 890-897. https://doi.org/10.3732/ajb.1100521

Záveská, E., Kirschner, P., Frajman, B., Wessely, J., Willner, W., Gattringer, A., Hülber, K., Lazić, D., Dobeš, C., & Schönswetter, P. (2021). Evidence for Glacial Refugia of the Forest Understorey Species Helleborus niger (Ranunculaceae) in the Southern as Well as in the Northern Limestone Alps. *Frontiers in Plant Science*, *12*. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683043

Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Rocchini, D., & Coomes, D. (2019). Advances in Microclimate Ecology Arising from Remote Sensing. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(4), 327-341. https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.012

Zhao, J.-L., Paudel, B. R., Yu, X.-Q., Zhang, J., & Li, Q.-J. (2021). Speciation along the elevation gradient : Divergence of Roscoea species within the south slope of the Himalayas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *164*, 107292. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107292

Zhao, X. Q., & Shen, R. F. (2018). Aluminum–Nitrogen Interactions in the Soil–Plant System. *Frontiers in Plant Science*, *9*. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00807

Zimmer, A., Beach, T., Luzzadder-Beach, S., Rabatel, A., Cruz Encarnación, R., Lopez Robles, J., Jara Tarazona, E., & Temme, A. J. (2024a). Soil temperature and local initial conditions drive carbon and nitrogen build-up in young proglacial soils in the Tropical Andes and European Alps. *CATENA*, *235*, 107645. https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107645

Zimmer, A., Beach, T., Luzzadder-Beach, S., Rabatel, A., Lopez Robles, J., Cruz Encarnación, R., & Temme, A. J. (2024b). Physico-chemical properties and toxicity of young proglacial soils in the Tropical Andes and Alps. *CATENA*, *237*, 107748. https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107748



Stades phénologiques de *Noccaea rotundifolia sensu lato*. Réalisation au crochet par Marion Deville-Cavellin.

Annexes

A Annexes du chapitre 1

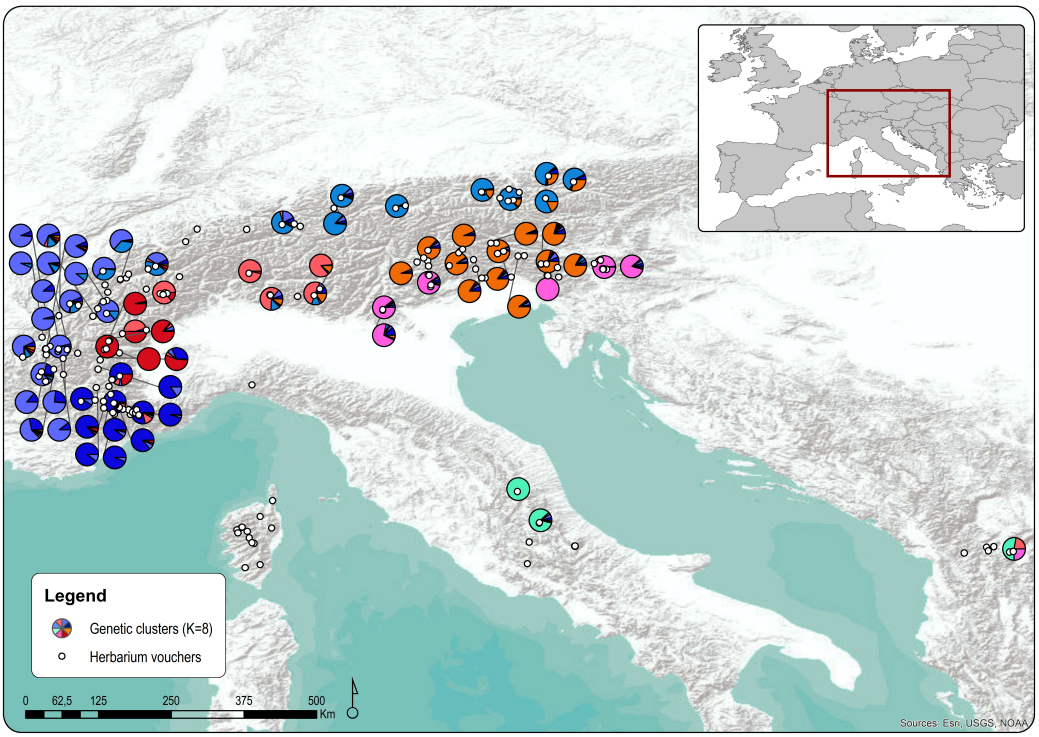


Figure A.1 – The map illustrates the optimal genetic clustering, with genetic clusters (K = 8) represented by pie charts for each population and colours corresponding to the eight coancestry groups. The herbarium voucher localities utilised in the morphological analyses are indicated with white dots.

TABLE A.1 – Sampling information for populations from the *Noccaea rotundifolia* complex. Columns : population code (Code), updated taxonomy (Species), current taxonomy (Prev. tax.), species delimitation group (Delim. group), sampling date (Date), location (Place), coordinates (Lat, Long), simplified lithology (Lithology), elevation (Elev.), Genebank accession numbers, **BioProject : PRJNA1188492** (Genebanks), and herbarium voucher code (Voucher).

Code	Species	Prev. tax.	Delim. group	Date	Place	Lat	Long	Lithology	Elev.	Genebanks	Voucher
MPG	Alyssum ovirense	Alyssum sp.		09/07/2022	Monte Pramaggiore	46.3647931	12.5535169	Limestone	2430	**SAMN4483...**8936-8937,9196-9199,9294-9295	GR007518
PSP	N. bellidifolia	N. bellidifolia	Bellidifolia	10/06/2023	Polog, Sar Planina	42.00611	20.85611	Limestone	2169	8749-8750, 8851-8852, 8946-8947, 9122-9123, 9308-9309	GR007519
CDA	N. cepaeifolia	N. cepaeifolia	Cepaeifolia	08/07/2022	Creta di Aip	46.5677195	13.2073028	Limestone	1950	8775-8776,9052-9053,9240-9245	GR007520
CDP	N. cepaeifolia	N. cepaeifolia	Cepaeifolia	05/07/2022	Cave del Predil	46.4433530	13.5648263	Dolomite	1090	8779-8780,8872-8873,9058-9059,9148-9151	GR007521
LKJ	N. cepaeifolia	N. cepaeifolia	Cepaeifolia	04/07/2022	Luknja	46.3881182	13.8164012	Dolomite	1730	8827-8830,8922-8923,9090-9091,9288-9289	GR007531
MGT	N. cepaeifolia	N. cepaeifolia	Cepaeifolia	05/07/2022	Mangart	46.4452656	13.6492425	Diamicton	2110	8835-8842	GR007534
CDR	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	18/07/2022	Cima delle rosetta	46.2642895	11.8346378	Limestone	2630	8677-8678,8781-8784,8874-8875,8970-8971	GR007522
DCH	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	13/07/2022	Dreischusterhütte	46.6484417	12.2787611	Limestone	2250	8685-8688,9264-9267,9334-9335	
FCC	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	21/09/2022	Forcella Ciadin	46.5095887	12.5221236	Limestone	2100	8697-8698,8799-8800,8886-8887,8984-8985,9168-9169	
HSL	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	27/06/2022	Hochstadel	46.7612587	12.8733714	limestone	2180	8717-8724,8815-8816	
KBT	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	29/07/2022	Kerschbaumer Törl	46.7630608	12.7898556	limestone	2210	8725-8728,8906-8907,9078-9079	GR007529
MCG	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	08/07/2022	Monte Coglians	46.6047	12.8904	Limestone	2570	8833-8834,8934-8935,9016-9017,9104-9105,9194-9195	GR007533
PEL	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	12/07/2022	Monte Pelmo	46.4161111	12.1452778	Limestone	2550	9352-9361	
PTS	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia Dolomites	20/06/2022	Peitlersharte	46.6505393	11.8142984	Limestone	2350	8751-8760	GR007535
DCT	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia northeastern	28/07/2022	Dachstein	47.454952	13.634428	limestone	2120	8689-8694,8793-8796	GR007523
FKN	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia northeastern	04/08/2022	Falknis	47.049863	9.562939	Sedimentary rock	2530	8699-8700,8801-8802,8988-8991,9170-9171	GR007524
GRH	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia northeastern	27/07/2022	Grosser Höllkogel	47.798709	13.676301	limestone	1800	8703-8704,8805-8808,8992-8993,9070-9071	GR007525
GRK	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia northeastern	27/06/2022	Grosser Krottenkopf	47.304497	10.365044	limestone	2150	8705-8708,8809-8812,8994-8995	GR007526
GRP	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia northeastern	25/07/2022	Grosser Priel	47.711281	14.065509	limestone	2010	8709-8712,8813-8814,8898-8899	GR007527

Table A.1 – continued

Code	Species	Prev. tax.	Delim. group	Date	Place	Lat	Long	Lithology	Elev.	Genebanks	Voucher
GSR	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia nor-theastern	29/06/2022	Gaishorn	47.460759	10.472486	limestone	1820	8713-8716,8902-8903,9074-9075	GR007528
HKN	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia nor-theastern	07/09/2022	Hochköning	47.410368	13.053707	limestone	2190	8904-8905,8998-9003,9272-9273	
KST	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia nor-theastern	18/06/2022	Kleiner Solstein	47.3023328	11.3222494	limestone	2600	8729-8734,8819-8822	GR007530
LSB	N. cepaeifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia nor-theastern	17/08/2022	Loferer Steinberge	47.5521197	12.6429381	limestone	2050	8739-8744,8924-8925,9014-9015	GR007532
MSL	N. corymbosa	N. corymbosa	Central Alps	28/07/2022	Monte Sellerina	46.0566882	10.1488650	Phyllite	2460	9106-9107,9200-9203,9296-9297,9350-9351	GR007537
PDC	N. corymbosa	N. corymbosa	Central Alps	09/07/2023	Pizzo di Claro	46.2970202	9.05237462	Foliated metamorphic rock	2515	8940-8941,9110-9113	GR007538
PSL	N. corymbosa	N. rotundifolia	Central Alps	27/07/2022	Pressolana	45.9532763	10.0588448	Dolomite	2130	8849-8850,8944-8945,9034-9039	GR007539
ZER	N. corymbosa	N. corymbosa	Central Alps	07/08/2022	Zermatt	45.9673359	7.7241878	Serpentinite	2970	9046-9047,9140-9141,9232-9235	GR007540
GRI	N. corymbosa	N. grignense	Grigna	29/07/2022	Grigna septentrionale	45.9568578	9.3840436	Dolomite	2160	9336-9345	GR007536
COF	N. limosellifolia	N. limosellifolia	Limosellifolia	04/07/2023	Cime ouest de fenestre	44.1125508	7.3533094	Migmatite	2440	8980-8981,9162-9167,9254-9255	GR007542
PDL	N. limosellifolia	N. limosellifolia	Limosellifolia	06/07/2023	Passo della Laussa	44.2936282	6.9633220	Gneiss	2860	8747-8748,9022-9023,9206-9209,9306-9307	GR007543
CK	N. minima	N. minima	Minima east	03/07/2022	Ceska Koca	46.3687492	14.5332176	Dolomite	1590	8787-8788,8876-8877,9248-9253	GR007545
JZK	N. minima	N. minima	Minima east	03/07/2022	Jezerska Kocna	46.360213	14.5233560	Dolomite	2390	8817-8818,9076-9077,9274-9277,9346-9347	GR007547
KRN	N. minima	N. minima	Minima east	06/07/2022	Krn	46.2640313	13.6669222	Dolomite	2120	8908-8909,9004-9005,9080-9081,9278-9281	GR007548
CCG	N. minima	N. minima	Minima west	20/07/2022	Cima Carega	45.7266697	11.1210720	Limestone	2150	8773-8774,8956-8957,9050-9051,9144-9145,9238-9239	GR007544
FCV	N. minima	N. minima	Minima west	19/07/2022	Forcella vallon	46.1183031	11.8616470	Limestone	1780	8888-8893,8986-8987,9068-9069	GR007546
VDC	N. minima	N. minima	Minima west	20/07/2022	Valon del Cavai	45.7364679	11.1211894	Limestone	1640	9138-9139,9224-9225,9324-9325,9362-9365	GR007549
CBO	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	07/07/2023	Cime de la Bonette	44.3216237	6.8071535	Sandstone	2840	8767-8772,8860-8861,8954-8955	GR007554
CDB	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	20/07/2023	Croix de Belledonne	45.1668389	5.9830039	Amphibolite	2840	8675-8676,8777-8778,8862-8865	GR007556
CRS	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	02/08/2022	Chamrousse	45.1259776	5.9100855	Amphibolite	2180	8683-8684,9256-9263	GR007564
GSM	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	27/07/2023	Grun de Saint-Maurice	44.8194174	6.0381019	Migmatite	1850	8900-8901,8996-8997,9072-9073,9172-9173,9270-9271	GR007568
L2A	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	06/10/2022	Les deux Alpes	45.0973580	6.1057590	Schist	2300	8735-8738,8910-8911,9006-9007	GR007569

Table A.1 – continued

Code	Species	Prev. tax.	Delim. group	Date	Place	Lat	Long	Lithology	Elev.	Genebanks	Voucher
LAM	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	07/08/2023	Lac d'amour	45.6352185	6.6424772	Dolomite	2290	8823-8824,8912-8917,9008-9009	GR007570
LNA	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	10/08/2022	Le nid d'aigle	45.8576446	6.7992865	Paragneiss	2390	9092-9095,9182-9185,9290-9291	GR007573
LSF	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	11/08/2023	Lac sans fond, Saint bernard	45.6793251	6.8499558	Limestone	2460	8926-8933	GR007576
PDB	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	10/08/2023	Pas de la Beccia	45.2456899	6.8835778	Schist	2710	8745-8746,9020-9021,9108-9109,9204-9205,9304-9305	GR007579
RoQ	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	14/07/2023	Rochemolles (quartz)	45.1337430	6.8463345	Mica schist	3015	8761-8762,8855-8856,8948-8949,9040-9041,9126-9127	GR007583
RoS	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	14/07/2023	Rochemolles (schistose)	45.1327821	6.8464473	Mica schist	3015	8763-8764,8857-8858,9128-9131,9218-9219	GR007584
TAI	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	05/09/2022	Taillefer	45.0408106	5.9213950	Dolomite	2730	8859,8950-8951,9042-9043,9132-9133,9220-9221	GR007585
TLT	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	12/07/2023	Tête de la Toura	44.9839229	6.1817308	Migmatite	2820	9134-9137,9222-9223,9320-9323	GR007586
VJG	N. rotundifolia	N. corymbosa	Corymbosa	04/08/2022	Vaujany (schistose)	45.1317661	6.1139681	Schist	2690	8952-8953,9226-9231,9328-9329	GR007588
CBT	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	13/08/2022	Mont Charberton	44.9645004	6.7518544	Limestone	3090	8673-8674,9048-9049,9142-9143,9236-9237,9330-9331	GR007555
CDC	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	05/07/2023	Col de crousette	44.1491225	6.9512923	Impure carbonate sedimentary rock	2480	8866-8869,8958-8961,9146-9147	GR007557
CDM	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	09/08/2022	Col des Martinés	46.2046690	7.0653043	Sedimentary rock	2360	8870-8871,8968-8969,9054-9057,9332-9333	GR007559
CDV	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	08/07/2023	Col de Vars	44.5330380	6.6913410	Schist	2340	8679-8680,8785-8786,8972-8973,9060-9063	GR007560
CLB	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	01/08/2023	Colombier	45.6451707	6.1175968	Limestone	1940	8878-8879,9152-9159	GR007561
CLC	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	08/07/2023	Clot la cime	44.8166720	6.7223231	Dolomite	2180	8789-8790,8880-8881,8974-8977,9160-9161	GR007562
CLP	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	07/07/2023	Col la Pierre	44.3224488	6.4587135	Conglomerate	2425	8681-8682,8791-8792,8882-8885,8978-8979	GR007563
DDC	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	05/10/2022	Dent de Crolles	45.3082617	5.8553362	Impure carbonate sedimentary rock	1900	8695-8696,8797-8798,8982-8983,9064-9067	GR007566
GMO	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	03/08/2022	Grande mouche-rolles	45.0048336	5.5577205	Limestone	1970	8701-8702,8803-8804,8894-8897,9268-9269	GR007567
LCB	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	22/07/2023	Les cornettes de Bise	46.3331109	6.79611473	Impure carbonate sedimentary rock	2250	8918-8919,9082-9087,9282-9283	GR007571
LDR	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	01/08/2022	Lac de Roure, Haute Ubaye	44.553567	6.887804	Impure carbonate sedimentary rock	2650	8825-8826,8920-8921,9174-9177,9284-9285	
LKB	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	08/08/2022	Leukerbad	46.4054357	7.6112840	Sedimentary rock	2220	9010-9011,9088-9089,9178-9181,9286-9287	GR007572

Table A.1 – continued

Code	Species	Prev. tax.	Delim. group	Date	Place	Lat	Long	Lithology	Elev.	Genebanks	Voucher
LOR	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	07/07/2023	Lac d'Orrenaye	44.4306139	6.9195394	Impure carbonate sedimentary rock	2420	9012-9013,9096-9099,9186-9187,9348-9349	GR007575
LTN	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	17/08/2023	La Tournette	45.8278056	6.2865129	Limestone	2300	9100-9103,9188-9191	GR007577
OBI	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	01/09/2022	Obiou	44.7742642	5.8453866	Impure carbonate sedimentary rock	2410	8938-8939,9018-9019,9298-9303	GR007578
PFN	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	22/09/2022	Pic de la Farnéiréta	44.6569484	6.9399798	Schist	2750	8845-8848,8942-8943,9024-9025,9118-9119	GR007580
PMG	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	13/07/2023	Pic du Mas de la Grave	45.1205270	6.2462470	Impure carbonate sedimentary rock	3000	9026-9033,9120-9121	GR007581
RMV	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	09/08/2023	Ristolas Mont Viso	44.70975	7.059972	Peridotite	2710	9214-9215,9310-9315	
RoC	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	14/07/2023	Rochemolles (calcareous)	45.1219233	6.8195028	Conglomerate	2500	8853-8854,9124-9125,9216-9217,9316-9319	GR007582
VJD	N. rotundifolia	N. rotundifolia	Rotundifolia west	04/08/2022	Vaujany (dolomite)	45.1279592	6.1117679	Schist	2720	8765-8766,9044-9045,9326-9327,9366-9369	GR007587
CDE	N. rotundifolia	N. corymbosa		10/08/2023	Col des Evettes	45.3656020	7.0999183	Amphibolite	2590	8962-8967,9246-9247	GR007558
MBO	N. stilosa	N. stilosa	Stilosa	15/06/2023	Monte Bove	42.9300728	13.1967762	Limestone	2050	8831-8832,9192-9193,9292-9293	GR007589
PDP	N. stilosa	N. stilosa	Stilosa	14/06/2023	Gran Sasso, Passo della Portella	42.4486654	13.5400503	Limestone	2150	8843-8844,9114-9117,9210-9213	GR007590

Table A.2 – List of morphological characters and their acronyms used in morphometric analyses. Definitions are based on the most developed individual of each voucher.

Trait	Code	Unit	Definition
Sterile stem length	LoTS	mm	Length of the longest sterile stem
Fertile stem length	LoTF	mm	Length of the longest fertile stem (bottom to the highest silicule/flower)
Ratio	LoTF_LoTS	mm	LoTF/LoTS ratio
Fertile stem number	NoTF	nb	Number of fertile stems
Sterile stem number	NoTS	nb	Number of sterile stems
Basal leaf length	LoFB	mm	Length of the largest isolated basal leaf (on a fertile stem)
Petiole length	LoPFB	mm	Length of the petiole of the largest isolated basal leaf (from insertion to visible detachment, on a fertile stem)
Denticule number	NoDFB	nb	Number of denticules of the largest isolated basal leaf (on a fertile stem)
Basal leaf width	LaFB	mm	Width of the largest isolated basal leaf (on a fertile stem)
Ratio	LoFB_LaFB		LoFB/LaFB ratio
Ratio	LoPFB_LaFB		LoPFB/LaFB ratio
Ratio	LoFB_LoPFB		LoFB/ LoPFB ratio
Basal leaf petiole	PDFB	YES/NO	Is there a clear break between the limb and the petiole of the largest isolated basal leaf (on a fertile stem)?
Basale leaf rosette	FBRo	YES/NO	Is there a dense rosette (on the longest fertile stem)?
Cauline leaf auricle	AuFC	YES/NO	Does the highest cauline leaf display an auricle (on the longest fertile stem)?
Auricle length	LoAu	mm	Length of the auricle on the highest cauline leaf (on the longest fertile stem)
Cauline leaf length	LoFC	mm	Width of the highest cauline leaf (on the longest fertile stem)
Cauline leaf width	LaFC	mm	Length of the highest cauline leaf (on the longest fertile stem)
Ratio	LoFC/LaFC		LoFC/LaFC ratio
Amplexicaul cauline leaf	FCAm	YES/NO	Is the highest cauline leaf amplexicaul (on the longest fertile stem)?
Opposite cauline leaves	FCiOp	YES/NO	Are the two lowest cauline leaves opposite (on the longest fertile stem)?
Inflorescence length	LoGF	mm	Length between pedicel insertion of the lowest silicule and the top of the highest silicule (on the longest fertile stem)
Pedicel length	LoPdi	mm	Length of pedicel of the lowest silicule between stem insertion and silicule insertion (on the longest fertile stem)
Peduncle length	LoPdo	mm	Legth between insertion of the lowest basal leaf and pedicel of the lowest silicule (on the longest fertile stem)
Ratio	LoGF_LaGF		LoGF/LaGF ratio
Inflorescence width	LaGF	mm	Width of the inflorescence between the two ends of silicules (on the longuest fertile stem)
Styla length	LoSt	mm	Length of the styla of the lowest silicule (on the longest fertile stem)
Silicule length	LoSi	mm	Length of the lowest silicule excluding styla (on the longest fertile stem)
Silicule width	LaSi	mm	Width of the lowest silicule (on the longest fertile stem)

Trait	Code	Unit	Definition
Ratio	LoSi_LaSi		LoSi/LaSi ratio
Ratio	LoSi_LoPdi		LoSi/LoPdi ratio
Seed number	NoGr	nb	Number of seeds per silicule
Silicule number	NoFr	nb	Total number of silicule on the longest fruiting stem

Table A.3 – List of herbarium vouchers used in morphometric analyses, measurements and locality/origin information. The columns include the following information : index code labelled on the voucher (Voucher code) ; the institution hosting the voucher (Herbarium name) ; updated taxonomy (Species) ; geographic information estimated or written on the voucher label (place, LAT and LONG) ; voucher date (date) ; elevation estimated or written on the label (elevation). The following table correspond to trait measurements (see also Table A.2.

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
MARS33207	Aix-Marseille	N_brevistyla	Corse, Col de Bavella	41.7962	9.2243	16/05/1964	1200
MARS39749	Aix-Marseille	N_brevistyla	Corse, pâturage de la Paglia orba sur silice	42.3354	8.8681	30/08/1976	2050
MARS39750	Aix-Marseille	N_brevistyla	Corse, pelouse euromédit, du Pozzo	42.5402	9.2277	09/07/1977	1800
AMD.49027	Amsterdam	N_corymbosa	Zermatt, Gornergrat.	45.9838	7.7847	21/07/1964	3100
AMD.49071	Amsterdam	N_cepaeifolia				08/1915	1500
ANG031318	Angers	N_stilosa	In glareosis ad nives montis Amaro, Aprutii	42.0864	14.0860	08/08/1856	2000-2500
VTA053510	Antibes	N_minima	Sommité des Vette di Feltre (sol calcaire). Versant sud sur Aune et versant nord sur Agnerok (Confins de l'Italie et du Tyrol)	46.0879	11.8595	25/06/1873	1500
VTA053955	Antibes	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
AUT00487	Autun	N_minima	Venetia superior in Monte Braut pr. Bartis loc. glareos caliar	46.2234	12.6491	24/07/1873	1850
B 10 1015286	Berlin	N_minima	beim Aufstiegauf die Šija oberhalb des Ski Center Vogel, Triglavski Narodni Park, Slowenien	46.2392	13.8338	29 juin 2008	1800
BR00000614367	Bruxelle	N_brevistyla	Albertacce, Corce, Col de vergio	42.2899	8.8786	27/07/1969	1480
BBF002546	CBN PMP	N_brevistyla	Corse, Monte d'Oro ; pierrailles	42.1376	9.0983	21/07/1925	2000
CLF015060	Clermont Ferrand	N_brevistyla	Corse, Bord d'un ruisseau descendant du bois de Cavalo Morto et se jettant dans le Golo, rive droite en amont de Calacuccia	42.3117	9.0262	17/05/1898	
CLF160224	Clermont Ferrand	N_brevistyla	Corse, Monte Stello	42.7889	9.4181	13/05/1921	1290
CLF160242	Clermont Ferrand	N_rotundifolia	Savoie : Glacier de Roche, au Mont Cenis	45.2599	6.9010	07/1910	2400-2500
LCLF160222	Clermont Ferrand	N_brevistyla	Corse, Bord d'un ruisseau descendant du bois de Cavalo Morto et se jettant dans le Golo, rive droite en amont de Calacuccia	42.3117	9.0262	10/05/1901	
CLF160235	Clermont-Ferrand	N_rotundifolia	Hautes Alpes. Le Galibier	45.0644	6.4076	04/06/1927	
CLF160239	Clermont-Ferrand	N_limosellifolia	Alpes Maritimes, La madone de Fenestre, rochers humides	44.0962	7.3563	07/1920	1630
GAP031782	CBN Alpin	N_rotundifolia	Mont Chaillol le vieux en Champsaur, Hautes Alpes	44.7350	6.1902	02/08/1868	3000
GAP088517	CBN Alpin	N_nevadense	Cueva de Panderones (Sierra Nevada)	37.0740	-3.3767	06/1853	2870
GAP088519	CBN Alpin	N_nevadense	Panderones Sierra nevada	37.0740	-3.3767		2870
G00383938	Geneva	N_nevadense	Sa Nevada, reg. super. inter Juniperos infra la Cueva de Panderon	37.0740	-3.3767	07/1849	2870
G00383952	Geneva	N_nevadense	Sa Nevada, reg. super. inter Juniperos infra la Cueva de Panderon	37.0740	-3.3767	07/1849	2870
G00418300	Geneva	N_limosellifolia	Col de la madone de la fenestre	44.0962	7.3563	08/1854	1630
G00418301	Geneva	N_limosellifolia	La madone de la fenestre	44.0962	7.3563	07/1854	1630
G00418302	Geneva	N_limosellifolia	Colletto di Lourousa près de Terme di Valdieri (Piemont merid.)	44.1931	7.3207	06/08/1876	2500
G00418304	Geneva	N_limosellifolia	Col de fenestres, versant italien (entre saint martin lantorque et entrague). Alpes Maritimes. Piemont	45.0721	7.0532	26/07/1870	2470
G00418305	Geneva	N_limosellifolia	Sommet du col de Fenestre entre les vals de fenestre et le val de Bovina (Versant nord des alpes Maritimes).	45.0721	7.0532	23/07/1876	2470
G00418307	Geneva	N_limosellifolia	Baissa del Druos, entre le val valasco près de Terme di Valdieri et le val castiglione (alpes maritimes)	44.1922	7.1918	31/07/1876	2630
G00418308	Geneva	N_limosellifolia	Sommet du col du Mercantour entre le mont Mercantour et le Mont Balma di Ghilie (alpes maritimes)	44.1450	7.2990	11/08/1876	2600

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
G00418309	Geneva	N_limosellifolia	Sommités entre la Cime du Belletz et la cime de la costette entre saint martin lantosque et molières (alpes maritimes)	44.1199	7.2231	12/07/1875	2480
G00418313	Geneva	N_limosellifolia	Colletto di Lourousa près de Terme di Valdieri (Piemont merid.)	44.1931	7.3207	06/08/1876	2500
G00418314	Geneva	N_limosellifolia	Partie supérieure du val Lourousa, au dessus de Terme di Valdieri (alpes maritimes) Piemont	44.1931	7.3207	01/08/1874	2500
G00418315	Geneva	N_limosellifolia	Sommet du col des fenetres	45.0721	7.0532	21/05/1865	2470
G00418316	Geneva	N_limosellifolia	Col de la madone de Lantosea, Alpes du Piemont			26/08/1859	
G00797013	Geneva	N_bellidifolia	Mt Grisebach ?			1952	
GJO0108738	Graz	N_cepaeifolia	Oberkärnten : "Schrockebier" [Schrockgebirgsalm] auf der Alpe Pollinik [Polinik] im Gailtale [Bezirk Hermagor, Gemeinde Kötschach-Mauthen, Katastralgemeinde Mauthen	46.6361	12.9833	05/08/1902	1400-1800
BR0000027266069V	Herb. Plantentuin Meise	N_cepaeifolia	Ciampinoi, plateau au-dessus de Wolkenstein (Italie, prov. Bolzano, Tyrol méridional, Dolomites, Grödnertal) sur éboulis calcaires	46.5376	11.7483	31/07/1985	2000-2200
14332	Herbarium Peter Pilsl	N_cepaeifolia	Österreich, Salzburg, Pinzgau, Steinernes Meer, Weg vom Riemannhaus zur Schönfeldspitze, feiner Kalkschutt	47.4575	12.9299	10/08/2004	2300
15797	Herbarium Peter Pilsl	N_cepaeifolia	Österreich, Salzburg, Tennengau, Lammertal, Tennengebirge S Scheffau, Weg von der Stefan-Schatzl-Hûtte Richtung Knallstein, W vom Knallstein, feiner Kalkschut	47.5459	13.2282	06/07/2006	1900
21060	Herbarium Peter Pilsl	N_cepaeifolia	Österreich, Salzburg, Pongau, E vom Hochköning, N von Mühlbach, Schutthalden NE der Mandlwände am Weg von der Mitterfeldalm ins Ochsenkar	47.4262	13.1334	02/07/2010	1650
21843	Herbarium Peter Pilsl	N_cepaeifolia	Österreich, Salzburg, Pinzgau, Loferer Steinberge, Weg von Maria Kirchental bei St. Martin bei Lofer Richtung Grosses Ochsenhorn, Schärdinger Steig SSW der Biwakschachtel, Kalkschutt	47.5459	12.6673	12/07/2011	1800
9872	Herbarium Peter Pilsl	N_cepaeifolia	Österreich, Salzburg, Tennengau, Göll-Gruppe, Grenze zur BRD, Gipfelbereich des Hohen Göll, S-Grat am Weg Richtung Hohes Brett, Kalkschutt	47.5938	13.0670	30/07/1997	2350
JE00004183	Jena	N_minima	Italy / Friuli-Venezia Giulia, Prov. Udine, in mte. Raut supr. Pofabro prte. septentr., loc. glareos. petros., sol. calcar.	46.2234	12.6491	1873-07-30	1950
JE00004184	Jena	N_minima	Italy / Friuli-Venezia Giulia, Prov. Udine, in mte. Raut supr. Pofabro prte. septentr., loc. glareos. petros., sol. calcar.	46.2234	12.6491	1873-07-30	1950
JE00004186	Jena	N_minima	Italy / Friuli-Venezia Giulia, Prov. Udine, ditio Uticae, loc. glareos. frigidis mont. Raut pr. Pofabro, sol. calcareo	46.2234	12.6491	1882-07	1900
JE00004187	Jena	N_minima	Italy / Friuli-Venezia Giulia, Prov. Udine, in mte. Raut supr. Pofabro prte. septentr., loc. glareos. petros., sol. calcar.	46.2234	12.6491	1873-07-30	1950
JE00004188	Jena	N_minima	Italy / Friuli-Venezia Giulia, Prov. Udine, in mte. Raut supr. Pofabro prte. septentr., loc. glareos. petros., sol. calcar.	46.2234	12.6491	1873-07-30	1950
K000484280	Kew	N_nevadense	Sierra Nevada				
L.3772181	Leiden	N_brevistyla	Corsica, +- 8km WZW Calacuccia, Monte Falo	42.3693	8.9304	16/08/1952	2400-2500
LEP10543	Leiden	N_rotundifolia	Oberbleggisee, Kt. Glarus in droge beek bedding	46.9781	9.0154	24/07/1967	1420
LEP6727	Leiden	N_sp	bergpad van eindstation van de Lünerseebahn naar de Saunajoch Voralberg Oostenrijk hoogute	47.0599	9.7508	31/08/1966	1960
SLA036585	Lettres de l'Aveyron	N_rotundifolia	Alpes-Maritimes : Beuil au mont Monnier, éboulis de la région alpine.	44.1281	6.9721	13-17/07-03-06/081900	
SLA036588	Lettres de l'Aveyron	N_limosellifolia	Colle delle finestre in glareosis	45.0721	7.0532	14-15/07/1890	2471
SLA036594	Lettres de l'Aveyron	N_limosellifolia	Alpes Maritimes, St Etienne de Tinée, crêtes schisteuses du Corboran	44.2655	6.9957	17/07/1908	2600

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
SLA036901	Lettres de l'Aveyron	N_cepaeifolia	kanten an den galmeigruben bei raibl	46.4408	13.5697	14/05/1894	1000
SLA037131	Lettres de l'Aveyron	N_brevistyla	Corse, Monte San Pietru, Champs incultes depuis 1000m jusqu'au sommet	41.7539	8.9917	02/06/1877	1000-1400
SLAO36640	Lettres de l'Aveyron	N_brevistyla	Corse, La Foc. de Vizzavona	42.1289	9.1334	23/05/1901	
BM000750262	London	N_sp	In graticis alpib. vallis D Nicolai valesiae Superioris (non alibi)			1824	
BM013400548	London	N_cepaeifolia	Raibl,	46.4408	13.5697	05/1874	2800
BM013400553	London	N_cepaeifolia	Carinthia. In glareosis ad pedem montis "Königsberg" prope Raibl in valle Canalensi ; solo calc (locus classicus)	46.4408	13.5697		950-1150
BM013400561	London	N_bellidifolia	Distrikt Luma Gipfelrigion des Koritnik. Fleinige grasige Triflen	42.0801	20.5568	3/06/1918 - 05/08/1918	2200
BMC13400560	London	N_rotundifolia	Savoyische Alpe : Aiguilles rouges, Granit	46.0527	7.4702	30/07/1876	2300
BMO013400558	London	N_rotundifolia					
953132509	lugduno-batavi	N_sp	north of sulzfluh (Rätikon, Vorarlberg) in Austria	47.0237	9.8430	12/07/1952	2100
L.1844323	lugduno-batavi	N_nevadense	Spanje, Sierra Nevada, weg van Granada naar Mulhacén (Z.O. van Granada)	37.0536	-3.3107	21/05/1958	2550
LY0003242	Lyon	N_rotundifolia	Savoie : Mont Cenis	45.2599	6.9010	1842	
LY0122910	Lyon	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
LYJB052349	Lyon	N_rotundifolia	Legite ? in alpinum Delphinatus propre Brigantium (col der hayes)			1834	
LYJB074179	Lyon	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
LYJB074216	Lyon	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
LYJB074218	Lyon	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
LYJB74217	Lyon	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
LYO066178	Lyon	N_stilosa	Italia. Aprutii. In glareosis alpinis ad nives liquescentes montium "La Majella" ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
LYO122189	Lyon	N_stilosa	Praetutium (Abruzzo) loc. glareosis frigidis in Monte Amaro. Majellae fol. caliar.	42.0864	14.0860	09/08/1877	2500-2600
LYO123034	Lyon	N_limosellifolia	Alpes Maritimes, St Etienne de Tinée, crêtes schisteuses du Corboran	44.2655	6.9957	17/07/1908	2600
LYO140556	Lyon	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
LYO677001	Lyon	N_rotundifolia	Drôme : Lus-la-Croix-Haute au col de Charnier, débris des rochers	44.7041	5.8100	18/08/1889	2000
LYO677006	Lyon	N_rotundifolia	in Monte Pilatus, Hervetiae	46.9797	8.2548	07/1878	2100
LYO677009	Lyon	N_stilosa	in ? montis Velino	42.1469	13.3815	14/07/1846	2500
MARS15531	Marseille	N_limosellifolia	Eboulis de hautes montagnes, Mont Tenibre (Alpes Maritimes)	44.2839	6.9716	07/1896	3000
MHNM0004743	Marseille	N_limosellifolia	Saint martin de Vesubie au col de Fremamorta	44.1556	7.2557	05/08/1895	2550
MPU051987	Montpellier	N_corymbosa	Suisse (Valais) : Bistinenpass entre le Col du Simplon & Stalden	46.2409	7.9797	20/07/1979	2400
MPU051988	Montpellier	N_rotundifolia	France (Isère) : Massif de la Belledonne, éboulis siliceux aux Lacs Robert	45.1339	5.9144	25/07/1962	2000
MPU051994	Montpellier	N_nevadense	Espagne (Granada) : Sierra Nevada route du veleta, Loma schisteuse	37.0846	-3.3815	23/07/1977	2600
MPU051995	Montpellier	N_nevadense	Espagne (Granada) : Sierra Nevada loma de san Juan	37.0838	-3.3737	08/07/1970	2480
MPU052037	Montpellier	N_cepaeifolia	Yougoslavie : Slovénie, Karawanken, Jezersko. Pierrailles dolomitiques au pied du glacier Grintavec	46.3708	14.5117	05/096/1984	1050
MPU052038	Montpellier	N_cepaeifolia	Italie (trento) : passo pordoi. Sur dolomie	46.4889	11.8117	11/09/1983	2270
MPU052041	Montpellier	N_rotundifolia	France (Isère) : Oisans. Alpe d'Huez : éboulis siliceux du versant E de l'Herpie dans les grandes Rousses.	45.1098	6.1131	25/07/1960	2200-2900
MPU1334169	Montpellier	N_sp				01/08/1928	2450
MPU173347	Montpellier	N_rotundifolia	Mont Charvin (Hautes savoie)	45.8028	6.4195	10/08/1856	2400
MPU368003	Montpellier	N_rotundifolia	Isere - Huez, au lac Blanc, r.g.	45.1138	6.1035	02/08/1959	2500
MPU373821	Montpellier	N_brevistyla	Corse : monte d'Oro ; Paturâges pierreux	42.1376	9.0983	08/1930	2300
MPU473193	Montpellier	N_limosellifolia	Alpes Maritimes, St Etienne de Tinée, crêtes schisteuses du Corboran	44.2655	6.9957	17/07/1908	2600

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
MPU532285	Montpellier	N_brevistyla	Corse, Monte Stello	42.7889	9.4181	13/05/1881	1290
MPU532292	Montpellier	N_rotundifolia	Basses-Alpes : Barcelonnettes rocailles calcaires au pied du Lans (lan/chapeau de gendarme)	44.3425	6.6739	03/08/1897	2200
MPU574778	Montpellier	N_stilosa	Praetutium (Abruzzo) loc. glareosis frigidis in Monte Amaro. Majellae fol. caliar.	42.0864	14.0860	09/08/1877	2500-2600
MPU574779	Montpellier	N_stilosa	In glareosis ad nives montis Amaro, Aprutii	42.0864	14.0860	08/08/1856	2000-2500
MPU602964	Montpellier	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
MPU604359	Montpellier	N_minima	Italia septen. dit. Friulana in glareosis mont. al fines Bellunenses, sol cal.	46.2376	13.1011	07/1898	1800-2000
MPU604360	Montpellier	N_minima	Venetia (Udine), loc glareos frigidi mortis Facet pr. Pofabro fol. calt areo	46.2233	12.6986	07/1882	1900
MPU604375	Montpellier	N_limosellifolia	Alpes Maritimes : Isola, crêtes de la frontière	44.2288	7.0518	27/07/1908	2600
MPU604376	Montpellier	N_limosellifolia	Alpes Maritimes : Isola, Haut Vallon de Castiglione, rocailles	44.1988	7.1078	27/07/1908	2500
MPU605692	Montpellier	N_brevistyla	Corse, Environs de Orezza	42.3630	9.4020	02/06/1877	
MPU605693	Montpellier	N_brevistyla	Corse, Environs de Corti, Monte Rotondo	42.2163	9.0580	02/06/1877	2500
MPU605695	Montpellier	N_brevistyla	Vizzavona, Corse	42.1381	9.0997	23/05/1901	1100
MPU605729	Montpellier	N_cepaeifolia	Carinthia, Raibl	46.4408	13.5697	06/1874	
MPU605730	Montpellier	N_cepaeifolia	kanten an den galmeigruben bei raibl	46.4408	13.5697	14/05/1894	1000
MPU631526	Montpellier	N_cepaeifolia	Kärnten auf dem gartnerkofel bei hermagor	46.5695	13.3046	25/07/1897	
MPU631527	Montpellier	N_corymbosa	Zermatt			29/07/1904	3000
MPU631529	Montpellier	N_stilosa	Italia. Aprutii. In glareosis alpinis ad nives liquescentes montium "La Majella" ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
MPU631530	Montpellier	N_stilosa	Aprutii. La Majella. In glareosis alpinis ad niveum liquescentem ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
MPU650414	Montpellier	N_sp				02/08/1903	
MPU862982	Montpellier	N_rotundifolia	Suisse versant méridional (Valaisans) au pas de Cheville sous les Diablerets, région du lac de Derborence	46.2872	7.1917	02/07/1947	1900
113115	Musei transsilvanici	N_corymbosa	In Monte Ryffel, Zermatt	45.9931	7.7551		2500
61330	Musei transsilvanici	N_corymbosa	Hörnli, Zermatt	45.9830	7.6772	21/08/1903	2900
B100277010	Museum botanic Berol	N_bellidifolia					
03296789	New York	N_bellidifolia	Albania ; District of Mirditë (Rrethi i Mirditës) ; on the middle part of the plateau of Mt Munellë, near peak Maja e Krucit ; in rocky grassland, on limestone	41.9791	20.0992	25/05/2010	1989
MPU4630687	Paris	N_rotundifolia	Le Bonhomme (Haute Savoie) ravin du plan Jovet	45.7508	6.7157	02/08/1869	1960
P04630238	Paris	N_rotundifolia	Hautes Alpes. Piemezan ? Débris calcaire			25/07/1841	
P04656840	Paris	N_rotundifolia	Montagne d'aurouze : Hautes Alpes, éboulis	44.6243	5.9141	17/07/1897	2200
P04656847	Paris	N_rotundifolia	France, Isère : Huez, éboulis schisteux près de l'ancienne mine de charbon au S de l'Herpie, exp. SW	45.0930	6.1060	06/07/1977	2100
P04743024	Paris	N_rotundifolia	Haute Savoie : Vallorcine, refuge de la Pierre à Bérard, bord du torrent	46.0027	6.8689	01/08/1958	1950
P04743162	Paris	N_corymbosa	Zermatt (Valais) : du Riffelberg au Gornergratt, sur les pelouses et entre les rochers	45.9904	7.7688	18/08/1885	2800
P04745375	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P04745454	Paris	N_minima	Venetia (Udine), loc glareos frigidi montis Facet pr. Poffabro fol. calt areo	46.2233	12.6986	07/1882	1900
P04802533	Paris	N_stilosa	Traversa di Portella Gran Sasso d'Italia	42.4488	13.5400	14/08/1893	2231
P05098945	Paris	N_minima	Venetia (Udine), loc glareos frigidi mortis Facet pr. Pofabro fol. calt areo	46.2233	12.6986	07/1882	1900
P05122655	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05122656	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05274169	Paris	N_cepaeifolia	In glareosis calcareis prope Raibl	46.4408	13.5697	05/1866	900
P05353434	Paris	N_stilosa	In glareosis alpinis di Monte Amaro ad nivum liquescentes, calc.	42.0903	14.0835	07-08/1905	2500-2700

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
P05353438	Paris	N_stilosa	In glareosis alpinis di Monte Magellae ad nivum liquescentem, calc.			07-08/1905	2000-2700
P05354093	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05354172	Paris	N_cepaeifolia	kanten an den galmeigruben bei raibl	46.4408	13.5697	14/05/1894	1000
P05360414	Paris	N_rotundifolia	Col de Jallorgues (Gialorgues) Haute Vallée de la Tinée, Alpes-Maritimes	44.2205	6.8100	14/07/1864	2520
P05360428	Paris	N_rotundifolia	Mont Cenis	45.2599	6.9010		
P05361731	Paris	N_nevadense	Cueva de Panderones (Sierra Nevada)	37.0740	-3.3767		2870
P05361733	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05361735	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05361736	Paris	N_nevadense	Sommet de la Sierra de Guadarrama			14/04/1854	
P05361737	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05361740	Paris	N_nevadense	Sierra Nevada, dans la région alpine supérieure, au Penon de S. francisco	37.1080	-3.3855	05/07/1851	2190
P05423617	Paris	N_rotundifolia	Mont Cenis	45.2599	6.9010	08/1826	
P05423635	Paris	N_rotundifolia	Débris pierreux ; Le grand Carre (Mont Charvin) au dessus de Manigod (Genevois)	45.8028	6.4195	10/08/1859	2400
P05426351	Paris	N_stilosa				1833	
P05426352	Paris	N_stilosa	Italia. Aprutii. In glareosis alpinis ad nives liquescentes montium "La Majella" ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
P05426353	Paris	N_stilosa	Italia. Aprutii. In glareosis alpinis ad nives liquescentes montium "La Majella" ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
P05426354	Paris	N_stilosa	Italia media : Aprutio, in pasiuis monte Majellae ad nivum liquescent. flo. caliar.			31/07/1874	2450
P05426355	Paris	N_stilosa	Umbria in monte la Forchetta	41.8110	13.3534	1847	1649
P05426356	Paris	N_stilosa	Monte Majella : ad nevum liquescentes in ? vallee di femmina morta, versus Monti Amaro	42.0842	14.0869	08/08/1873	2650-2700
P05426358	Paris	N_stilosa	Italia. Aprutii. In glareosis alpinis ad nives liquescentes montium "La Majella" ; solo calc.			07-08/1899	2400-2750
P05426360	Paris	N_stilosa	Italia media : Aprutio, in pasiuis monte Majellae ad nivum liquescent. flo. caliar.			31/07/1874	2450
P05426361	Paris	N_stilosa	Praetutium (Abruzzo) loc. glareosis frigidis in Monte Amaro. Majellae fol. caliar.	42.0864	14.0860	09/08/1877	2500-2600
P05426362	Paris	N_stilosa	In alpinum Montium ? - Velino - Monte Amaro	42.0864	14.0860		2700
P05449865	Paris	N_minima	Venetia superior in Monte Braut pr. Bartis loc. glareos caliar	46.2234	12.6491	24/07/1873	1850
P05449868	Paris	N_minima	Venetia, udine, in Monte Braut oupr. Poffabro prte septentr. loc. glareos petros. fol. caliar.	46.2234	12.6491	30/07/1973	2000
P05449869	Paris	N_minima	Venetia, udine, in Monte Braut oupr. Poffabro prte septentr. loc. glareos petros. fol. caliar.	46.2234	12.6491	30/07/1973	2000
P05449871	Paris	N_minima	Italia septentr. Venetia. In glareosis ad nives liquescentes montis "Raut" prope "Andrëis" ; solo calcareo, (Locus classicus)	46.2234	12.6491	juillet 1892	1900-2000
P05449872	Paris	N_minima	Venetia (Udine), loc glareos frigidi mortis Facet pr. Pofabro fol. calt areo	46.2233	12.6986	07/1882	1900
P05449889	Paris	N_cepaeifolia	In glareosis calcareis prope Raibl	46.4408	13.5697	05/1866	900
P05449893	Paris	N_cepaeifolia	Carinthia. In glareosis ad pedem montis "Königsberg" prope Raibl in valle Canalensi ; solo calc (locus classicus)	46.4408	13.5697		950-1150
P05450216	Paris	N_stilosa	Monte Carmo - ad nivum	44.5756	9.0997	07/18700-08/1971 ?	1325
P06650067	Paris	N_nevadense	Panderones Sierra nevada	37.0740	-3.3767		2870
P06650132	Paris	N_rotundifolia	Chaine du Brezon, Buet.				
P06650153	Paris	N_rotundifolia	Chaine du breson, en Savoie				

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
50317	Pisa	N_cepaeifolia	[...] bei Raibl [Predil] [...] 900 m.	46.4407	13.5696	06/1904	900
SJSU12621	San José State University	N_cepaeifolia	in dolomitic rubble by trail above St. Ulruch Ortisei on south-facing slope at base of grosse Sassolungo Langkofel. Dolomiti, Regione Veneto			26/08/1986	2700
03582107	US national museum	N_bellidifolia	Albania, Nord-Albanien. Distrikt Luma. Gipfelregion des Korisnik	42.0706	20.4452	03/06/1918 - 05/08/1918	2200
03582108	US national museum	N_bellidifolia	Bulgaria, In declivibus calcareis m. Pirin	41.7295	23.4156	14/07/1929	
3582073	US national museum	N_limosellifolia	Italia, Pedemontium : Prov Cuneeusis ; vallis Boreone ?			24/07/1930	2200-2401
MW0775890	Univ. Mosquensis	N_bellidifolia	Western Europe (EUR) (Bulgaria)			14/07/1929	
MW0775894	Univ. Mosquensis	N_cepaeifolia	Carinthia. In glareosis ad pedem montis "Königsberg" prope Raibl in valle Canalensi ; solo calc (locus classicus)	46.4408	13.5697		950-1150
MW0775925	Univ. Mosquensis	N_rotundifolia					
GR007519	University Grenoble Alpes	N_bellidifolia	Polog. Sar Planina	42.0061	20.8561	10/06/2023	2169
GR007520	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Creta di Aip	46.5677	13.2073	08/07/22	1950
GR007521	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Cave del Predil	46.4434	13.5648	05/07/22	1090
GR007522	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Cima delle rosetta	46.2643	11.8346	18/07/22	2630
GR007523	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Dachstein (Austria)	47.4550	13.6344	28/07/22	2120
GR007524	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Falknis (Switzerland)	47.0499	9.5629	04/08/22	2530
GR007525	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Grosser Höllkogel (Austria)	47.7987	13.6763	27/07/22	1800
GR007526	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Grosser Krottenkopf (Austria)	47.3045	10.3650	27/06/22	2150
GR007527	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Grosser Priel - Brotfallscharte (Austria)	47.7113	14.0655	25/07/22	2010
GR007528	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Gaishorn (Austria)	47.4608	10.4725	29/06/22	1820
GR007529	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Kerschbaumer Törl	46.7631	12.7899	29/07/22	2210
GR007530	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Kleiner Solstein	47.3023	11.3222	18/06/22	2600
GR007531	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Luknja	46.3881	13.8164	04/07/22	1730
GR007532	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Loferer Steinberge	47.5521	12.6429	17/08/22	2050
GR007533	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Monte Coglians (Italie)	46.6047	12.8904	08/07/22	2570
GR007534	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Mangart	46.4453	13.6492	05/07/22	2110
GR007535	University Grenoble Alpes	N_cepaeifolia	Peitlersharte (col de Pütia)	46.6505	11.8143	20/06/22	2350
GR007536	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Grigna septentrionale	45.9569	9.3840	29/07/22	2160
GR007537	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Monte Sellerina	46.0567	10.1489	28/07/22	2460
GR007538	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Pizzo di Claro	46.2970	9.0524	09/07/2023	2515
GR007539	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Pressolana	45.9533	10.0588	27/07/22	2130
GR007540	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Zermatt loc 2	45.9673	7.7242	07/08/22	2970
GR007541	University Grenoble Alpes	N_corymbosa	Zermatt loc 1	45.9897	7.7034	07/08/22	2640
GR007542	University Grenoble Alpes	N_limosellifolia	Cime ouest de fenestre	44.1126	7.3533	04/07/2023	2440
GR007543	University Grenoble Alpes	N_limosellifolia	Passo della Laussa	44.2936	6.9633	06/07/23	2860
GR007544	University Grenoble Alpes	N_minima	Cima Carega	45.7267	11.1211	20/07/22	2150
GR007545	University Grenoble Alpes	N_minima	Ceska Koca	46.3687	14.5332	03/07/22	1590
GR007546	University Grenoble Alpes	N_minima	Forcella vallon	46.1183	11.8616	19/07/22	1780
GR007547	University Grenoble Alpes	N_minima	Jezerska Kocna	46.3602	14.5234	03/07/22	2390
GR007548	University Grenoble Alpes	N_minima	Krn	46.2640	13.6669	06/07/22	2120
GR007549	University Grenoble Alpes	N_minima	Valon del Cavai	45.7365	11.1212	20/07/22	1640
GR007553	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Queyras (Col de la Noire)	44.6531	6.9376	25/07/2023	2960
GR007554	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Cime de la Bonette	44.3216	6.8072	07/07/2023	2840

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
GR007555	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Mont Charberton	44.9645	6.7519	13/08/22	3090
GR007556	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Croix de Belledonne	45.1668	5.9830	20/07/2023	2840
GR007557	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Col de crousette (Mounier)	44.1491	6.9513	05/07/2023	2480
GR007558	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Col des Evettes	45.3656	7.0999	10/08/23	2590
GR007559	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Col des Martinés	46.2047	7.0653	09/08/22	2360
GR007560	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Col de Vars	44.5330	6.6913	08/07/2023	2340
GR007561	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Colombier	45.6452	6.1176	01/08/2023	1940
GR007562	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Clot la cime (Col Izoard)	44.8167	6.7223	08/07/2023	2180
GR007563	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Col la Pierre	44.3224	6.4587	07/07/23	2425
GR007564	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Chamrousse	45.1260	5.9101	02/08/22	2180
GR007564	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Chamrousse	45.1260	5.9101	02/08/22	2180
GR007566	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Dent de Crolles	45.3083	5.8553	05/10/22	1900
GR007567	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Grande moucherolles	45.0048	5.5577	03/08/22	1970
GR007568	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Grun de Saint-Maurice (Ecrins)	44.8194	6.0381	27/07/2023	1850
GR007569	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Les 2 Alpes	45.0974	6.1058	06/10/22	2300
GR007570	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Lac d'amour (beaufortin)	45.6352	6.6425	07/08/2023	2290
GR007571	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Les cornettes de Bise	46.3331	6.7961	22/07/2023	2250
GR007572	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Leukerbad	46.4054	7.6113	08/08/22	2220
GR007573	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Le nid d'aigle	45.8576	6.7993	10/08/22	2390
GR007574	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Le nid d'aigle	45.8662	6.8089	31/07/2023	2515
GR007575	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Lac d'Orrenaye	44.4306	6.9195	07/07/2023	2420
GR007576	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Lac sans fond (St bernard)	45.6793	6.8500	11/08/2023	2460
GR007577	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	La Tournette	45.8278	6.2865	17/08/2023	2300
GR007578	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Obiou	44.7743	5.8454	01/09/22	2410
GR007579	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Pas de la Beccia (Mont Cenis)	45.2457	6.8836	10/08/2023	2710
GR007580	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Pic de la Farnéiréta	44.6569	6.9400	22/09/22	2750
GR007581	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Pic du Mas de la Grave	45.1205	6.2462	13/07/2023	3000
GR007582	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Rochemolles (calcaire)	45.1219	6.8195	14/07/2023	3015
GR007583	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Rochemolles (quartz)	45.1337	6.8463	14/07/2023	3015
GR007584	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Rochemolles (Schistes)	45.1328	6.8464	14/07/2023	3015
GR007585	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Taillefer	45.0408	5.9214	05/09/22	2730
GR007586	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Tête de la Toura	44.9839	6.1817	12/07/2023	2820
GR007587	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Vaujany dolomie	45.1280	6.1118	04/08/22	2720
GR007588	University Grenoble Alpes	N_rotundifolia	Vaujany silice	45.1318	6.1140	04/08/22	2690
GR007589	University Grenoble Alpes	N_stilosa	Monte Bove	42.9301	13.1968	15/06/2023	2050
GR007590	University Grenoble Alpes	N_stilosa	Gran Sasso, Passo della Portella	42.4487	13.5401	14/06/2023	2150
WAG.1415455	Vadense	N_bellidifolia	In Monte Hyfel ?				
VIL009616	Vilmorin	N_brevistyla	Corse, Monte Cinto	42.3799	8.9458	24/07/1951	2000
VIL009618	Vilmorin	N_brevistyla	Pelouse rocailleuse, Col de Vergio, Corse	42.2899	8.8786	28/05/1955	1480
12193	vindob.	N_cepaeifolia	kanten an den galmeigruben bei raibl	46.4407	13.5696	14/05/1894	1000
WU 0034623	Wien	N_minima	Carniolia oicio. Loc. glareos eatenae orient. Monte Krn in valle feum	46.2674	13.6588	21/07/1875	1900
WU 034622	Wien	N_minima	Venetia superior in Monte Braut pr. Bartis loc. glareos caliar	46.2234	12.6491	24/07/1873	1850
Z-000004431	Zürich	N_corymbosa	grigna settentrionale weseite Schutthalde	45.9510	9.3796	12/07/1904	2000
Z-000162947	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Gornergrat, Zermatt	45.9838	7.7847	1884	3000

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
Z-000162973	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, In glareosis summi montis Gornergrat prope Zermatt	45.9838	7.7847	26/07/1862	3000
Z-000162976	Zürich	N_corymbosa	Gornergrat	45.9838	7.7847	19/08/1907	3000
Z-000163316	Zürich	N_rotundifolia	Hochalpen am Mont Blanc, snowlimit	45.8788	6.8560	07/1879	
Z-000163394	Zürich	N_sp	pilatus, underwalden, Switzerland			13/08/1871	
Z-000163566	Zürich	N_bellidifolia	Distrikt Luma Gipfelrigion des Koritnik. Fleinige grasige Triflen	42.0801	20.5568	3/06/1918 - 05/08/1918	2200
Z-000163567	Zürich	N_bellidifolia	Macedonia			16/06/1931	2300
Z-000163714	Zürich	N_cepaeifolia	Königsberg, Raibl	46.4408	13.5697	21/06/1900	900
Z-000163718	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697	05/1874	850
Z-000163719	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697	05/1868	900
Z-000163724	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697		
Z-000163728	Zürich	N_rotundifolia	France, Valle della Orco ?	45.4206	7.4674	07/1898	2550
Z-000163729	Zürich	N_sp	Italia			09/1971	
Z-000163801	Zürich	N_limosellifolia	Alpes Maritimes, St Etienne de Tinée, crêtes schisteuses du Corboran	44.2655	6.9957	17/07/1908	2600
Z-000163803	Zürich	N_limosellifolia	Sommet du col delle fenestrelle, Piemont méridional	45.0721	7.0532	23/07/1876	2470
Z-000163811	Zürich	N_minima	Alpe Ovir in Kärnten	46.5004	14.4833		
Z-000163932	Zürich	N_limosellifolia	France : Dpt. Alpes-Maritimes ; Le Boréon, gegen Pso. del Ladro, NW, Shutthalden, häufig	44.1384	7.3019	18/07/1959	2350
Z-000163939	Zürich	N_rotundifolia	Eschenbach Dolomiten, locatelli hutte	46.6377	12.3099	27/07/1972	2430
Z-000163942	Zürich	N_corymbosa	Grigna settentrionale, Alpe di Moncodeno	45.9695	9.3740	12/07/1904	1650
ZT-00160218	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Gornergrat, Südwand, Zermatt	45.9838	7.7847	22/08/1919	3000
ZT-00160230	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Riffel ob Zermatt	45.9931	7.7551	06/08/1892	2800
ZT-00160236	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Gornergrat, Zermatt	45.9838	7.7847	08/1862	3000
ZT-00160240	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Abhang des Hoernli gegen Zmutt	45.9830	7.6772	13/08/1878	2500-2700
ZT-00160243	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis,Zermatt, Ryffel	45.9931	7.7551	30/07/1850	2500
ZT-00160251	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Zermatt, am Gornergrat	45.9838	7.7847	03/08/1895	2900
ZT-00160254	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Riffel ob Zermatt	45.9931	7.7551	01/08/1878	2800
ZT-00160259	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Gornergrat, Abstieg gegen das Findelental	45.9838	7.7847	10/08/1905	2800-3000
ZT-00160261	Zürich	N_corymbosa	Schweiz, Wallis, Raefel [= Riffel] sur Zermatt	45.9931	7.7551	07/1880	2500
ZT-00160262	Zürich	N_corymbosa	Alpes de Zermatt			23/07/1870	
ZT-00160263	Zürich	N_corymbosa	Kt. Wallis : Zermatt : am Matterhornweg unter der Hörnlihütte SAC im Urgesteins-Felsgrus	45.9830	7.6772	26/07/1949	3000
ZT-00160481	Zürich	N_rotundifolia	Eboulis des Alpes, Chamosentze, Chamoson	46.2259	7.1611	11/07/1893	2000
ZT-00160594	Zürich	N_rotundifolia	? Dent de Morcles en Riondaz	46.1960	7.0664	14/07/1907	2150
ZT-00160638	Zürich	N_rotundifolia	N-exp., feuchte Kalkschutthalde ; N des Grates zwischen Arnihaggen und Höch Gumme, Brienzerrot-hornkette, ca. 6,5 km von Lungern, OW (ca. 5 km NE von Brienz, BE)	46.7861	8.0765	15/08/1984	2000
ZT-00160972	Zürich	N_bellidifolia	SSW-exponierte Kalkschutthalde mit lockerem, beweglichem Schutt, Neigung ca. 80% ; SW-Seite des Mali Titov Vrv, S des Titov Vrv, Sar Planina, ca. 15km WSW von Tetovo, Mazedonien, Jugoslawien	41.9954	20.7968	03/08/1990	2550
ZT-00160973	Zürich	N_bellidifolia	Schutt und alpine Rasen ; E- bis S-Seite des Mali i Gjalica, ca. 12km SE von Kukës, ca. 90km NE von Tirana, Bezirk Kukës, Albanien	42.0134	20.4690	03/08/1982	2100-2450
ZT-00160974	Zürich	N_bellidifolia	Alpine Rasen und Schutt, E- bis S-Seite des Mali i Gjalica ; ca. 12 km SE von Kukës, Bezirk Kukës, Albanien	42.0134	20.4690	03/08/1982	2100-2450

Table A.3 – continued

Voucher code	Herbarium name	Species	place	LAT	LONG	date	elevation
ZT-00160975	Zürich	N_bellidifolia	Alpine Rasen und Schutt, E- bis S-Seite des Mali i Gjalica; ca. 12 km SE von Kukës, Bezirk Kukës, Albanien	42.0134	20.4690	03/08/1982	2100-2450
ZT-00160976	Zürich	N_bellidifolia	Distrikt Luma Gipfelrigion des Koritnik. Fleinige grasige Triflen	42.0801	20.5568	3/06/1918 - 05/08/1918	2200
ZT-00160977	Zürich	N_bellidifolia	NE-exponierte Schutthalde, mit z.T. verfestigten Rasenflözen; am Turcin Pl. (=Titov Vrv), ca. 20km W von Tetovo, Mazedonien, Jugoslawien	41.9954	20.7968	31/07/1980	2350
ZT-001611239	Zürich	N_minima	Italia				
ZT-00161134	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697		
ZT-00161138	Zürich	N_cepaeifolia	In glaceosis calcareis superior Raibl Carinthia			07/1880	1200
ZT-00161139	Zürich	N_cepaeifolia	Carinthia. In glareosis ad pedem montis "Königsberg" prope Raibl in valle Canalensi; solo calc (locus classicus)	46.4408	13.5697		950-1150
ZT-00161142	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697	05/1868	900
ZT-00161143	Zürich	N_cepaeifolia	Raibl	46.4408	13.5697	05/1868	900
ZT-00161144	Zürich	N_cepaeifolia	Carinthia. In glareosis ad pedem montis "Königsberg" prope Raibl in valle Canalensi; solo calc (locus classicus)	46.4408	13.5697		950-1150
ZT-00161219	Zürich	N_limosellifolia	Colletto di Lourousa près de Terme di Valdieri	44.1931	7.3207	17/08/1876	2500
ZT-00161220	Zürich	N_limosellifolia	Colletto di Lourousa près de Terme di Valdieri (Piemont merid.), Granit	44.1931	7.3207	06/08/1877	2500
ZT-00161222	Zürich	N_limosellifolia	Colle delle finestre in glareosis	45.0721	7.0532	14-15/07/1890	2471
ZT-00161223	Zürich	N_limosellifolia	Entre le lac de Rabruons et le sommet de Tenibre	44.2770	6.9865	28/07/1887	2600
ZT-00161227	Zürich	N_stilosa	Monte Portella, n-exp	42.4366	13.5336	25/07/1955	2200
ZT-00161232	Zürich	N_minima	Italia				
ZT-00161236	Zürich	N_minima	Slowenien-Steiner Alpen : Schutthänge auf der Turska gora gegen die Skuta	46.3603	14.5772	08/08/1952	
ZT-00161237	Zürich	N_minima	Slowenien-Steiner Alpen : Schutthänge auf der Turska gora gegen die Skuta	46.3603	14.5772	08/08/1952	
ZT-00161238	Zürich	N_minima	Italia septentr. Venetia. In glareosis ad nives liquescentes montis "Raut" prope "Andrëis"; solo calcareo, (Locus classicus)	46.2234	12.6491	juillet 1892	1900-2000
ZT-00161240	Zürich	N_minima	Schutthalde; S der Koschuta-Hütte, ca. 1/2km N der jugoslawischen Grenze, SE von Ferlach, Karawanken, Kärten, Oesterreich	46.4484	14.3882	30/07/1978	1480
ZT-00161295	Zürich	N_nevadense	Panderones Sierra nevada	37.0740	-3.3767		2870
ZT-00161296	Zürich	N_nevadense	Panderones Sierra nevada	37.0740	-3.3767		2870
ZT-00161364	Zürich	N_rotundifolia	Mont Mounier (Alpes maritimes) sur calcaire	44.1541	6.9715	02-03/08/1876	2810
ZT-00161371	Zürich	N_rotundifolia	Haute Savoie : Alpes de Sixt, Lac de la Vogealle, éboulis calc.	46.1186	6.8293	13/07/1900	2000
ZT-00161378	Zürich	N_cepaeifolia	Felsspalten und Schutt im N- bis W-exponierten Abhang, NW-Seite des Cimon della Pala, SE des Passo di Rolle, Pale di San Martino, 15 km ESE von Predazzo, Dolomiten, Italien	46.2791	11.8209	30/07/2000	2200-2300
ZT-00161389	Zürich	N_corymbosa	Monte Arera - Gebiet : Nähe Col sup. Branchino, Nordhang unter felsigen Wänden, mittelfeine Geröllhalden, häufig, fruchtend	45.9416	9.8030	24/08/1972	2040
ZT-00161393	Zürich	N_cepaeifolia	200 m N der Auronzohütte auf der Forcella Longeres am Südfuss der Drei Zinnen, Sextener Dolomiten, 15 km NE von Cortina d'Ampezzo, Italien; S-exp. Dolomitschutthalde	46.6142	12.2938	20/07/1985	2360
ZT-00161400	Zürich	N_cepaeifolia	Sud-Tiroler-Dolomiten : Gebiet der Val di Fassa : Antermoia-Pass Jugrobische Kalkschutt auf der Panhöhe. Sud-expos	46.4707	11.6457	02/08/1947	2780
ZT-00161401	Zürich	N_cepaeifolia	Sud-Tiroler-Dolomiten : Gebiet der Val di Contrin : Cirelle-Pass. Jugrobische Kalkschutt	46.4101	11.8236	05/08/1947	2200-2630
ZT-00171530	Zürich	N_rotundifolia	Eboulis sous le mont Bonvin	46.3628	7.4983	03/09/1898	2600

TABLE A.4 – Continuation of Table A.3. List of herbarium vouchers used in morphometric analyses and measurements. The columns include the following information : index code labelled on the voucher (Voucher code). The following columns correspond to trait measurements (see also Table A.2).

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
MARS33207		200.65	4.00		24.80	17.37		4.94	YES	NO	YES	1.93	1.65	3.93	NO	YES	11.27	3.26	154.05	16.20	0.40	8.85	2.01	2.00	15.00
MARS39749		89.47	10.00								NO				NO	YES	2.72	3.20	89.53	17.76	0.35	7.79	1.84	2.00	14.00
MARS39750		69.31	10.00		12.35	5.60		3.36	YES	NO	NO		1.08	4.63	NO	YES	7.95	2.52	67.70	15.17	0.30	7.56	2.62		11.00
AMD.49027	66.90	93.41	1.00	2.00	17.17	7.96	0.00	4.94	YES	YES	YES	1.61	4.07	7.21	YES	NO	10.78	2.61	32.50	19.27	2.19	6.83	1.96		6.00
AMD.49071		51.05	8.00	0.00						NO			2.47	5.38	NO	NO	20.95	6.86	35.64	31.27	1.65	6.52	2.36		25.00
ANG031318	91.10	100.03	1.00	2.00	13.29	5.72	0.00	3.28	NO	YES	NO				NO		11.08	3.43	43.55	16.94	1.15	5.23	1.96		13.00
VTA053510		123.23	1.00	0.00	12.20	6.23	0.00	4.92		NO	YES	0.22	2.20	5.78	NO	NO	15.83	4.69	48.63	13.80	1.14	2.69	1.38		5.00
VTA053955	30.96	125.36	2.00	1.00	24.66	13.74	4.00	5.13	YES	YES	YES	0.56			NO	NO	33.13	6.84	96.37	28.92	2.62	8.74	2.98		18.00
AUT00487	51.88	114.36	6.00	2.00						NO	YES	0.64	2.35	5.86	NO	NO	26.89	5.91	55.81	21.76	0.69	4.92	3.09		12.00
B 10 1015286		61.41	6.00	0.00				3.62		NO	NO		2.80	6.98	NO	NO	18.74	4.95	36.48	22.51	1.77	5.42	2.10		13.00
BR00000614367	21.01	96.22	1.00	5.00	35.72	9.34		4.65	NO	NO	YES	0.68	3.24	5.78	NO	YES	6.64	2.71	79.23	17.31	0.58	9.47	1.87		10.00
BBF002546	56.45	131.88	3.00	5.00	15.15	8.55		4.53	YES	NO		1.53	3.29	7.86	NO	YES	25.57	5.08	106.49	15.02		10.56	2.60		16.00
CLF015060		158.16	8.00	0.00	14.52	6.69		4.46	YES	NO		0.48	3.42	8.30	NO	YES	10.98	3.91	108.84	19.34		9.62	1.57		13.00
CLF160224		71.80	6.00	0.00	5.84	1.62		3.65	YES	NO	YES	1.10	1.38	4.11	NO		22.59	2.77	52.54	16.29		7.97	2.87		15.00
CLF160242	76.12	111.15	5.00	5.00	10.62	4.94	0.00		YES	NO	YES	0.99	3.63	5.65	YES	NO	10.34		52.62	17.15					
CLF160242		129.70	1.00		17.63	5.48	4.00	9.68	YES	NO	NO		2.58	6.34	YES	NO	16.77	5.46	102.91	19.69	1.55	3.13	1.97		7.00
LCLF160222			2.00	7.00	22.51	12.59		4.79	YES	NO			3.56	6.08	NO	YES	14.65	1.97	95.37	14.24		7.36	1.70		10.00
CLF160235		136.15	1.00	0.00	18.80	4.27	4.00	8.20	NO	NO	NO		4.30	4.62	NO	NO	12.53	3.22	109.48	27.78	1.21	6.58	2.11		23.00
CLF160239	64.31	116.34	1.00	2.00		18.29		4.84	NO	NO	YES	0.40	5.00	11.62	NO	NO	22.19	8.02	101.23	30.15	1.38	7.52	2.59		16.00
GAP031782	160.71	223.30	14.00	8.00	16.08	6.61	0.00	6.12	NO	NO	NO	0.00	6.50	9.58	NO	NO	13.51	5.23	92.78	21.11	1.82	7.60	2.35		17.00
GAP088517		95.07	3.00	0.00	15.29	6.17	0.00	5.54	YES	YES	YES	0.58	1.47	3.70	NO	NO	25.81	4.96	78.01	23.61	1.66	5.88	1.71		16.00
GAP088519		113.38	1.00	0.00	16.69	7.50	4.00	4.49	YES	YES	YES	1.01	1.46	7.63	NO	NO	24.12	3.78	74.02	24.42	2.24	7.62	1.46	2.00	14.00
G00383938	26.06	127.80	5.00	2.00	15.40	11.62	0.00	2.97	YES	YES	NO		2.73	7.97	NO	NO	40.55	6.46	77.26	24.76	2.12	8.95	1.55		15.00
G00383952	21.95	68.63	2.00	1.00	15.99	8.74	0.00	5.13	YES	YES	YES	0.70	1.94	5.30	NO	NO	22.81	4.06	54.44	18.40	3.06	6.59	1.46		14.00
G00418300	39.06	57.41	5.00		33.72	25.07	0.00	2.93	NO	YES	NO		2.73	7.76	NO	NO	26.93	7.79	42.42	28.25	1.72	6.71	2.55		31.00
G00418301		93.25	3.00	0.00	51.72	37.29	0.00	7.29	YES	NO	YES	0.88	2.88	6.19	YES	NO	11.40	4.78	88.13	20.19					
G00418302	50.33	88.34	5.00		40.64	28.23	2.00	5.28	NO	NO	NO		1.81	6.96	NO	NO	15.19	4.45	79.78	30.90	2.89	8.18	2.48		22.00
G00418304		86.57	2.00	0.00	23.96	14.75	0.00	6.09	YES	YES	NO		4.31	11.65	NO	NO	28.32	8.24	58.77	33.17	1.60	5.94	2.45		25.00
G00418305		124.41	11.00	0.00	43.34	32.19		5.45	YES	YES	YES	0.36	4.75	8.99	YES	NO	24.77	6.81	83.82	24.65	2.95	8.24	1.80		20.00
G00418307	60.39	115.56	4.00		20.89	10.10	0.00	5.87	NO	YES	YES	0.85	4.31	8.14	YES	NO	19.30	6.91	76.24	26.56	2.85	6.44	1.96		13.00
G00418308		98.46	1.00	0.00	24.49	10.56	0.00	6.88		YES							16.23	6.95	72.93	23.00	2.52	6.98	1.71		12.00
G00418309	49.29	95.41	4.00	3.00	26.32	16.86	4.00	4.15	NO	NO	NO		2.71	5.40	YES	NO	20.48	5.40	65.41	29.08	1.94	7.62	2.38		21.00
G00418313	177.74	294.16	11.00	2.00	28.04	11.54	0.00		YES	NO	YES	0.88	5.62	10.62	YES	NO	11.13		192.53	19.39					
G00418314	71.80	240.65	1.00	3.00	30.41	16.61	0.00	7.58	YES	NO	YES	0.83	8.21	14.21	NO	NO	63.55	11.39	132.03	35.70	1.79	7.90	2.98		34.00
G00418314	79.25	110.59	5.00	5.00	49.44	35.70	0.00	5.26	YES	NO	NO				YES	NO	19.59	6.03	62.78	24.92	2.60	6.06	2.49		19.00
G00418315		69.29	3.00	0.00	28.89	17.58	2.00	4.44	YES	NO	YES	1.30	2.85	4.25	YES	NO	13.29	8.72	37.56	23.41	1.50	4.08	1.37		9.00
G00418316	47.51	77.67	2.00	3.00	39.10	22.71	0.00	8.57	YES	NO	NO		3.88	8.12	NO	NO	19.89	7.33	70.63	33.58	1.70	7.32	2.63		32.00
G00797013	8.31	30.50	1.00	1.00	9.87	2.97		3.71	NO	YES							12.59			14.15					
GJO0108738	74.17	121.89	15.00	1.00	15.42	7.22	0.00	4.77	YES	NO	YES	1.13	4.47	8.08	YES		12.30		109.24	19.15					16.00
BR0000027266069V		72.68	10.00		15.39	6.33		5.83	NO	YES	YES	0.54	3.04	6.51	NO	YES	23.92	7.23	39.28	24.36	1.43	4.20	1.66		24.00
14332	34.06	59.95	1.00	10.00	9.28	2.38	1.00	4.40	NO	YES	YES	0.72	3.21		NO		14.09	5.62	24.50	25.40	0.87	6.44	2.73		17.00
15797	113.74	152.12	7.00	6.00	18.22	4.84	2.00	6.57	NO	NO	YES	1.00	4.41	10.84	NO	NO	17.82	5.88	48.81	22.10	1.24	4.86	1.70		19.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
21060	58.73	142.26	10.00		14.54	5.46	0.00	6.05	NO	YES			2.39	5.56	NO	NO	25.31	6.49	74.75	29.21	1.21	9.40	3.61		20.00
21843	144.49	154.79	13.00	6.00	19.03	8.24	3.00	5.90	YES	NO	YES		2.59	8.75	NO	YES	14.57	5.21	52.39	21.41	1.37	8.30	2.23		15.00
9872	29.00	73.60	4.00	4.00	18.65	9.10	3.00	6.61	NO	NO	YES		4.46	5.50	NO	NO	14.60	5.06	42.49	26.99	1.70	7.55	3.59		12.00
JE00004183		150.64	1.00	0.00	14.14	8.55	0.00	4.31	YES	NO	NO		1.42	6.07	NO	NO	15.51	5.82	140.89	21.54	0.85	5.21	2.22		13.00
JE00004184	268.46	319.45	9.00	8.00	36.09	22.82	0.00	7.48	NO	NO	YES	0.69			NO	NO	16.89	5.76	154.88	25.35	1.84	5.61	2.32		13.00
JE00004186	86.99	148.96	4.00	3.00	13.80	6.94	0.00	5.35	YES	NO	YES	0.92	3.03	7.07	NO	NO	21.74	6.58	63.81	19.80	1.32	4.01	1.83		14.00
JE00004187	28.01	114.31	2.00	1.00	23.89	16.90	2.00	5.12	YES	NO	YES	1.40	2.50	8.38	NO	NO	28.83	4.81	92.58	23.40	0.98	6.74	2.40		19.00
JE00004187	51.23	117.57	3.00	2.00	12.77	7.32	0.00	3.86	YES	YES	YES	1.12	2.62	6.68	NO	NO	23.72	7.47	52.54	20.35	1.11	4.80	1.69		19.00
JE00004188	78.33	138.21	4.00	6.00		8.52	0.00	4.91	YES	NO	YES	0.53	2.79	8.50	NO	NO	27.09	7.06	120.20	23.63	2.08	7.82	3.42		20.00
K000484280		120.92	2.00	0.00	32.60	17.87	2.00	6.44	YES	YES	YES	0.54	2.62	12.40	NO	NO	58.83	4.51	67.50	30.72	2.13	9.77	3.05		28.00
L.3772181		127.20	1.00		16.86	6.73		5.40	YES	NO	YES	1.55	2.81	6.83	NO	YES	3.57	3.79	123.78	18.78		9.80	2.19		9.00
LEP10543	79.72	205.56	18.00	1.00	17.37	5.72	0.00	5.75	NO	YES	YES	0.69	5.87	10.68	NO	NO	29.10	6.65	108.37	24.72		5.14	2.20		
LEP6727	51.92	117.04	13.00		14.01	4.94		4.95	NO	YES			5.08	14.21		NO	28.62		70.02	20.82					
SLA036585	99.99	119.52	6.00	4.00	13.34	5.65	1.00	6.12	NO	NO	YES	0.68	5.67	7.10	NO	NO	15.37	5.83	63.53	27.45	1.36	6.17	2.08		26.00
SLA036588	67.34	98.10	2.00	1.00	25.76	11.49	0.00	5.63	YES	YES	YES		3.17	9.07	NO	NO	14.65	5.46	61.97	21.36	1.58	4.89	1.80		7.00
SLA036594		120.24	23.00	0.00	27.95	15.17	0.00	5.48	YES	YES	NO		3.51	8.76	NO	NO	27.19	7.89	78.19	24.92	1.46	6.97	1.78		24.00
SLA036901	41.30	139.61	25.00	1.00	16.12	9.66	4.00	3.98	NO	YES	YES	0.63	3.12	5.70	NO		12.62	5.46	132.93	23.49	0.93	5.97	2.76		13.00
SLA037131		105.76	19.00	0.00	24.83	12.88		8.54	YES	NO	YES	1.40			NO		20.54	3.38	87.01	11.66		7.24	2.29		18.00
SLAO36640		246.19	4.00		14.48	3.66		5.53	YES	NO	YES	1.43	3.82	7.77	NO	YES	26.77	6.58	194.77	18.71	0.64	12.49	1.80		24.00
BM000750262	47.24	101.82	1.00	2.00	26.29	11.22	4.00	8.24	NO	YES	YES	0.91	3.07	6.67	NO	NO	7.57	3.31	76.07	18.91	2.26	5.20	1.93		6.00
BM013400548	52.61	81.78	6.00	6.00	10.42	6.13	4.00	3.07	YES	YES	NO				NO	NO	14.87	6.99	73.54	24.43	1.32	5.86	2.08		10.00
BM013400553		93.22	9.00	0.00						YES	NO				NO		19.41	5.86	74.21	18.72	1.09	4.78	1.70		19.00
BM013400561		43.46	2.00	0.00	14.00	4.69		3.72	NO	YES			5.49	9.22			13.70	2.91	15.35	12.71	3.14	7.09	2.84		5.00
BMC13400560	23.55	71.51	11.00	3.00						YES					YES		10.13	3.25	61.91	17.58	1.23	2.67	1.58		15.00
BMO013400558		89.83	1.00	0.00	21.90	10.00	4.00	4.64	NO	YES			2.33	6.42		NO	17.12	4.94	48.80	30.33	4.29	9.80	3.35		11.00
BMO013400558	57.49	80.55	3.00	6.00						YES	NO				NO		15.61	6.73	33.67	23.77	2.03	7.58	2.48		15.00
BMO013400558	41.06	54.07	1.00	3.00						NO	NO				NO	NO	18.48	5.58	47.51	32.25	2.21	8.77	2.81		19.00
953132509	55.09	107.25	1.00	4.00	14.68	4.37		6.19		NO			5.11	7.71			18.19	6.61	56.22	23.66		5.56	2.68		22.00
L.1844323		81.43	1.00	0.00	21.43	10.11	0.00	6.71	YES	NO	NO		2.32	4.18	YES	NO	9.26		73.11	15.88					
LY0003242													5.44	6.87			22.75	4.85		28.04	3.03	10.13	2.16		17.00
LY0122910	85.37	118.76	8.00		7.56	2.62	4.00	3.30	NO	YES	NO		1.51	4.64	NO		8.20	3.35	115.69	14.66	1.25	5.02	1.95		9.00
LYJB052349	100.39	150.87	11.00	2.00	11.86	5.14	1.00	5.13	NO	NO	NO	0.00			NO	NO	13.00	4.73	61.09	23.75	2.10	7.16	1.90		18.00
LYJB074179	72.37	105.28	11.00	1.00	12.63	5.93	2.00	3.73	YES	YES	NO		1.84	4.10	NO	NO	17.91	6.07	90.97	22.12	0.94	5.85	2.19		13.00
LYJB074216		204.88	14.00	0.00	13.99	9.07	4.00	4.02	NO	YES	YES	0.75	2.07	4.85	NO	NO	27.25	7.06	181.56	21.23	1.17	5.33	2.21		16.00
LYJB074218		192.39	3.00	0.00	20.27	14.96	2.00	4.36	YES	NO	NO		2.40	3.77	NO	NO	34.00	6.16	163.04	25.31	1.09	5.95	2.45		16.00
LYJB74217		97.94	5.00	0.00	24.67	14.81	0.00	4.08	YES	NO	NO		4.68	6.59	NO	NO	28.41	7.25	75.61	25.36	1.70	5.24	2.93		21.00
LYO066178	15.89	91.12	7.00	1.00	10.10	5.42	0.00	3.12	YES	YES	NO		1.69	5.08	NO		8.38	2.35		17.38	2.36	3.85	1.39		
LYO122189	61.93	75.00	1.00	1.00	14.81	7.00	0.00	4.22	YES	NO	YES	0.38	2.04	4.77	NO	NO	11.33	2.71	49.55	18.52	2.24	5.23	1.95		11.00
LYO123034	76.44	93.57	2.00	5.00	35.58	25.25	4.00	4.03	YES	NO	NO		3.50	11.93	NO	NO	18.80	7.92	71.44	24.52	1.68	5.29	2.39		22.00
LYO140556		122.88	3.00	0.00	27.05	12.05	0.00	8.32	YES	YES	YES	0.59			NO	NO	43.93	4.84	78.39	28.54	2.00	7.47	3.27		28.00
LYO677001	239.09	262.83	10.00	10.00	15.66	4.97		6.02	NO	NO	YES	0.83	5.28	6.77	NO	NO	22.20	6.19	86.71	27.24	1.48	8.32	2.57		18.00
LYO677006		74.22	2.00	0.00	17.41	7.01	6.00	6.70	YES	NO	YES	0.72	2.67	3.58	YES	YES	10.30	4.83	83.90	17.68					
LYO677009		24.14	4.00	0.00	10.31	4.08	0.00	3.67	YES	NO	NO						6.05		18.51	9.90					
MARS15531		56.55	3.00	0.00	16.71	9.03	0.00	3.70	YES	NO	YES	0.51			YES	NO	14.99	4.38	38.12	19.81	1.03	4.88	2.35		15.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
MHNM0004743		90.43	1.00	0.00	33.59	19.42	6.00		NO	NO	NO		3.20	6.10	NO	NO	15.36	6.03	67.97	20.22	1.52	7.57	2.56		12.00
MPU051987		60.68	1.00	0.00	17.04	10.48	2.00	4.04	YES	YES	YES	1.32	1.61	4.81	YES		9.45		40.85	17.21					
MPU051988		96.41	1.00	0.00	13.49	4.36	6.00	5.34	YES	NO	YES	0.78	2.73	5.30	YES	YES	18.42	5.08	68.71	25.97	1.88	7.76	2.48		18.00
MPU051988		126.61	1.00	0.00	12.49	4.18	4.00	6.29	YES	NO					YES	YES	10.89	4.68	119.60	26.58	1.47	6.41	1.66		18.00
MPU051988	26.63	82.27	1.00	1.00	15.47	6.40	0.00	6.58	YES	YES	NO				NO	NO	16.99	3.81	50.47	21.15	1.52	8.25	2.51		12.00
MPU051994	45.47	108.25	5.00	2.00	24.24	13.50	6.00	5.53	YES	YES	YES	0.84	2.50	9.28	YES	NO	35.12	4.45	69.37	24.53	2.14	7.42	3.55	2.00	16.00
MPU051995		153.74	1.00	0.00	28.06	17.30	0.00	6.56	YES	YES	YES	0.39	2.35	8.05	NO	NO	50.73	6.08	99.62	20.18	2.24	8.01	2.09		23.00
MPU052037	90.56	173.82	6.00	2.00	23.16	10.99	0.00		YES	YES	YES	0.64	1.95	4.58	NO	NO	16.57	6.42	163.47	19.27	1.20	4.71	1.68		9.00
MPU052038		93.13			14.10	6.28	4.00	6.39	NO	YES							29.74	6.40	69.20	23.35	1.72	5.79	2.02		31.00
MPU052041		69.22	8.00	0.00	7.30					YES	YES	0.80	4.55	10.76	NO	NO	21.61	5.22	57.28	20.05	2.05	5.86	3.34		23.00
MPU1334169	59.68	139.79	2.00	4.00	15.66	4.89	1.00	6.14	YES	NO	NO	0.00	8.14	8.66	YES		26.01	3.37	101.17	19.22	1.38	6.68	2.18		22.00
MPU173347	305.58	325.58	12.00	16.00	24.94	9.28	0.00	8.95	YES	NO	YES	1.26	6.31	9.71	NO	NO	25.98	6.21	94.50	23.00	1.54	7.19	2.65		21.00
MPU368003		63.82	8.00	0.00	9.71	2.76	6.00	5.55	YES	NO	YES	0.84	2.09	5.52	YES	NO	18.36	4.69	53.82	18.36	1.02	3.95	1.86		14.00
MPU373821		78.70	1.00		14.03	8.60		2.65	YES	NO	YES	0.82	2.71	4.76	NO	YES	4.76	3.34	74.25	16.22	0.52	8.64	1.36	2.00	11.00
MPU373821		85.39	1.00	0.00	13.15	9.41		2.30	YES	NO	YES	1.11	2.20	5.02	NO	YES	4.80	3.57	73.44	16.36	0.69	8.03	1.35	2.00	12.00
MPU473193		88.53	9.00	0.00	32.44	23.33	0.00	5.15	NO	NO	NO				NO	NO	19.07	8.35	69.71	35.27	1.66	8.26	1.92		28.00
MPU532285	37.94	85.85	3.00	1.00	22.87	12.09		7.23	YES	NO	YES	0.57	1.39	2.81	NO	YES	7.88	3.32	77.94	12.49		7.98	1.62		9.00
MPU532285	81.91		0.00	2.00	12.16	7.49		3.85	YES	NO	YES	0.57	1.82	3.61	NO	YES									
MPU532292	173.11	211.74	7.00	11.00	13.58	3.60	0.00	6.99	NO	YES	NO	0.00	5.32	11.34	YES	YES	29.01	5.97	102.26	31.65	1.61	8.45	1.89		20.00
MPU574778	46.96	67.52	2.00	1.00	14.09	6.00	2.00	3.94	YES	YES	NO		2.02	4.40	NO	NO	12.02	2.97	40.31	18.60	2.05	5.49	2.50		10.00
MPU574779	73.87	43.90	1.00	5.00	10.24	4.38	0.00	3.22	YES	NO	NO									15.34	3.00	2.42			
MPU602964		126.59	8.00	0.00	19.30	12.39	0.00	3.64	NO	YES	YES	0.64	1.82	6.85	NO	NO	41.91	5.34	93.66	21.97	2.57	7.06	1.73		13.00
MPU604359	84.73	99.35	11.00	5.00	15.14	6.51	2.00	4.68	NO	YES	NO				NO	NO	25.79	7.17	29.81	21.01	0.71	4.05	1.99		18.00
MPU604360		106.95	1.00	0.00	16.76	9.52	0.00	4.72	YES	YES	YES	0.76	3.56	7.66	NO	NO	30.97	6.69	72.96	19.98	1.01	5.24	2.90		16.00
MPU604375		74.59	13.00	0.00	17.54	10.00	0.00	4.27	NO	NO	NO				NO	NO	16.96	6.65	61.53	23.13	1.32	6.49	2.18		25.00
MPU604376	49.10	80.54	6.00	1.00	50.25	31.16	2.00	8.71	NO	YES	NO		2.71	7.39	NO	NO	22.60	7.60	66.97	28.73	2.36	5.51	1.69		32.00
MPU605692		171.04	3.00	0.00	12.92	4.36		3.71	NO	NO	NO	0.00	2.66	7.21	NO	YES	19.62	3.27	155.41	14.05	0.18	7.55	1.97		9.00
MPU605693	40.02			7.00	6.13	4.44		1.57	YES	NO	NO	0.00	2.01	4.10	NO	YES									
MPU605695		120.97	1.00	0.00	19.94	13.63		3.97	YES	NO	YES	1.27	2.46	3.60	NO	YES	19.94	5.41	105.49	20.01	0.15	9.82	2.14		15.00
MPU605729	111.04	161.25	8.00	5.00	7.30	3.93	4.00	2.41	YES	YES	NO		2.29	5.14	NO		17.76	7.09	151.40	28.59	1.23	7.44	3.17		8.00
MPU605730	169.24	369.84	8.00	5.00	18.89	8.22	4.00	5.49	YES	NO	NO		1.74	5.31	NO	NO	31.03	8.55	338.69	24.09	1.74	6.47	2.15		14.00
MPU631526	64.08	80.20	1.00	1.00						NO	NO				NO	NO	13.52	5.00	74.74	20.78	0.54	8.08	2.57		10.00
MPU631527		47.31	5.00	0.00	14.60	7.67	2.00	3.36	NO	YES	YES	0.48	1.94	6.00	YES		10.37	4.93	22.48	19.90					
MPU631529		29.41	2.00	0.00	11.99	5.29	2.00	3.38	YES	YES	YES	0.46			NO		8.21	3.20	21.07	13.99	2.86	3.74	1.50		
MPU631530	15.16	28.39	1.00	2.00	8.97	5.82	0.00	1.81	YES	YES	NO		1.60	3.49	NO		9.43		18.26	16.04	2.69	4.36	2.11		11.00
MPU650414	78.87	203.45	12.00	6.00	9.05	3.95	0.00	2.84	NO	NO	YES	0.54	5.42	8.19		NO	16.91	4.69	106.57	22.15	1.71	6.75	2.71		16.00
MPU862982	61.67	121.81	25.00	7.00	18.86	8.56		6.22	NO	YES	YES	0.72			NO		32.12	6.45	55.09	28.99	1.37	8.40	2.03		28.00
113115		165.87	20.00	0.00	12.66	4.96	0.00	3.61	NO	YES	NO				YES	NO	11.42	2.27	68.37	17.34	1.28	3.81	1.28		7.00
61330		40.67	1.00		14.90	8.35	4.00	4.69	YES	YES	YES	0.89	3.35	5.95	NO	NO	10.07	4.74	32.77	15.69	1.27	4.23	1.38		16.00
B100277010		45.90	1.00	0.00	16.26	7.26	0.00	3.11	NO	NO			4.89	8.86			15.78	5.02	23.05	14.43					
03296789		82.39	1.00	0.00	28.60	14.10	0.00	4.58	NO	NO	YES	0.73	4.10	11.17	NO	NO	17.35	2.33	61.25	15.01					
MPU4630687	22.19	65.99	9.00	3.00	8.34	3.46		3.06	NO	YES			2.35	4.58	NO	NO	9.75	5.04	40.01	21.60	0.96	6.96	2.45		12.00
P04630238	65.11	87.16	4.00	7.00	17.01	6.00		8.64	YES	YES					YES		27.03	5.42	47.95	29.00	2.45	9.44	2.15		26.00
P04656840	80.22	97.78	9.00	10.00	10.13	4.05	0.00	4.91	YES	YES							18.93	4.71	46.05	25.52	1.72	8.25	2.45		17.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
P04656847	127.33	179.42	55.00	2.00						YES	YES	0.54	1.55	4.63	YES	YES	18.83	4.30	68.12	16.74	1.72	3.28	0.97		19.00
P04743024	37.83	60.93	3.00	6.00	14.69	6.86	0.00	6.51	YES	YES	NO	0.00			YES	NO	12.21	4.60	35.53	19.73	0.88	5.42	1.81		14.00
P04743162		53.90	1.00	0.00	16.52	9.43	4.00	5.02	YES	YES	NO		1.93	4.63	NO	NO	15.97	6.42	29.87	28.03	2.24	5.43	2.41		9.00
P04745375		112.25	9.00	0.00	17.76	10.28	0.00	4.62	YES	YES	YES	0.40	2.20	7.74	NO	NO	45.42	5.38	65.14	23.49	1.96	7.23	2.33		23.00
P04745454	41.92	89.34	3.00	2.00	11.72	5.79	2.00	5.06	YES	YES	NO		2.35	4.84	NO	NO	18.99	6.60	74.90	14.16	1.25	4.70	2.78		14.00
P04802533		25.63	2.00	0.00	18.18	9.64	0.00	3.57	YES		NO						13.30	3.20	21.89	20.88	3.44	6.77	1.54		13.00
P05098945	44.58	138.40	1.00	11.00	8.81	4.96	4.00	3.10	YES	NO	YES	0.71	3.60	7.02	NO	NO	24.21	5.76		18.45	0.97	4.75	2.46		14.00
P05122655	36.22	145.61	5.00	1.00	24.98	12.22	0.00	4.23	YES	NO	YES	0.49	1.33	6.25	NO	NO	50.43	3.91	100.64	20.73	1.93	8.97	2.14		16.00
P05122656	36.60	118.36	7.00	1.00	27.67	14.73	0.00	5.59	YES	YES	YES	0.81	2.74	6.81	NO	NO	49.86	5.02	72.71	24.60	1.26	7.26	3.07		26.00
P05274169		149.76	16.00	0.00	15.80	9.64	2.00	3.57	NO	YES	NO		1.77	4.17	NO	NO	22.02	6.05	132.57	18.12	1.04	3.58	1.84		19.00
P05353434		47.15	8.00	0.00	10.32	2.54	0.00	4.43	YES	YES	NO						8.36	2.94	30.31	19.61		7.70	3.65		11.00
P05353438		37.63	8.00	0.00	17.80	8.95	2.00	4.59	YES	YES	YES	0.52	2.15	6.72	NO	NO	10.33	3.25	34.13	17.07	1.39	6.72	2.13		11.00
P05354093		109.65	3.00	0.00						YES	YES	0.64	2.34	7.44	NO	NO	41.02	4.86	76.54	26.73	1.97	7.73	2.66		16.00
P05354172	112.60	130.31	6.00	7.00	8.15	4.46	4.00	2.86	YES	NO	NO		2.92	5.39	NO	NO	22.87	5.55	110.24	24.12	1.09	5.78	1.87		25.00
P05360414	70.95	110.09	5.00	2.00	8.13	3.92	0.00	4.72	NO	NO	YES	0.64	2.92		NO	NO	12.30	3.69	43.54	17.92	1.29	4.50	1.70		14.00
P05360428		74.80	1.00	0.00		5.89		5.62	YES	YES	YES	0.31	4.15	9.05	NO	NO	13.07	4.03	43.79	22.08					
P05361731		63.08	1.00	0.00	14.08	5.92	0.00	5.39	YES	YES	YES	0.64			NO	NO	28.43	4.78	44.41	20.37	1.91	6.80	1.77		16.00
P05361733		132.28	3.00	0.00	30.82	20.61	0.00	4.96	YES	NO	YES	1.53	3.21	9.68	NO	NO	53.83	5.29	87.24	26.01	2.48	7.51	2.35		22.00
P05361735		128.88	6.00	0.00		5.23	0.00	4.59	YES	NO	YES	0.84	2.64	8.16	NO	NO	47.35	4.82	81.26	22.79	1.95	6.82	2.85		27.00
P05361736		151.16	2.00	0.00	28.33	17.19	0.00	5.74	YES	NO	NO		2.06	4.64	YES	NO	33.85	4.67	103.52	20.43	2.68		1.42		12.00
P05361737	42.53	111.14	7.00	1.00	28.72	14.30	0.00	6.67	YES	NO	NO		2.32	5.46	NO	NO	32.06	4.43	86.49	25.70	2.55	6.86	2.34	2.00	18.00
P05361740	28.05	156.14	7.00	1.00	26.26	12.00	0.00	7.65	YES	YES	YES	0.67	2.96	9.11	NO	NO	65.17	5.83	99.93	24.69	1.78	9.24	2.47		24.00
P05423617	150.50	85.83	6.00	7.00	14.04	6.34	0.00	6.05	YES	YES	YES	1.42	1.86	5.67	YES		22.71	5.06	78.09	26.77	3.62	9.80	2.97		22.00
P05423635	75.53	192.55	7.00	2.00	19.11	7.03	0.00	7.68	NO	NO	YES	0.92			NO	NO	25.58	6.07	105.64	24.98	1.99	6.39	2.87		23.00
P05426351		26.35	1.00	0.00	9.62	3.43		3.45	YES	YES	NO		1.93	4.78			11.08	3.65	20.08	20.29	2.04	6.52	2.19		13.00
P05426352		27.44	1.00	0.00	13.74	6.78	6.00	5.04	YES	YES	NO						11.65	3.05	15.49	20.73	1.77	6.52	3.08		15.00
P05426353	22.07	45.17	1.00	3.00	14.43	7.26	0.00	3.65	YES	YES	NO		1.57	4.55			9.16		20.32	17.22	2.72	4.94	1.66		9.00
P05426354	36.87	47.53	4.00	3.00	13.16	6.47	0.00	4.08	YES	YES	NO		1.31	3.33			6.46	1.93	22.02	10.97	2.06		0.92		
P05426355		62.47	1.00	0.00	16.67	7.48	0.00	4.87	YES	NO	NO			5.68	NO	NO	11.57	3.20	41.01	16.73	1.53	5.94	2.85		13.00
P05426356		33.78	1.00	0.00	5.25	2.10	0.00	2.15	YES	YES	NO						11.05	2.59	10.29	16.26	3.42	5.25	1.61		10.00
P05426358		38.02	2.00	0.00	11.63	5.93	0.00	3.28	YES	YES	NO						6.79		21.61	10.83	1.22				
P05426360		25.92	1.00	0.00	11.70	7.03	0.00	1.84	YES	NO	NO						9.62	2.27	16.99	13.22	2.55	3.50	1.27		
P05426361		96.55	1.00	0.00	17.24	7.80	0.00	4.39	NO	YES	NO		1.15	3.00	NO	NO	14.77	3.82	37.91	22.78	1.72	6.18	1.92		16.00
P05426362		48.12	4.00	0.00	11.92	3.65	2.00	4.46	YES	YES	YES	0.53	2.43	6.03	NO	NO	10.30	3.13	26.29	21.46	1.67	6.34	2.13		10.00
P05449865		169.34	5.00	0.00	12.76	4.97	4.00	5.33	YES	NO	YES	0.76	1.68	5.86	NO	NO	19.76	5.81	107.74	25.89	1.15	6.01	2.08		15.00
P05449868		148.04	8.00	0.00	12.73	5.46	0.00	5.00	YES	NO	YES	0.60	2.07	5.69	NO	NO	16.23	4.85	59.62	17.40	1.15	4.35	1.84		15.00
P05449869	37.89	151.77	2.00	1.00	11.49	4.31	2.00	5.45	YES	YES	YES	1.18	3.47	7.32	NO	NO	45.96	4.88	94.40	23.05	1.24	6.33	2.28		25.00
P05449871		87.51	9.00	0.00						NO	NO				NO	NO	15.26	5.36	57.59	18.00	0.62	4.17	1.71		19.00
P05449872	25.13	93.56	1.00	1.00	12.71	6.23	4.00	4.01	YES	NO	YES	0.62	1.81	6.77	NO	NO	18.82	5.75	69.02	20.92	1.09	5.21	1.89		19.00
P05449889		131.68	6.00	0.00	11.69	6.10	4.00	4.71	YES	YES	NO		2.00	8.21	NO	NO	18.25	5.57	113.36	21.30	1.04	4.49	2.25		22.00
P05449893		201.32	26.00	0.00	9.93	3.38	6.00	4.67	NO	NO	NO		3.24	5.04	NO	NO	16.44	6.04	185.32	18.24	1.11	4.71	1.52		13.00
P05450216		36.88	1.00	0.00	14.82	7.26	0.00	4.95	YES	YES	YES	0.45	2.11	8.88	NO	NO	11.91	3.82	32.68	23.13	1.30	8.12	2.52		15.00
P06650067		79.25	1.00	0.00	12.12	5.73	0.00	4.91	YES	YES	YES	0.51	1.23	5.31	NO	NO	13.39	3.60	72.34	17.44	0.62	5.12	2.72		9.00
P06650132		113.09	1.00	0.00	13.18	4.24	1.00	5.04	NO		YES	1.45	6.43	7.76	NO	NO	28.81	7.26	75.04	28.79	1.31	8.88	1.97		26.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
P06650153	82.27	159.66	5.00	1.00	12.44	3.52	3.00	7.25	NO	NO	YES	1.16	7.92	9.88	NO	NO	25.09	5.07	71.54	27.87	1.36	7.45	3.55		31.00
50317	53.70	154.86	6.00	4.00	10.86	5.64	4.00	3.29	NO	YES	NO		2.31	5.36	NO	NO	21.74	5.44	138.54	21.19	1.14	5.43	2.20		16.00
SJSU12621	55.93	110.98	15.00	4.00	14.85	7.11	0.00	7.43	YES	YES					NO	NO	23.56	6.24	34.28	22.65	0.99	4.79	1.82		23.00
03582107		91.87	1.00	2.00	11.05	3.73	2.00	3.64	NO	NO	YES	0.56	4.81	8.18	NO		30.10	6.52	59.36	30.95	3.82	9.57	3.47		14.00
03582108		56.92	2.00	0.00	7.04	2.40	0.00	2.31	NO	YES	NO	0.00	2.89	6.80	NO	NO	15.97	4.79	34.43	22.94	3.40	5.02	2.02		19.00
3582073		108.11	6.00	0.00	14.89	7.27	0.00	10.14	YES	YES	NO		4.53	7.45	NO	NO	19.64	5.50	88.46	22.70					
MW0775890		68.08	1.00	0.00	18.50	4.13		4.11	NO	YES			1.58	4.74			10.51		41.67	16.38					
MW0775894		143.57	1.00	0.00						YES	NO		3.48	7.82	NO	NO	19.98	5.56	123.29	23.67	1.28	5.43	2.29		20.00
MW0775925	56.97	87.47	3.00	4.00						NO			2.20	3.99	NO	NO	17.63	4.12	73.99	30.94	5.14	8.70	3.15		13.00
MW0775925	62.11	81.93	1.00	1.00	12.52		2.00	3.86		YES			6.09	6.88			16.13	4.89	61.02	27.71	2.89	9.85	3.44		10.00
MW0775925		94.05	1.00	0.00	14.41	5.51	4.00	6.14	NO	YES	NO		1.99	5.74	YES	NO	17.40	4.82	68.88	28.29	4.44	4.42	3.08		15.00
GR007519		27.00	2.00		12.00	2.50		5.00	NO	YES			4.00	10.00	YES		5.00	2.00	25.00	9.00		2.00	1.00		19.00
GR007520	17.00	76.00	1.00	1.00	11.00	1.00		5.00	NO	YES			4.00	6.00	NO	NO	25.00	7.00	51.00	31.50	1.50	13.00	2.00		32.00
GR007520		45.00	1.00	0.00	10.00	5.00	0.00	3.00	YES	YES	NO	0.00	2.50	5.00	YES	NO	18.00	6.00	26.00	26.00	1.00	7.00	3.00		22.00
GR007520		35.00	1.00	0.00	9.00	4.00	4.00	4.00	YES	YES	NO	0.00	3.50	5.00	YES	NO	16.50	6.00	20.00	23.00	2.00	5.50	2.50		20.00
GR007521	34.00	67.00	4.00	6.00	11.00	4.00	4.00	4.00	NO	NO			3.00	6.00	NO		17.50	6.00	51.00	28.00		6.50	3.00		9.00
GR007522	75.00	95.00	6.00	6.00	18.00	6.00		10.50	YES	NO	YES	1.50					23.00	5.00	40.00	28.20	3.00	13.00	2.20		27.00
GR007522		86.00	1.00	0.00	14.50	5.50	0.00	7.00	YES	YES	NO	0.00	3.50	6.00	NO	NO	22.00	6.00	64.00	26.00	1.50	7.00	2.50		19.00
GR007523		76.00	1.00		12.00	5.00		5.00	NO	NO	YES	1.00	5.00	9.50	NO	YES		12.00	64.00	20.00	0.50	5.50	2.00		
GR007524		90.00	1.00								YES	1.50	6.00	10.00	NO	NO	17.00	8.00	72.00	29.00	2.00	7.00	2.00		16.00
GR007525		85.00	1.00								NO	0.00	5.00	6.00	NO		14.00	4.00	72.00	23.00		7.00	3.00		15.00
GR007526	19.00	42.00	3.00	1.00	11.00	4.00	5.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	3.00	5.50	NO	NO	10.00		31.00	19.00					
GR007527		112.00	1.00		7.00		2.00	3.00	NO	NO			4.00	7.50	NO	NO	22.00	6.00	124.00	26.00	1.00	7.00	2.00		11.00
GR007528	16.00	55.00	2.00	1.00	10.50	4.00		5.00	NO	NO	NO	0.00	4.00	6.50	NO	NO	12.00		42.00	20.00					
GR007529	46.00	78.00	2.00	6.00	10.00	4.00	2.00	5.00	YES	YES					NO		24.00	13.00	54.00	33.00	2.00	13.50	2.50		20.00
GR007530	59.00	103.00	2.00	6.00	12.00	4.50	2.00	5.00	YES	NO	YES	1.10	4.00	6.00			14.50	4.50		23.00	1.00	6.50	1.00	1.00	10.00
GR007531		90.00	1.00		14.00	6.00	2.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	5.00	8.00	NO	NO	19.00	12.50	71.00	26.00	2.00	5.00	3.00		24.00
GR007531		78.00	1.00	0.00	8.50	2.00	4.00	5.00	YES	NO	NO	0.00	6.00	8.50	NO	NO	17.00	6.00	64.00	27.00	2.00	6.00	3.00		24.00
GR007532	30.00	74.00	1.00	1.00	18.50	12.00		12.50	NO	YES							11.00	7.00	63.00	15.00	1.50	3.00	1.00		
GR007533		30.50	1.00		10.00	4.00		3.00	NO	YES	NO	0.00	3.00	4.50		NO	12.50	4.00	18.00	16.00	1.50	4.00	1.50	1.00	11.00
GR007534		75.50	1.00							NO	NO	0.00	3.00	6.00	NO	NO	19.50	7.00	56.00	27.00	2.00	9.00	3.50		15.00
GR007534		54.00	1.00	0.00	12.00	5.50	0.00	4.00	YES	YES	NO	0.00	2.50	6.50	NO	NO	16.00	6.00	35.00	23.50	1.50	6.00	3.00		17.00
GR007534		45.00	2.00	0.00						NO	NO	0.00	3.50	7.00	NO	NO	13.00	5.00	29.00	21.00	1.00	6.00	3.00		16.00
GR007535	34.00	98.00	4.00	5.00	12.50	3.50	4.00	6.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	9.00	NO	YES	11.00		88.00	21.00					
GR007536		64.00	1.00		18.00	7.00		8.00	YES	YES					NO	NO	22.00	5.00	42.00	29.00	2.00	7.50	2.50		23.00
GR007536		72.00	1.00	0.00	16.50	6.00	2.00	8.00	YES	NO							5.00	17.00	55.00	20.00	1.50	6.00	2.50		12.00
GR007537		110.50	1.00		11.00	2.50		4.00	YES				5.00	9.00	NO	NO	24.50	6.50	49.00	29.00	9.00	2.00	2.00		25.00
GR007537		73.00	1.00	0.00	8.00	2.00		3.00		NO			6.00	8.00	NO	NO	23.00	5.50	50.00	28.00	2.00	6.50	2.00	2.00	23.00
GR007537		56.00	1.00	0.00	7.00	2.00		4.00	YES	NO	YES	0.50	3.00	7.00	NO	NO	20.00	5.00	36.00	24.00	2.00	6.00	2.00	1.00	20.00
GR007538	45.50	87.00	1.00	3.00	16.50	7.00	5.00	7.00	NO	NO	NO	0.00	3.50	8.50	NO	NO	16.00		74.00	28.00					
GR007539	20.00	102.00	1.00	1.00	12.00	7.00		4.00	YES	NO			4.00	7.50	NO	NO	31.00	6.00	71.00	24.00	1.00	7.00	2.50		21.00
GR007539	12.00	78.00	1.00	2.00						NO	NO	0.00	4.50	8.00	NO	NO	30.00	7.00	40.00	29.00	2.00	6.00	2.00	2.00	30.00
GR007540		56.00	2.00	0.00	17.00	10.00		4.00	YES	NO	YES	1.50	3.50	7.00	NO		14.00	5.00	54.00	27.00	3.00	11.00	2.00	2.00	9.00
GR007541	110.00	120.00	13.00	16.00	16.00	7.50		4.00	YES	NO	YES	1.50	4.00	6.00	NO	YES	13.00	5.00	57.00	26.20	3.50	10.50	2.50		17.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
GR007542		105.00	1.00		30.50	16.00	4.00	8.00	YES	YES	NO	0.00	6.00	13.00	YES		38.00	7.00	66.50	33.00	1.50	7.00	2.00		24.00
GR007542		103.00	1.00	0.00	19.00	7.00	4.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	6.00	11.00	NO	NO	31.00	6.00	72.00	28.00	1.50	9.00	3.00		22.00
GR007543		90.00	1.00		35.50	18.00			YES	YES	NO	0.00	5.50	9.00	YES		16.50	7.00	75.00	29.00	2.00	7.00	3.00		26.00
GR007543		81.00	5.00	0.00	26.00	18.00	6.00	4.50	YES	NO	NO	0.00	5.00	7.00	NO	NO	15.00	5.00	66.00	24.00	2.00	6.50	3.00		15.00
GR007544		94.00	1.00	0.00	17.00	8.50	3.00	6.50	YES	NO	YES	2.00	3.00	6.00	NO	YES	32.00	7.00	74.00	28.80	2.50	16.50	2.00		34.00
GR007544		85.00	1.00	0.00	17.00	9.00	2.00	9.00	YES	NO	YES	1.50	3.50	9.00	NO	NO	20.50	7.00	61.00	26.00	2.00	6.00	1.50	1.00	14.00
GR007544		89.00	1.00	0.00	21.00	8.00	4.00	8.00	YES	NO	YES	1.50	3.00	8.00		NO	29.00	6.00	59.00	25.00	2.50	7.00	1.50		21.00
GR007545	10.00	87.00	1.00	2.00	19.50	11.00		7.00	YES	YES	YES	0.50	3.50	8.00	NO	NO	19.00	6.00	68.00	23.00	1.50	7.00	2.50		21.00
GR007545		85.00	1.00	2.00	18.00	10.00	6.00	6.00	YES	YES			2.50	6.00		NO	15.00	4.50	70.00	20.50	1.50	7.00	2.50	2.00	12.00
GR007545		52.00	1.00	0.00	19.00	12.00	0.00	5.00	YES	YES						NO	14.00	5.00	36.00	19.00	1.00	6.00	3.50		12.00
GR007545		85.00	1.00	0.00	20.00	10.00	0.00	7.00	YES	NO	NO	0.00	3.00	5.00	NO	NO	15.00	5.50	70.00	22.00	1.50	6.00	3.00	2.00	16.00
GR007546		98.00	3.00	0.00	13.50	3.00		8.00	YES	NO	YES	3.00	4.50	9.00	NO	YES	20.00	6.50	85.50	38.00	2.00	9.00	3.00		18.00
GR007546		101.00	2.00	0.00	14.00	6.00	3.00	6.00	YES	NO	NO	0.00	3.50	6.50		NO	33.00	7.00	71.00	32.00	2.00	8.00	5.00		17.00
GR007546		97.00	1.00	0.00	17.00	7.00	6.00	7.00	YES				5.00	10.50		NO	33.00	7.00	67.00	30.00	1.50	6.00	2.00	2.00	26.00
GR007547	14.00	59.00	1.00	1.00	11.00	3.00		4.00	YES	YES	YES	1.00	3.50	8.00	NO	NO	13.00	6.50	46.00	19.50		5.00	3.00		13.00
GR007547		68.00	1.00	0.00	11.00	4.00	0.00	6.00	YES	YES	YES	1.00	3.00	7.00	NO	NO	14.00	6.00	34.00	22.00	1.00	5.00	3.00		16.00
GR007547		55.00	1.00	0.00	8.00	3.00	0.00	4.50	YES	YES	YES	1.00	3.50	7.00	NO	NO	12.00	5.00	29.00	20.00	1.00	6.00	3.00		9.00
GR007547		48.00	1.00	0.00	10.00	3.00	0.00	4.00	YES	YES			2.50	5.50	NO	NO	13.00	5.00	23.00	20.00	1.00	5.00	3.00		13.00
GR007547		37.00	1.00	0.00	8.00	4.00	0.00	4.00	YES	YES			3.00	6.00		NO	12.00	5.00	23.00	21.00	1.00	5.00	3.00		14.00
GR007548		81.00	1.00		14.00	3.00		4.50	NO	YES	NO	0.00	3.00	5.00	NO	NO	35.00	5.50	46.00	25.00	1.00	7.00	2.00		30.00
GR007548		78.00	1.00	0.00	15.00	6.00	0.00	6.50	YES	YES	NO	0.00	3.00	7.00	NO	NO	27.00	6.00	50.00	29.00	1.00	6.00	3.00		34.00
GR007548		43.00	1.00	0.00	10.00	4.50	2.00	4.00	YES	YES	NO	0.00	2.00	5.00	NO	NO	15.00	4.00	28.00	19.00	2.00	8.00	3.00		11.00
GR007548		65.00	1.00	0.00	15.00	5.50	4.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	3.50	8.00	NO	NO	29.50	5.00	35.00	30.00	1.00	9.00	3.00		29.00
GR007549	34.00		0.00	1.00	9.00	3.00	4.00	5.50	YES	NO			4.00	9.00	NO	YES									
GR007553	14.00	68.00	1.00	1.00	14.00	5.00	2.00	7.50	YES	YES	NO	0.00	5.00	5.50	NO	NO	20.50	6.00	47.00	30.00	3.00	8.00	3.00		16.00
GR007553	23.00	51.00	3.00	2.00	14.00	6.00		5.00	YES	YES	NO	0.00	8.00	10.00	NO	NO	10.00	4.00	38.00	28.00	3.50	7.00	2.00		20.00
GR007553	46.00	69.00	2.00	12.00	13.00	2.00	2.00	6.00	NO	YES	NO	0.00	6.00	8.50	NO	NO	21.00	8.00	46.00	36.50	2.00	10.00	3.50		19.00
GR007554	23.00	37.00	5.00	3.00	8.00	3.00		4.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	6.00	YES	YES	14.00	4.00	24.00	23.00	2.50	5.50	1.50		16.00
GR007554		49.00	1.00	0.00	11.50	3.00	4.00	4.50	YES	NO			2.00	4.00		NO	13.00	4.50	35.00	22.00	2.00	6.00	2.50		12.00
GR007554		51.00	1.00	0.00	9.00	2.00	5.00	6.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	7.00	NO	NO	15.00	5.50	36.00	26.50	2.00	7.00	3.00		23.00
GR007554		45.00	2.00	0.00	13.00	3.00	0.00	9.00	YES	YES			4.00	6.00		NO	14.00	4.00	30.00	25.00	2.00	6.00	3.00		
GR007555	47.00	58.00	2.00	1.00	10.00	4.90		4.90	YES	NO			4.00	6.00		YES	21.10	10.00	15.00	28.00	1.50	12.00	2.00		31.00
GR007555	20.00	40.00	1.00	2.00	20.00	5.00		9.00	YES	NO							14.00	3.00	24.00	21.00	3.00	9.00	3.00		5.00
GR007556	69.00	109.00	1.00	2.00	10.00	2.00		5.50	NO	NO	NO	0.00	7.00	9.00	NO	YES	14.50	4.50	95.00	26.00	1.50	7.00	2.50		15.00
GR007556		64.00	1.00	0.00	12.00	2.50	0.00	7.00	YES	NO	NO	0.00	4.50	7.50	NO	NO	20.00	4.00	44.00	24.00	2.00	6.00	3.00		13.00
GR007556		70.00	1.00	0.00	8.00	3.00		4.00	YES	NO	NO	0.00	2.00	8.00	NO	NO	20.00	6.00	48.00	22.00	2.00	5.00	2.00		16.00
GR007556		89.00	1.00	0.00	12.00	5.00		7.00	YES	NO	NO	0.00	3.00	5.00	NO	NO	12.00	4.00	37.00	24.50	1.50	7.00	3.00		14.00
GR007556	45.00	141.00	1.00	1.00	15.50	3.00		10.00	YES	YES	NO	0.00	7.00	12.00	YES	NO	23.00	7.00	74.00	28.00	1.50	7.00	3.00		28.00
GR007556	21.00	81.00	5.00	11.00							NO	0.00	2.50	5.50	NO	NO	24.00	7.00	65.00	25.50	3.00	8.00	2.00		22.00
GR007557	31.00	67.00	3.00	3.00						NO	YES	1.00	5.00	8.00	NO	NO	20.00	3.00	48.00	23.00	1.00	7.00	2.50		15.00
GR007557		72.00	1.00	0.00	11.00	4.00		5.00	YES	NO	YES	1.00	5.00	8.00	NO	NO	15.00	6.00	61.00	26.00	1.00	5.00	2.50		9.00
GR007557		81.00	1.00	0.00	15.00	4.00	0.00	6.00	YES	YES			5.00	7.50	NO	NO	16.00	6.00	69.00	20.00	0.50	4.00	3.00		5.00
GR007558		84.00	5.00	0.00	24.00	8.00	0.00	10.00	YES	YES	NO	0.00	3.00	6.00	NO		17.00	5.00	44.00	32.00	3.00	9.00	3.00		12.00
GR007558		91.00	1.00	0.00							YES	0.50	8.00	10.50	NO		23.00	6.00		33.50	4.00	7.00	3.00		20.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
GR007558		99.00	1.00	0.00	13.00	3.00	0.00	6.50	NO	NO	NO	0.00	5.00	8.00	NO	NO	23.00	5.50	69.00	29.00	3.50	10.00	2.50		17.00
GR007558	58.00	103.00	2.00	1.00	16.00	7.50	0.00	6.00	YES	NO	NO	0.00	5.00	8.00	NO	YES	23.00	4.00	59.00	28.00	3.00	7.00	3.50		19.00
GR007559	44.00	124.00	8.00	2.00	11.00	4.50		4.00	YES	NO	YES	2.50		5.50	NO	YES	15.00	4.00		19.00	1.50	10.00	2.00	1.00	18.00
GR007560	27.00	68.50	1.00	2.00	11.00	3.00		6.00	NO	YES	NO	0.00	6.00	9.00	NO	NO	19.00	6.00	51.00	28.00	2.00	6.00	3.00		19.00
GR007560		29.00	3.00	0.00	13.00	6.00	1.00	6.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	7.00		NO	18.00	4.50	35.00	23.00	1.50	6.50	3.00		25.00
GR007561	63.00	103.00	3.00	9.00									7.00	14.00	NO	NO	18.00	5.00	87.00	24.00	3.50	7.50	2.50		25.00
GR007561	56.00	107.00	1.00	5.00	11.50	2.50	6.00	5.50	YES	NO	NO	0.00	6.00	10.00	NO	NO	19.00	6.00	50.00	27.00	2.50	5.50	2.00		15.00
GR007562		70.00	5.00		23.50	9.50		11.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	7.00	NO	YES	13.50		57.00	24.00					
GR007563	47.00	57.00	3.00	1.00	20.00	5.00		16.00	YES	YES	NO	0.00	7.00	7.50	NO		15.00	4.50	42.00	25.00	1.00	6.00	2.50		15.00
GR007563		96.00	1.00	0.00	17.00	4.50	4.00	11.00	YES	YES	NO	0.00	6.00	9.00		NO	20.00	4.00	84.00	29.00	1.50	6.00	3.00		20.00
GR007564	32.00	40.00	2.00	3.00	17.00	6.00		7.00	YES	NO			5.00	7.00		NO	10.00	4.50		24.00	2.00	10.20	2.90	2.00	25.00
GR007564	51.00	96.00	5.00	6.00	14.00	4.50		9.00	YES	YES	NO	0.00	5.00	7.00	NO	NO	23.50	6.00	73.00	27.00	1.00	6.50	2.50		26.00
GR007564	59.00	108.00	1.00	6.00	15.00	5.00	2.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	4.00	6.00	NO	NO	14.00	3.00	56.00	21.00	1.00	7.00	2.00		12.00
GR007564		61.00	2.00	0.00	12.00	4.00	2.00	5.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	5.50	NO	NO	22.00	5.00	40.00	23.00	1.00	6.00	2.00		20.00
GR007566	58.00	76.00	2.00	4.00	19.50	4.00		9.50	YES	NO							27.00	5.00	60.00	33.00	1.50	15.00	2.00		13.00
GR007567		70.00	1.00	0.00	14.00	4.50		6.00	YES	NO						YES	21.00	6.00	60.00	30.00	2.00	13.00	3.00	2.00	19.00
GR007567		67.00	1.00	0.00	10.00	2.00	0.00	6.00	YES	YES							15.00	4.00	52.00	25.00	2.00	7.00	3.00		12.00
GR007568	29.50	73.00	25.00	24.00	7.50	2.50	2.00	3.50	YES	YES			2.00	4.00	NO		11.00	5.00	55.00	22.00	2.00	5.00	2.00		7.00
GR007569	15.00		0.00	1.00	22.00	13.00	2.00	12.00	YES	NO															
GR007569	14.00	56.00	1.00	1.00	10.00	3.00	2.00	5.00	YES	NO					NO	NO	12.00	5.00	39.00	18.00	2.00	7.00	2.50		10.00
GR007569	14.00	53.00	1.00	2.00	6.00	1.50	2.00	3.00	NO	NO	NO	0.00	4.00	7.00	NO	YES	16.00	4.00	39.00	16.50	2.00	8.00	2.00		10.00
GR007570	69.00	116.00	5.00	8.00	9.00	6.00	0.00	5.00	YES	NO	NO	0.00	2.50	5.00	NO	NO	20.00	5.00	24.00	21.00	2.00	8.00	2.00		17.00
GR007570		130.00	1.00	0.00	10.00	5.00		2.50	YES	NO	NO	0.00	4.00	6.00	NO	YES	24.00	5.00	64.00	26.00	1.00	8.00	3.00		23.00
GR007570		80.00	1.00	0.00	12.00	5.00		7.00	YES	YES	NO	0.00	4.00	4.00	NO	NO	26.00	5.50	56.00	30.00	1.50	6.50	3.00		26.00
GR007571		79.00	3.00	0.00	14.00		0.00	7.00		YES	NO	0.00	4.00	6.00	NO	NO	32.00	7.50	39.00	30.00	1.20	8.00	3.50		22.00
GR007571		127.00	1.00	0.00	10.00	3.00		6.00	YES	YES	NO	0.00	5.00	6.00	NO	NO	33.50	12.00	53.00	30.00	1.50	8.50	4.00		19.00
GR007572	111.00	139.00	2.00	5.00	10.50	4.00	5.00	4.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	6.50	NO	YES	17.00	6.00		25.00	2.00	11.00	2.00	1.00	24.00
GR007573	44.50	49.00	6.00	13.00	17.00	8.20		7.10	YES	NO	YES	3.00	4.00	5.50	NO		14.00	5.00	34.00	21.50	2.00	11.50	2.50	1.00	15.00
GR007574	65.00	95.00	2.00	3.00	10.00	4.50		5.00		NO	NO	0.00	4.00	8.00	YES	YES	21.00	6.00	74.00	28.00	2.00	7.00	4.00		18.00
GR007574	32.00	84.00	1.00	2.00	8.50	3.00		3.50	YES	NO	NO	0.00	7.00	10.00	NO	NO	20.00	5.50	48.00	21.50	1.00	5.00	2.00		27.00
GR007575	19.00	70.00	1.00	3.00	10.00	3.00		7.00	NO	YES	NO	0.00	7.00	11.50	NO	NO	26.00	6.00	55.00	32.00	1.50	7.00	3.00		18.00
GR007575		72.00	1.00	0.00	11.50	4.00	0.00	4.00	YES	YES	NO	0.00	4.00	6.00	NO	NO	17.00	5.50	54.00	29.00	1.00	7.50	4.00		17.00
GR007575		96.00	1.00	0.00	11.00	3.00	0.00	5.00	YES	YES	NO	0.00	5.00	7.00	NO	NO	23.50	4.50	72.00	27.00	1.00	7.00	4.00		20.00
GR007576	55.00	80.00	3.00	2.00	10.00	3.50	0.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	3.50	7.50	NO	NO	17.00	6.00	35.00	27.00	1.50	7.50	2.00		24.00
GR007576		54.00	1.00	0.00	11.00	4.00		6.00	YES	YES	NO	0.00	5.00	7.00	NO	NO	16.00	6.50	34.50	27.00	2.00	6.00	2.00		27.00
GR007576		19.00	2.00	2.00	9.50	3.50	0.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	3.50	6.50	NO	YES		6.00	38.00						
GR007577		71.00	1.00	0.00	11.00	4.00		5.00	YES	NO	NO	0.00	6.00	7.00	YES	NO	16.00	5.00	50.00	22.00	1.50	7.00	2.00		17.00
GR007577		39.00	1.00	0.00	2.00	1.00		2.00	YES	YES	NO	0.00	4.50	4.00	NO	YES	13.00	4.50	27.50	20.00	1.00	4.50	2.00		13.00
GR007577		75.00	1.00	0.00	6.50	3.00		3.00	YES	NO	NO	0.00	3.00	5.00	NO	YES	11.00	3.50	38.00	12.00	1.00	5.50	2.50		9.00
GR007577	33.00	57.00	1.00	1.00	10.00	4.50		4.50	YES	NO	YES	1.00	5.00	6.00	NO	YES	8.00	5.00	47.00	17.00	0.50	5.00	2.00		4.00
GR007578		51.00	6.00	0.00	7.50			5.00		NO	YES	1.00			NO		21.00	3.00	14.00	23.00	2.00	10.00	1.50	2.00	27.00
GR007578	28.00	98.00	1.00	3.00	15.00	5.00	6.00	7.00	YES	NO	NO	0.00	5.50	8.00	NO	NO	11.00	4.00	74.00	22.00	2.00	5.50	2.50	2.00	15.00
GR007578		55.00	1.00	0.00	14.00	5.00		9.00	YES	YES	NO	0.00	4.00	6.50	YES	NO	17.00	4.00	37.00	26.00	1.50	7.00	3.00		17.00
GR007579	11.00	80.00	1.00	1.00	12.00	4.00	3.00	6.50	YES	YES	NO	0.00	5.00	8.50	NO		33.00	7.00	52.00	35.00	3.00	9.00	3.00		29.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
GR007579		101.00	1.00	0.00	13.00	6.00	2.00	5.50	NO	YES	NO	0.00	4.00	8.50	NO	NO	26.00	5.50	75.00	38.00	2.00	9.00	3.00		31.00
GR007579		72.00	1.00	0.00	10.00	4.00	0.00	5.00	YES	YES	NO	0.00	2.00	5.00	NO	NO	16.00	4.00	57.00	25.00	3.00	7.00	3.00		18.00
GR007580		92.00	1.00	0.00	17.00	9.00	0.00	6.00	YES	NO	YES	2.00	2.00	2.00	NO	YES	21.00	7.00	62.00	34.00	1.50	14.80	2.30	2.00	22.00
GR007581	50.00	67.00	1.00	5.00	22.50	6.50		10.00	YES	YES			8.00	10.00	NO	NO	27.00	8.50	49.00	36.00	2.50	7.00	3.00		39.00
GR007581	26.00	76.00	1.00	1.00	16.00	4.00	0.00	10.50	YES	YES			6.00	9.50		NO	13.00	4.00	44.00	25.00	1.50	7.50	2.50		13.00
GR007581		81.00	1.00	0.00	11.00	3.00	0.00	5.00	YES	YES	NO	0.00	6.00	11.00	NO	NO	19.00	7.00	49.00	31.00	2.00	7.00	3.00		22.00
GR007582		49.00	1.00		13.00	4.00			YES	YES	NO	0.00	4.00	7.00	NO	YES	11.00	3.00	38.00	19.50	2.00	3.00	2.00		21.00
GR007582	13.00	53.00	3.00	1.00	7.00	1.50		4.00	NO	YES	NO	0.00	5.00	9.00	NO	NO	13.00	3.00	28.00	19.00	2.00	4.00	2.00		18.00
GR007583	23.00	35.00	7.00	3.00							NO	0.00	4.00	5.00	NO	NO	17.00	4.50	20.00	24.00	3.00	6.00	2.00		21.00
GR007584		60.00	1.00		12.00	6.00		6.00	NO	YES	NO	0.00	3.50	5.50	NO	NO	14.00		45.00	23.00					
GR007585	85.00	110.00	1.00	2.00	11.20	4.10	0.00	5.00	YES	NO	YES	0.50			NO	YES	17.00	5.00	50.00	16.00	2.00	11.00	1.00		16.00
GR007585	32.00	62.00	1.00	2.00	8.00	2.00		4.00	YES	YES	NO	0.00	3.00	5.00	NO	NO	19.00	7.00	24.00	24.00	2.00	6.00	2.00		22.00
GR007586	80.50	49.00	2.00	3.00	11.00	3.00		4.50	NO	YES	NO	0.00	4.00	6.00	NO	NO	14.00	5.50	37.00	21.00	2.50	5.50	2.00		15.00
GR007586		47.00	1.00	0.00	12.00	4.00	0.00	6.00	YES	YES	NO	0.00	3.00	5.00	NO	NO	15.00	5.00	32.00	24.00	2.00	5.00	2.00		21.00
GR007586		33.00	1.00	0.00	9.00	3.00	0.00	5.50	YES	NO	NO	0.00	3.00	4.00		NO	13.00	5.00	22.00	18.00	2.00	5.00	2.00		16.00
GR007586		52.00	1.00	0.00	10.00	4.00	0.00	3.00	NO	NO	NO	0.00	5.00	7.00		NO	14.00	4.00	39.00	20.00	2.00	7.00	2.00		15.00
GR007587	86.00	141.00	4.00	5.00	18.00	9.00	6.00	7.00	YES	NO	YES	2.00	5.00	5.50	NO	YES	23.00	3.00	98.00	29.00	2.00	13.00	2.00		26.00
GR007588	50.00	84.00	16.00	3.00	13.00	4.50		5.00	YES	NO	YES	1.00	3.00	4.50	NO	YES	12.00	4.50		17.00	1.00	5.00	2.00	2.00	15.00
GR007588	9.00	57.00	1.00	2.00	11.00	3.00	4.00	6.00	NO	NO	YES	0.50	4.00	8.00	NO	NO	18.00	6.00	39.00	19.50	1.00	5.00	2.00	2.00	18.00
GR007588	12.00	59.00	2.00	1.00	16.00	6.50		7.50	YES	NO	YES	0.50	4.00	5.00	NO	NO	22.00	6.00	37.00	21.00	1.00	6.00	2.00	1.00	25.00
GR007588		21.00	1.00	0.00	12.00	4.00		4.00	YES	NO	NO	0.00	4.00	7.00	NO	NO	20.50	5.50	31.00	20.00	1.50	6.00	2.00	1.00	17.00
GR007589		22.00	1.00		8.00	1.50		5.00	NO	YES	NO	0.00			NO		11.50	3.00	12.00	23.00	2.50	5.00	2.00		14.00
GR007590		36.00	4.00		12.00	5.00		4.00	YES	YES							15.00	4.00	20.00	23.50	2.50	6.50	1.50		20.00
GR007590	12.00	28.00	2.00	1.00	9.00	2.00	0.00	4.00	YES	YES							13.00	2.00	15.00	22.00	2.00	6.00	3.00		15.00
WAG.1415455	29.53	57.92	4.00	2.00	13.80			4.31		NO			6.66	9.27			15.21			18.78					
VIL009616		254.08	40.00	0.00	26.69	14.22	4.00	7.15	YES	NO	YES	1.33	1.92	4.57	NO	YES	18.45	4.62	203.58	21.50	0.38	11.58	1.86	1.00	18.00
VIL009618		99.45	6.00		5.79	1.66		2.77	YES	NO			1.76	4.38	NO	YES	2.75	4.08	96.26	8.55	0.33	6.49	1.25		4.00
12193		138.28	11.00		18.14	10.88	4.00	4.41	YES	NO	NO		2.04	6.40	NO	NO	14.25	5.91	127.19	21.64	1.10	5.93	2.38		13.00
WU 0034623	59.65	123.65	7.00	5.00	11.13	5.08	0.00	4.42	YES	YES	YES	1.22			NO	NO	12.80	5.62	60.96	23.42	0.81	5.65	2.63		14.00
WU 034622	175.25	262.88	29.00	6.00	20.52	11.03	0.00	7.31	YES	NO	YES	0.38	3.50	6.92	NO	NO	16.91	6.62	91.72	23.47	0.93	5.85	1.52		16.00
Z-000004431	91.43	128.32	1.00	2.00	12.48	6.31	4.00	5.86	YES	NO	NO				NO	NO	29.64	8.52	58.41	30.39	1.81	7.58	2.69		25.00
Z-000004431	96.69	120.41	1.00	4.00						NO	NO		4.02	8.49	YES	NO	26.80	8.07	55.32	34.10	1.62	8.24	3.23		16.00
Z-000004431		125.92	1.00	0.00	11.88	5.29	0.00	4.09	YES	NO	NO				NO	NO	19.91	5.73	30.33	25.53	1.33	8.17	2.70		16.00
Z-000162947		88.23	6.00	0.00	9.96	3.57	0.00	3.75	NO	YES	NO		2.25	5.52	YES	NO	15.39	2.53	61.56	23.96	2.97	5.13	1.74		12.00
Z-000162973		44.18	5.00	0.00	11.02	5.16	2.00	3.62		YES	YES	1.62			YES		11.87	2.96	39.37	24.51	2.32	6.77	1.89		13.00
Z-000162976		126.42	5.00	0.00	19.42		4.00	5.48	NO	YES	YES	0.91	2.58	5.59	YES	NO	10.53	4.03	88.34	19.25	1.72	6.18	2.67		10.00
Z-000163316		151.08	5.00		10.62	5.03	0.00	5.20	YES	YES	YES	0.97			YES		6.31	5.26	36.94	15.15	0.87	3.87	1.50		11.00
Z-000163394	55.34	117.85	21.00	3.00	7.09	2.25		3.52	NO	NO					NO		17.07	5.76	61.14	21.49	0.83	5.93	2.77		13.00
Z-000163566	25.68	68.60	2.00	2.00						NO	YES	0.56	2.67	5.88	NO	NO	17.78	5.38	57.99	23.91	2.36	7.86	2.62		18.00
Z-000163567		78.05	1.00	0.00	41.42	28.55	0.00	7.90	YES	NO	NO		3.38	7.44	NO		13.37	4.51	66.99	20.32					
Z-000163714	73.63	177.19	2.00		8.23	5.17	2.00	2.03	YES	NO	NO				NO	NO	24.32	7.28	157.94	27.81	1.81	7.24	2.22		15.00
Z-000163718	25.39	45.04	4.00	1.00	9.44	3.54	4.00	4.34	YES	YES	NO		2.10	3.62	YES		12.08	4.98	38.84	17.15	1.35	4.82	2.47		6.00
Z-000163719		94.32	1.00	0.00	9.67	6.27	2.00	2.70	YES	YES	NO		3.78	6.75	NO	NO	16.19	4.94	77.84	21.15	1.11	4.60	2.07		20.00
Z-000163724		138.67	36.00	0.00	11.54	6.83	6.00	4.47	YES	NO	NO		1.54	3.99	NO	NO	8.67		128.99	14.76					

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
Z-000163728	45.68	115.55	8.00	2.00						NO				5.82	NO	NO	19.62	5.46	36.11	28.85	1.74	7.32	2.08		17.00
Z-000163729	87.27	109.20	15.00	7.00	8.79	4.11	0.00	3.98	YES	NO	NO				NO	NO	13.37	4.20	61.75	20.55	3.15	6.55	2.25		11.00
Z-000163801		137.50	3.00	0.00	66.68	48.62	0.00	7.15	NO	YES	YES	1.50			NO	NO	8.68	7.13	120.64	21.98	2.11	5.80	2.99		12.00
Z-000163803	64.87	120.53	3.00	3.00	54.10	38.70	0.00	7.79	YES	YES	YES	1.1O	4.67	7.82	NO	NO	29.39	6.82	57.33	29.20	2.68	9.26	2.09		24.00
Z-000163811		93.24	1.00	0.00	18.19	7.95		6.17	NO	NO			1.86	3.60	NO	NO	12.33		46.98	15.19					
Z-000163932	24.33	76.19	10.00							YES	YES	1.23	2.93	5.48	YES	NO	21.17	5.67	44.84	22.38	1.19	5.94	1.03		10.00
Z-000163939	26.14	60.91	4.00	2.00	11.03	4.89		3.72	YES	NO	YES	0.54	2.35	4.72	NO	NO	16.03	4.61	20.09	25.83	0.91	6.61	2.11		17.00
Z-000163942	98.13	107.26	2.00	5.00	11.03	5.76	0.00	4.06	YES	NO	YES	0.78	3.95	9.31	YES	NO	11.31	4.11	73.05	18.55	1.39	3.41	1.57		7.00
Z-000163942	60.55	75.78	4.00	6.00	13.09	6.72	0.00	5.87	YES	YES	NO		2.72	5.68	NO	NO	12.46	4.09	36.71	19.88	1.71	4.75	1.93		8.00
Z-000163942	58.55	108.79	11.00	7.00	16.98	7.39	4.00	7.54	YES	YES	NO		2.26	5.58	YES		16.46	5.70		25.21	2.37	5.76	2.01		10.00
ZT-00160218	31.21	87.95	2.00	5.00	9.53	4.70	0.00	2.76	YES	NO	YES	1.26	2.46	5.30	YES	NO	15.21	3.68	73.24	27.46	1.66	7.59	2.07		12.00
ZT-00160230	18.98	48.37	5.00	1.00	19.24	11.34	0.00	3.93	YES	YES	YES	1.27			YES	NO	16.69	4.61	29.77	21.61	2.32	6.03	2.30		13.00
ZT-00160236	44.01	129.44	4.00	9.00	15.79	7.55	2.00	6.57	YES	YES	NO				YES		10.19	4.29	83.48	11.13	2.38	5.74	1.57		7.00
ZT-00160240		112.58	2.00		9.56	3.17	0.00	4.53	YES	YES	YES	0.83	3.63	6.80	YES		9.55	1.65	25.96	18.79	2.42	4.40	1.26		5.00
ZT-00160243	13.54	29.72	1.00	1.00	9.37	2.14	2.00	4.55	YES	YES	YES	0.41	2.09	3.53	YES		12.12	4.96	23.95	18.35	2.94	4.01	1.65		6.00
ZT-00160251		42.74	4.00	0.00			2.00	4.98		YES	YES	0.56	2.90	6.20	YES	NO	11.51	4.07	39.05	19.03	1.94	5.99	1.18		10.00
ZT-00160254	17.58	101.76	9.00	2.00	9.86	4.65	0.00	4.53	NO	YES	YES	0.69	3.63	5.72	NO	NO	13.59	4.58	52.91	23.16	2.23	6.01	1.54		6.00
ZT-00160259		55.12	4.00	0.00	20.54	12.58	0.00	4.11	YES	YES	NO				NO	NO	13.21	4.39	50.44	16.26	2.48	5.73	1.57		16.00
ZT-00160261		37.03	4.00	0.00	10.78	5.67	2.00	2.95	NO	YES	NO		2.74	3.18	NO	NO	10.99	3.37	32.77	18.12	1.92	4.53	1.91		5.00
ZT-00160262	47.72	76.81	9.00	5.00						YES	NO		3.64	6.99	NO	NO	11.55	6.68	59.89	17.47	1.61	4.42	1.49		12.00
ZT-00160263		53.90	1.00	0.00	16.58	9.43	0.00	5.02	YES	YES	NO				NO		15.97	6.43	29.87	28.03	2.24	5.43	2.41		11.00
ZT-00160481	68.82	127.65	6.00	3.00	11.02	2.57	0.00	4.51	NO	YES	NO	0.00	1.58	6.80	NO	YES	26.99	7.66	62.73	21.96	1.53	4.50	1.58		20.00
ZT-00160594	62.58	94.36	7.00	4.00	5.26	1.34		2.94	NO		NO	0.00			NO		20.27	4.12	38.58	14.19	0.81	3.29	1.14		23.00
ZT-00160638	93.90	188.89	18.00	10.00	16.84	3.64	1.00	6.37	NO	NO	YES	0.76	3.38	7.34	NO	NO	27.62	6.83	85.18	22.85	1.74	7.29	3.36		16.00
ZT-00160972		97.78	12.00	0.00	17.53	10.18	0.00	3.13	YES	YES	YES		2.21	5.31	NO	NO	17.67		29.94	15.48	1.79	9.06	2.58		12.00
ZT-00160973		39.05			9.79	3.73	0.00	3.68	NO	YES							19.37	4.92	15.48	15.02	1.74	7.54			18.00
ZT-00160974	25.95	36.19	3.00	2.00						NO					NO	NO	15.01	4.42	30.91	16.90	3.24	6.81	2.82		7.00
ZT-00160975		48.51	2.00	0.00	14.24	7.00	0.00	4.36	NO	YES							16.98	4.95	13.90	22.91	2.41	5.63	1.65		8.00
ZT-00160976	29.12	60.20	1.00	4.00	13.84	6.54	0.00	4.21	YES		NO		2.18	5.18	NO		14.79	3.88	53.77	18.09	5.07	5.91	1.61		11.00
ZT-00160977		82.49	2.00		24.51	14.92	0.00	4.87	YES	YES	YES	0.55	2.71	6.56			11.20	4.19	40.54	26.20	2.51	6.10	2.15		11.00
ZT-001611239		98.10	2.00	0.00	11.13	5.57	2.00	4.34	YES	NO	YES	0.90	3.09	12.95	NO	NO	17.85	6.54	69.25	23.67	0.78	6.11	2.17		13.00
ZT-00161134	38.42	61.15	20.00		9.46	5.86	4.00	3.13	YES	YES	NO		1.80	4.04	NO		7.94		52.88						
ZT-00161138	66.80	171.27	2.00	8.00	8.94	4.52	2.00	4.36	YES	NO	NO		2.71	5.31	YES	NO	19.79	5.27	151.50	21.39	1.53	5.22	2.26		9.00
ZT-00161139		135.39	5.00	0.00	10.49	6.23	0.00	3.98	YES	NO	NO		3.13	5.45	NO	NO	18.56	5.72	117.82	23.88	1.41	4.80	2.15		11.00
ZT-00161142	29.14	81.21	12.00	1.00	11.58	5.95	4.00	2.90	YES	NO	NO		2.13	4.32	NO		15.52	6.69	70.05	27.32	1.59	5.92	1.81		14.00
ZT-00161143	42.14	101.58	12.00	5.00						NO	NO		1.91	5.04	NO		16.87	5.72	91.04	22.13	1.17	6.71	1.83		17.00
ZT-00161144	52.39	137.88	2.00	8.00	10.45	4.86	4.00	3.61	YES	YES	YES	0.61	3.25	7.49	NO	NO	17.30	6.51	120.92	20.88	1.42	3.68	1.87		5.00
ZT-00161219	41.92	130.32	2.00	5.00	35.29	21.87	0.00	6.10	YES	NO	YES	0.81	4.88	8.36	YES	NO	24.06	7.94	115.67	26.11	1.34	7.56	2.94		22.00
ZT-00161220		112.66	5.00	0.00	39.51	28.99	0.00	5.37	YES	YES	YES	0.98	7.11	10.56	NO	NO	21.50	7.54	97.17	28.48	1.34	8.21	3.10		25.00
ZT-00161222	32.25	74.86	2.00	1.00	17.92	10.12	0.00	2.92	YES	NO	NO		5.41	10.90	YES	NO	14.62	4.90	52.98	19.01	1.65	4.84	1.50		7.00
ZT-00161223	33.00	88.78	1.00	1.00	34.93	19.54	0.00	7.11	YES	NO	YES	0.84	2.69	7.02	NO	NO	15.99	4.52	62.62	21.74	1.43	6.78	2.16		18.00
ZT-00161227	18.56	47.64	1.00	1.00	10.66	3.82	0.00	4.31	YES	YES	NO				NO	NO	11.31	2.80	43.99	20.60	1.66	6.22	2.18		10.00
ZT-00161232	61.88	116.17	2.00	1.00	22.56	10.26	0.00	7.85	YES	NO	NO		3.22	9.77	NO	NO	15.09	6.81	77.59	13.20	1.00	5.57	1.97		12.00
ZT-00161236	96.95	130.35	12.00	5.00	19.67	10.10		5.87	YES	YES	NO				NO		18.45	7.21	39.51	26.91	1.32	6.62	2.40		26.00

Table A.4 – continued

Voucher code	LoTS	LoTF	NoTF	NoTS	LoFB	LoPFB	NoDFB	LaFB	PDFB	FBRo	AuFC	LoAu	LoFC	LaFC	FCAm	FCiOp	LoGF	LoPdi	LoPdo	LaGF	LoSt	LoSi	LaSi	NoGr	NoFr
ZT-00161237	43.56	64.58	1.00	4.00			4.00	3.98	YES	YES	YES	0.46	2.01	4.21	YES		9.64	4.42	30.59	16.06	0.47	3.76	1.86		7.00
ZT-00161238		111.08	22.00	0.00						NO	YES				NO	NO	35.98	6.74		24.70	1.10	7.43	3.45		11.00
ZT-00161240	45.47	146.81	7.00	6.00	31.33	15.33	0.00	9.35	NO	YES	NO		2.99	8.10	YES	NO	18.50	4.76	135.24	19.98	0.52	6.75	2.02		18.00
ZT-00161295		70.40	4.00	0.00						YES							22.28	4.34	40.30	20.26	2.09	6.42	2.34		18.00
ZT-00161296		142.37	1.00	0.00	38.65	23.66	0.00	6.56	YES	YES	YES	0.79	1.49	5.92	NO	NO	35.66	4.73	102.29	23.54	1.90	7.24	3.31		21.00
ZT-00161364	111.78	145.41	6.00	4.00	17.17	6.16		7.63	NO	NO							14.27	5.16	43.86	24.28	1.09	6.05	2.56		15.00
ZT-00161371	66.96	98.67	3.00	3.00	10.18	3.89	3.00	5.14	YES	NO	YES	0.97			NO	NO	13.78	6.40	51.38	18.39	1.55	4.03	1.69		13.00
ZT-00161378	36.69	79.40	2.00	2.00	13.95	3.73	1.00	5.42	NO	YES	YES	0.52			NO	NO	21.54	8.64	45.76	32.42	1.53	8.25	2.66		27.00
ZT-00161389	195.81	263.14	5.00	22.00	13.38	6.10	1.00	5.40	YES	NO	YES	1.08	4.03	8.59	NO	NO	23.38	5.04	122.16	26.50		5.43	2.49		26.00
ZT-00161393	69.89	91.84	8.00	2.00	8.72	2.61		4.02	NO	NO	NO	0.00	4.33	11.33	NO	NO	25.07	5.86	39.81	24.45	1.15	7.45	2.90		25.00
ZT-00161400	151.93	202.37	5.00	11.00	19.03	8.63	0.00	7.22	YES	NO	NO	0.00	2.96	5.39	NO	NO	14.07	6.74	64.78	24.45	0.94	5.37	1.95		22.00
ZT-00161401	44.58	62.22	2.00	3.00	7.20	1.77	0.00	5.80	NO	NO	NO	0.00			NO		14.41	4.84	33.90	21.62	1.52	5.34	1.93		15.00
ZT-00171530	46.28	93.78	11.00	1.00	13.70	5.56	0.00	6.69	NO	YES	YES	1.42	4.02	6.51	NO		16.56	5.94	60.03	24.61	1.26	7.06	3.53		14.00

B Annexes du chapitre 2

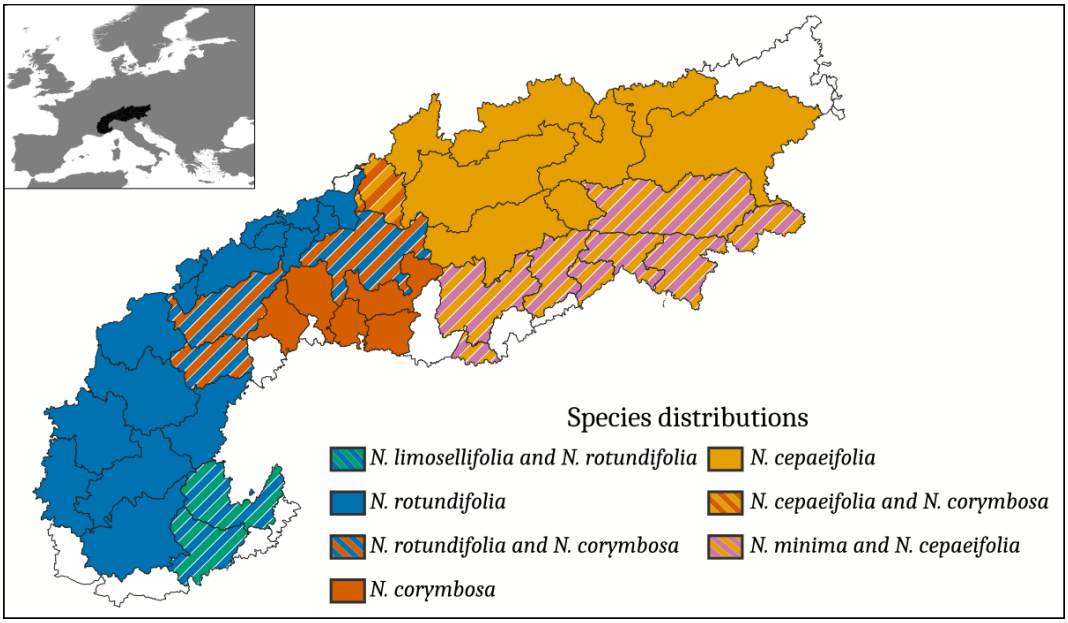


FIGURE B.1 – Estimated distribution of the species studied. The five species are shown in colour on the map. If only one species occurs in the administrative region, only one colour is shown; if two species occur in the same region, the two colours are hatched.

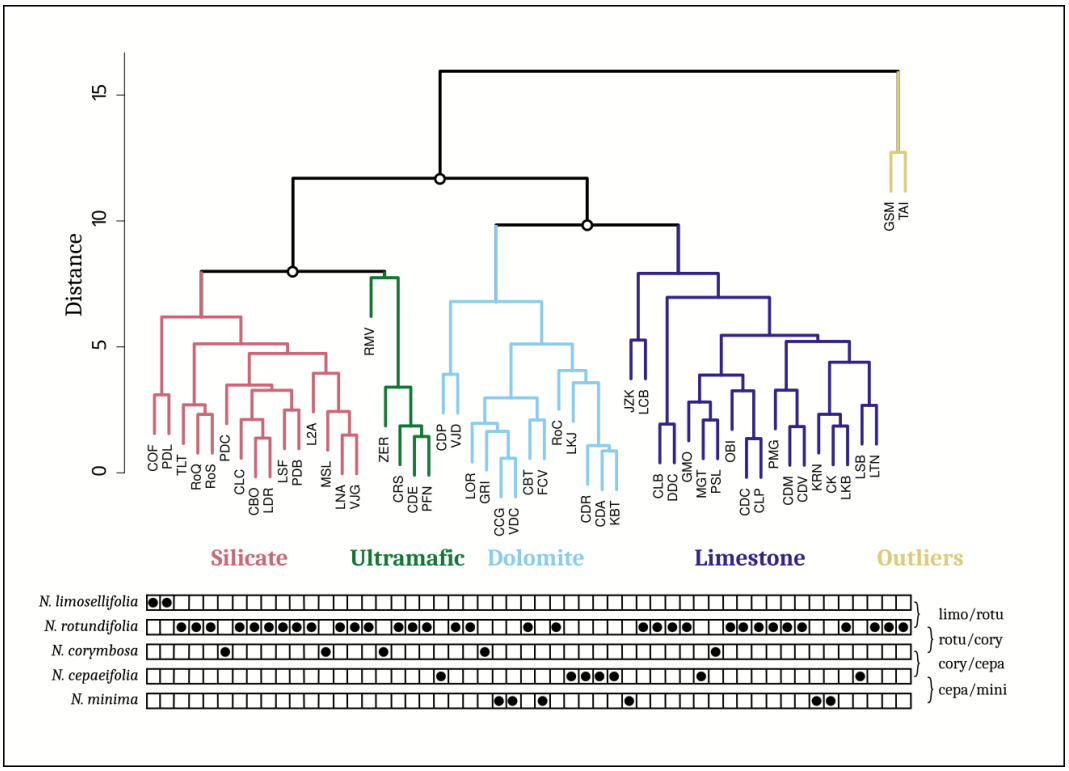


FIGURE B.2 – Dendrogram showing the clustering of all 53 substrates based on all variables. The five main substrate groups are highlighted with colours. The white dots on the dendrogram highlight the three pairs of substrates compared in this study. The scale on the left indicates the absolute distance values between sites. The bottom panel shows which Noccaea species grows in each site.

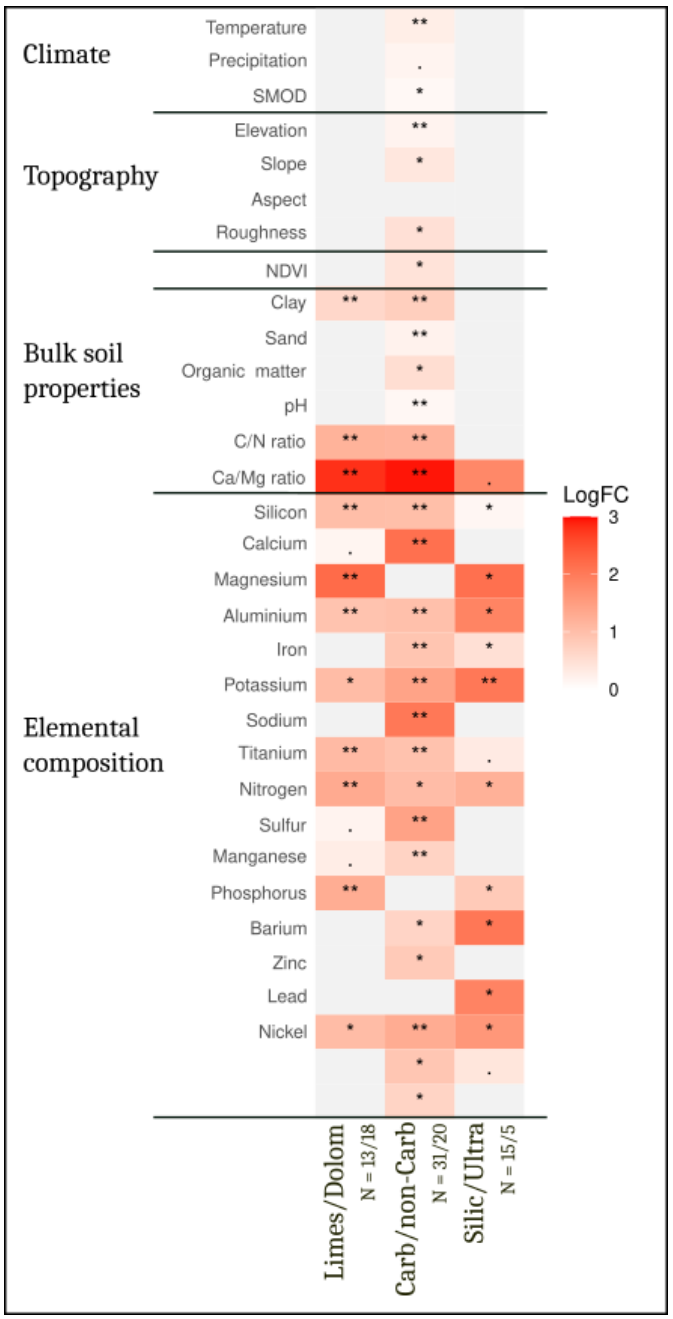


FIGURE B.3 – Substrate variables comparisons. The three columns show comparisons among substrate classes (limestone/dolomite ; carbonates/non-carbonates ; silicates/ultramafic). Each line presents results for a different variable. Colour corresponds to the scale of difference, calculated as the logFC. Variables within elemental composition are listed in descending order. Only comparisons with a Wilcox test p-value < 0.1 are shown. The p-values and the logFC are depicted on the figure for each comparison. Significance levels : **=p < .01, *=p < .05 and .=0.1 > p > .05

Table B.1 – Sampling information for substrate, climate and topography. The columns include : site code ; species names ; localities ; geographic coordinates (latitude, longitude) ; elevation (m a.s.l.) ; slope (%) ; aspect (°) ; roughness ; temperature (mean temperature of the growing season, from June to August, in °C) ; precipitation (sum of the precipitation of the growing season, from June to August, in mm) ; SMOD (Snow melt-out date, in days) ; NDVI.

POP	Species name	Place	lat	long	Elevation	Slope	Aspect	Roughness	Temp	Precip	Smod	Ndvi
RMV	*N. rotundifolia*	Ristolas Mont Viso	44.7098	7.0600	2719	31.9	283.5	38	7.0	341.9	165.7	0.2196
MSL	*N. corymbosa*	Monte Sellerina	46.0567	10.1489	2476	33.2	129.4	46	7.8	598.2	153.1	0.3159
ZER	*N. corymbosa*	Zermatt	45.9673	7.7242	2947	11.5	348.7	12	3.1	480.8	192.7	0.0473
RoQ	*N. rotundifolia*	Rochemolles (quartz)	45.1337	6.8463	2994	4.5	39.8	5	5.9	388.3	201.7	0.0612
PFN	*N. rotundifolia*	Pic de la Farnéiréta	44.6569	6.9400	2741	17.5	11.0	19	6.8	347.3	182.6	0.1135
CDE	*N. rotundifolia*	Col des Evettes	45.3656	7.0999	2592	31.0	27.2	40	6.8	473.7	172.6	0.2283
RoC	*N. rotundifolia*	Rochemolles (calcareous)	45.1219	6.8195	2595	26.4	356.0	26	8.1	335.9	161.8	0.1619
CDR	*N. cepaeifolia*	Cima delle rosetta	46.2643	11.8346	2603	30.5	82.7	33	6.4	557.1	207.5	0.1108
CRS	*N. rotundifolia*	Chamrousse	45.1260	5.9101	2174	14.6	254.4	15	9.8	449.3	143.9	0.3455
TAI	*N. rotundifolia*	Taillefer	45.0408	5.9214	2731	11.6	311.1	14	6.7	472.0	173.4	0.2034
VJD	*N. rotundifolia*	Vaujany (dolomite)	45.1280	6.1118	2714	7.7	315.0	9	6.3	446.0	178.3	0.2230
RoS	*N. rotundifolia*	Rochemolles (schistose)	45.1328	6.8464	3005	6.0	25.3	7	5.8	386.1	221.6	0.0583
CDA	*N. cepaeifolia*	Creta di Aip	46.5677	13.2073	1980	40.8	228.8	60	10.2	623.0	138.4	0.2140
LKJ	*N. cepaeifolia*	Luknja	46.3881	13.8164	1744	27.2	52.9	36	11.2	718.1	169.7	0.5061
GSM	*N. rotundifolia*	Grun de Saint-Maurice	44.8194	6.0381	1855	23.8	264.8	25	11.7	306.6	124.3	0.6793
VJG	*N. rotundifolia*	Vaujany (schistose)	45.1318	6.1140	2687	12.1	280.8	13	6.5	446.0	187.7	0.1438
CLP	*N. rotundifolia*	Col la Pierre	44.3224	6.4587	2462	31.8	326.2	43	9.2	365.6	153.4	0.1610
LNA	*N. rotundifolia*	Le nid d'aigle	45.8576	6.7993	2381	31.8	263.0	34	7.3	612.9	167.3	0.3096
LDR	*N. rotundifolia*	Lac de Roure, Haute Ubaye	44.5536	6.8878	2647	19.8	317.2	26	7.6	330.9	156.0	0.1541
KBT	*N. cepaeifolia*	Kerschbaumer Törl	46.7631	12.7899	2233	52.8	16.1	81	8.7	527.7	142.9	0.3704
LSF	*N. rotundifolia*	Lac sans fond, Saint bernard	45.6793	6.8500	2460	6.3	108.4	7	7.0	588.7	190.0	0.3363
PMG	*N. rotundifolia*	Pic du Mas de la Grave	45.1205	6.2462	2983	9.5	8.6	11	4.8	455.7	163.8	0.0936
CDP	*N. cepaeifolia*	Cave del Predil	46.4434	13.5648	1118	30.3	179.5	31	14.8	636.9	65.0	0.7210
COF	*N. limosellifolia*	Cime ouest de fenestre	44.1126	7.3533	2440	26.0	254.5	30	9.5	329.5	146.1	0.4286
TLT	*N. rotundifolia*	Tête de la Toura	44.9839	6.1817	2861	14.4	321.3	17	5.8	383.3	175.6	0.1239
CDV	*N. rotundifolia*	Col de Vars	44.5330	6.6913	2303	21.1	93.7	22	10.0	331.5	138.5	0.2136
CDM	*N. rotundifolia*	Col des Martinés	46.2047	7.0653	2342	43.5	306.9	67	8.2	466.5	168.3	0.4223
CDC	*N. rotundifolia*	Col de crousette	44.1491	6.9513	2487	23.3	287.6	28	9.1	321.8	151.0	0.1730
LOR	*N. rotundifolia*	Lac d'Orrenaye	44.4306	6.9195	2490	35.5	38.2	50	8.9	315.8	157.0	0.1072
CBO	*N. rotundifolia*	Cime de la Bonette	44.3216	6.8072	2829	10.8	42.9	13	7.2	354.8	151.3	0.1683
PDB	*N. rotundifolia*	Pas de la Beccia	45.2457	6.8836	2683	26.2	22.1	32	7.1	336.5	183.9	0.1743
VDC	*N. minima*	Valon del Cavai	45.7365	11.1212	1643	23.2	335.2	30	12.9	370.9	135.0	0.4199

Table B.1 – continued

POP	Species name	Place	lat	long	Elevation	Slope	Aspect	Roughness	Temp	Precip	Smod	Ndvi
CCG	*N. minima*	Cima Carega	45.7267	11.1211	2153	18.4	318.7	24	10.2	384.9	161.4	0.3391
OBI	*N. rotundifolia*	Obiou	44.7743	5.8454	2449	20.6	17.0	24	8.8	300.8	149.3	0.3444
L2A	*N. rotundifolia*	Les deux Alpes	45.0974	6.1058	2310	26.0	121.6	33	8.7	431.8	139.3	0.2941
GRI	*N. corymbosa*	Grigna septentrionale	45.9569	9.3840	2164	29.6	28.4	38	10.6	691.9	162.3	0.3076
FCV	*N. minima*	Forcella vallon	46.1183	11.8616	1769	42.9	323.7	63	11.5	619.8	139.0	0.6543
PDC	*N. corymbosa*	Pizzo di Claro	46.2970	9.0524	2504	36.4	273.5	40	7.8	679.0	177.1	0.2445
CLC	*N. rotundifolia*	Clot la cime	44.8167	6.7223	2703	12.0	29.6	15	8.2	315.7	156.5	0.2988
CBT	*N. rotundifolia*	Mont Charberton	44.9645	6.7519	3085	34.8	88.8	38	5.3	317.0	160.7	0.0707
GMO	*N. rotundifolia*	Grande moucherolles	45.0048	5.5577	1968	23.8	330.8	31	11.0	337.0	145.2	0.2759
PSL	*N. corymbosa*	Pressolana	45.9533	10.0588	2136	47.7	176.1	58	9.5	614.1	150.2	0.4326
LTN	*N. rotundifolia*	La Tournette	45.8278	6.2865	2289	23.6	54.3	30	8.6	456.2	177.3	0.2781
PDL	*N. limosellifolia*	Passo della Lausa	44.2936	6.9633	2835	29.0	218.4	40	7.1	335.3	155.8	0.2276
MGT	*N. cepaeifolia*	Mangart	46.4453	13.6492	2137	23.1	273.4	24	9.2	688.4	158.0	0.5016
LKB	*N. rotundifolia*	Leukerbad	46.4054	7.6113	2229	12.7	110.9	15	8.4	637.1	171.2	0.5927
CLB	*N. rotundifolia*	Colombier	45.6452	6.1176	1947	33.9	318.6	48	11.0	403.9	135.5	0.5714
KRN	*N. minima*	Krn	46.2640	13.6669	2084	26.4	319.1	36	9.7	712.9	146.2	0.4761
LSB	*N. cepaeifolia*	Loferer Steinberge	47.5521	12.6429	2073	37.6	142.9	57	8.7	906.8	169.8	0.1743
CK	*N. minima*	Ceska Koca	46.3687	14.5332	1591	25.1	39.8	33	12.6	593.3	168.6	0.2447
DDC	*N. rotundifolia*	Dent de Crolles	45.3083	5.8553	1985	54.7	139.3	99	11.3	479.6	99.2	0.3238
JZK	*N. minima*	Jezerska Kocna	46.3602	14.5234	2338	41.3	355.1	49	8.2	577.6	164.8	0.1738
LCB	*N. rotundifolia*	Les cornettes de Bise	46.3331	6.7961	2219	10.0	45.0	13	8.3	690.4	139.8	0.6744

Table B.2 – Sampling information for substrate, climate and topography. The columns include : site code ; species names ; localities ; geographic coordinates (latitude, longitude) ; structure (clay, limon and sand, in %) ; bioavailable iron (ppm) ; organic matter (%) ; pH ; ratio C/N (C, N, in %) ; XRF (Na, Mg, Al, Si, P, SO, K, Ca, Ti, Mn, Fe, in % ; Ni, Cu, Zn, Ba, Pb, in ppm) ; ratio Ca/Mg. The red values correspond to values exceeding the calibration range, thus modified to the calibration range plus 20%. The yellow values correspond to values that fell below the detection limit, thus modified to the detection limit for percentage variables and to half of the minimum detection for ppm variables.

POP	Clay	Limon	Sand	Bio-Fe	O.M.	pH	N	C	Na	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Ba	Pb
RMV	0.1	3.5	96.4	9.954	0.547	6.68	0.001	0.262	3.054	9.728	8.040	48.760	0.124	0.001	0.407	7.790	1.194	0.206	12.370	189.0	55.0	111.0	93.0	1.0
MSL	3.3	12.1	84.6	26.382	0.855	6.27	0.028	0.203	0.922	1.038	16.270	60.680	0.107	0.001	5.455	0.350	0.631	0.284	10.470	16.0	6.0	42.0	134.0	0.5
ZER	2.8	22.3	74.9	64.130	0.589	8.55	0.037	1.254	1.181	22.863	2.330	46.710	0.053	0.001	0.786	8.060	0.554	0.176	9.020	289.2	43.0	104.0	140.0	0.5
RoQ	3.6	20.2	76.2	40.381	0.623	6.46	0.039	0.529	0.561	2.268	13.250	62.460	0.085	0.143	4.990	0.820	0.566	0.076	3.740	26.0	0.5	81.0	507.0	29.0
PFN	6.7	19	74.3	33.537	1.348	7.06	0.042	0.498	0.532	26.160	0.001	44.420	0.051	0.021	0.626	1.000	0.300	0.202	12.380	289.2	71.0	150.0	60.0	18.0
CDE	4.6	20.6	74.8	43.054	1.254	6.67	0.049	0.529	0.956	25.983	0.580	48.420	0.078	0.023	0.927	1.900	0.491	0.289	12.910	289.2	93.0	152.0	88.0	24.0
RoC	3.1	53	43.9	13.651	0.416	8.29	0.057	15.789	0.105	14.877	1.910	9.705	0.024	0.064	0.312	32.130	0.108	0.092	2.132	5.0	19.0	72.0	117.0	23.0
CDR	2.3	21	76.7	14.914	0.922	8.35	0.061	13.214	0.088	19.489	1.320	4.688	0.022	0.040	0.163	30.070	0.086	0.046	1.295	3.0	16.0	58.0	94.0	16.0
CRS	4.1	18.9	77	59.029	2.280	6.91	0.061	0.830	0.421	26.160	0.001	42.300	0.030	0.014	0.001	1.560	0.259	0.250	15.130	289.2	75.0	137.0	3.5	0.5
TAI	4.4	25.7	69.9	142.587	1.621	7.85	0.063	2.153	0.274	4.387	8.750	39.060	0.161	0.719	4.327	3.660	0.584	1.410	19.800	63.0	644.0	2400.0	4920.0	281.0
VJD	4.3	56.6	39.1	65.208	0.900	8.46	0.063	12.867	0.121	15.903	2.213	14.576	0.027	1.051	0.729	22.190	0.158	0.264	7.795	33.0	55.0	174.0	1230.0	83.0
RoS	1.6	19.8	78.6	29.346	0.673	8.11	0.066	1.462	0.449	2.353	14.950	61.900	0.058	0.177	5.937	0.840	0.569	0.032	3.780	24.0	0.5	70.0	623.0	20.0
CDA	1.9	12.1	86	5.576	0.890	8.47	0.071	13.325	0.072	15.784	1.767	4.565	0.023	0.047	0.258	32.900	0.089	0.046	2.003	3.0	16.0	75.0	92.0	11.0
LKJ				2.388		6.66	0.072	12.931	0.009	5.376	0.777	3.171	0.021	0.048	0.096	47.020	0.059	0.006	0.295	1.0	0.5	51.0	14.0	0.5
GSM	3	12.2	84.8	45.972	1.664	6.7	0.074	0.791	0.274	2.433	8.960	51.750	0.137	1.104	4.762	0.910	0.359	0.163	3.800	35.0	78.0	2400.0	4920.0	3648.0
VJG	0.7	6.2	93.1	23.616	1.086	6.15	0.079	1.137	1.506	2.407	12.340	52.900	0.166	0.018	4.095	0.570	0.762	0.122	7.690	37.0	27.0	145.0	799.0	23.0
CLP	7.5	14.3	78.2	30.423	1.099	8.5	0.084	9.276	0.096	0.728	6.332	33.988	0.082	0.068	1.409	37.350	0.346	0.034	1.798	23.0	15.0	46.0	125.0	28.0
LNA	1.5	9	89.5	54.548	1.221	6.02	0.085	1.179	1.431	3.147	13.380	53.080	0.161	0.033	4.204	1.090	0.837	0.157	9.700	52.0	56.0	276.0	655.0	57.0
LDR	6.1	13.9	80	27.157	1.179	8.35	0.086	2.123	1.185	3.252	21.264	49.630	0.121	0.002	3.217	12.350	0.810	0.161	7.420	70.0	64.0	131.0	676.0	22.0
KBT	0.6	14	85.4	11.400	0.764	8.39	0.089	17.712	0.088	19.559	0.801	2.498	0.017	0.045	0.070	30.050	0.045	0.008	0.440	2.0	17.0	46.0	81.0	10.0
LSF	2.4	14	83.6	60.686	0.670	8.47	0.092	3.939	0.968	1.516	16.143	44.326	0.145	0.108	2.040	15.000	0.698	0.081	7.209	79.0	43.0	123.0	308.0	54.0
PMG	13.5	21.6	64.9	32.773	0.774	7.83	0.092	9.017	0.480	2.657	9.664	51.750	0.183	0.455	1.803	22.800	0.490	0.067	2.824	93.0	40.0	82.0	136.0	58.0
CDP	9.5	21.3	69.2	44.975	2.276	7.61	0.100	12.296	0.817	14.641	1.392	5.014	0.035	1.104	0.207	23.300	0.062	0.035	5.473	32.0	36.0	174.0	1230.0	91.2
COF	2.6	9.1	88.3	54.897	2.462	6.39	0.104	1.129	1.436	3.851	9.770	49.360	0.221	0.099	3.248	1.240	0.956	0.256	10.370	76.0	70.0	1529.0	559.0	135.0
TLT	1.4	4.6	94	12.158	0.736	7.17	0.105	1.287	0.913	2.240	9.900	57.840	0.101	0.041	6.306	0.480	0.349	0.232	2.180	15.0	0.5	82.0	815.0	48.0
CDV	8.9	28.7	62.4	44.470	1.385	8.52	0.107	6.111	0.551	1.037	10.696	53.033	0.120	0.094	2.040	19.940	0.567	0.058	3.584	41.0	40.0	78.0	196.0	62.0
CDM	6.4	21	72.6	47.012	0.931	8.73	0.109	7.995	0.252	1.526	8.365	34.478	0.111	0.085	1.738	31.100	0.491	0.058	4.669	55.0	26.0	75.0	228.0	33.0
CDC	6.1	20.5	73.4	28.676	1.082	8.56	0.120	11.229	0.050	0.947	3.721	23.814	0.142	0.072	0.711	43.870	0.283	0.054	2.611	26.0	8.0	54.0	183.0	10.0
LOR	7	30	63	10.259	1.109	8.48	0.123	13.815	0.102	14.797	4.247	16.807	0.050	0.055	1.277	28.490	0.232	0.035	3.348	17.0	21.0	77.0	109.0	28.0
CBO	5.9	13.9	80.2	26.283	1.759	8.59	0.124	1.191	0.985	2.824	16.510	55.510	0.096	0.001	4.056	4.920	0.837	0.127	7.280	61.0	47.0	136.0	406.0	16.0
PDB	3.5	10.4	86.1	78.806	1.574	8.22	0.126	1.564	1.082	2.646	21.264	47.960	0.113	0.018	4.413	7.060	1.045	0.109	9.390	75.0	55.0	180.0	619.0	39.0
VDC				24.290	2.417	7.96	0.127	14.186	0.082	16.664	1.480	4.911	0.033	0.099	0.144	29.850	0.105	0.031	1.970	7.0	20.0	126.0	108.0	17.0
CCG				33.634	2.072	7.96	0.131	14.587	0.080	16.269	2.192	6.775	0.053	0.125	0.199	30.330	0.137	0.038	2.534	12.0	18.0	77.0	83.0	15.0
OBI	9.6	15.9	74.5	3.530	1.109	8.64	0.138	8.094	0.026	0.737	2.628	42.518	0.295	0.188	0.405	42.560	0.205	0.014	0.312	48.0	12.0	29.0	7.0	38.0
L2A	3.3	9.1	87.6	24.544	1.481	6.6	0.145	2.080	1.672	2.420	11.470	52.470	0.351	0.056	4.564	0.770	0.910	0.182	7.480	47.0	19.0	158.0	1300.0	64.0
GRI				13.008	1.982	8.29	0.151	18.528	0.107	15.234	3.343	10.698	0.062	0.087	0.387	29.460	0.180	0.264	4.406	20.0	22.0	147.0	124.0	29.0
FCV				52.883	3.062	7.99	0.187	16.837	0.104	12.844	3.178	19.921	0.093	0.181	0.454	28.460	0.184	0.041	2.113	13.0	25.0	117.0	97.0	48.0
PDC	2.7	11.9	85.4	66.697	2.496	7.24	0.202	4.297	1.269	3.579	9.710	43.520	0.171	0.170	2.171	11.550	0.744	0.212	6.820	59.0	26.0	188.0	507.0	65.0

Table B.2 – continued

POP	Clay	Limon	Sand	Bio-Fe	O.M.	pH	N	C	Na	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Ti	Mn	Fe	Ni	Cu	Zn	Ba	Pb
CLC	4.6	10.7	84.7	14.246	1.865	7.62	0.232	2.335	1.194	2.835	15.800	54.320	0.123	0.001	4.020	0.920	0.925	0.265	9.050	90.0	91.0	177.0	530.0	27.0
CBT				24.784	3.484	8.37	0.273	17.483	0.095	9.709	4.370	17.030	0.110	0.391	0.637	28.670	0.255	0.104	4.969	38.0	30.0	174.0	1021.0	91.2
GMO	12.3	38.5	49.2	3.180	2.141	8.43	0.278	14.340	0.006	0.841	2.500	10.496	0.090	0.145	0.345	48.330	0.206	0.041	1.993	6.0	1.0	62.0	66.0	2.0
PSL				3.467	2.049	8.22	0.317	18.886	0.005	0.767	2.237	8.641	0.077	0.135	0.334	48.640	0.176	0.153	1.890	6.0	0.5	122.0	88.0	1.0
LTN	12.6	28.2	59.2	4.208	3.149	8.23	0.410	13.125																
PDL	6.4	20.1	73.5	46.742	2.724	6.03	0.420	5.076	0.823	2.863	12.880	49.740	0.290	0.175	4.304	0.510	0.997	0.268	11.380	86.0	173.0	1033.0	532.0	267.0
MGT	11.1	14	74.9	2.873	2.671	8.01	0.486	12.619	0.014	0.839	2.495	10.125	0.130	0.162	0.462	44.980	0.242	0.264	2.730	13.0	5.0	67.0	133.0	0.5
LKB				11.104	4.208	8.26	0.530	14.476	0.080	1.408	4.590	21.181	0.128	0.209	0.916	37.840	0.378	0.126	5.740	30.0	13.0	174.0	134.0	41.0
CLB	9.8	46.5	43.7	4.316	4.790	8.04	0.591	18.613	0.011	0.429	2.035	8.630	0.075	0.231	0.294	46.480	0.180	0.036	1.866	5.0	0.5	68.0	30.0	1.0
KRN						7.98	0.630	13.324	0.066	1.406	6.112	20.858	0.226	0.277	1.188	34.950	0.495	0.145	6.409	69.0	25.0	174.0	165.0	73.0
LSB	16.7	35	48.3	4.428	3.753	8.24	0.631	16.840	0.060	3.771	4.725	14.899	0.140	0.228	0.888	37.110	0.368	0.087	3.940	21.0	14.0	163.0	106.0	31.0
CK				10.285		8.07	0.666	15.246	0.050	1.664	4.180	14.926	0.123	0.274	0.535	40.020	0.355	0.070	3.588	20.0	11.0	174.0	117.0	52.0
DDC	12.8	33.6	53.6	3.807	5.420	8.11	0.822	19.627	0.036	0.387	2.727	14.248	0.146	0.318	0.415	42.270	0.265	0.097	2.906	10.0	6.0	69.0	101.0	7.0
JZK						7.92	0.882	10.446	0.204	1.513	12.861	33.328	0.293	0.327	2.040	18.590	0.900	0.159	11.594	115.0	52.0	174.0	324.0	91.2
LCB				13.867	8.859	7.83	0.923	16.424	0.180	1.288	9.137	32.973	0.354	0.380	2.040	23.550	0.511	0.243	6.230	89.0	39.0	174.0	391.0	60.0

Table B.3 – Comparisons of variables by species pairs. The columns show the variables, grouped by main category (climate, topography, bulk soil properties and elemental composition). The rows are organised by species pairs. For each comparison, the first and second lines give the mean and standard deviation of the variables for the first and second species. The third row gives the Wilcoxon's test p-values for the logarithm values. The fourth row gives the mean value difference between the two species in percentage. The units are given in brackets for each variable. Comparison results are only shown for p-values < 0.1. Results are shown in bold when p-value < 0.5.

	Climate	**Topography**		**Bulk soil properties**	
Variables	Precipitation	Slope	Aspect	pH water	C/N_ratio
Units	(mm)	(%)	(°)		
N. limosellifolia (N =2)				**6.21 ± 0.255**	
N. rotundifolia (N =33)				**7.79 ± 0.826**	
Difference (p.val of log values)				**0.036**	
Difference (ratio of values)				**25.44%**	
N. rotundifolia (N =33)	**413 ± 101**	21.6 ± 11.8			
N. corymbosa (N =5)	**613 ± 84**	31.7 ± 13.1			
Difference (p.val of log values)	**0.0019**	0.0928			
Difference (ratio of values)	**32.63%**	31.86%			
N. corymbosa (N =5)					48.9 ± 45.5
N. cepaeifolia (N = 7)					137 ± 80.9
Difference (p.val of log values)					0.0732
Difference (ratio of values)					180.16%
N. cepaeifolia (N = 7)			**139 ± 94.4**		**137 ± 80.9**
N. minima (N = 6)			**282 ± 119**		**61.5 ± 47.8**
Difference (p.val of log values)			**0.035**		**0.035**
Difference (ratio of values)			**50.71%**		**55.11%**

Table B.4 – Comparisons of variables by species pairs. The columns show the variables, grouped by main category (climate, topography, bulk soil properties and elemental composition). The rows are organised by species pairs. For each comparison, the first and second lines give the mean and standard deviation of the variables for the first and second species. The third row gives the Wilcoxon's test p-values for the logarithm values. The fourth row gives the mean value difference between the two species in percentage. The units are given in brackets for each variable. Comparison results are only shown for p-values < 0.1. Results are shown in bold when p-value < 0.5.

					Elemental composition							
Variables	SiO2	Al2O3	Fe2O3	K2O	TiO2	N	MnO	P2O5	Zn	Pb	Cu	Bioavailable Iron
Units	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(ppm)	(ppm)	(ppm)	(ppm)
N. limosellifolia (N =2)					**0.976 ± 0.029**		0.262 ± 0.00841	0.256 ± 0.0488	**1280 ± 351**	**201 ± 9.33**	122 ± 72.8	
N. rotundifolia (N =33)					**0.504 ± 0.282**		0.168 ± 0.237	0.126 ± 0.0785	**260 ± 555**	**153 ± 629**	54.2 ± 109	
Difference (p.val of log values)					**0.0428**		0.0538	0.0596	**0.0427**	**0.0428**	0.0696	
Difference (ratio of values)					**93.65%**		55.95%	103.17%	**392.31%**	**31.37%**	125.09%	
N. rotundifolia (N =33)							**0.218 ± 0.0558**					
N. corymbosa (N =5)							**0.168 ± 0.237**					
Difference (p.val of log values)							**0.0494**					
Difference (ratio of values)							**29.76%**					
N. corymbosa (N =5)	**34 ± 23.2**	**6.78 ± 6.14**	**6.52 ± 3.46**	**1.83 ± 2.16**	**0.457 ± 0.264**		**0.218 ± 0.0558**					
N. cepaeifolia (N = 7)	**6.42 ± 4.47**	**1.9 ± 1.38**	**2.31 ± 1.89**	**0.306 ± 0.287**	**0.136 ± 0.122**		**0.0702 ± 0.0897**					
Difference (p.val of log values)	**0.0177**	**0.048**	**0.048**	**0.048**	**0.0303**		**0.0281**					
Difference (ratio of values)	**429.60%**	**256.84%**	**182.25%**	**498.04%**	**236.03%**		**210.54%**					
N. cepaeifolia (N = 7)	**6.42 ± 4.47**	1.9 ± 1.38			0.136 ± 0.122	0.22 ± 0.24			90.6 ± 54.2	22.9 ± 31.9	14.9 ± 11.2	12.4 ± 15.1
N. minima (N = 6)	**16.8 ± 10.4**	5 ± 4.18			0.363 ± 0.302	0.44 ± 0.33			140 ± 40.4	49.4 ± 30.2	25.2 ± 14.1	30.3 ± 13.8
Difference (p.val of log values)	**0.0221**	0.0513			0.0513	0.0513			0.0597	0.0856	0.0995	0.0535
Difference (ratio of values)	**161.68%**	163.16%			166.91%	50.00%			54.53%	115.72%	40.87%	144.35%

C Annexes du chapitre 3

Table C.1 – Individual fitness from the reciprocal transplant experiment. The code-ind is composed of the seed code, the soil code and the replicate number. The number of flowers per individual was recorded on 27 May 2025. See the main text for the calculations of germination, survival and fitness. The lithology specifies the three lithological classes.

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
CBT-CBT1	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT10	36	0.08	0.913	2.520	carbonate
CBT-CBT11	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT12	12	0.08	0.913	0.840	carbonate
CBT-CBT13	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT14	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT15	7	0.08	0.913	0.490	carbonate
CBT-CBT16	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT17	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT18	13	0.08	0.913	0.910	carbonate
CBT-CBT19	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT2	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT20	29	0.08	0.913	2.030	carbonate
CBT-CBT21	42	0.08	0.913	2.940	carbonate
CBT-CBT23	7	0.08	0.913	0.490	carbonate
CBT-CBT3	19	0.08	0.913	1.330	carbonate
CBT-CBT5	19	0.08	0.913	1.330	carbonate
CBT-CBT6	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT7	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CBT8	70	0.08	0.913	4.900	carbonate
CBT-CBT9	0	0.08	0.913	0.000	carbonate
CBT-CRS16	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS17	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS18	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS2	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS22	34	0.12	0.409	1.669	ophiolite
CBT-CRS4	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS6	33	0.12	0.409	1.620	ophiolite
CBT-CRS8	0	0.12	0.409	0.000	ophiolite
CBT-CRS9	27	0.12	0.409	1.325	ophiolite
CBT-GMO1	35	0.06	0.667	1.400	carbonate
CBT-GMO11	47	0.06	0.667	1.880	carbonate
CBT-GMO13	6	0.06	0.667	0.240	carbonate
CBT-GMO15	13	0.06	0.667	0.520	carbonate
CBT-GMO17	22	0.06	0.667	0.880	carbonate
CBT-GMO18	0	0.06	0.667	0.000	carbonate
CBT-GMO3	42	0.06	0.667	1.680	carbonate
CBT-GMO4	44	0.06	0.667	1.760	carbonate
CBT-GMO6	28	0.06	0.667	1.120	carbonate
CBT-GMO7	100	0.06	0.667	4.000	carbonate
CBT-GMO8	85	0.06	0.667	3.400	carbonate
CBT-GMO9	114	0.06	0.667	4.560	carbonate
CBT-VJG1	39	0.13	0.923	4.560	silicate
CBT-VJG10	30	0.13	0.923	3.508	silicate
CBT-VJG12	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG13	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG14	15	0.13	0.923	1.754	silicate
CBT-VJG15	28	0.13	0.923	3.274	silicate
CBT-VJG16	39	0.13	0.923	4.560	silicate
CBT-VJG17	42	0.13	0.923	4.911	silicate
CBT-VJG18	75	0.13	0.923	8.769	silicate
CBT-VJG19	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG2	11	0.13	0.923	1.286	silicate
CBT-VJG20	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG21	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG22	98	0.13	0.923	11.458	silicate
CBT-VJG24	0	0.13	0.923	0.000	silicate

Table C.1 – continued

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
CBT-VJG25	7	0.13	0.923	0.818	silicate
CBT-VJG26	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG3	30	0.13	0.923	3.508	silicate
CBT-VJG4	7	0.13	0.923	0.818	silicate
CBT-VJG5	0	0.13	0.923	0.000	silicate
CBT-VJG6	42	0.13	0.923	4.911	silicate
CBT-VJG7	14	0.13	0.923	1.637	silicate
CBT-VJG8	21	0.13	0.923	2.455	silicate
CBT-VJG9	13	0.13	0.923	1.520	silicate
CDLN-CDLN1	17	0.14	0.727	1.772	ophiolite
CDLN-CDLN11	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN12	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN13	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN14	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN18	12	0.14	0.727	1.251	ophiolite
CDLN-CDLN19	24	0.14	0.727	2.502	ophiolite
CDLN-CDLN2	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN20	44	0.14	0.727	4.587	ophiolite
CDLN-CDLN21	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN22	83	0.14	0.727	8.652	ophiolite
CDLN-CDLN3	7	0.14	0.727	0.730	ophiolite
CDLN-CDLN4	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN6	56	0.14	0.727	5.838	ophiolite
CDLN-CDLN7	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CDLN8	0	0.14	0.727	0.000	ophiolite
CDLN-CRS1	64	0.14	0.450	4.032	ophiolite
CDLN-CRS10	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS11	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS12	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS18	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS19	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS2	13	0.14	0.450	0.819	ophiolite
CDLN-CRS4	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-CRS9	0	0.14	0.450	0.000	ophiolite
CDLN-GMO1	36	0.12	0.833	3.600	carbonate
CDLN-GMO10	42	0.12	0.833	4.200	carbonate
CDLN-GMO11	41	0.12	0.833	4.100	carbonate
CDLN-GMO12	38	0.12	0.833	3.800	carbonate
CDLN-GMO13	200	0.12	0.833	20.000	carbonate
CDLN-GMO14	29	0.12	0.833	2.900	carbonate
CDLN-GMO15	55	0.12	0.833	5.500	carbonate
CDLN-GMO16	64	0.12	0.833	6.400	carbonate
CDLN-GMO17	10	0.12	0.833	1.000	carbonate
CDLN-GMO18	0	0.12	0.833	0.000	carbonate
CDLN-GMO3	52	0.12	0.833	5.200	carbonate
CDLN-GMO4	46	0.12	0.833	4.600	carbonate
CDLN-GMO6	78	0.12	0.833	7.800	carbonate
CDLN-GMO8	27	0.12	0.833	2.700	carbonate
CDLN-GMO9	0	0.12	0.833	0.000	carbonate
CDLN-VJG1	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG10	11	0.10	0.923	0.982	silicate
CDLN-VJG12	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG13	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG14	130	0.10	0.923	11.600	silicate
CDLN-VJG15	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG16	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG17	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG18	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG19	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG2	28	0.10	0.923	2.498	silicate
CDLN-VJG20	17	0.10	0.923	1.517	silicate
CDLN-VJG21	10	0.10	0.923	0.892	silicate
CDLN-VJG22	38	0.10	0.923	3.391	silicate
CDLN-VJG23	17	0.10	0.923	1.517	silicate
CDLN-VJG24	32	0.10	0.923	2.855	silicate
CDLN-VJG25	14	0.10	0.923	1.249	silicate
CDLN-VJG26	0	0.10	0.923	0.000	silicate

Table C.1 – continued

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
CDLN-VJG3	14	0.10	0.923	1.249	silicate
CDLN-VJG4	31	0.10	0.923	2.766	silicate
CDLN-VJG5	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG6	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG7	0	0.10	0.923	0.000	silicate
CDLN-VJG9	19	0.10	0.923	1.695	silicate
CRS-CBT1	16	0.19	0.913	2.776	carbonate
CRS-CBT10	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT11	10	0.19	0.913	1.735	carbonate
CRS-CBT12	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT14	9	0.19	0.913	1.561	carbonate
CRS-CBT15	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT16	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT17	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT18	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT19	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT2	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT20	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT21	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT22	33	0.19	0.913	5.725	carbonate
CRS-CBT23	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT3	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT5	10	0.19	0.913	1.735	carbonate
CRS-CBT6	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT7	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CBT8	6	0.19	0.913	1.041	carbonate
CRS-CBT9	0	0.19	0.913	0.000	carbonate
CRS-CDLN11	22	0.15	0.818	2.700	ophiolite
CRS-CDLN12	7	0.15	0.818	0.859	ophiolite
CRS-CDLN13	20	0.15	0.818	2.455	ophiolite
CRS-CDLN14	51	0.15	0.818	6.259	ophiolite
CRS-CDLN15	0	0.15	0.818	0.000	ophiolite
CRS-CDLN16	30	0.15	0.818	3.682	ophiolite
CRS-CDLN17	61	0.15	0.818	7.486	ophiolite
CRS-CDLN18	61	0.15	0.818	7.486	ophiolite
CRS-CDLN19	60	0.15	0.818	7.364	ophiolite
CRS-CDLN2	4	0.15	0.818	0.491	ophiolite
CRS-CDLN20	60	0.15	0.818	7.364	ophiolite
CRS-CDLN21	50	0.15	0.818	6.136	ophiolite
CRS-CDLN22	68	0.15	0.818	8.345	ophiolite
CRS-CDLN3	17	0.15	0.818	2.086	ophiolite
CRS-CDLN4	26	0.15	0.818	3.191	ophiolite
CRS-CDLN5	15	0.15	0.818	1.841	ophiolite
CRS-CDLN6	66	0.15	0.818	8.100	ophiolite
CRS-CDLN8	37	0.15	0.818	4.541	ophiolite
CRS-CRS1	39	0.27	0.571	6.017	ophiolite
CRS-CRS11	0	0.27	0.571	0.000	ophiolite
CRS-CRS12	38	0.27	0.571	5.863	ophiolite
CRS-CRS14	18	0.27	0.571	2.777	ophiolite
CRS-CRS16	12	0.27	0.571	1.851	ophiolite
CRS-CRS17	17	0.27	0.571	2.623	ophiolite
CRS-CRS18	36	0.27	0.571	5.554	ophiolite
CRS-CRS19	0	0.27	0.571	0.000	ophiolite
CRS-CRS2	0	0.27	0.571	0.000	ophiolite
CRS-CRS21	20	0.27	0.571	3.086	ophiolite
CRS-CRS5	50	0.27	0.571	7.714	ophiolite
CRS-CRS9	10	0.27	0.571	1.543	ophiolite
CRS-LNA1	29	0.31	0.889	8.077	silicate
CRS-LNA10	1	0.31	0.889	0.279	silicate
CRS-LNA12	0	0.31	0.889	0.000	silicate
CRS-LNA13	91	0.31	0.889	25.345	silicate
CRS-LNA14	0	0.31	0.889	0.000	silicate
CRS-LNA15	15	0.31	0.889	4.178	silicate
CRS-LNA16	12	0.31	0.889	3.342	silicate
CRS-LNA17	0	0.31	0.889	0.000	silicate
CRS-LNA18	0	0.31	0.889	0.000	silicate
CRS-LNA2	35	0.31	0.889	9.748	silicate

Table C.1 – continued

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
CRS-LNA3	29	0.31	0.889	8.077	silicate
CRS-LNA4	30	0.31	0.889	8.356	silicate
CRS-LNA5	15	0.31	0.889	4.178	silicate
CRS-LNA7	8	0.31	0.889	2.228	silicate
CRS-LNA8	22	0.31	0.889	6.127	silicate
CRS-LNA9	17	0.31	0.889	4.735	silicate
GMO-CBT1	14	0.02	1.000	0.233	carbonate
GMO-CBT10	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT11	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT12	8	0.02	1.000	0.133	carbonate
GMO-CBT13	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT14	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT15	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT2	35	0.02	1.000	0.583	carbonate
GMO-CBT3	10	0.02	1.000	0.167	carbonate
GMO-CBT4	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT5	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT6	11	0.02	1.000	0.183	carbonate
GMO-CBT7	0	0.02	1.000	0.000	carbonate
GMO-CBT8	11	0.02	1.000	0.183	carbonate
GMO-CBT9	5	0.02	1.000	0.083	carbonate
GMO-CDLN1	16	0.02	0.706	0.264	ophiolite
GMO-CDLN10	14	0.02	0.706	0.231	ophiolite
GMO-CDLN11	0	0.02	0.706	0.000	ophiolite
GMO-CDLN12	42	0.02	0.706	0.692	ophiolite
GMO-CDLN14	20	0.02	0.706	0.329	ophiolite
GMO-CDLN15	0	0.02	0.706	0.000	ophiolite
GMO-CDLN16	10	0.02	0.706	0.165	ophiolite
GMO-CDLN17	12	0.02	0.706	0.198	ophiolite
GMO-CDLN2	13	0.02	0.706	0.214	ophiolite
GMO-CDLN3	0	0.02	0.706	0.000	ophiolite
GMO-CDLN6	0	0.02	0.706	0.000	ophiolite
GMO-CDLN8	71	0.02	0.706	1.169	ophiolite
GMO-GMO1	75	0.03	0.882	1.985	carbonate
GMO-GMO10	77	0.03	0.882	2.038	carbonate
GMO-GMO11	57	0.03	0.882	1.509	carbonate
GMO-GMO12	96	0.03	0.882	2.541	carbonate
GMO-GMO13	80	0.03	0.882	2.118	carbonate
GMO-GMO14	34	0.03	0.882	0.900	carbonate
GMO-GMO15	65	0.03	0.882	1.721	carbonate
GMO-GMO16	86	0.03	0.882	2.276	carbonate
GMO-GMO17	32	0.03	0.882	0.847	carbonate
GMO-GMO4	98	0.03	0.882	2.594	carbonate
GMO-GMO5	65	0.03	0.882	1.721	carbonate
GMO-GMO6	47	0.03	0.882	1.244	carbonate
GMO-GMO7	53	0.03	0.882	1.403	carbonate
GMO-GMO8	39	0.03	0.882	1.032	carbonate
GMO-GMO9	120	0.03	0.882	3.176	carbonate
GMO-LNA1	16	0.03	0.938	0.450	silicate
GMO-LNA10	27	0.03	0.938	0.759	silicate
GMO-LNA11	25	0.03	0.938	0.703	silicate
GMO-LNA12	0	0.03	0.938	0.000	silicate
GMO-LNA13	11	0.03	0.938	0.309	silicate
GMO-LNA14	55	0.03	0.938	1.547	silicate
GMO-LNA15	10	0.03	0.938	0.281	silicate
GMO-LNA16	20	0.03	0.938	0.563	silicate
GMO-LNA2	0	0.03	0.938	0.000	silicate
GMO-LNA3	27	0.03	0.938	0.759	silicate
GMO-LNA4	13	0.03	0.938	0.366	silicate
GMO-LNA5	35	0.03	0.938	0.984	silicate
GMO-LNA7	0	0.03	0.938	0.000	silicate
GMO-LNA8	12	0.03	0.938	0.338	silicate
GMO-LNA9	17	0.03	0.938	0.478	silicate
LNA-CRS10	0	0.04	0.190	0.000	ophiolite
LNA-CRS16	0	0.04	0.190	0.000	ophiolite
LNA-CRS2	56	0.04	0.190	0.391	ophiolite
LNA-CRS21	12	0.04	0.190	0.084	ophiolite

Table C.1 – continued

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
LNA-GMO1	79	0.05	0.722	3.043	carbonate
LNA-GMO11	73	0.05	0.722	2.812	carbonate
LNA-GMO12	95	0.05	0.722	3.659	carbonate
LNA-GMO15	30	0.05	0.722	1.156	carbonate
LNA-GMO16	50	0.05	0.722	1.926	carbonate
LNA-GMO17	124	0.05	0.722	4.776	carbonate
LNA-GMO2	103	0.05	0.722	3.967	carbonate
LNA-GMO3	105	0.05	0.722	4.044	carbonate
LNA-GMO4	95	0.05	0.722	3.659	carbonate
LNA-GMO6	88	0.05	0.722	3.390	carbonate
LNA-GMO7	75	0.05	0.722	2.889	carbonate
LNA-GMO8	68	0.05	0.722	2.619	carbonate
LNA-GMO9	75	0.05	0.722	2.889	carbonate
LNA-LNA1	26	0.07	1.000	1.907	silicate
LNA-LNA10	7	0.07	1.000	0.513	silicate
LNA-LNA11	0	0.07	1.000	0.000	silicate
LNA-LNA12	28	0.07	1.000	2.053	silicate
LNA-LNA13	0	0.07	1.000	0.000	silicate
LNA-LNA14	0	0.07	1.000	0.000	silicate
LNA-LNA15	17	0.07	1.000	1.247	silicate
LNA-LNA16	38	0.07	1.000	2.787	silicate
LNA-LNA17	11	0.07	1.000	0.807	silicate
LNA-LNA18	0	0.07	1.000	0.000	silicate
LNA-LNA2	58	0.07	1.000	4.253	silicate
LNA-LNA3	44	0.07	1.000	3.227	silicate
LNA-LNA4	58	0.07	1.000	4.253	silicate
LNA-LNA5	0	0.07	1.000	0.000	silicate
LNA-LNA6	41	0.07	1.000	3.007	silicate
LNA-LNA7	28	0.07	1.000	2.053	silicate
LNA-LNA8	26	0.07	1.000	1.907	silicate
LNA-LNA9	29	0.07	1.000	2.127	silicate
LNA-VJG1	15	0.08	0.962	1.154	silicate
LNA-VJG10	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG12	44	0.08	0.962	3.385	silicate
LNA-VJG13	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG14	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG15	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG16	15	0.08	0.962	1.154	silicate
LNA-VJG17	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG18	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG19	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG20	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG20	17	0.08	0.962	1.308	silicate
LNA-VJG21	23	0.08	0.962	1.769	silicate
LNA-VJG22	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG23	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG24	33	0.08	0.962	2.538	silicate
LNA-VJG25	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG26	39	0.08	0.962	3.000	silicate
LNA-VJG3	27	0.08	0.962	2.077	silicate
LNA-VJG4	12	0.08	0.962	0.923	silicate
LNA-VJG5	31	0.08	0.962	2.385	silicate
LNA-VJG6	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG7	64	0.08	0.962	4.923	silicate
LNA-VJG8	0	0.08	0.962	0.000	silicate
LNA-VJG9	22	0.08	0.962	1.692	silicate
VJG-CBT3	11	0.01	0.667	0.049	carbonate
VJG-CBT4	0	0.01	0.667	0.000	carbonate
VJG-CBT6	0	0.01	0.667	0.000	carbonate
VJG-CDLN1	100	0.02	0.647	1.078	ophiolite
VJG-CDLN11	34	0.02	0.647	0.367	ophiolite
VJG-CDLN12	16	0.02	0.647	0.173	ophiolite
VJG-CDLN13	30	0.02	0.647	0.324	ophiolite
VJG-CDLN15	82	0.02	0.647	0.884	ophiolite
VJG-CDLN16	63	0.02	0.647	0.679	ophiolite
VJG-CDLN4	28	0.02	0.647	0.302	ophiolite
VJG-CDLN5	0	0.02	0.647	0.000	ophiolite

Table C.1 – continued

code ind	nb flowers	germination	survival	fitness	lithology
VJG-CDLN6	52	0.02	0.647	0.561	ophiolite
VJG-CDLN7	18	0.02	0.647	0.194	ophiolite
VJG-CDLN8	0	0.02	0.647	0.000	ophiolite
VJG-LNA1	23	0.03	1.000	0.613	silicate
VJG-LNA10	30	0.03	1.000	0.800	silicate
VJG-LNA11	13	0.03	1.000	0.347	silicate
VJG-LNA12	0	0.03	1.000	0.000	silicate
VJG-LNA13	47	0.03	1.000	1.253	silicate
VJG-LNA14	23	0.03	1.000	0.613	silicate
VJG-LNA15	20	0.03	1.000	0.533	silicate
VJG-LNA2	26	0.03	1.000	0.693	silicate
VJG-LNA3	26	0.03	1.000	0.693	silicate
VJG-LNA4	22	0.03	1.000	0.587	silicate
VJG-LNA5	68	0.03	1.000	1.813	silicate
VJG-LNA6	0	0.03	1.000	0.000	silicate
VJG-LNA7	23	0.03	1.000	0.613	silicate
VJG-LNA8	46	0.03	1.000	1.227	silicate
VJG-LNA9	10	0.03	1.000	0.267	silicate
VJG-VJG1	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG10	22	0.01	0.944	0.277	silicate
VJG-VJG11	19	0.01	0.944	0.239	silicate
VJG-VJG12	24	0.01	0.944	0.302	silicate
VJG-VJG14	18	0.01	0.944	0.227	silicate
VJG-VJG15	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG16	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG17	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG18	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG2	20	0.01	0.944	0.252	silicate
VJG-VJG3	15	0.01	0.944	0.189	silicate
VJG-VJG4	23	0.01	0.944	0.290	silicate
VJG-VJG5	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG6	8	0.01	0.944	0.101	silicate
VJG-VJG7	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-VJG8	36	0.01	0.944	0.453	silicate
VJG-VJG9	0	0.01	0.944	0.000	silicate
VJG-CBT5	0	0.01	0.667	0.000	carbonate

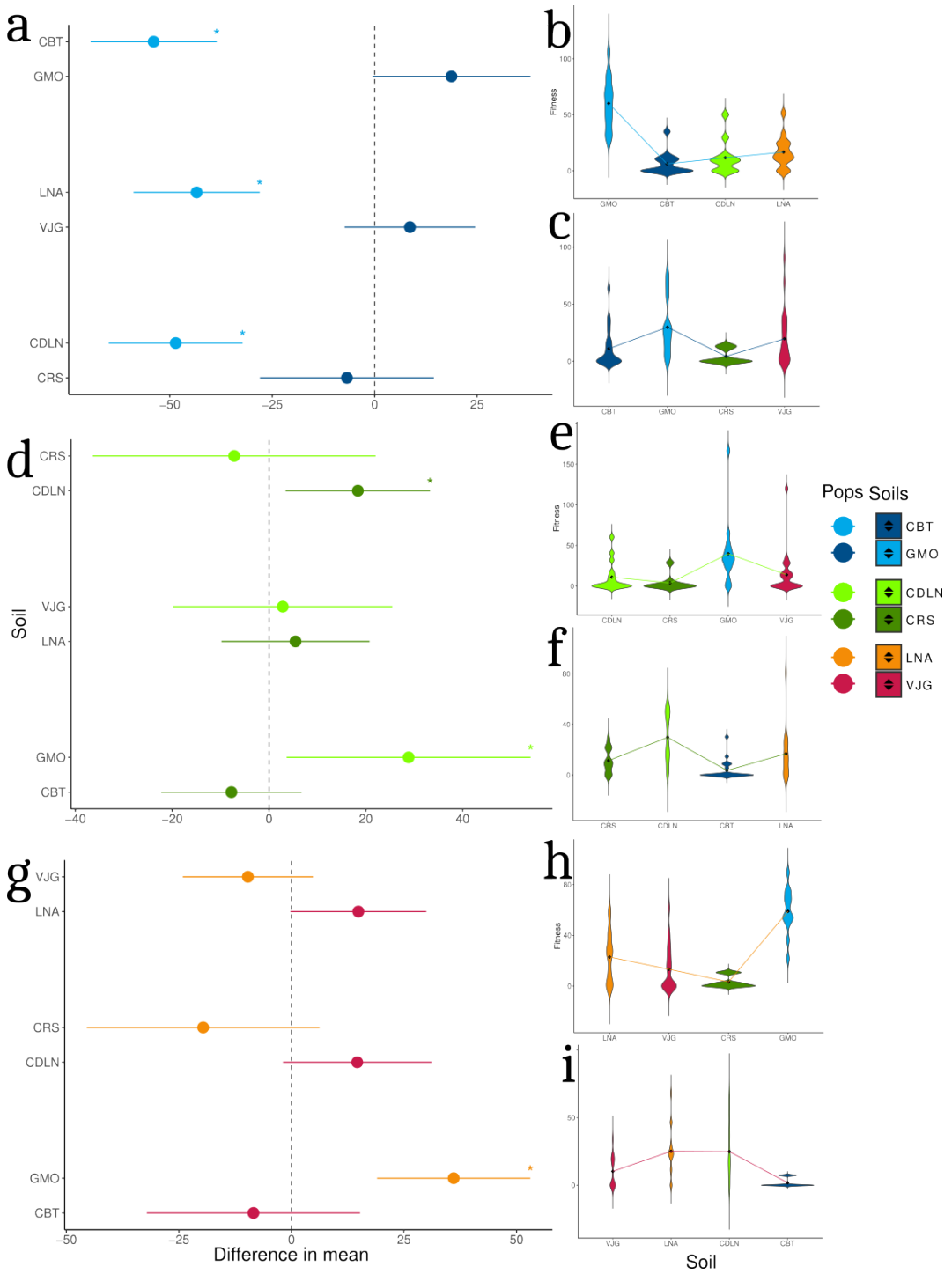


FIGURE C.1 – Potential adaptation gradient from the reciprocal transplant experiment. Graphs a, d and g show the results of Tuckey tests, while the other graphs show the fitness of each population in all experimental conditions. The colours of the lines and dots correspond to the populations (*i.e.* seed origins), while the colours of the fills correspond to the experimental soil conditions. In the Tukey plots, a dot (with its confidence interval) located to the right of the zero dashed line indicates improved fitness in this soil condition relative to the native soil, whereas a dot to the left suggests reduced fitness. (a-c) show the two populations from carbonates; (d-f) show the two populations from ultramafic; (g-i) show the two populations from silicates. Note that the first condition of the individual fitness plots is the population on native soil.

Résumé

Les régions montagneuses du monde sont des points chauds de biodiversité, abritant les niveaux d'endémisme parmi les plus élevés de la planète. Tandis que la distribution des espèces de montagne est déterminée par l'interaction complexe des gradients écologiques, notamment la topographie, la géologie et le climat, leur origine semble rester encore assez mystérieuse. Dans les Alpes, une accumulation de preuves suggère que la spéciation allopatrique est le mode de spéciation majoritaire chez les plantes, favorisée par l'hétérogénéité environnementale. Mais cela n'exclut pas l'existence de processus adaptatifs, qui sont suspectés de faciliter une divergence évolutive beaucoup plus rapide et de permettre la spéciation dite écologique. Enfin, les cycles climatiques particulièrement marqués dans les Alpes durant le Pléistocène ont pu entraîner des contacts secondaires entre lignées isolées, pouvant effacer leur divergence génétique et complexifier l'étude de la biodiversité.

Parmi les nombreux gradients environnementaux, le substrat semble être un facteur de spéciation essentiel pour la flore Alpine, en particulier celle qui se rencontre sur les affleurements rocheux et les éboulis. Pourtant, les mécanismes adaptatifs qui entraînent l'apparition et le maintien de l'isolement reproductif entre lignées et, à long terme, la spéciation écologique restent méconnus. Pour tenter d'éclaircir ce sujet, ce travail se focalise sur un complexe d'espèces de la famille des Brassicaceae, caractéristiques des éboulis alpins et subalpins des montagnes européennes : le complexe *Noccaea rotundifolia s.l.*, qui comprend sept espèces réparties à travers l'ensemble de l'arc Alpin, ainsi que dans les Apennins et les Balkans. Il a combiné divers types d'approches : reconstructions phylogénétiques, analyses morphométriques, mesures géochimiques et géophysiques du substrat, ainsi qu'une expérimentation de transplantation réciproque.

Dans un premier temps, ce travail a clarifié la systématique de ce complexe d'espèces et a révélé que le complexe d'espèces *Noccaea rotundifolia s.l.* est issu de processus de spéciation liés à l'isolement durant les cycles glaciaires et à l'adaptation à des conditions édaphiques différentes. Dans un second temps, en analysant finement le substrat dans lequel poussent ces espèces, nous avons révélé que les conditions édaphiques locales sont très diversifiées, notamment au sein du groupe des sols carbonatés. Dans un troisième temps, l'approche expérimentale a mesuré l'adaptation locale, et a confirmé que les roches carbonatées nécessitant des adaptations génétiques pour les plantes Alpines. Enfin, l'ensemble de ces résultats empiriques a permis de proposer un modèle plus intégré de spéciation de la flore Alpine qui combine dans un même cadre explicatif le rôle de l'isolement géographique pendant les phases glaciaires du Pléistocène, celui des phénomènes d'adaptation aux conditions topographiques et édaphiques locales ainsi que ceux des effets positifs et négatifs des contacts secondaires dus aux cycles climatiques.

Pour conclure, ce travail de thèse met en lumière la nécessité d'étudier les conditions écologiques locales et notamment le substrat à des échelles spatiales fines et sur le temps long pour affiner notre compréhension des processus de spéciation mais aussi plus généralement pour mieux comprendre la distribution des espèces Alpines.