



**HAL**  
open science

## Dossier d'Habilitation à Diriger des Recherches

Yanis Bouchenak-Khelladi

► **To cite this version:**

Yanis Bouchenak-Khelladi. Dossier d'Habilitation à Diriger des Recherches. Sciences de l'Homme et Société. Université de Bourgogne Franche-Comté, 2023. tel-04022953

**HAL Id: tel-04022953**

**<https://hal.inrae.fr/tel-04022953v1>**

Submitted on 10 Mar 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de Bourgogne Franche-Comté  
École Doctorale « Environnement Santé »

## Dossier présenté pour l'obtention de l'HDR

**Yanis Bouchenak-Khelladi**

Chaire de Professeur Junior



## Table des matières

<b>CURRICULUM VITAE</b> .....	<b>3</b>
<b>TRAVAUX DE RECHERCHE</b> .....	<b>11</b>
<b>CADRE CONCEPTUEL</b> .....	11
<b>DIVERGENCES INTER-SPECIFIQUES : INFERENCES PHYLOGENETIQUES EXHAUSTIVES</b> .....	12
<b>LES CONTRIBUTIONS DES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES SUR LES PROCESSUS DE DIVERSIFICATION</b> .....	15
<b>MODELES DE RADIATIONS EVOLUTIVES</b> .....	19
<b>PROJET DE RECHERCHE</b> .....	<b>23</b>
<b>CADRE CONCEPTUEL</b> .....	24
<b>INTERACTIONS POACEAE ET ONGULES : PATRONS COEVOLUTIFS ?</b> .....	25
<b>L'HOLOBIONTE CHEZ LES LEGUMINEUSES : DE LA COEVOLUTION A LA SYMBIOSE ?</b> .....	29
<b>INTEGRATION, MOYENS FINANCIERS ET COLLABORATIONS</b> .....	32
<b>CONCLUSION</b> .....	<b>33</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>34</b>

## Curriculum vitae

Nom : **Yanis Bouchenak-Khelladi**

Date de naissance : **19/09/1979**

Etat civil : **Marié, 2 enfants**

Titre : **Docteur en Systématique et Évolution - Qualifié en sections 67 et 68 du CNU**

Téléphone : **+33 6 65 69 10 81**

E-mail : [boucheny@tcd.ie](mailto:boucheny@tcd.ie); [yanis.bouchenak-khelladi@inrae.fr](mailto:yanis.bouchenak-khelladi@inrae.fr)

Pages web : <http://scholar.google.ch/citations?user=F5lxOr0AAAAJ&hl=en>;  
[http://www.researchgate.net/profile/Yanis\\_Bouchenak-Khelladi](http://www.researchgate.net/profile/Yanis_Bouchenak-Khelladi)

### PARCOURS

**2022-2026** : Chaire de Professeur Junior, Université de Bourgogne Franche-Comté, UMR 'Agroécologie', France.

**2021-2022** : Ingénieur de Recherche, Université de Bourgogne Franche-Comté, UMR 'Biogéosciences', France.

**2019-2021** : ATER, Université de Bourgogne Franche-Comté, UMR 'Biogéosciences', France.

**2013-2019**: Chercheur associé, Université de Zürich, Institute of Systematic and Evolutionary Botany, Suisse.

**2010-2011**: Boursier postdoctoral, Université de Séville, Département de Botanique, Espagne.

**2008-2009**: Boursier Smuts postdoctoral, Université de Cape Town, Afrique du Sud.

**2003**: Assistant-chercheur (7 mois), EPHE, CNRS UMR 8046, Perpignan, France.

**2002**: Assistant-chercheur (3 mois), UMR 5000, Sète, France.

### DIPLÔMES

**2004-2007**: PhD "A phylogenetic approach to the study of grass (Poaceae) diversification and evolution", Directeurs de thèse: Profs. Hodkinson, Savolainen et Salamin, Trinity College Dublin, Irlande.

**2001-2002**: Master 2 "Biosciences, Environnement Marin", Université d'Aix-Marseille II, France.

**2000-2001:** Master 1 “Biologie des Populations et des Écosystèmes”, Université de La Rochelle, France.

**1998-2000:** Bachelor of Science en Biologie Marine - Eckerd College, Florida, Etats-Unis.

## **ENSEIGNEMENTS**

Module ‘**Écologie et évolution : dynamique des écosystèmes**’: école doctorale Environnement & Santé (4 heures ETD) de l’Université de Bourgogne Franche-Comté.

Module ‘**Diversité végétale, structure et fonction chez les Angiospermes**’: L1-L3 (300 heures ETD) de l’Université de Bourgogne Franche-Comté.

Modules ‘**Biogéographie & analyses comparatives**’: L2-L3 (150 heures ETD) de l’Université de Bourgogne Franche-Comté.

Module ‘**Conservation Genetics**’: Master 1 DYCOB & BEWM (40 heures ETD) de l’Université de Bourgogne Franche-Comté.

Module ‘**Biological invasions: the use of molecular tools**’: Master 1 BEWM (8 heures ETD) de l’Université de Bourgogne Franche-Comté.

Module ‘**Ancestral ecologies and biogeography using phylogenetic trees**’: L3 (10 heures ETD) de l’Université de Cape Town, Afrique du Sud.

Module ‘**Evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis**’: L2 (10 heures ETD) de l’Université de Cape Town, Afrique du Sud.

## **ENCADREMENTS**

**Ashley Reaney (2017-2020) PhD**, “Adaptive radiations in passerine birds”, Imperial College, Silwood Park, Grande Bretagne. Co-encadrement avec Arkhat Abzanov.

**Mertyn Ehmg (2015-2018), PhD**, “Diversification of Restionaceae”, Université de Zürich, Suisse. Co-encadrement avec H. Peter Linder.

**Renske E. Onstein (2013-2016), PhD**, “Cenozoic radiation of angiosperms and their functional traits”, Université de Zurich, Suisse. Co-encadrement avec H. Peter Linder.

**Orlando Schwery (2013-2015), MSc**, “Diversification of Ericaceae”, Université de Zürich, Suisse. Co-encadrement avec H. Peter Linder.

## **CONTRIBUTION DANS DES WORKSHOPS, RESEAUX ET ANIMATIONS SCIENTIFIQUES**

**Décembre 2022:** Projets SPECIFICS (INRAE 2021-2027 – Conception de systèmes de culture sans pesticides et riches en Légumineuses à graines) et HOLOFLUX (INRAE 2019-2024 – Holobiontes et flux microbiens au sein des systèmes agro-alimentaires).

**Novembre 2022:** Membre du comité d'animation scientifique du pôle GEAPSI, INRAE Dijon.

**Mars-Avril 2017:** Jardin tropical de Xishuangbanna, province du Yunnan, Chine (invité par Y. Xing) "Macroevolutionary dynamics using phylogenetic trees and comparative methods", 5 jours d'atelier de travail.

**Mai 2015:** IMBE - Station d'Endoume, France (Invité par D. Aurelle et A. Baumel) "*L'évaluation des dynamiques macroévolutives et de la biodiversité: des approches phylogénétiques*".

**Avril 2013:** ECOBIO - Université de Rennes, France (Invité par A. Prizing) "*Biogeographical reconstructions and ancestral ecology using phylogenetic trees: some African examples*".

**Novembre 2012:** IMBE - Aix-en-Provence, France (Invité par F. Médail) "*Reconstructions biogéographiques et paléo-écologiques à l'aide d'arbres phylogénétiques: des savanes au Sahara*".

**Septembre 2007:** Université de Cape Town, Afrique du Sud (Invité par G.A. Verboom et W.J. Bond) "*Biogeography, diversification and coevolution of the grasses: a phylogenetic approach*".

**Septembre 2005:** Université de Perpignan EPHE / UMR8660, France (Invité par S. Planes) "*Uses of phylogenies to reveal ecological insights*".

## **EXPERTISE**

**Membre de comités de relecture pour les journaux:** *Proceedings of the Royal Society B, Annals of Botany, New Phytologist, South African Journal of Botany, Botanical Journal of the Linnean Society, Plant Biology, Nature Plants, BMC Evolutionary Biology, Systematics and Biodiversity, Journal of Biogeography, Biological Journal of the Linnean Society, African Journal of Ecology, Molecular Phylogenetics and Evolution, Evolution, Taxon.*

**Membre de comité d'expertise pour des agences nationales de recherche:**

*National Science Foundation (Etats-Unis ; 2014), National Research Foundation (Afrique du Sud ; 2015-2019).*

**COMMUNICATIONS ORALES A DES CONFERENCES**

**Novembre 2022:** SymbiPhyt, Dijon, France – *Holobiont in Pisum spp. : from Rhizobia to the rhizosphere compartment – Présentation orale.*

**Octobre 2018:** MONOCOTS V, Natal, Brésil – *Savanna grasses assemblages : a biogeographical approach – Présentation orale.*

**Novembre 2017:** Invité en tant que conférencier plénier, 7<sup>ème</sup> iBOL conférence, Kruger National Park, Afrique du Sud – *Macroevolutionary processes shaping monocots diversity: a new era for phylogenetics – Présentation orale.*

**Mars 2017:** ATBC meeting, "Pacific Asia Chapter", Jardin tropical de Xishuangbanna, Chine – *Restionaceae diversification is driven by parallel habitat transition – Présentation orale.*

**Juin 2015:** EVOLUTION 2015, Guarujá, Brésil - *Parallel radiations in Danthonioideae at the Miocene/Pliocene transition: convergent evolution? – Présentation orale.*

**Janvier 2014:** XX<sup>ème</sup> AETFAT, Université de Stellenbosch, Afrique du Sud - *C<sub>4</sub> grasslands: origin, diversification and ecological expansion – Présentation orale.*

**Juillet 2013:** MONOCOTS IV, Université de Fordham, New York, Etats-Unis – *A revised evolutionary history of Poales – Présentation orale.*

**Août 2009:** BIOSYSTEMATICS, Museum d'Histoire Naturelle de Leiden, Pays-Bas - *Evolution of African savannas: grasses and ungulates – Présentation orale.*

**Septembre 2008:** CLIMATE CHANGE AND SYSTEMATICS, Trinity College Dublin, Ireland - *C<sub>4</sub> savanna biomes origin: from CO<sub>2</sub> levels to coevolutionary processes – Présentation orale.*

**Août 2007:** 6th SYSTEMATICS ASSOCIATION, Jardin Botanique Royal d'Edimbourg, Ecosse, Grande Bretagne - *Diversification, biogeography and coevolution of the grasses: a phylogenetic approach – Présentation orale.*

**Juillet 2006:** SASSB VI (South African Society of Systematic Biology, Université de Johannesburg au Kruger National Park, Afrique du Sud - *A phylogenetic approach to the study of grass (Poaceae) diversification – Présentation orale.*

**Septembre 2005:** BIOLOGIE ET EVOLUTION, Université d'Aix-Marseille, Marseille, France – *Understanding grass (Poaceae) evolution: A phylogenetic approach* – *Présentation orale.*

### **FINANCEMENTS**

**2022-2026:** Chaire de Professeur Junior (Université de Bourgogne) “Génétique et écophysologie de l’holobionte chez *Pisum* spp. pour piloter les cycles de C et N dans les sols” - 362,000 € - INRAE-ANR, France.

**2013-2018:** NSF (National Swiss Foundation) “Cenozoic radiations of Angiosperms” et “Restionaceae radiation in the Cape Flora” (porteur: Prof. HP Linder) - 270,000 € - Institute of Systematic Botany, Université de Zürich, Suisse.

**2010-2012:** MICINN (Ministerio de Ciencias) “Evolutionary radiation and phylogenetic structure in plant communities of a Mediterranean Biodiversity Hotspot” - 11, 500 € - Université de Séville, Espagne.

**2010-2011:** MICINN (Ministerio de Ciencias) “Evolution of the reproductive system of South African *Linum* species” - 10, 000 € - Université de Séville, Espagne.

**2009:** NRF Free Standing Postdoctoral Fellowship “Evolution of C<sub>4</sub> grasses: where, when and why?” - 4, 000 € - Afrique du Sud.

### **CAMPAGNES D’ECHANTILLONNAGE**

**Juin 2014:** Échantillonnage de Poaceae sur un gradient Est-Ouest dans le nord de l’Algérie, projet en cours.

**Février 2010:** Échantillonnage d’espèces du genre *Linum* dans le haut Atlas algérien, Université de Séville, Espagne.

**Janvier – Février 2009:** Échantillonnage de Poaceae le long d’un gradient altitudinal (de 350 à 2950m) sur le Piton des Neiges, Université de la Réunion, Ile de la Réunion.

**Mars – Avril 2008:** Échantillonnage de Poaceae C<sub>4</sub> dans le Namaqualand et le Richtersveld dans le cadre du projet de recherche postdoctoral, Université de Cape Town, Afrique du Sud.

**Mars 2007:** 10 jours d’échantillonnage de Poaceae dans le Kruger National Park, dans le cadre du projet de Barcoding de la flore du Kruger National Park, Université de Johannesburg, Afrique du Sud.

## **INDICES BIBLIOGRAPHIQUES**

22 articles scientifiques, 1 ouvrage et 4 chapitres d'ouvrage.

Facteur d'impact moyen : 5,05.

Nombre total de citations : 1469.

H index : 14.

## **PUBLICATIONS (Encadrement)**

- **Articles scientifiques**

Zhang, Q., Deng, M., **Bouchenak-Khelladi, Y.**, Zhou, Z., Hu, G., Xing, Y. **2021**. The diversification of the northern temperate woody flora – a case study of the Elm family (Ulmaceae) based on phylogenomic and paleobotanical evidence. *Journal of Systematic and Evolution*, 60 :728-746.

**Reaney AM, Bouchenak-Khelladi Y, Tobias JA, Abzhanov A. 2020**. Ecological and morphological determinants of evolutionary diversification in Darwin's finches and their relatives. *Ecology and Evolution*, 10:14020-14032.

**Bouchenak-Khelladi Y, Verboom GA, February ED, Boucher FC. 2020**. C<sub>4</sub> grass functional traits are correlated with biotic and abiotic gradients in an African savanna. *Plant Ecology*, 221 : 241-254.

Wuest RO, Boucher FC, **Bouchenak-Khelladi Y**, Karger DN, Linder HP. **2019**. Dissecting biodiversity in a global hotspot: uneven dynamics of immigration and diversification within the Cape Floristic Region of South Africa. *Journal of Biogeography*, 46: 1936-1947.

Linder, H.P. and **Bouchenak-Khelladi, Y. 2017**. Adaptive radiations should not be simplified: the case of the Danthonioid grasses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 117: 179-190.

**Bouchenak-Khelladi, Y.** and Linder, H. P. **2017**. Frequent and parallel habitat transitions as driver of unbounded radiations in the Cape flora. *Evolution*, 71: 2548-2561.

Linder, H.P., Suda, J., Weiss-Schneeweis H., Travnicek, P., and **Bouchenak-Khelladi Y. 2017**. Patterns, causes and consequences of genomic size variation in the Cape flora Restionaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183: 515-531.

- Onstein, R.E.**, Jordan, G.J., Sauquet, H., Weston, P.H., **Bouchenak-Khelladi, Y.**, Carpenter, R.J., and Linder, H.P. **2016**. Evolutionary radiations of Proteaceae are triggered by the interaction between traits and climates in open habitats. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 1239-1251.
- Norup, M.F., Petersen, G., Burrows, S., **Bouchenak-Khelladi, Y.**, Leebens-Mack, J., Pires, J.C., Linder, H.P. and Seberg O. **2015**. Evolution of *Asparagus* L. (Asparagaceae): Out-of-South-Africa and multiple origins of sexual dimorphism. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 92: 25-44
- Bouchenak-Khelladi Y.**, **Onstein R.E.**, Xing Y., **Schwery O.M.** , and Linder H.P. **2015**. On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytologist*, 207 : 313-326.
- Schwery O.M.**, **Onstein R.E.**, **Bouchenak-Khelladi Y.**, Xing Y. and Linder H.P. **2015**. As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae. *New Phytologist*, 207 : 355-367.
- Linder H.P. and **Bouchenak-Khelladi Y.** **2015**. Explaining differences in species richness in southern Africa: speciation, extinction and immigration. *Journal of Biogeography*, 42 : 914-924.
- Linder H.P., Perl F., **Bouchenak-Khelladi Y.**, and Barker N.P. **2014**. Phylogeographical pattern in the southern African grass *Tenaxia disticha*. *Systematic Botany*, 39 : 428-440.
- Bouchenak-Khelladi Y.**, Muasya A.M. and Linder H.P. **2014**. A revised evolutionary history of Poales: Origins and Diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175 : 4-16.
- Bouchenak-Khelladi Y.**, Slingsby J, Verboom G.A. and Bond W. **2014**. Diversification of C<sub>4</sub> grasses does not coincide with their ecological dominance. *American Journal of Botany*, 101 : 300-307.
- Bouchenak-Khelladi Y.**, Maurin O., Hurter J. and van der Bank M. **2010**. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57 : 495-508.
- Bouchenak-Khelladi Y.**, Verboom G.A., Savolainen V. and Hodkinson T.R. **2010**. Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162 : 543-557.

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Verboom G.A., Hodkinson T.R., Salamin N., Chonghaile G. and Savolainen V. **2009**. Origin and diversification of C<sub>4</sub> grasses and savanna-adapted ungulates. *Global Change Biology*, 15 : 2397-2417.

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Salamin N., Savolainen V. Forest F., van der Bank M., Chase M.W. and Hodkinson T. **2008**. Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47 : 488-505.

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Jean-Dominique Durand, Antonios Magoulas, Philippe Borsa **2008**. Geographic structure of European anchovy: a nuclear-DNA study. *Journal of Sea Research*, 59 : 269-278.

Hodkinson, T.R., Salamin, N., Chase, M.W., **Bouchenak-Khelladi, Y.**, Renvoize, S.A., Savolainen, V. **2007**. Large trees, supertrees, and diversification of the grass family. *Aliso*, 23 : 248-258.

Quenouille B., **Bouchenak-Khelladi Y.**, Hervet C., Planes S. **2004**. Eleven microsatellite loci for the saddleback clownfish, *Amphiprion polymnus* (Teleostei: Pomacentridae). *Molecular Ecology Notes* : 291-293.

- **Ouvrages et chapitres**

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Boucher F.C., Clark V.R. (*In Press*) Northern Africa's mountains: Biodiversity and extinction hotspots in critical need of conservation reassessment and interventions. In Schneiderbauer S., Szarzynski J., Schroder J.F. (eds), *Safeguarding Mountains. A Global Challenge: Facing Emerging Risks, Adapting to Changing Environments and Building Transformative Resilience in Mountain Regions Worldwide*.

**Bouchenak-Khelladi, Y.** (2014) Grass (Poaceae) evolution and diversification. Lambert Academic Publishing. ISBN: 3659211826.

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Hodkinson T.R. (2010) African savanna evolution: from CO<sub>2</sub> levels to coevolutionary processes. In Hodkinson TR, Jones MB, Waldren S, Parnell JAN (eds), *Climate change, ecology and Systematics. Systematics Association Special Series, Volume 77*.

**Bouchenak-Khelladi Y.**, Savolainen, V., Hodkinson, T.R. (2010) Diversification of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal macro-evolutionary patterns. In Seberg, Peterson, Barfod, Davis (eds), *Diversity*,

*Phylogeny, and Evolution of the Monocotyledons*, Aarhus University Press, Denmark, 451-470.

Hodkinson, T.R., **Bouchenak-Khelladi, Y.**, Kinney, M., Savolainen V., Salamin, N. (2007) Supersizing: progress in documenting and understanding grass species richness. In Hodkinson TR, Parnell JAN (eds), *Reconstructing the tree of life: taxonomy and systematics of species rich taxa*, *Systematics Association Series*, Volume 72, CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 279-298.

## Travaux de recherche

Au cours de mon parcours, j'ai effectué une thèse à Trinity College Dublin, suivie de plusieurs contrats post-doctoraux, sur la reconstruction de l'histoire évolutive des angiospermes (Poaceae, Mimosoideae, Restionaceae entre autres). Les processus de radiations au cours de l'histoire évolutive des lignées et la compréhension de la dynamique des radiations évolutives a permis l'identification et la quantification des facteurs environnementaux et biologiques requis pour la prolifération des espèces. J'ai articulé ces travaux, qui reflètent l'importance de ces dynamiques évolutives, en 3 axes principaux : la divergence génétique, les contributions des facteurs biotiques et abiotiques sur les processus de diversification et l'identification de modèles conceptuels des radiations évolutives.

## Cadre conceptuel

L'évolution peut être définie aussi bien comme le processus de changement dans le temps que la conséquence de cette dynamique. Lamarck (1809) écrit : « [...] il faut penser que le milieu infiniment diversifié et changeant, dans lequel les animaux de chaque race ont successivement été placés, a entraîné chacun d'eux dans des besoins nouveaux [...] ». L'évolution fait généralement référence aux changements des formes de vie ou de l'ADN des organismes au fil du temps (Price, 2006) et pour lesquels les processus de spéciation restent un enjeu crucial (Sanderson & Donoghue, 1996; Bouchenak- Khelladi et al., 2015). Les taux de différenciation des populations au sein d'une espèce sont régulés par des facteurs intrinsèques, comme les taux de mutations ou le potentiel de dispersion, et extrinsèques, tels que les

changements climatiques et géologiques globaux (Barreiro et al., 2008 ; Hoorn et al., 2010 ; Smith et al., 2014). En utilisant une approche phylogénétique testant l'association des structures génétiques de populations et des taux de spéciation, Harvey et al. (2017) suggèrent que les processus responsables de la différenciation des populations au sein d'une espèce sont étroitement liés à ceux agissant à des échelles macroévolutives. Ainsi, la compréhension des processus menant à la diversité des populations et/ou des espèces est fondamentale pour expliquer la biodiversité (Barraclough & Nee, 2001). Qu'il s'agisse d'étudier les structures génétiques des populations ou d'inférer des relations phylogénétiques interspécifiques, la mise en évidence des divergences reste la principale source d'information sur l'accumulation de la biodiversité au fil du temps.

Peu de problèmes en biologie évolutive ont reçu autant d'attention que ceux impliquant des événements de diversification et de spéciation (Simpson, 1953 ; Sanderson & Donoghue, 1994 ; Sanderson & Donoghue, 1996 ; Schluter, 2000 ; Losos, 2009 ; Moen & Morlon, 2014 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2015). Les radiations évolutives (considérées ici comme une augmentation de la diversification taxonomique ou la prolifération des espèces) ont d'abord été étudiées par des paléontologues qui ont suggéré que des périodes d'accélération des taux de diversification suivaient des phases d'extinctions de masse (Stanley, 1979). Grâce au développement des phylogénies moléculaires et des méthodes comparatives, des protocoles analytiques associant des données paléontologiques ont permis de localiser des événements de diversification dans le temps et l'espace et de les associer à des facteurs biotiques et abiotiques (FitzJohn et al. 2009 ; Stadler, 2011 ; Rabosky, 2014 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2015). Néanmoins, la complexité des processus environnementaux et biologiques responsables de l'hétérogénéité des taux de diversification des organismes nécessite une approche intégrative.

### **Divergences inter-spécifiques : inférences phylogénétiques exhaustives**

L'utilisation d'arbres phylogénétiques exhaustifs et robustes est nécessaire pour établir une classification taxonomique, étudier les processus évolutifs et identifier des adaptations. Les analyses multigéniques avec un échantillonnage complet (i.e. inclusion de la diversité totale du groupe étudié) permettent d'établir des relations phylogénétiques concordantes avec la taxonomie et l'écologie des lignées du groupe

étudié (Hillis, 1996 ; Soltis et al., 1999 ; Salamin et al., 2005 ; Chase et al., 2006 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2008). Les ex-graminées (Poaceae) sont l'une des familles les plus importantes, d'un point de vue économique et écologique, et parmi les plus diversifiées des angiospermes avec environ 10,000 espèces et 600 à 700 genres. Grâce à une représentation très large de la diversité des sous-familles de Poaceae et l'utilisation d'approches multigéniques, ma première publication a permis de résoudre la plupart des relations des sous-familles au sein des principaux clades (Fig.1 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2008).

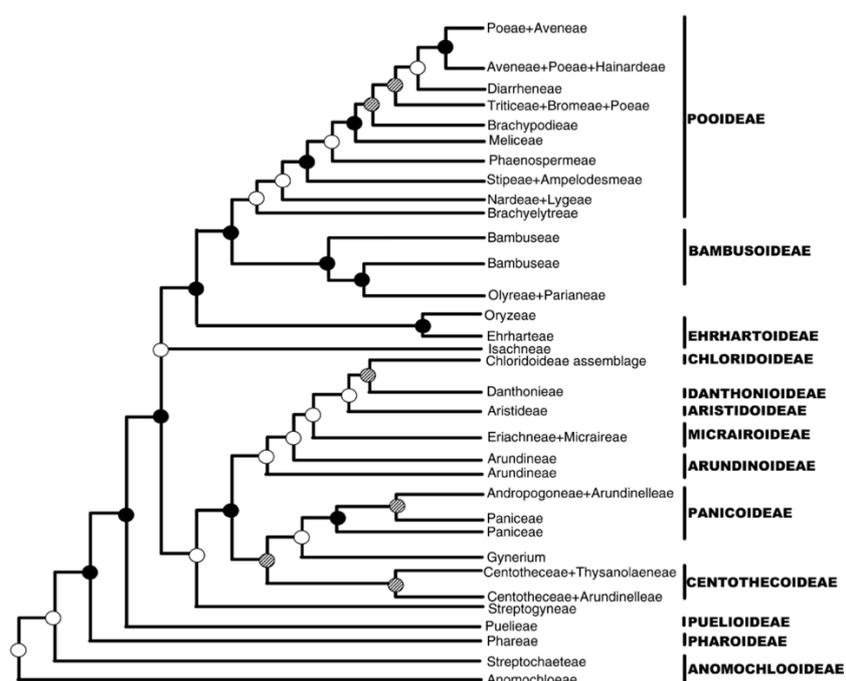


Fig. 1. Arbre synthétique des relations phylogénétiques des sous-familles et des tribus de Poaceae. ○ Support modéré (55-75 BP) ; ◐ Bon support (75-85 BP) ; ● Très bon support (85-100 BP).

Ce travail représentait la plus grande taille d'échantillon publiée avec un traitement phylogénétique presque complet à l'échelle des tribus. Cette étude a constitué le point de départ de travaux ultérieurs sur l'évolution et la diversification des Poaceae (Bouchenak-Khelladi et al. 2009, 2010b, 2014ab, 2020 ; Linder & Bouchenak-Khelladi, 2015). Ces publications sont beaucoup citées car elles sont basées sur des échantillonnages exhaustifs et des approches analytiques robustes. Elles ont permis une meilleure compréhension des processus de diversification de cette famille d'angiospermes (dispersions trans-continentales, évolution de la photosynthèse C<sub>4</sub> et adaptation aux habitats ouverts). Mes travaux ont aussi contribué

à une meilleure compréhension des patrons macro-évolutifs et ont démontré que les approches phylogénétiques sont robustes via des échantillonnages aussi complets que possible.

J'ai également pu contribuer au développement de pipelines d'acquisition de données de séquences moléculaires afin d'optimiser l'échantillonnage et de minimiser la quantité d'espèces manquantes en associant des approches multigéniques à des modèles d'inférences bayésiennes (Bouchenak-Khelladi et al., 2008 ; Schwery et al., 2015; Onstein et al., 2016). En effet, l'approche consistant à concaténer des séquences moléculaires de marqueurs différents permet d'améliorer l'acuité et la robustesse des inférences phylogénétiques (Qiu et al., 1999 ; Soltis et al., 1999 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2008), notamment en réduisant l'effet d'attraction des longues branches (Hillis, 1996). D'autre part, l'impact d'un échantillonnage incomplet a longtemps été négligé (Wiens, 2005) alors qu'il engendre des erreurs de type II lors des inférences phylogénétiques car des divergences récentes sont omises (Barracough & Nee, 2001). Mes travaux sont donc basés sur une approche combinée qui consiste à augmenter le nombre de marqueurs génétiques en maximisant l'échantillonnage de taxons par concaténation. En revanche, l'impact des données manquantes (i.e. taxons pour lesquels des séquences moléculaires sont indisponibles) doit être pris en compte lors des choix de critères d'inférences (Wiens, 2005 ; Simmons et al., 2004 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2008). Les méthodes bayésiennes semblent être moins sensibles aux données manquantes mais les supports statistiques (i.e. probabilités postérieures) peuvent être surestimées, ce qui implique l'utilisation de plusieurs critères d'inférences afin d'estimer la robustesse des hypothèses phylogénétiques produites.

La datation des événements de divergence est une étape cruciale pour l'inférence de scénarios évolutifs. Le développement d'approches bayésiennes pour la datation moléculaire (programmes BEAST ; Drummond & Rambaut, 2007) a permis l'estimation de dates de divergences sans recourir à l'utilisation d'horloges moléculaire strictes qui ne prennent pas en compte l'hétérogénéité des taux de substitution. Grâce à l'utilisation de données fossiles robustes (synapomorphies avec des taxons contemporains, datations isotopiques ou géologiques et descriptions exhaustives), la procédure d'estimation implique de calibrer des nœuds de l'arbre phylogénétique d'un clade tout en minimisant le sous-échantillonnage du clade 'sœur' afin de réduire le déséquilibre phylogénétique de la procédure de datation (Shaul & Graur, 2002 ;

Duchêne et al., 2015 ; Bouchenak-Khelladi & Linder, 2017). J'ai ainsi contribué à la mise en place de procédures de datations moléculaires standardisées tout au long de mon parcours (Bouchenak-Khelladi et al., 2010ab ; Bouchenak-Khelladi et al., 2014 ; Schwery et al., 2015; Onstein et al., 2016 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2017 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2020).

### **Les contributions des facteurs biotiques et abiotiques sur les processus de diversification**

Pour de nombreuses familles d'angiospermes, les histoires évolutives sont largement méconnues. Mais une fois que des hypothèses phylogénétiques robustes sont produites, l'étude des effets climatiques, écologiques et géologiques passés sur les trajectoires évolutives des lignées est possible. Au cours de mon parcours, j'ai été impliqué dans la production et/ou l'analyse de jeux de données moléculaires, paléontologiques et morphologiques, principalement pour les Poaceae (Bouchenak-Khelladi et al., 2009, 2014 ab, 2015 ; Linder & Bouchenak-Khelladi, 2015), Restionaceae (Bouchenak-Khelladi & Linder, 2017), Ericaceae (Schwery et al., 2015), Proteaceae (Onstein et al., 2016) et Mimosoideae (Bouchenak-Khelladi et al., 2010), afin de dater et reconstruire les transitions évolutives des écosystèmes dominés par ces groupes taxonomiques et leur propagation écologique. En effet, les processus de diversification ou de prolifération taxonomique des espèces ne sont ni couplés ni inhérents à leur dominance écologique (Wing & Boucher, 1998 ; Clapham et al., 2006 ; Coiffard et al., 2012 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2014).

Strömberg (2005) a suggéré que des facteurs extrinsèques ont déclenché des changements globaux dans la structure de la végétation à la fin de l'Oligocène ou au début du Miocène, favorisant la propagation des habitats ouverts, la « Grande Transformation » *sensu* Simpson (1953). Ces changements globaux de la structure de la végétation, permettant aux écosystèmes herbacés ouverts de se propager aux dépens des forêts, restent cruciaux pour de nombreux groupes d'organismes (évolution des hominidés, artiodactyles et périssodactyles, insectes pollinisateurs...). En utilisant des modèles d'angiospermes caractéristiques des écosystèmes ouverts tempérés et tropicaux (Cyperaceae, Juncaceae, Poaceae, et Mimosoideae), j'ai tenté de dater cette transition et cherché à savoir si nous pouvions détecter des taux de diversification différenciés et/ou des transitions de traits écologiques et biologiques

tels que, par exemple, le métabolisme à photosynthèse C<sub>4</sub> (Bouchenak-Khelladi et al., 2014 ab). En inférant la plus grande phylogénie de l'ordre des Poales (Anarthriaceae, Bromeliaceae, Centrolepidaceae, Cyperaceae, Ecdeiocoleaceae, Eriocaulaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Juncaceae, Mayacaceae, Poaceae, Rapataceae, Restionaceae, Thurniaceae, Typhaceae et Xyridaceae), et en utilisant des méthodes de datations moléculaires, de reconstructions ancestrales et des analyses de diversification, j'ai développé une approche macro-évolutive et macro-écologique afin de tester des corrélations entre l'évolution de traits écologiques (habitats ouverts et/ou fermés) et métaboliques (photosynthèse C<sub>4</sub>), et les événements de diversification. Mes travaux indiquent que les Poales ont divergé au Crétacé supérieur, une période de niveaux élevés de CO<sub>2</sub> atmosphérique et de fortes précipitations, puis ont subi plusieurs phases de diversification durant le Cénozoïque (Bouchenak-Khelladi et al., 2014a).

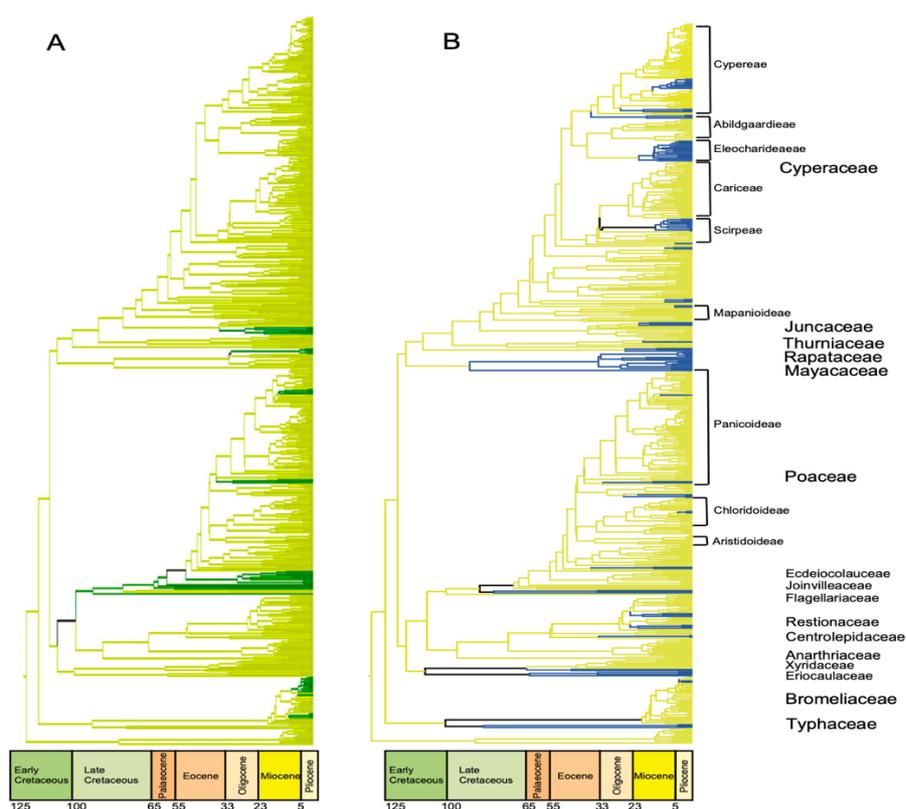


Fig. 2. (A) Optimisations ancestrales du type d'habitat ouvert (jaune) et fermé (vert) des lignées de Poales. (B) Optimisations ancestrales du type d'habitat sec (jaune) et humide (bleu) des lignées de Poales.

Les optimisations ancestrales d'habitats suggèrent que les Poales ont occupé des habitats ouverts et secs dès le Crétacé (Fig. 2 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2014a). Il est probable que ces habitats constituaient des parcelles confinées avant leur

expansion au début du Cénozoïque dû à une augmentation de l'aridité (Zachos et al., 2008) qui a permis la réduction des couverts forestiers et l'expansion d'écosystèmes ouverts (Bond et al., 2005 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2014b).

La première transition d'habitats fermés à ouverts des Mimosoideae s'est produite entre 16 et 10 Ma, au cours du Miocène (Bouchenak-Khelladi et al., 2010a). Le Miocène est caractérisé par une forte tendance à l'aridification qui a conduit à l'expansion des savanes à l'échelle mondiale (Wright et Cita, 1979), et à l'adaptation des organismes à des milieux plus ouverts et secs. Les changements d'intensité de la saisonnalité, les pressions d'herbivores et la fréquence d'incendies sont suggérés pour expliquer la propagation des prairies/steppes/savanes (Fig. 3 ; Bond et al., 2003 ; Bond et al., 2005 ; Osborne, 2008 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2014a b, 2009). Il semble que des facteurs extrinsèques (taux de précipitations, température, humidité) et intrinsèques (mécanismes de concentration de CO<sub>2</sub> via la photosynthèse C<sub>4</sub>) pourraient avoir joué un rôle dans les changements de taux de diversification et expliquer la variation de la richesse spécifique des angiospermes dominants les écosystèmes ouverts.

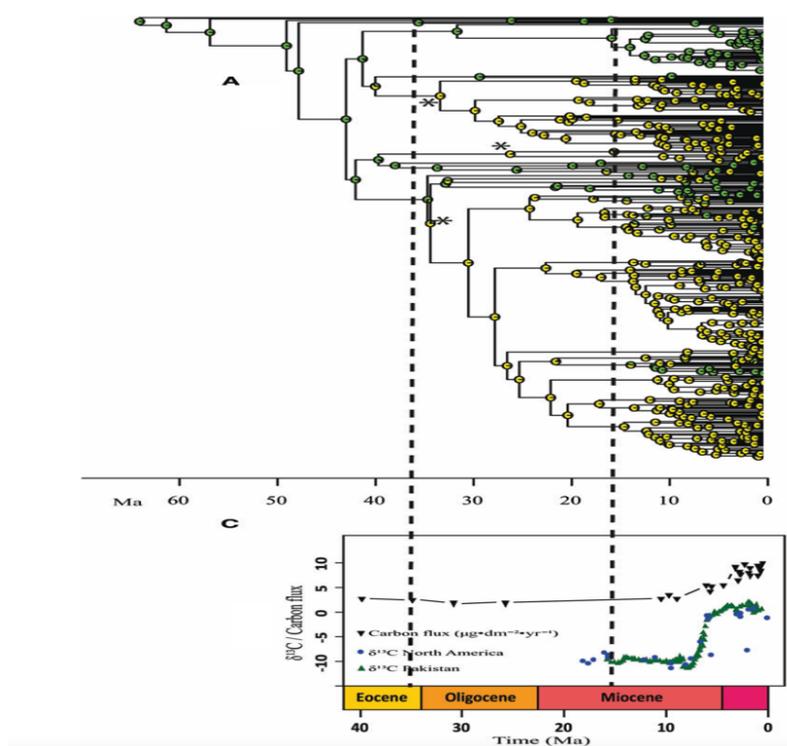


Fig. 3. Optimisations ancestrales du mode photosynthétique C<sub>4</sub> (jaune) et C<sub>3</sub> (vert) des Poaceae couplées (lignes pointillées) avec des données isotopiques <sup>13</sup>C de fossiles d'herbivores d'Amérique du

*Nord indiquant une augmentation de la consommation de végétation C<sub>4</sub> à la fin du Miocène (Cerling et al., 1997) et des données de flux de charbon (Herring, 1985).*

Les lignées de Poales C<sub>4</sub> sont apparues pour la première fois vers 35 Ma à la transition Éocène/Oligocène (Bouchenak-Khelladi et al., 2014b) alors que les habitats ouverts C<sub>4</sub> ne se sont développées qu'à partir du Miocène supérieur et du Pliocène (Fig. 3). Combinés, ces résultats suggèrent que les changements dans la diversification taxonomique et la dominance écologique ont été stimulés par différents facteurs (Bouchenak-Khelladi et al., 2014b).

Parmi les facteurs potentiels à l'origine de l'évolution du métabolisme C<sub>4</sub> chez les Poaceae, l'interaction entre les Poaceae et les ongulés n'a jamais été étudiée (Chapman, 1996 ; Sage, 2001). En combinant des données fossiles et phylogénétiques pour les ongulés dont le régime alimentaire est exclusivement constitué de Poaceae C<sub>4</sub>, nos résultats ont montré que l'origine des clades de Poaceae C<sub>4</sub> et les adaptations d'ongulés à ces habitats apparaissent à la même période durant le Miocène (Bouchenak-Khelladi et al., 2009). Une augmentation de la densité des phytolithes (corps siliceux) au niveau des cellules de la gaine sur les feuilles de Poaceae et du degré d'hypsodontie (Jernvall et al., 1996) s'est avérée correspondre aux changements postulés des taux de diversification à la fin du Miocène (24 changements significatifs de diversification ont été détectés entre 23 et 3,7 millions d'années). L'augmentation de la pression d'herbivorie peut avoir sélectionnée pour une production plus élevée de silice des feuilles à la fin du Miocène (Bouchenak-Khelladi et al., 2009). Couplés avec la propagation des écosystèmes dits 'ouverts' et la radiation évolutive des ongulés, j'ai pu démontrer l'importance et la complexité des interactions biotiques (i.e. physiologie, anatomie) et abiotiques (i.e. opportunités écologiques) au cours de l'histoire évolutive des Poaceae dans la promotion des processus de spéciation. Néanmoins, l'absence de répliques et l'échantillonnage limité à 90 taxons rendent ces résultats prônes à un biais statistique. En effet, il est important de considérer la plasticité phénotypique intraspécifique et le degré de convergence du trait pour confirmer des patrons évolutifs relatifs aux interactions biotiques Poaceae-ongulés (cf. Projet de recherche). De plus, Brightly et al. (2020) ont suggéré, lors d'une expérimentation sous des conditions contrôlées, que l'augmentation de la densité de phytolithes est corrélée à l'augmentation de la température. A la lumière de ces limitations, Il est aujourd'hui nécessaire de développer un protocole expérimental qui puissent prendre en considération les effets

des conditions abiotiques, de la plasticité phénotypique et de l'échantillonnage de la diversité spécifique (cf. Projet de recherche).

## **Modèles de radiations évolutives**

Simpson (1953, p : 223) a développé un modèle pour caractériser les radiations évolutives qui implique « [...] une divergence plus ou moins simultanée de plusieurs lignées [...] ». Il a suggéré qu'un événement de diversification, ou de radiation évolutive, est la conséquence de l'entrée d'une lignée évolutive dans une nouvelle zone adaptative. La zone adaptative peut être considérée comme une zone géographique, un habitat ou une niche écologique, dans laquelle une lignée pourrait se propager d'un point de vue taxonomique, structurel et/ou écologique. Les zones adaptatives typiques pourraient être des îles isolées ou des habitats inhabituels tels que des épiphytes ou des sols oligotrophes. Pour entrer dans une zone adaptative, deux conditions doivent être remplies. Premièrement, la lignée a besoin d'un accès physique à cette zone, qui peut être opéré par une dispersion. Deuxièmement, l'accès à cette zone adaptative doit être facilité par l'évolution de traits appropriés, c'est-à-dire des caractéristiques qui permettent à l'organisme d'occuper de nouveaux environnements ou d'interagir *de novo* avec des environnements existants, facilitant ainsi une divergence écologique ultérieure (Bouchenak-Khelladi et al., 2015).

Les variables utilisées pour étudier une corrélation avec les taux de diversification sont généralement des simplifications des processus biologiques et environnementaux complexes affectant l'hétérogénéité des taux de diversification. Afin de mieux comprendre les déclencheurs probables des radiations évolutives, nous avons développé un cadre conceptuel explicite et une classification des variables. Ce cadre évalue les variables pour trois attributs : les « types », les « momentums » qui peuvent être utilisés pour caractériser la séquence temporelle des changements de variables en relation avec l'initiation de la prolifération des espèces, et les « rôles » qui distinguent les différentes fonctions des variables au cours de la diversification (Bouchenak- Khelladi et al., 2015). Nous avons utilisé trois clades représentant la diversité phylogénétique et structurelle des angiospermes (Ericaceae, Fagales et Poales) comme cas d'études. Nous avons localisé des événements de diversification, sélectionné des variables potentiellement associées à la diversification et déduit les séquences temporelles de l'évolution.

Nous avons classé les variables associées et déterminé si elles sont apparues avant l'événement de diversification ('backgrounds'), simultanément ('triggers') ou ultérieurement ('modulateurs') (Fig. 4). Théoriquement, une radiation nécessite à la fois des conditions extrinsèques et des traits intrinsèques sauf lorsqu'il se produit dans un habitat géographiquement isolé et non compétitif. Les conditions extrinsèques et les traits intrinsèques peuvent être complexes à plusieurs égards, ce qui rend difficile l'identification des causalités sous-jacentes.

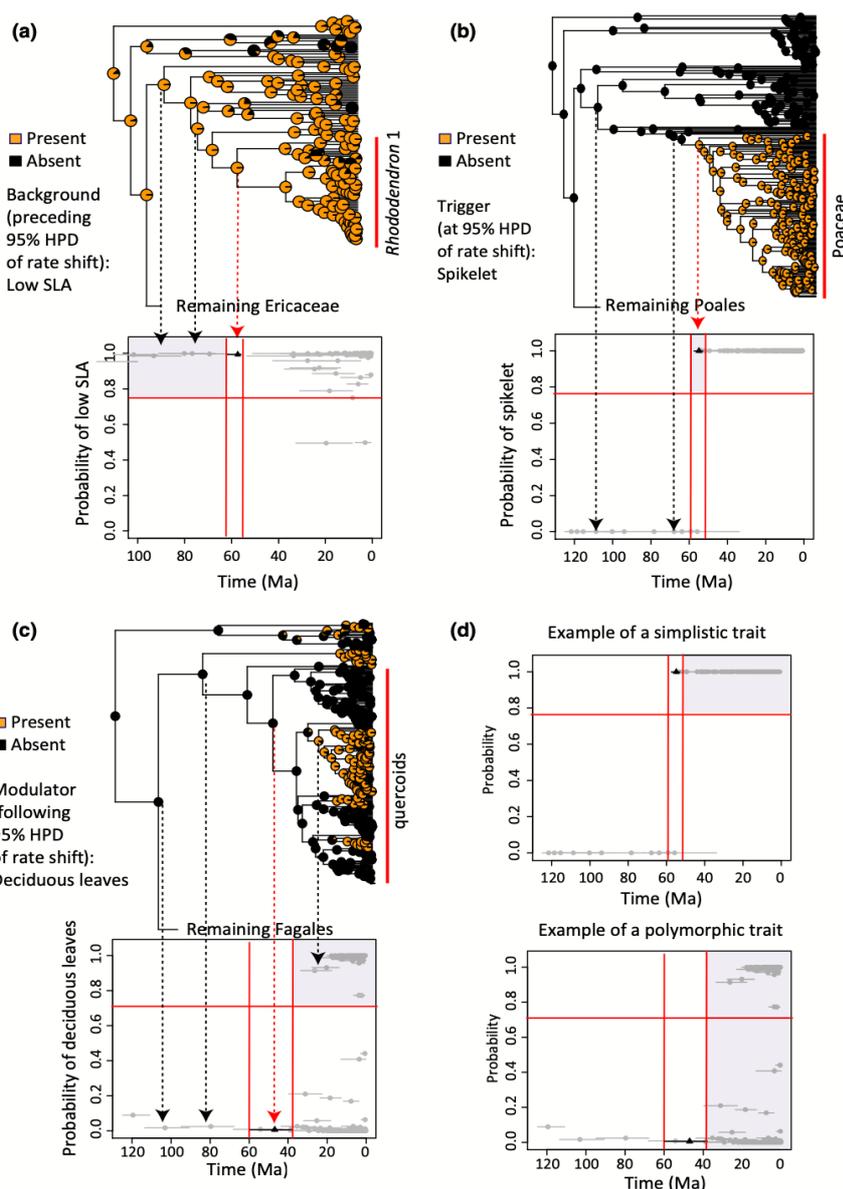


Fig. 4. Diagramme expliquant comment les variables sont classées comme (a) 'backgrounds', (b) 'triggers', (c) 'modulateurs' et (d) simple ou polymorphique. Les optimisations ancestrales ont été effectuées par BiSSE (FitzJohn et al., 2009). Les lignes rouges verticales à droite des arbres phylogénétiques indiquent les clades ayant subi un processus de diversification. Les lignes rouges verticales et horizontales des graphiques de probabilités indiquent les intervalles de confiance des datations de nœuds et la limite de significativité (0.70), respectivement.

Les changements globaux (climatiques et/ou géologiques) passés sont souvent proposés comme déclencheur, ou *'trigger'* des radiations. Ceci est généralement basé sur un argument en trois parties. Le premier est le changement de biome ou d'habitat optimisé sur une phylogénie et modélisé pour avoir eu lieu à un nœud particulier (Fig. 4). Dans la deuxième partie, ce nœud, s'il est sur une phylogénie calibrée dans le temps, fournit une estimation temporelle de ce changement (Fig. 4). Dans la troisième partie, cette datation est utilisée pour fournir un lien avec les changements climatiques et/ou géologiques. Dans nos analyses, les causes potentielles extrinsèques des radiations étaient souvent associées à des changements intrinsèques. Les rôles des variables extrinsèques et intrinsèques lors d'une radiation sont complexes, notamment parce que les plantes modulent l'environnement (Linder et al., 2012) et peuvent modifier les conditions extrinsèques non seulement pour elles-mêmes mais aussi pour d'autres organismes. La classification des variables en trois attributs nous a permis de distinguer explicitement les rôles des conditions extrinsèques et des traits intrinsèques.

Ce cadre nous a permis de déduire des scénarios de diversification et ce protocole peut être pertinent pour identifier les variables comme *'backgrounds'*, *'triggers'* ou *'modulateurs'*. L'utilisation du paradigme selon lequel les variables liées aux radiations peuvent être triées en trois classes conduit à une bien meilleure compréhension des conditions et des traits qui pourraient contribuer aux radiations (Bouchenak-Khelladi et al., 2015). Contrairement aux attentes, nous montrons que les conditions extrinsèques et les traits intrinsèques sont impliqués dans la mise en place de contextes favorables aux radiations.

Néanmoins, les interactions très complexes entre les contextes environnementaux et les réponses physiologiques des espèces sont encore méconnues (Linder & Bouchenak-Khelladi, 2017). Plusieurs sources de données doivent être produites afin d'évaluer de manière robuste la tendance et l'ampleur de l'évolution des traits en réponse au changement global. Par exemple, l'augmentation de la quantité de sclérenchyme (tissus cellulaires extrêmement lignifiés) a évolué indépendamment au sein de deux clades de Danthonioideae (sous-famille de Poaceae) ayant subi des radiations évolutives au cours du Miocène, ce qui pourrait être interprété comme une adaptation à l'aridification et la saisonnalité caractéristiques du Miocène (Zachos et al., 2008). Cependant, il est évident qu'un trait

ou même une combinaison de traits ne suffisent pas à établir une hypothèse mécanistique des causalités des radiations évolutives. L'histoire évolutive des Danthonioideae est complexe ; les dispersions trans-continentales, la polypléidisation et la dynamique des traits fonctionnels ne peuvent être considérés comme les seuls drivers de la radiation (Fig. 6). Les comparaisons de plusieurs clades et l'acquisition systématique de données sur les traits fonctionnels sont les premières étapes pour développer une approche intégrative (cf. Projet de recherche).

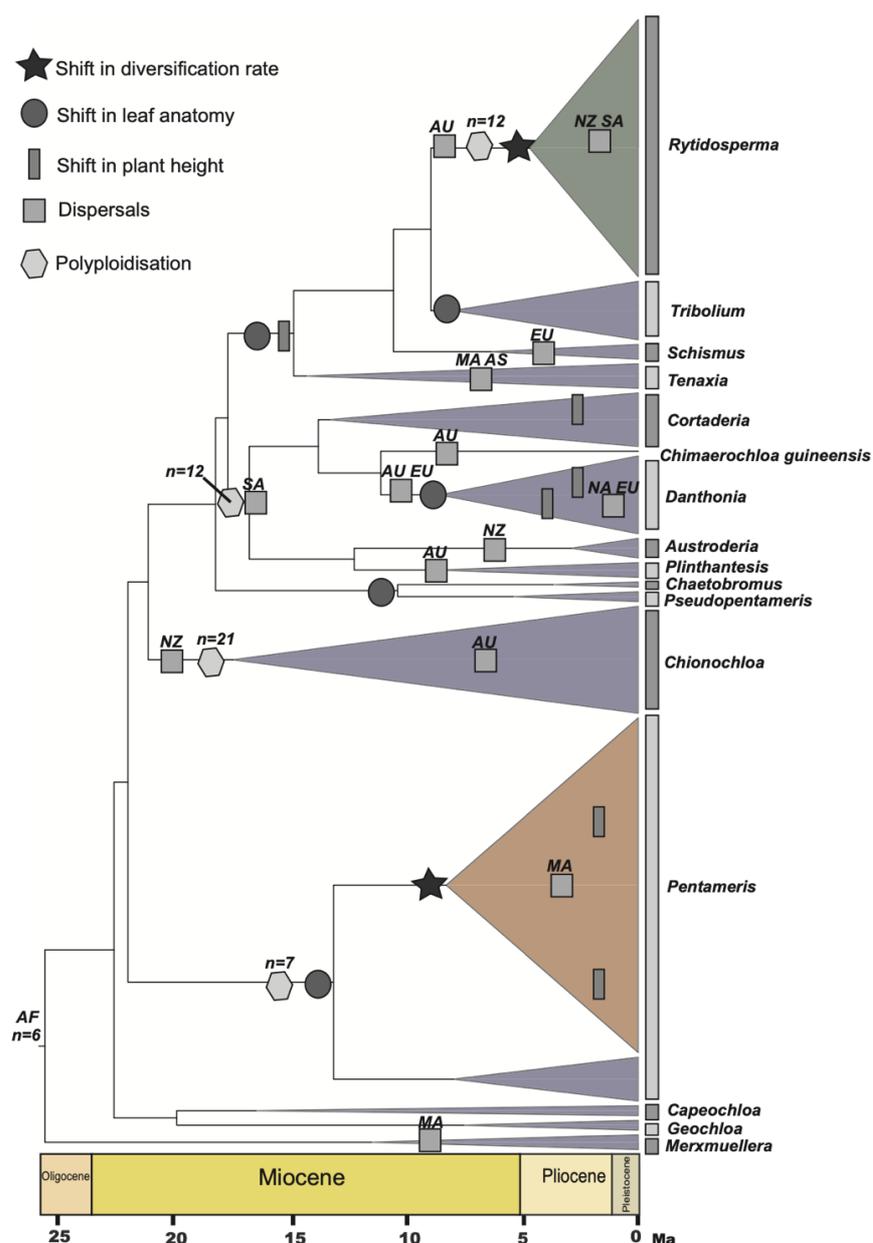


Fig. 6. Phylogénie datée synthétique des Danthonioideae indiquant les changements de taux de diversification, les dispersions géographiques, les événements de ploïdisation et les changements des taux d'évolution de traits fonctionnels.

Enfin, les récents développements des méthodes statistiques d'inférences phylogénétiques, notamment avec l'utilisation de SNPs ou transcriptomes (Bryant et al., 2012 ; Guang et al., 2021), des modes d'évolution des traits biologiques (i.e. méthodes bayésiennes, modèle Ornstein-Uhlenbeck...) et de méthodes d'identification d'événements de diversification (FitzJohn et al., 2009 ; Stadler, 2011 ; Rabosky, 2014) permettent aujourd'hui le développement de modèles évolutifs inhérents aux mécanismes de radiation des lignées. Mes travaux ont démontré que les radiations évolutives nécessitent une interaction entre l'environnement dans lequel les lignées évoluent et les traits biologiques et physiologiques exprimés. Ces travaux sont également beaucoup cités, notamment par Jablonski (2020) qui reconnaît dans un chapitre d'ouvrage l'importance et la pertinence de ces interactions qui sont directement liées au fitness.

## Projet de recherche

En septembre 2022, j'ai été recruté pour une Chaire de Professeur Junior à l'université de Bourgogne au sein de l'UMR 'Agroécologie' 1347 afin d'étudier les mécanismes génétiques et évolutifs de l'holobionte chez les Légumineuses. Dans ce cadre académique et scientifique, je souhaiterais développer un projet de recherche à court, moyen et long terme sur la compréhension des dynamiques évolutives des interactions (i) plantes-herbivores et (ii) plantes-microorganismes dans la promotion de la biodiversité. Ces deux grands axes de recherche impliquent des inférences phylogénétiques et transcriptomiques, des méthodes d'analyses comparatives et des modèles d'évolution des traits fonctionnels afin de comprendre les interactions évolutives, génétiques et physiologiques des plantes avec les herbivores et les microorganismes.

Le première axe repose sur l'étude des interactions Poaceae-ongulés grâce à la quantification des dynamiques de concentration de phytolithes associées à la palatabilité foliaire des espèces de Poaceae, en relation avec leur environnement biotiques et abiotiques. C'est un projet ambitieux et originale puisque aucune étude ne s'est intéressée sur ces dynamiques d'interactions en intégrant des expérimentations *in vitro* et *in situ* afin de tester l'hypothèse selon laquelle **l'intensité des pressions d'herbivorie a permis l'évolution de mécanismes adaptatifs**

**relatifs à l'accumulation et la concentration de phytolithes.** Afin d'identifier l'existence d'un mécanisme coévolutif, il est aussi important de mesurer si **les conditions abiotiques (facteurs édaphiques, température, hygrométrie) expliquent les patrons d'accumulation des phytolithes chez les Poaceae ?**

Le deuxième axe de recherche s'articulera autour des dynamiques de recrutement des microorganismes du sol et du rôle des relations symbiotiques des Légumineuses à graines (Protéagineuses), en particulier chez *Pisum* spp. (pois) et les souches de *Rhizobium* (bactéries des nodosités racinaires fixatrices d'azote). La colonisation des écosystèmes terrestres par les plantes est associée à des interactions avec des microorganismes et des champignons du compartiment rhizosphérique grâce auxquelles l'utilisation optimale de nouvelles ressources (CO<sub>2</sub>, N et P) inhérentes à l'environnement terrestre a été possible (Lyu et al., 2021). Afin de comprendre **comment les interactions avec des microorganismes ont façonné l'évolution des Légumineuses**, il est crucial de **tester la présence d'un signal phylogénétique des associations *Pisum-Rhizobium* et d'étudier les effets de la diversité intra- et inter-spécifique de *Pisum* spp. sur le recrutement et le fonctionnement des communautés microbiennes rhizosphérique afin de valider l'existence des holobiontes en tant qu'unités biologiques soumises à la sélection.**

Ces deux axes de recherche peuvent être considérés comme complémentaires dans la perspective d'une meilleure compréhension des mécanismes et processus associés à la coévolution des plantes avec leurs environnements.

## Cadre conceptuel

Dès le XIXe siècle, Darwin et Wallace considérait l'importance des interactions plantes-animaux et plantes-insectes dans la promotion de la diversité et l'intensité des pressions de sélections (Darwin, 1859 ; Wallace, 1889), notamment illustrée par la fameuse lettre envoyée à Joseph D. Hooker en 1879 où Darwin décrit la diversité des angiospermes comme « [...] an abominable mystery [...] ». Depuis l'étude sur les papillons et leurs plantes hôtes, Ehrlich & Raven (1964) ont introduit le terme de coévolution, considérée comme le processus d'adaptation réciproque d'espèces en interaction (Grant & Grant, 1965). La mesure dans laquelle la coévolution peut être un des moteurs de la sélection naturelle et façonnée la diversité

des angiospermes est toujours débattue, en particulier parce qu'aucune preuve sans équivoque n'a été fournie en ce qui concerne les changements évolutifs réciproques (Brockhurst et Koskella, 2013 ; Suchan & Alvarez, 2015). Des approches expérimentales sous des conditions contrôlées ont pu mettre en évidence des pressions de sélection exercées par des organismes connectés en réseaux trophiques engendrant des changements de fréquences alléliques (Brown & Tellier, 2011 ; Brockhurst & Koskella, 2013). En revanche, lorsque des espèces sont intégrées en réseaux d'interactions complexes et diversifiés dans des conditions naturelles, les pressions de sélection réciproque peuvent varier dans le temps et l'espace et dépendent du contexte écosystémique (Chapman, 1996 ; Chamberlain et al., 2014). D'autre part, l'utilisation d'arbres phylogénétiques pour l'étude de processus coévolutifs s'avère être peu concluante dans la mesure où les patrons phylogénétiques de coévolution reflètent exclusivement des phénomènes de codivergence (Suchan & Alvarez, 2015). Ainsi, puisque les interactions réciproques 'one-to-one' sont peu probables, je considère ici la coévolution comme l'interaction d'espèces évoluant conjointement, *sensu* Janz (2011). Il est évident que le concept de coévolution est encore assujéti à de multiples débats et, en dehors des questions sémantiques, reflète le besoin de développer des approches expérimentales qui prennent en compte la complexité des interactions biotiques, notamment grâce au développement d'hypothèses concernant les processus génétiques en action lors de ces interactions (Fischer et al., 2008).

L'un des exemples les plus charismatiques de telles interactions est la relation Poaceae-ongulés (Coughenour, 1985 ; Chapman, 1996 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2009). Aussi, la découverte de l'holobionte chez les plantes (association plante hôte-microorganismes), notamment chez des angiospermes à fort potentiel agronomique, et le développement de la transcriptomique ont révolutionné notre compréhension des effets sur la physiologie et l'écologie des plantes associées (Simon et al., 2018).

### **Interactions Poaceae et Ongulés : patrons coévolutifs ?**

Les écosystèmes de savanes en Afrique constituent des hotspots de biodiversité, avec la plus grande diversité de Bovidae et de Poaceae à photosynthèse

C<sub>4</sub> de la planète (Bouchenak-Khelladi et al., 2009). Les savanes ont évolué à la fin du Miocène et au début du Pliocène et se sont propagées à partir de 8 millions d'années, comme l'indiquent les données paléontologiques tels que les phytolithes de Poaceae, et la modélisation des paléoclimats (Cerling et al. 1997; Jacobs et al., 1999; Fox & Koch 2003; Strömberg, 2005; Beerling & Osborne, 2006 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2009 ; Strömberg & McInerney, 2011 ; Uno et al., 2016). Au cours de la dernière décennie, des études écologiques et phylogénétiques ont tenté de démêler l'histoire évolutive des savanes en utilisant principalement arbres et Poaceae comme proxys (Bouchenak-Khelladi et al., 2009, 2010a b ; Simon et al., 2009). Ceux-ci ont suggéré que l'aridification et la saisonnalité, le feu et l'herbivorie ont contribué à la propagation des savanes dès la fin du Miocène (Charles-Dominique et al., 2016).

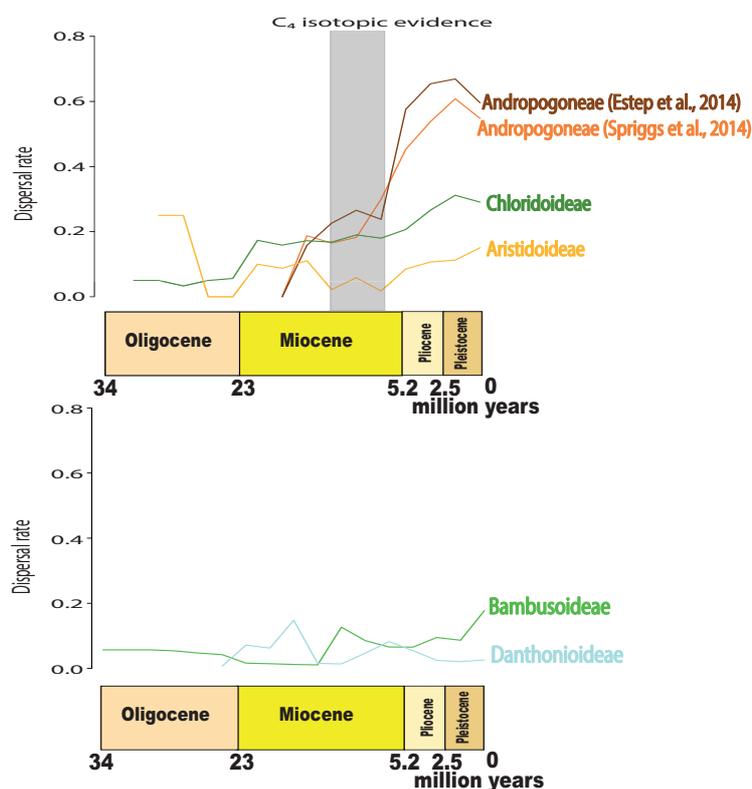


Fig. 5. Évolution des taux de dispersion séquentiel (2 millions d'années) pour tous les clades de Poaceae C<sub>4</sub> (i.e. Andropogoneae (Estep et al. (2014) et Spriggs et al. (2014)), Aristidoideae and Chloridoideae , et C<sub>3</sub> (Danthonioideae and Bambusoideae). Les données isotopiques ont été collectées en Amérique du Nord (Nambudiri et al., 1978), Amérique du Sud (Latorre et al., 1997) et Afrique (Kingston et al., 1994; Morgan et al., 1994).

Cependant, l'assemblage des Poaceae de savanes des différentes tribus C<sub>4</sub> qui proviendraient de différentes origines biogéographiques (Bouchenak-Khelladi et

al., 2010b) semble indiquer des dispersions intercontinentales massives (Fig. 5), mais leur rôle dans les assemblages d'espèces sont encore méconnus. Les deux clades C<sub>4</sub> (Chloridoideae et Andropogoneae) ont dispersé de façon linéaire, au moins jusqu'au Quaternaire (Fig. 5). Ces dispersions massives peuvent être associés à l'expansion d'habitats ouverts dans lesquels les conditions environnementales étaient propices à l'établissement des lignées C<sub>4</sub>.

La diversification des Poaceae C<sub>4</sub> à habitat ouvert s'est produite dans le Miocène, couplée à un passage d'un environnement héliophytique à un environnement xérophytique (Bouchenak-Khelladi et al., 2014) et à la diversification des ongulés (Jernvall et al., 1996 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2009 ; Strömberg & McInerney, 2011). Afin de démêler les rôles du climat, de la géologie et de la pression d'herbivorie dans la sélection des attributs foliaires des Poaceae à l'échelle des communautés, Bouchenak-Khelladi et al. (2020) ont suggéré que les densités d'herbivores dans le parc national Kruger (Afrique du Sud) sont corrélées à des traits fonctionnels (SLA et force de rupture des limbes) potentiellement associés à la palatabilité foliaire. Cependant, cette étude manquait d'une résolution adéquate des données pour quantifier clairement les rôles de chaque facteur abiotique (conditions édaphiques et précipitations) et biotique (pressions d'herbivores et co-occurrences d'espèces) dans la composition des attributs foliaires. Le degré auquel la distribution et la densité d'ongulés sont associées aux traits foliaires des communautés de Poaceae n'est toujours pas établi. Les traits foliaires déterminent à la fois la qualité et la quantité de fourrage disponible (Wright et al. 2001 ; Pontes et al. 2007 ; Duru et al. 2009) et devraient donc influencer les densités d'herbivores ongulés. Par exemple, des densités élevées d'herbivores sont susceptibles d'avoir un effet positif sur les caractéristiques foliaires des graminées grâce aux excréments qui contribuent à la fertilité du sol et de leur défoliation sur la sélection pour une repousse rapide (Wright et al. 2001 ; Hempson et al. 2015). Bien que plusieurs études aient démontré les associations entre les ongulés et la teneur en humidité ou en éléments nutritifs des Poaceae (Holdo et al 2009, Augustine et MacNaughton 2006), les effets sur des traits spécifiques tels que la surface foliaire spécifique (SLA), la concentration de phytolithes et la force de rupture des limbes restent débattus (van der Plas et al. 2016 ; Katz, 2014 ; Strömberg et al., 2018 ; Bouchenak-Khelladi et al., 2020). Plus généralement, il existe une abondante littérature sur les facteurs 'top-downs' (herbivorie) et 'bottom-ups' (sol) et leurs fonctions sur les communautés végétales dans les écosystèmes de

savane (par exemple, February et al. 2013 ; Archibald et Hempson 2016 ; February et Higgins 2016), mais la compréhension de la dynamique de ces interactions reste encore méconnue.

Les phytolithes sont des structures minérales microscopiques, produites par précipitation et polymérisation (biosilicification) (Nawaz et al., 2019), au niveau des cellules de la gaine des Poaceae (Bouchenak-Khelladi et al., 2009). La silice (Si) est absorbée par les racines dans sa forme soluble ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ; acide orthosilicique) puis transportée et précipitée dans les cellules par le système vasculaire (Nawaz et al., 2009). Il est suggéré que l'accumulation de phytolithes constitue une stratégie de défense contre l'herbivorie (Katz, 2014 ; Hartley, 2015 ; Strömberg et al., 2018). L'évolution de la dentition chez *Equus* a été corrélée aux variations de concentrations de phytolithes des Poaceae  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  durant le Cénozoïque (MacFadden, 2005). Cependant, d'autres facteurs, tels que l'espèce herbivore considérée, les conditions édaphiques, la température et la précipitation, sont aussi associées à la dynamique de concentration des phytolithes (Nawaz et al., 2019 ; Brightly et al., 2020). L'identification de gènes fonctionnels du transport de silice (*Lsi1*, *Lsi2*, *Lsi3* et *Lsi6*) à travers la membrane plasmique chez *Oryza* (riz), *Hordeum* (avoine), *Triticum* (blé) et *Zea* (maïs) (Ma et al., 2007 ; Chiba et al., 2009 ; Yamaji et al., 2012) constitue une avancée dans la compréhension des mécanismes favorisant l'accumulation de phytolithes mais la valeur adaptative de cette accumulation est encore débattue, et reste à être démontrée. Sous différentes intensités d'herbivorie, plus de 2,000 gènes différentiellement exprimés (codants pour des processus métaboliques divers) ont été identifiés chez *Stipa grandis* (Pooideae ; Poaceae) (Dang et al., 2021). Il est donc crucial de pouvoir quantifier le degré d'expression de gènes candidats sous des conditions abiotiques (type de substrat, concentration de silice minérale, température, hygrométrie) et biotiques (intensité d'herbivorie, diversité spécifique d'herbivores) contrôlées pour plusieurs espèces de Poaceae  $\text{C}_4$  et  $\text{C}_3$ .

Grâce aux infrastructures de l'UMR 'Agroécologie' 1347 (plateforme de phénotypage haut-débit – 4PMI ; laboratoire d'analyses génomiques – GenoSol), il est possible de mettre en place une 'pipeline' d'acquisition et de traitement de données génomiques *in vitro* en comparant les teneurs de phytolithes d'espèces de Poaceae et le degré d'expression des gènes fonctionnels du transport de silice en fonction de leur type métabolique ( $\text{C}_3$  vs.  $\text{C}_4$ ) et des conditions abiotiques (température, humidité et composition du substrat). Il serait possible de pouvoir soumettre des individus

d'espèces représentatives  $C_3$  et  $C_4$  à des conditions abiotiques similaires (taux d'humidité, de température, de radiation solaire et composition du substrat) *in vitro* et de quantifier les degrés d'expression de gènes candidats à l'acquisition et au dépôt des phytolithes. Les protocoles d'extraction, de séquençage et d'analyse des données transcriptomiques sont maintenant standardisés (Langmead and Salzberg, 2012; Denoeud et al., 2014; Anders et al., 2015; Breitler, 2016). Ces résultats permettront la mise en place d'une stratégie d'échantillonnage *in situ* des espèces et populations afin de tester l'adaptation des individus aux pressions d'herbivores dans des systèmes de savanes. Grâce à une approche phylogénétique d'évaluation des modes d'évolution des traits fonctionnels chez les Poaceae, il est possible de tester des corrélations intra- et inter-spécifiques entre les pressions d'herbivores et les degrés d'expression de traits foliaires chez les Poaceae. In fine, l'inférence de phylogénies moléculaires conduirait à retracer la trajectoire évolutive des interactions Poaceae-ongulés en fonction des conditions paléo-écologiques et paléo-climatiques.

### **L'holobionte chez les Légumineuses : de la coévolution à la symbiose ?**

La colonisation des écosystèmes terrestres au Paléozoïque a engendré de nouvelles stratégies d'acquisition d'azote et de phosphore des sols, notamment via la mise en place de relations symbiotiques avec le microbiote des sols (Edwards et al., 2015). L'interaction plante-microorganismes est régit par un 'dialogue chimique' via la production d'exsudats (métabolites primaires et secondaires) par la plante qui sélectionne et recrute les communautés bactériennes qui, en retour, produisent des métabolites qui facilitent l'acquisition de nutriments et permettent de favoriser la croissance de la plante hôte (Oyserman et al., 2022). Ce processus d'association est bien connu pour les champignons mycorhiziens à arbuscules et les bactéries fixatrices d'azote et illustre une longue histoire coévolutive, mais l'adaptation d'autres souches du microbiote rhizosphérique à ce processus reste encore à être élucidée (Fitzpatrick et al., 2018, 2020).

Malgré les bénéfices connus du microbiote rhizosphérique sur la nutrition azotée et la croissance de la plante hôte (van der Heijden et al., 2008 ; Jacoby et al., 2017), les mécanismes d'association et leur degré d'héritabilité restent largement méconnus. D'autre part, il est suggéré que les microbiotes associés sont largement différenciés en fonction des distances génétiques des plantes hôtes et

des conditions abiotiques (Zgadzaj et al., 2016 ; Schlaeppi et al., 2014). Il paraît donc nécessaire de décrypter les mécanismes d'associations des interactions 'microbiote rhizosphérique–diversité et variabilité génétique–environnements'.

Les Légumineuses à graines et leur association symbiotique avec des bactéries fixatrices d'azote correspondent à l'équivalent d'environ  $\frac{1}{4}$  des intrants azotés appliqués annuellement à l'agriculture mondiale (Herridge et al., 2008). La fixation symbiotique de l'azote entre la bactérie *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* (*Rlv*) et le genre *Pisum* (pois; Fabaceae) peut produire jusqu'à 80% des besoins de la plante hôte (Voisin et al., 2002). L'exsudation d'isoflavonoïdes par la plante déclenche l'activation des opérons *nod* par les souches de *Rhizobium* qui, en retour, sécrètent une combinaison de facteurs Nod qui déclenchent la formation de nodosités racinaires et facilitent la fixation d'azote par la plante. Les récepteurs kinases à motif *LysM* des Légumineuses à graines contrôlent la mise en place de la relation symbiotique avec les souches de *Rhizobium* (Gough et al., 2018) mais le processus de recrutement spécifique des souches par la plante hôte n'est pas clairement établi. Bourion et al. (2018) a montré que le recrutement de souches de *Rhizobium* est dépendant du génotype de la plante hôte chez *Pisum*. Ce signal n'a pas encore été validé à l'échelle de la tribu des Fabeae (*Lathyrus*, *Lens*, *Vicia*, *Vigna*...) dont plusieurs espèces ont une valeur agronomique. Il apparaît essentiel d'identifier s'il existe un signal phylogénétique des associations Fabeae-*Rhizobium* (i.e. souches de *Rhizobium* sont conservées en fonction des distance évolutives des plantes hôtes ?). La tribu des Fabeae est apparue au Miocène sur le pourtour méditerranéen, et son histoire évolutive est caractérisée par de multiples dispersions intercontinentales jusqu'à la fin de l'Holocène (Schaefer et al., 2012). L'adaptation à des conditions édaphiques et climatiques nouvelles des lignées de Fabeae peut avoir eu des conséquences quant à la dynamique et au choix de recrutements des *Rhizobium* par les plantes.

Dans la perspective d'une amélioration des productions agricoles, tout en minimisant les intrants pour une transition agroécologique durable, la compréhension des mécanismes d'interactions du rhizobiote (microbiote rhizosphérique) avec la diversité génétique de *Pisum* permettrait la sélection d'associations garantissant une production stable et optimale. Cependant, l'importante diversité génétique et phylogéographique de *Pisum*, notamment des lignées sauvages *Pisum fulvum*, *P. sativum* subs. *elatius* (Smýkal et al., 2015 ;

Bourion et al., 2018 ; Kreplak et al., 2019 ; Hellwig et al., 2021), et les variations de leurs réponses physiologiques aux associations microbiennes, telles que la croissance racinaire et le développement de nodosités (Laguerre et al., 2007 ; Bourion et al., 2010), suggèrent un fonctionnement complexe de l'holobionte. La variabilité génétique semble jouer un rôle dans la dynamique de recrutement des communautés microbiennes (Brachi et al., 2022), mais les mécanismes d'associations avec des microorganismes non-symbiotiques restent encore méconnus. D'autre part, la mesure dans laquelle les communautés microbiennes associées se modifient au cours du cycle de vie du pois n'a pas encore été étudiée. En effet, l'accumulation de carbone dans les nodosités pendant la phase végétative est associée à la part la plus importante d'acquisition d'azote, alors que l'accumulation de carbone dans les graines pendant la phase de fructification est couplée à une baisse d'activité de fixation (Voisin et al., 2003). La prise en compte de ces interactions nécessite une analyse de l'expression génique et des réponses fonctionnelles du microbiote rhizosphérique (Young et al., 2018) au cours du cycle de vie du pois et permet une caractérisation directe des fonctions métaboliques et physiologiques agissant sur l'hôte.

Grâce à des approches phylogénomiques et transcriptomiques, il est possible de quantifier les taux de transcription de gènes fonctionnels connus, tels que les gènes codant pour les protéines du domaine *LysM* (Gough et al., 2018), et constitue une approche robuste pour une meilleure compréhension des interactions (Tan et al., 2015 ; Young et al., 2018). Ce projet se base donc sur l'étude des réponses physiologiques, morphologiques et de rendements de cultivars/landraces (*Pisum sativum* subsp. *sativum* et *P. sativum* subsp. *abyssinicum*) et d'espèces sauvages (*P. fulvum*, *P. sativum* subs. *elatius*) à différentes étapes de croissance aux dynamiques de recrutement du rhizobium sous des conditions abiotiques contrôlées. D'autre part, Il s'agit de la première étude qui tente de démêler sur plusieurs échelles temporelles (phases végétatives, floraisons et fructifications) et spatiales (cultivars vs. espèces sauvages) les effets du rhizobium et de la diversité génétique de la plante hôte sur la physiologie, le développement et le rendement du pois. Enfin, la reconstruction de l'histoire évolutive de la relation symbiotique Fabaceae-*Rhizobium* permettra de mettre en évidence le degré de plasticité de l'association et sa valeur adaptative.

## Intégration, moyens financiers et collaborations

L'UMR 'Agroécologie' à l'université de Bourgogne Franche-Comté est en train de développer une thématique transversale portant sur l'étude de l'écologie et de l'évolution des holobiontes, et plus largement sur les interactions holobiontes-environnements. Le projet que je souhaite développer s'intègre parfaitement dans ce contexte, et offre en plus une expertise dans l'analyse phylogénétique des patrons d'associations plantes-microorganismes et plantes-herbivores. La complémentarité de mes thématiques de recherche est aussi l'occasion de collaborations avec l'UMR 'Biogéosciences', notamment avec les équipes BIOME, ECO-EVO, CRC et SAMBA.

Dans le cadre de la Chaire de Professeur Junior, mon projet de recherche doit être intégré dans un contexte pluridisciplinaire qui implique des collaborations avec des ecophysiologistes (équipe EcoLeg - INRAE ; Marion Prudent), des microbiologistes (équipe BIOME – INRAE/AgroSup; Manuel Blouin) et des généticiens (équipe ECP - INRAE; Nadim Tayeh) à Dijon. Il faut aussi noter que l'université de Bourgogne bénéficie d'un soutien privilégié en bioinformatique avec la présence d'un centre de calcul (CCuB) et en biologie expérimentale avec l'accès aux serres de la plateforme 4PMI de l'INRAE Dijon.

Depuis trois ans, j'ai pu me familiariser avec les différentes structures analytiques et expérimentales présentes également au sein de l'UMR 'Biogéosciences' à l'université de Bourgogne. Aussi, au cours des dix dernières années, j'ai développé un important réseau de collaboration : Prof. G.A. Verboom, University of Cape Town; Dr. C. Strömberg, University of Washington ; Dr. O. Hardy, ULB, Bruxelles ; Dr. Hempson, Wits University, Johannesburg ; Dr. P-A Christin, University of Sheffield.

En termes d'enseignement, je participe à plusieurs formations universitaires qui correspondent à mon projet. Je contribue aux modules « Génétique de la conservation » du Master 1 DYCOB et « Génotype et Environnement » du Master 1 B2IPME de l'université de Bourgogne à partir de 2022. D'autre part, je suis très impliqué dans les travaux de réflexions et de conceptions des nouvelles offres de formation, relatives à l'arrêté 'Diplôme National de Licence' de juillet 2018, qui débiteront à la rentrée 2024. J'anticipe la prise en charge de deux unités d'enseignements : UE « Evolution des Angiospermes : diversification, adaptation et

coevolutions » du parcours *Ecologie et Evolution* et UE « Interactions biotiques des angiospermes » du parcours *Sciences du Végétal* de l'université de Bourgogne.

La réalisation de ce projet dépend des moyens humains et financiers qui y sont consacrés. L'axe du projet sur les dynamiques de recrutement des microorganismes du sol et du rôle des relations symbiotiques des Légumineuses à graines (Protéagineuses) est financé par un projet INRAE - ANR jusqu'en 2026, dans le cadre de la Chaire de Professeur Junior, avec le financement de deux thèses de Doctorat. L'axe relatif à l'étude des interactions Poaceae-ongulés nécessitera des demandes de financement à l'ANR, au programme PROTEA 2023 de Campus France et à la région Bourgogne Franche-Comté. Ces demandes de financements seront soumises courant 2023.

## Conclusion

Les travaux de recherches que j'ai mené ont contribué à démontrer l'importance des facteurs biotiques et abiotiques dans la dynamique des processus de diversification et de propagation écologique. Une partie de ces travaux a mis en évidence le rôle potentiel de l'accumulation de phytolithes des Poaceae de savanes en réponse aux pressions d'herbivorie. Le projet global que je souhaite développer, dans le cadre de la Chaire de Professeur Junior et au-delà, s'inscrit dans la continuité de ces travaux. Il est articulé de sorte à combiner un axe de recherche sans contrainte de faisabilité (interactions plantes-microorganismes – écologie et évolution de l'holobionte), à un projet plus exploratoire et plus risqué (coévolution Poaceae-ongulés). En termes d'encadrements, la majeure partie de ce projet sera consacrée à la formation de jeunes chercheurs. Une des principales identités que je souhaite apporter à ce projet dans son ensemble est l'intégration des approches et des échelles: phylogénomiques, écophysiologie, microbiologie et évolution. Ce projet permettrait la mise en évidence de patrons coévolutifs plantes-ongulés et plantes-microorganismes et serviraient à une meilleure appréhension de l'importance des réseaux trophiques dans l'évolution et la conservation de la biodiversité. In fine, je souhaite identifier des tendances évolutives communes aux angiospermes qui ont conduit à leur diversification. Comprendre les mécanismes impliqués dans la

diversification des espèces reste la pierre angulaire de tout type d'évaluation et de conservation de la biodiversité.

## Bibliographie

- Anders, S., Pyl, P.T., Huber, W. (2015) HTSeq—A Python framework to work with high-throughput sequencing data. *Bioinformatics*, 31, 166-169.
- Archibald, S., Hempson G.P. (2016) Competing consumers: contrasting the patterns and impacts of fire, and mammalian herbivory in Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371, 20150309.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J. (2006) Interactive effects of ungulate herbivores, soil fertility, and variable rainfall on ecosystem processes in a semi-arid savanna. *Ecosystems*, 9, 1242-1256.
- Barracough, T.G., Nee, S. (2001) Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 391-399.
- Barreiro LB, Laval G, Quach H, Patin E, Quintana-Murci L (2008) Natural selection has driven population differentiation in modern humans. *Nat Genet* 40:340–345.
- Berling, D.J., Osborne, C.P. (2006) The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12, 2023-2031.
- Bond, W.J., Midgley, G.F., Woodward, F.I. (2003) What controls South African vegetation-climate or fire? *South African Journal of Botany*, 69, 79-91.
- Bond, W.J., Woodward F.I., Midgley, G.F. (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165, 525-538.
- Bouchenak-Khelladi Y., Salamin N., Savolainen V. Forest F., van der Bank M., Chase M.W., Hodkinson T. (2008) Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 488-505.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Verboom, G.A., Hodkinson, T.R., Salamin, N., Chonghaile, G., Savolainen V. (2009) Origin and diversification of C<sub>4</sub> grasses and savanna-adapted ungulates. *Global Change Biology*, 15, 2397-2417.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Maurin, O., Hurter, J., van der Bank M. (2010a) The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57, 495-508.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Verboom, G.A., Savolainen, V., Hodkinson, T.R. (2010b) Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162, 543-557.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Muasya, A.M., Linder, H.P. (2014a) A revised evolutionary history of Poales: Origins and Diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175, 4-16.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Slingsby, J, Verboom, G.A., Bond, W. (2014b) Diversification of C<sub>4</sub> grasses does not coincide with their ecological dominance. *American Journal of Botany*, 101, 300-307.

- Bouchenak-Khelladi, Y., Onstein, R.E., Xing, Y., Schwery, O.M., Linder, H.P. (2015) On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytologist*, 207, 313-326.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Linder, H. P. (2017) Frequent and parallel habitat transitions as driver of unbounded radiations in the Cape flora. *Evolution*, 71, 2548-2561.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Verboom, G.A., February, E.D., Boucher, F.C. (2020) C<sub>4</sub> grass functional traits are correlated with biotic and abiotic gradients in an African savanna. *Plant Ecology*, 221, 241-254.
- Bourion, V., et al. (2018) Co-inoculation of a pea core-collection with diverse rhizobial strains shows competitiveness for nodulation and efficiency of nitrogen fixation are distinct traits in the interaction. *Frontiers in Plant Sciences* 8, 2249.
- Bourion, V., et al. (2010) Genetic dissection of nitrogen nutrition in pea through a QTL approach of root, nodule, and shoot variability. *Theoretical and Applied Genetics*, 121, 71-86.
- Brachi, B., Filiault, D., Whitehurst, H., et al. 2022. Plant genetic effects on microbial hubs impact host fitness in repeated field trials. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 119, e2201285119.
- Breitler J.-C., Campa C., Georget F., Bertrand B., Etienne H. (2016). A single-step method for RNA isolation from tropical crops in the field. *Scientific Reports*, 6, 38368.
- Brightly, W.H., Hartley S.E., Osborne C.P., Simpson, K.J., Strömberg, C.A.E. (2020) High silicon concentrations in grasses are linked to environmental conditions and not associated with C<sub>4</sub> photosynthesis. *Global Change Biology*, 26, 7128-7143.
- Brockhurst, M.A., Koskella, B. (2013) Experimental coevolution of species interaction. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 367-375.
- Brown, J.K.M., Tellier, A. (2011) Plant-parasite coevolution: bridging the gap between genetics and ecology. *Annual Review of Phytopathology*, 49, 345-367.
- Bryant, D., Bouckaert R., Felsenstein, J., Rosenberg, N.A., RoyChoudhury, A. (2012) Inferring species trees directly from biallelic genetic markers: bypassing gene trees in a full coalescent analysis. *Molecular Biology and Evolution* 29, 1917-1932.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693-715.
- Castillo, J.M. et al. (2018) Low genetic diversity contrasts with high phenotypic variability in heptaploid *Spartina densiflora* populations invading the Pacific coast of North America. *Ecology & Evolution*, 8, 4992-5007.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., Macfadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V., Ehleringer, J.R. (1997) Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389, 153-158.
- Chamberlain, S.A., Bronstein, J.L., Rudgers, J.A. (2014) How context dependent are species interactions? *Ecology Letters*, 17, 881-890.
- Chapman, G.P. (1996) From extinct to present-day grasses. In: *The Biology of Grasses* (ed. Chapman GP), pp. 112–123. CAB International, Oxon, UK.
- Charles-Dominique, T. et al. (2016) Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, E5572-E5579.

- Chase, M.W., Fay, M.F., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Savolainen, V. (2006) Simple phylogenetic tree searches easily succeed with large matrices of single genes. *Taxon*, 55, 573–578.
- Chiba, Y., Mitani, N., Yamaji, N., Ma, J.F. (2009) HvLsi1 is a silicon influx transporter in *Hordeum* (barley). *Plant Journal*, 57, 810–818.
- Clapham, M.E. et al. (2006) Assessing the ecological dominance of Phanerozoic marine invertebrates. *Palaios*, 21, 431–441.
- Coiffard, C., Gomez, B., Da Viero-Gomez, V., Dilcher, D.L. (2012) Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 20955–20959.
- Coughenour, M.B. (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 72, 852–863.
- Dang, Z. et al. (2021) Transcriptome-wide gene expression plasticity in *Stipa grandis* in response to grazing intensity differences. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, 11882.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London, UK.
- Denoeud, F., Carretero-Paulet, L., Dereeper, A., Droc, G., Guyot, R., Pietrella, M., Zheng, C., Alberti, A., et al. (2014) The coffee genome provides insight into the convergent evolution of caffeine biosynthesis. *Science*, 345, 1181–1184.
- Drummond, A. J., Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7,214.
- Duchêne, D., Duchêne, S., Ho, S.Y.W. (2015) Tree imbalance causes a bias in phylogenetic estimation of evolutionary timescales using heterochronous sequences. *Molecular Ecological Research*, 15, 785–794.
- Duru, M., Adam, M., Cruz, P., et al. (2009) Modelling above-ground herbage mass for a wide range of grassland community types. *Ecological Modelling*, 220, 209–225.
- Edwards, D., Cherns, L., Raven, J.A. (2015) Could land-based early photosynthesizing ecosystems have bioengineered the planet in mid-Palaeozoic times? *Palaeontology*, 58, 803–837.
- Ehrlich, P., Raven, P. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Estep, M.C et al. (2014) Allopolyploidy, diversification, and the Miocene grassland expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 15149–15154.
- February, E.C., Higgins, S.I., Bond, W.J., Swemmer, L. (2013) Influence of competition and rainfall manipulation on the growth responses of savanna trees and grasses. *Ecology*, 94, 1155–1164.
- February, E.C., Higgins, S.I. (2016) Rapid leaf deployment strategies in a deciduous savanna. *PloS ONE*, 11, e0157833
- Fischer, H.M., Wheat, C.W., Heckel, D.G., Vogel, H. (2008) Evolutionary origins of a novel host plant detoxification gene in butterflies. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 809–820.
- FitzJohn, R., Maddison, W., Otto, S. (2009) Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. *Systematic Biology*, 58, 595–611.

- Fitzpatrick, C.R., Copeland, J., Wang, P.W., Guttman, D.S., Kotanen, P.M., Johnson, M.T.J. (2018) Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 115, 1157-1165.
- Fitzpatrick, C.R., et al. (2020) The plant microbiome: from ecology to reductionism and beyond. *Annual Review of Microbiology*, 74, 81-100.
- Fox, D.L., Koch, P.L. (2003) Tertiary history of C<sub>4</sub> biomass in the Great Plains, USA. *Geology*, 31, 809-812.
- Giraud, D., Lima, O., Huteau, V., Coriton, O., et al. (2021) Evolutionary dynamics of transposable elements and satellite DNAs in polyploid *Spartina* species. *Plant Science*, 302, 110671.
- Grant, V., Grant, K.A. (1965) Flower pollination in the Phlox family. Columbia University Press, New York, NY, USA.
- Gough, C., Cottret, L., Lefebvre, B., Bono, J.-J. (2018) Evolutionary history of plant LysM receptor proteins related to root endosymbiosis. *Frontiers in Plant Science*, 9, 923.
- Guang, A., Howison, M., Zapata, F., Lawrence, C., & Dunn, C. W. (2021) Revising transcriptome assemblies with phylogenetic information. *PLoS ONE*, 16, e0244202.
- Hartley, S.E. (2015) Round and round in cycles? Silicon-based plant defences and vole population dynamics. *Functional Ecology*, 29, 151-153.
- Harvey, M.G., Seeholzer, G.F., Smith, B.T., Rabosky, D.L., Cuervo, A.M., Brumfield, R.T. (2017) Positive association between population genetic differentiation and speciation rates in New World birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 6328-6333.
- Hellwig, T., Abbo, S., Sherman, A., Ophir, R. (2021) Prospects for the natural distribution of crop wild-relatives with limited adaptability: The case of the wild pea *Pisum fulvum*. *Plant Science*, 310, 110957.
- Hempson G.P., Archibald S., Bond W.J. et al. (2015) Ecology of grazing lawns in Africa. *Biological Reviews*, 90, 979-994.
- Herridge, D. F., Peoples, M. B., and Boddey, R. M. (2008) Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant Soil*, 311, 1-18.
- Herring, J. R. (1985) Charcoal fluxes into sediments of the North Pacific Ocean: The Cenozoic record of burning. In E. T. Sundquist and W. S. Broecker [eds.], *The carbon cycle and atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations: Archean to present*. American Geophysical Union, Washington, D.C., USA.
- Hillis, D.M. (1996) Inferring complex phylogenies. *Nature* 383, 130-131.
- Holdo, R.M., Holt R.D., Fryxell, J.M. (2009) Opposing rainfall and plant nutritional gradients best explain the wildebeest migration in the Serengeti. *American Naturalist*, 173, 431-445.
- Hoorn, C. et al. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927-931.
- Jablonski, D. (2020) Macroevolution theory. In *The Theory of Evolution – Principles, concepts and assumptions* (Eds. Scheiner SM & Mindell DP). pp 338-368. University of Chicago Press, USA.
- Jacobs, B.F., Kingston, J.D., Jacobs, L.L. (1999) The origins of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 590-643.
- Janz, N. (2011) Ehrlich and Raven revisited: mechanisms underlying codiversification of plants and enemies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 42, 71-89.

- Jernvall, J., Hunter, J.P., Fortelius, M. (1996) Molar tooth diversity, disparity, and ecology in Cenozoic Ungulate radiations. *Science*, 274, 1489–1492.
- Katz, O. (2014) Beyond grasses: the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species. *Frontiers in Plant Sciences*, 5.
- Kingston, J.D., Marino, B.D., Hill, A. (1994) Isotopic evidence for Neogene hominid paleoenvironments in the Kenya Rift Valley. *Science*, 264, 955-959.
- Kreplak, J., Madoui, M-A, Căpal, P. et al. (2019) A reference genome for pea provides insight into legume genome evolution. *Nature Genetics*, 51, 1411-1422.
- Laguerre G., Depret G., Bourion V., Duc G. (2007) *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* genotypes interact with pea plants in developmental responses of nodules, roots and shoots. *New Phytologist*, 176, 680-690.
- Langmead, B., Salzberg, S.L. (2012) Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature Methods*, 9, 357-359.
- Latorre, C.J., Quade, J, McIntosh, W.C. (1997) The expansion of C<sub>4</sub> grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146, 83-96.
- Linder, H.P., Bykova, O., Dyke, J., Etienne, R.S., Hickler, T., Kuhn, I., Marion, G., Ohlemueller, R., Schymanski, S.J., Singer, A. (2012) Biotic modifiers, environmental modulation and species distribution models. *Journal of Biogeography*, 39, 2179-2190.
- Linder, H.P., Bouchenak-Khelladi, Y. (2017) Adaptive radiations should not be simplified: the case of the Danthonioid grasses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 117: 179-190.
- Losos, J.B. (2009) *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. Berkely: University California Press.
- Lyu, D., Msimbira, L.A., Nazari, M et al. (2021) The coevolution of plants and microbes underpins sustainable agriculture. *Microorganisms*, 9, 1036.
- Ma, J.F. et al. (2007) An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448, 209.
- MacFadden, B.J. (2005) Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric CO<sub>2</sub> during the Cenozoic: evidence from North American fossil horses (family Equidae). In *A history of atmospheric CO<sub>2</sub> and its effects on plants, animals, and ecosystems*. Springer: Berlin, Germany.
- Moen, D., Morlon, H. (2014) From dinosaurs to modern bird diversity: extending the time scale of adaptive radiation. *PLoS Biology* 12: e1001854.
- Morgan, M.E., Kingston, J.D., Marino, B.D. (1994) Carbon isotopic evidence for the emergence of C<sub>4</sub> plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature*, 367, 162-165.
- Nambudiri, E.M.V., Tidwell, W.D., Smith, B.N., Hebbert, N.P. (1978) A C<sub>4</sub> plant from the Pliocene. *Nature*, 276, 816-817.
- Nawaz, M.A. et al. (2019) Phytolith formation in plants: from soil to cell. *Plants*, 8, 249.
- Onstein, R.E., Jordan, G.J., Sauquet, H., Weston, P.H., Bouchenak-Khelladi, Y., Carpenter, R.J., Linder, H.P. (2016) Evolutionary radiations of Proteaceae are triggered by the interaction between traits and climates in open habitats. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1239-1251.
- Osborne, C.P. (2008) Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C<sub>4</sub> grasslands? *Journal of Ecology*, 96, 35-45.
- Oyserman, B.O., et al. (2022) Disentangling the genetic basis of rhizosphere microbiome assembly in tomato. *Nature Communications*, 13, 3228.

- Pontes, L.D.A.S., Soussana, J.F., Louault, F., Andueza, D., Carrere, P. (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21, 844-853.
- Price, R.G. (2006) Understanding evolution: History, theory, evidence and implications. Price R. G. (Eds), www.rationalevolution.net, USA.
- Qiu, Y.L., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Zanis, M., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V., Chase, M.W. (1999) The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature*, 402, 404–407.
- Rabosky, D.L. (2014) Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *PLoS ONE* 9: e89543.
- Ribeiro, R.A., Barcellos, F.G., Thompson, F.L., Hungria, M. (2009) Multilocus sequence analysis of Brazilian Rhizobium microsymbionts of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) reveals unexpected taxonomic diversity. *Research in Microbiology*, 160, 297-306.
- Schaefer, H. et al. (2012) Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabaeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages. *BMC Evolutionary Biology*, 12, 250.
- Sage, R.F. (2001) Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C<sub>4</sub> photosynthetic syndrome. *Plant Biology*, 3, 202-213.
- Salamin, N., Hodkinson, T.R., Savolainen, V. (2005) Towards building the Tree of Life: a simulation study for all angiosperm genera. *Systematic Biology*, 54, 183-196.
- Sanderson, M.J., Donoghue, M.J. (1994) Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms. *Science*, 264, 1590-1593.
- Sanderson, M.J. & Donoghue, M.J. (1996) Reconstructing shifts in diversification rates on phylogenetic trees. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 15-19.
- Savolainen, V., Chase, M.W. (2003) A decade of progress in plant molecular phylogenetics. *Trends in Genetics*, 19, 717-724.
- Schlaeppli, K., Dombrowski, N., Oter, R. G., Van Themaat, E. V. L., Schulze-Lefert, P. (2014) Quantitative divergence of the bacterial root microbiota in *Arabidopsis thaliana* relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 111, 585-592.
- Schluter, D. (2000) *The ecology of adaptive radiation*. New York: Oxford University Press.
- Schwery O.M., Onstein R.E., Bouchenak-Khelladi Y., Xing Y. and Linder H.P. (2015) As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae. *New Phytologist*, 207, 355-367.
- Shaul, C., Graur, D. (2002) Playing chicken (*Gallus gallus*): methodological inconsistencies of molecular divergence date estimates due to secondary calibration points. *Gene*, 300, 59-61.
- Simmons, M.P.K., Pickett, K.M., Miya, M. (2004) How meaningful are Bayesian support values? *Molecular Biology and Evolution* 21, 188-199.
- Simon, J-C, Marchesi, J.R., Mougél, C., Selosse, M-C. (2018) Host-microbiota interactions: from holobiont theory to analysis. *Microbiome*, 7, 5.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skem, C., Pennington, R.T., & Hughes, C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 20359-20364.

- Simpson, G.G. (1953) *The major features of evolution*. New York: Columbia University Press.
- Smith BT, et al. (2014) The drivers of tropical speciation. *Nature* 515, 406-409.
- Smýkal P. et al. (2015) Legume Crops Phylogeny and Genetic Diversity for Science and Breeding. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34, 43-104.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E., Chase, M.W. (1999) Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402, 402-403.
- Spriggs, E.L., Christin, P-A, & Edwards, E.J. (2014) C<sub>4</sub> photosynthesis promoted species diversification during the Miocene grassland expansion. *PLoS ONE*, 9, e97722.
- Stadler T. 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 6187-6192.
- Strömberg, C.A.E., Dunn, R.E., Crifò, C., Harris, E.B. (2018) Phytoliths in paleoecology: analytical considerations, current use, and future directions. In *Methods in Paleoecology*, Springer Nature Publisher, New York, NY, USA.
- Strömberg, C.A.E., & McInerney, F.A. (2011) The Neogene transition from C<sub>3</sub> to C<sub>4</sub> grasslands in North America: Assemblage analysis of fossil phytoliths. *Paleobiology*, 37, 50-71.
- Strömberg, C.A.E. (2005) Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 11980-11984.
- Suchan, T., Alvarez, N. (2015) Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant-insect coevolution as a major driver of species diversification? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157, 98-112.
- Tan, G., et al. (2015) Transcriptome analysis of the compatible interaction of tomato with *Verticillium dahliae* using RNA-sequencing. *Frontiers in Plant Science*, 6, 428.
- Tardy, V., et al. (2014) Stability of soil microbial structure and activity depends on microbial diversity. *Environmental Microbiology Reports*, 6, 173-183.
- Uno, K.T., Polissar, P.J., Jackson, K.E., & DeMenocal, P.B. (2016) Neogene biomarker record of vegetation change in eastern Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 6355-6363.
- Voisin, A-S, Salon, C., Jeudy, C., Warembourg, F.R. (2003) Root and nod-ule growth in *Pisum sativum* (L.) in relation with photosynthesis: analysis using <sup>13</sup>C-labelling. *Annals of Botany*, 92, 557-563.
- Voisin A.S., Salon C., Munier-Jolain N.G., Ney B. (2002) Quantitative effects of soil nitrate, growth potential and phenology on symbiotic nitrogen fixation of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil*, 243, 31-42.
- Wallace, A.R. (1889) *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection, with some of its applications*. MacMillan, London, UK.
- Wiens, J.J. (2005) Can incomplete taxa rescue phylogenetic analyses from long-branch attraction? *Systematic Biology* 54, 731-742.
- Wing, S.L., Boucher, L.D. (1998) Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26, 379-421.

- Wright, R., Cita, M.B. (1979) Geo- and biodynamic effects of the Messinian salinity crisis in the Mediterranean. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology*, 29, 215-222.
- Wright, I.J., Reich, P., Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423-434.
- Yamaji, N., Chiba, Y., Mitani-Ueno, N., Ma, J.F. (2012) Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in *Hordeum* (barley). *Plant Physiology*, 160, 1491-1497.
- Young, E., Carey, M., Meharg, A.A., Meharg, C. (2018) Microbiome and ecotypic adaptation of *Holcus lanatus* (L.) to extremes of its soil pH range, investigated through transcriptome sequencing. *Microbiome*, 6, 48.
- Zachos, J., Dickens, G.R., Zeebe, R.E. (2008) An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279-283.
- Zgadzaj, R., Garrido-Oter, R., Jensen, D. B., Koprivova, A., Schulze-Lefert, P., and Radutoiu, S. (2016) Root nodule symbiosis in *Lotus japonicus* drives the establishment of distinctive rhizosphere, root, and nodule bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113, E7996-E8005