

UNIVERSITE DE MONS
FACULTE DES SCIENCES
LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

Différenciation phylogéographique des traits reproducteurs et spéciation chez les bourdons d'Europe

Thomas Lecocq

Thèse en vue de l'obtention du titre de docteur en Sciences

Promoteur :

Prof. Pierre Rasmont (Université de Mons, Mons, Belgique)

Composition du jury :

Dr. Brigitte Frérot (Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles, France)

Prof. Patrick Mardulyn (Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique)

Dr. med. vet. Roland de Jonghe (Westerlo, Belgique)

Prof. Igor Eeckhaut (Université de Mons, Mons, Belgique)

Dr. Denis Michez (Université de Mons, Mons, Belgique)

Mons – Septembre 2013

Résumé

La rencontre entre conjoints constitue une étape primordiale de la reproduction chez les animaux. La localisation, la reconnaissance et le choix des conjoints se font par la reconnaissance sexuelle au travers d'une parade nuptiale qui implique l'utilisation d'un ou plusieurs traits reproducteurs (plumage, chant, sécrétions chimiques). Ces traits reproducteurs sont une cible majeure de la sélection sexuelle. Ils sont également des paramètres clés dans la reconnaissance pré-copulatoire et donc dans le maintien de l'isolement reproducteur. Ces traits reproducteurs sont soumis à une évolution qui tend à optimiser leur efficacité dans la reconnaissance des conjoints. Cette évolution est modelée par deux grands types de contraintes évolutives. D'une part, les interactions intraspécifiques conduisent à une optimisation des signaux qui maximise la rencontre entre les conjoints (sélection sexuelle). D'autre part, les interactions interspécifiques poussent vers une optimisation des traits qui minimise l'hybridation interspécifique, la prédation ou le parasitisme. Au-delà de ces deux contraintes, il faut ajouter que les contraintes éco-climatiques peuvent influencer l'évolution des traits reproducteurs chez certains groupes d'organismes (ex : adaptations locales).

Chez certaines espèces, les traits reproducteurs peuvent présenter des variations géographiques (ex : dialectes chez les oiseaux). Ces variations pourraient s'expliquer par des changements dans les interactions intraspécifiques et interspécifiques ou des adaptations locales aux contraintes éco-climatiques. Cependant, ces schémas évolutifs restent encore hypothétiques car peu d'études ont cherché à comprendre comment s'installe ce phénomène de variation géographique des signaux de reconnaissance sexuelle. Or, la compréhension des mécanismes qui conduisent à la variation géographique est de première importance car les changements qu'ils occasionnent peuvent conduire à l'établissement d'une barrière d'isolement reproducteur.

L'objectif de cette thèse est de comprendre les mécanismes et les situations géographiques qui conduisent à la mise en place d'une différenciation géographique des traits reproducteurs et les conséquences de cette différenciation sur la spéciation. Pour répondre à cette question, nous nous sommes basés sur 12 espèces d'un groupe d'organisme modèle : les bourdons (*Apidae*, *Bombus*) et un de leurs traits reproducteurs (les sécrétions de marquage des mâles). Nous utilisons une approche phylogénétique et phylogéographique en association avec des analyses comparatives des traits reproducteurs d'individus issus de diverses populations réparties à travers la distribution de chaque espèce.

Nos analyses ne détectent pas de différenciation géographique dans la grande majorité des cas étudiés et ce en dépit des variations des paramètres éco-climatiques que rencontre une espèce à travers sa distribution. Nos résultats montrent que cette différenciation géographique des traits reproducteurs se manifeste principalement dans les milieux insulaires. Dans ces milieux insulaires, les pressions évolutives qui

s'exercent sur les traits reproducteurs ne semblent pas se relâcher malgré la diminution des interactions interspécifiques consécutive à l'appauvrissement spécifique des faunes insulaires. Nos résultats tendent à penser que la différenciation géographique des traits reproducteurs est la conséquence d'une divergence génétique dans les gènes codant pour les traits reproducteurs, consécutive à une rupture de flux génétique entre populations, amplifiée par la préférence des femelles locales pour les traits reproducteurs des mâles locaux. Cette hypothèse n'implique pas de caractéristiques propres aux milieux insulaires. La différenciation géographique pourrait donc être observable entre n'importe quelles populations isolées. De fait, nos résultats montrent que cette différenciation géographique peut également se manifester entre populations continentales isolées jadis dans des refuges glaciaires différents. Nos études montrent également que ces différenciations géographiques des traits reproducteurs en milieu insulaire mais également entre refuges glaciaires a parfois conduit à l'établissement d'une barrière d'isolement reproducteur et donc à un phénomène de spéciation.

Au terme de cette recherche, de nouveaux éléments sur l'apparition de la variation géographique des traits reproducteurs et sur leurs conséquences ont pu être apportés. Dans le cas de nos organismes modèles, la différenciation géographique des traits reproducteurs ne semble pas s'expliquer par les variations de l'habitat et les paramètres éco-climatiques. De la même manière, la diminution des interactions entre des espèces proches dans les zones appauvries en espèces ne semble pas influencer les traits reproducteurs alors que ces interactions sont en général considérées comme un paramètre important dans l'évolution des traits reproducteurs. A l'inverse, il semble que la sélection sexuelle soit le facteur principal à l'origine de l'apparition de nouveaux types de trait reproducteur chez les espèces étudiées. Cette sélection sexuelle amplifierait l'effet d'une divergence génétique dans les gènes codant pour les traits reproducteurs, consécutive à une rupture de flux génétique entre populations allopatriques. Les phénomènes de différenciation géographique des traits reproducteurs, constatés ici, se manifestent principalement entre populations isolées pendant de longues périodes. Les conséquences de cette variation géographique des traits reproducteurs sont non négligeables car elles peuvent à l'extrême conduire à un isolement reproducteur entre populations allopatriques. Ainsi, la différenciation des traits reproducteurs entre populations allopatriques pourrait constituer l'un des moteurs principaux de la diversification des espèces dans les milieux insulaires mais également lors des glaciations.

Abstract

The meeting between mates is one of the most important steps for the reproduction. The individuals localize, recognize, and select their sexual partners through a courtship behavior that involves reproductive traits (e.g. feathers, mating call or chemical secretions). The reproductive traits have a key role in the pre-mating recognition and in the maintenance of reproductive isolation. The evolution of reproductive traits is shaped (i) by intraspecific interactions to maximize encounter rates among conspecific mates (sexual selection), and (ii) by interspecific interactions to maintain isolation barriers and decrease the likelihood of hybridization events among syntopic closed related species, and to minimize predation. Beyond these selective pressures, eco-climatic constraints can also affect the evolution of reproductive traits.

Geographic variation in reproductive traits has been observed in several species such as moths, flies, bees, and birds. The geographic variation could be driven by changes in intraspecific selection, interspecific interactions or local adaptation to eco-climatic constraints across the species area. However, the evolution of sexual recognition signals in geographic framework has received far less attention to date. Now, divergences in reproductive traits act as an important force in promoting pre-zygotic isolation and speciation. This places a premium to understand the processes that lead to this geographic variation.

This research aims to investigate (i) processes and geographic configuration that lead to geographic differentiation of reproductive traits and (ii) consequences of this differentiation on speciation. We broach this topic through 12 species of bumblebees and one important reproductive trait (the male marking secretions). We used phylogenetic and phylogeographic approaches along with comparative analyses of the differentiation patterns and natural variation of male marking secretions on specimens from several populations across their specific area.

In the most of model species, our analyses show no geographic differentiation despite variations in eco-climatic features across the species areas. Our results show that the geographic differentiation takes place mainly on islands. The impoverished insular bumblebee fauna does not seem to lead to relaxation of selective pressure on reproductive traits despite the drastic reduction of the species diversity. Our studies suggest that the geographic differentiation of reproductive traits is (i) driven by a persistent lack of gene flow leading to genetic differentiation of genes coding for reproductive traits and (ii) reinforced by female preferences for reproductive traits of local males. This hypothesis does not involve specific insular features. Therefore, the geographic differentiation could be observed between any isolated populations. Our results confirm this hypothesis. The geographic differentiation of reproductive traits is observed between continental populations previously isolated in separated glacial refugia. Our studies show that these geographic differentiations on island or between

former glacial refugia can lead to the establishment of a reproductive (pre-zygotic) isolation barrier and to speciation.

At the end of this research, new evidences on processes of geographic differentiation of reproductive traits and their consequences have been found. In the case of bumblebee species, the geographic differentiation of reproductive traits does not seem driven by variation in biotopes or in eco-climatic features. In the same way, the reduction of interspecific interactions does not seem to affect the reproductive traits despite the importance of this factors underlined by previous studies. In contrast, the sexual selection appears as the main driving forces in the emergence of new type of reproductive traits in bumblebee species. This sexual selection would reinforce the genetic divergence of genes coding for reproductive traits resulting from rupture of gene flow between allopatric populations. In bumblebee species, geographic differentiation of reproductive traits is mainly recorded in long term isolation. The observed consequences of these differentiation range from simple regional variation (dialects) to the establishment of a reproductive isolation barriers between populations. Therefore, the geographic differentiation of reproductive traits could be one of the most important triggered forces of the current biodiversity.

Remerciements

Au-delà d'un manuscrit, une thèse c'est quatre ans d'expériences, de découvertes, de réflexions et d'écritures. Quatre années enrichissantes, parfois dures mais surtout captivantes. Au bout de ces quatre années, il y a un travail qui n'aurait sans doute pas abouti sans l'aide de nombreuses personnes. Par ces quelques lignes, je tiens à remercier ces personnes.

A l'origine de cette thèse, il y a un sujet de mémoire sur la biogéographie insulaire que m'a proposé le Prof. Pierre Rasmont en 2007. Un sujet qui m'a donné goût à la recherche et à la biogéographie. Sans ce mémoire, il est certain que cette thèse n'aurait jamais existé. Je tiens donc à remercier mon promoteur de m'avoir intégré dès cette époque au Laboratoire de Zoologie, de son implication dans mes recherches et de m'avoir soutenu durant ces années. Je lui suis également reconnaissant de m'avoir patiemment conseillé tout en me laissant suffisamment d'indépendance pour développer mes propres idées.

Je tiens à remercier également le Dr. Denis Michez pour ses nombreux conseils, son implication, son soutien sur l'ensemble de cette thèse et sa capacité à pousser toujours plus loin mes réflexions. Pierre Rasmont et lui sont certainement les personnes à qui je dois le plus pour l'accomplissement de cette thèse.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance au Dr. Irena Valterová pour son aide, sa disponibilité et son expertise dans les analyses de spectrométrie indispensables à la réalisation de cette thèse. Je remercie également son équipe de l'*Institute of Organic Chemistry and Biochemistry* de Prague (Klará Urbanová, Petr Žáček et Pavel Jiroš) pour leur aide lors des analyses.

Je remercie le Dr. Jean-Yves Rasplus et son équipe du Centre de Biologie et de Gestion des Populations à Montferrier s/ Lez (Isabelle Meusnier, Gwen Genson et Sandrine Cros-Arteil) pour leur accueil et leur aide pour les analyses génétiques cruciales pour résoudre les questions de cette thèse.

Je tiens à remercier Dr. med. vet. Roland de Jonghe pour son aide et son soutien dans les collectes en Corse et son aide dans l'élevage des bourdons indispensables à l'achèvement des études sur la faune de l'île.

Je tiens également à remercier les autres membres du jury, Dr. Brigitte Frérot, Prof. Patrick Mardulyn et Prof. Igor Eeckhaut pour avoir accepté de juger ce travail.

La réalisation d'études scientifiques donne lieu à de nombreuses collaborations. Les interactions avec les autres chercheurs participent activement aux développements de sa propre vision de la science. Ainsi, il y a un peu de chacun de mes collaborateurs dans cette thèse. Je veux ici remercier pour ses collaborations

fructueuses ceux que je n'ai pas encore cités. Je remercie Simon Dellicour et le Patrick Lhomme, mes plus fidèles collaborateurs lors de cette thèse. Merci à eux pour leurs conseils, les discussions prolifiques et nos fructueuses collaborations. Avec chacun d'eux, je garde également plusieurs souvenirs mémorables moins scientifiques que ce soit l'échantillonnage « au bout du monde » avec Simon ou les mémorables colloques à l'autre bout du monde avec Patrick. Je remercie également Nicolas Vereecken d'avoir participé aux réflexions d'une partie centrale de cette thèse.

Merci aussi aux membres du Laboratoire de Zoologie qui ont croisé mon chemin au cours de ces quatre années de recherches, que ce soit de manière ponctuelle ou permanente. Je les remercie pour leur aide au jour le jour. Je remercie Dorothée Roelandts, Romain Moerman, Nathalie Roger, Laurent Crépin, Stéphanie Iserbyt, Matthias Gosselin et les nombreux mémorants (Audrée Helderweirt, Elise Brédat, Arnaud Roelandts, Mathias Bouzin, Marie-Laure Beugnies, Azzédine Pinczewski, Aurore WATTIER, Stéphane Colin, Pierre-Laurent Zerck, Jonathan Sturbois, Alexandre Dewulf, Wendy Thayse, Manu Dehon). J'ai une pensée particulière pour Audrey Coppée pour son soutien, ses conseils et sa bonne humeur. Je remercie Maryse Vanderplanck pour son aide régulière tant pour me remonter le moral que pour vaincre les analyses statistiques. Je remercie Sarah Vray pour m'avoir apporté son soutien et m'avoir supporté lors des derniers mois de ma thèse. Je tiens à remercier Dimitri Evrard pour son aide et sa gentillesse depuis qu'il a rejoint le Laboratoire. Je tiens bien sûr à remercier Thibaut De Meulemeester pour les discussions scientifiques mais aussi philosophiques que nous avons eu. Enfin, je remercie Nicolas Brasero pour son aide, son soutien et nos récents projets.

Pour leur soutien financier, je remercie le Fonds pour la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture (FRIA), le Fonds National pour la Recherche Scientifique (FRS-FNRS), le Fonds pour la Formation à la Recherche Fondamentale et Collective (FNRS, FRFC 2.4613.10 FRFC 2.4.564.06), l'Office de l'Environnement de la Corse, Marie Cécile-Ruiz, la Direction Régionale de l'Environnement de Corse, la municipalité d'Eyne, A. Bosquet, R. Staats, l'*Academy of Sciences of the Czech Republic (subvention for development of research organization RVO: 61388963)*, le réseau Bibliothèque du Vivant financé par le CNRS, le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et l'Institut National de la Recherche en Agronomie. Les recherches de cette thèse ont également reçus des fonds de l'*European Community's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013)* (N° de bourse 244090), STEP Project (*Status and Trends of European Pollinators*, www.step-project.net).

Echantillonner un continent n'est pas une chose facile. Je tiens donc à remercier les très nombreux collaborateurs, amateurs et professionnels, pour leur aide, dans la récolte de matériel biologique : Aleksandar Cetkovic, Emilie Ploquin, Björn Cederberg, Gudrun Gørmsen, Isabel Calabuig, Mikhail V. Berezin, Michaël Terzo, Oliva Ponchau, Peter Sima, Gilles Mahé, Eckhart Stolle, et plus particulièrement Aljaž Jenic et Maurizio Cornalba. Les échantillonnages, c'est aussi

des rencontres humaines et des aides inattendues. Je tiens ici à remercier Micha de Prague, les Roms de Trojan, la police roumaine, le couple d'hôteliers de Tășnad, la police militaire française, le vieil homme de Nitra, l'hôteliers de Falerna et les gens du refuge « en haut des Alpes ».

Je tiens à remercier ma famille d'avoir éveillé la curiosité de la nature. Je remercie plus particulièrement ma mère qui m'a toujours soutenu dans mes choix et m'a donné la chance de faire les études qui m'ont conduit à cette thèse.

Enfin, la thèse n'est pas seulement une épreuve pour celui qui la réalise. Elle l'est aussi pour la personne qui partage sa vie. Je veux donc terminer ses remerciements en remerciant Sophie. Elle a vécu autant que moi les stress, les inquiétudes, les joies, le travail d'échantillonnage, les fluctuations de moral et de détermination qui jalonnent ce parcours. Par son indéfectible soutien, sa patience au dessus du descriptible, ses encouragements et ses très nombreux apports, elle a indubitablement contribué à l'accomplissement de ce travail et à la réalisation d'un projet qui me tenait à cœur. Je ne l'oublierai pas. Merci pour tout.

Liste des publications

La liste suivante rassemble les articles publiés ou acceptés en tant que premier auteur ou co-auteur ainsi que les articles soumis ou en préparation en tant que premier auteur .

Lecocq T., Lhomme P., Michez D., Dellicour S., Valterová I., Rasmont P. 2011. Molecular and chemical characters to evaluate species status of two cuckoo bumblebees: *Bombus barbutellus* and *Bombus maxillosus* (Hymenoptera, Apidae, Bombini). *Syst Entomol.* 36:453–469.

Lhomme P., Ayasse M., Valterová I., **Lecocq T.**, Rasmont P. 2012. Born in an alien nest: how do social parasite male offspring escape from host aggression? *PLoS One.* 7:e43053.

Lecocq T., Vereecken N.J., Michez D., Dellicour S., Lhomme P., Valterová I., Rasplus J.-Y., Rasmont P. 2013. Patterns of Genetic and Reproductive Traits Differentiation in Mainland vs. Corsican Populations of Bumblebees. *PLoS ONE.* 8:e65642.

Lhomme P., Sramkova A., Kreuter K., **Lecocq T.**, Rasmont P., Ayasse M. 2013. A method for year-round rearing of cuckoo bumblebees (Hymenoptera : Apoidea : *Bombus* subgenus *Psithyrus*). *Annales de la Société Entomologique de France* 37–41.

Dellicour S., **Lecocq T.** 2013. GCALIGNER 1.0: a alignment program to compute a multiple sample comparison data matrix from large eco-chemical datasets obtained by gas chromatography. *J. Sep. Sci.* in press.

Dellicour S., **Lecocq T.**, Kuhmann M., Mardulyn P., Michez D. 2013. Molecular phylogeny, biogeography, and host plant shifts in the bee genus *Melitta* (Hymenoptera: Anthophila). *Mol Phylogenet Evol.* accepted

Lecocq T., Dellicour S., Michez D., Lhomme P., Vanderplanck M., Valterová I., Rasplus J.-Y., Rasmont P. Submitted. Scent of a break-up: phylogeography and reproductive trait divergences in the red-tailed bumblebee (*Bombus lapidarius*). *BMC Evol Biol.* Under review.

Lecocq T., Brasero N., De Meulemeester T., Michez D., Dellicour S., Lhomme P., De Jonghe R., Valterová I., Rasmont P. Submitted. Integrative taxonomic approach to assess the taxonomic status of insular bumblebees: implication on Corsican bumblebee conservation. *Biol. Conserv.* Under review.

Lecocq T., Dellicour S., De Meulemeester T., Michez D., Rasmont P. Molecular phylogeny, comparative eco-chemical analyses and comparative morphology of the red-tailed bumblebee complex, *Bombus (Melanobombus) lapidarius* (L.). *In prep.*

La liste suivante rassemble les contributions présentées lors de conférences

Lecocq T., Coppée A., Michez D., Rasmont P. 2009. Phylogeny and sexual pheromones of Corsican bumblebees. Systematics, 7th Biennial Conference of the Systematics Association. 79.

Lecocq T., Coppée A., Michez D., Rasmont P. 2010. Phylogeny and sexual pheromones of Corsican bumblebees. One-Day Symposium on Chemical Entomology.

Lecocq T., Michez D., Valterová I., Rasplus J.-Y., Dellicour S., Rasmont P. 2011. Historical biogeography: consequences on sexual pheromones evolution among bumblebee species. 27th Meeting of the International Society of Chemical Ecology.

Lecocq T., Michez D., Coppée A., Dellicour S., Valterová I., Rasplus J.-Y., Rasmont P. 2012. Sexual pheromones evolution in insular bumblebees. XXIV International Congress of Entomology.

La liste suivante rassemble les prix obtenus lors de conférences

2011 Award: Poster award at the International Society of Chemical Ecology conference in Vancouver 2011

2009 Award: The 1st prize for the Best Student Poster of the European Societies of Systematics award at the 1st BioSystEU Meeting in Leiden/Netherlands 2009

Table des matières

Résumé	3
Abstract	7
Remerciements	11
Liste des publications	17
Avant-propos	29
Chapitre I - Introduction générale	33
1. Généralité	35
1.1. La communication	35
1.2. La communication chimique	37
1.2.1. Universalité de la communication chimique et phéromones	37
1.2.2. Rôles des phéromones	38
2. La reconnaissance sexuelle	39
2.1. Généralités	39
2.2. Bref historique de la découverte des phéromones sexuelles	39
2.3. Composition chimique, biosynthèse et perception des phéromones sexuelles	40
2.3.1. Analyser les phéromones sexuelles	40
2.3.2. Composition et synthèse des phéromones sexuelles	41
2.3.3. Perception des phéromones sexuelles	42
2.4. Evolution des phéromones sexuelles	43
2.5. La variation géographique des traits reproducteurs	45
3. Traits reproducteurs et spéciation	46
3.1. Généralités et concepts de l'espèce	46
3.2. Détecter les espèces	48
3.3. Formation des espèces	49
4. Biogéographie historique	54
4.1. Généralités	54
4.2. Approche méthodologique pour reconstituer l'histoire des taxons	55
4.3. Biogéographie historique et apport de la phylogéographie	55
4.4. Histoire des espèces Européennes	56
4.4.1. Oscillations climatiques	56
4.4.2. Conséquences sur les faunes et flores	58
5. Objectifs de la thèse	60
6. Références	61
Chapitre II - Présentation des modèles biologiques	79
1. La reconnaissance sexuelle chez les Apidae	81
2. Système modèle : les bourdons	82
2.1. Généralités	82
2.2. Biogéographie des <i>Bombus</i>	83
2.3. Le cycle de vie	86
2.4. L'inquinisme des <i>Psithyrus</i>	88

2.5.	Le comportement nuptial et traits reproducteurs des bourdons	89
2.6.	Variation des sécrétions de marquages des mâles de bourdons	91
2.7.	Espèces modèles	92
	<i>B. lucorum</i>	94
	<i>B. terrestris</i>	95
	<i>B. hortorum</i>	96
	<i>B. ruderatus</i>	97
	<i>B. lapidarius</i>	98
	<i>B. barbutellus</i> & <i>B. maxillosus</i>	99
	<i>B. vestalis</i> & <i>B. perezi</i>	100
	<i>B. bimaculatus</i> , <i>B. ephippiatus</i> & <i>B. flavifrons</i>	101
	<i>B. muscorum</i> , <i>B. bannitus</i> & <i>B. pereziellus</i>	102
	<i>B. pascuorum</i>	103
3.	Références	104
	Chapitre III - GCALIGNER 1.0: a alignment program to compute a multiple sample comparison data matrix from large eco-chemical datasets obtained by gas chromatography	115
	1. Introduction	117
	2. Materials and methods	117
	3. Results and discussion	119
	4. References	120
	Chapitre IV - Patterns of Genetic and Reproductive Traits Differentiation in Mainland vs. Corsican Populations of Bumblebees	123
	Abstract	125
	Introduction	125
	Materials and Methods	126
	Results	129
	Discussion	131
	Conclusions	134
	Supporting Information	134
	References	135
	Chapitre V - Scent of a break-up: phylogeography and reproductive trait divergences in the red-tailed bumblebee (<i>Bombus lapidarius</i>)	141
	Abstract	144
	Background	145
	Results	147
	Discussion	152
	Conclusions	157
	Methods	158
	References	172
	Figures	182
	Additional files	183

Chapitre VI - Molecular and chemical characters to evaluate species status of two cuckoo bumblebees: <i>Bombus barbutellus</i> and <i>Bombus maxillosus</i> (Hymenoptera, Apidae, Bombini)	189
Introduction	191
Material and methods	193
Results	197
Discussion	199
References	203
Chapitre VII - Molecular phylogeny and comparative eco-chemical analyses of taxa of the red-tailed bumblebee, <i>Bombus (Melanobombus) lapidarius</i> (L.) reveal one new species	211
Abstract	213
Introduction	213
Material and Methods	214
Results	217
Discussion	217
References	219
Tables	225
Figures	228
Chapitre VIII - Integrative taxonomic approach to assess the taxonomic status of insular bumblebees: implication on Corsican bumblebee conservation	235
Abstract	237
1. Introduction	239
2. Materials and Methods	241
3. Results	246
4. Discussion	247
5. Conclusions	250
Tables	251
Figure Legends	252
References	253
Figures	261
Chapitre IX - Discussion générale et conclusions	267
1. Différenciation géographique des traits reproducteurs	269
1.1. Mécanismes de différenciation géographique des traits reproducteurs	269
1.1.1. Remise en contexte et approche méthodologique	269
1.1.2. Rappel des causes probables de la variation géographiques des traits reproducteurs	270
1.1.3. Influences des contraintes éco-climatiques et de l'habitat	270
1.1.4. Divergence génétique, interaction interspécifique et sélection sexuelle	272
1.1.4.1. Changements dans les pressions évolutives	272
1.1.4.2. Divergences génétiques	273

2.	Distributions de populations propices à la différenciation géographique des traits reproducteurs	275
2.1.	Différenciation par la distance des traits reproducteurs	276
2.2.	Phylogéographie et évolution des traits reproducteurs : les racines de la différenciation géographique	276
2.3.	Canevas généraux de différenciation géographique	277
2.3.1.	Canevas insulaires	277
2.3.1.1.	Canevas I « Divergences insulaires »	277
2.3.1.2.	Canevas II « Insulaires similaires aux continentaux »	279
2.3.2.	Canevas continentaux	281
2.3.2.1.	Canevas III « L'uniformité des populations continentales »	281
2.3.2.2.	Canevas IV « Divergences entre les refuges »	282
2.4.	Conclusions	282
3.	Du dialecte à l'isolement reproducteur	282
3.1.	Conséquences de la différenciation des traits reproducteurs sur la spéciation	282
3.2.	Conséquences de la spéciation sur les traits reproducteurs	284
3.3.	Conclusions	284
4.	Conclusions générales	284
5.	Références	285
	Annexes	301