

Dossier scientifique de demande
d'**Habilitation à Diriger les Recherches**



**Évolution et spécificité dans les
systèmes symbiotiques**

Yves Desdevises



Soutenu le 17 septembre 2008

Jury :

Jean-François Guégan	Rapporteur
Guillaume Mitta	Rapporteur
Filip Volckaert	Rapporteur
Philippe Lebaron	Président
Jorge Cubo	Examineur
Serge Morand	Examineur
Olivier Verneau	Examineur

Photos de la page de couverture :

en haut : haptérite de *Lamellodiscus ignoratus* (photo Timothée Poisot)

en bas : virus émergent d'une cellule d'*Ostreococcus tauri* (photo Marie-Line Escande)

Table des matières

Remerciements.....	3
Résumé des travaux de recherche.....	5
Abstract of research activities.....	7
Curriculum Vitae.....	9
Coordonnées.....	9
Mots-Clés.....	9
Formation.....	9
Stages pré et post-doctoraux, expérience professionnelle.....	10
Production scientifique.....	10
<i>Publications.....</i>	<i>10</i>
<i>Chapitres de livres.....</i>	<i>14</i>
<i>Traductions de livres.....</i>	<i>14</i>
<i>Critiques de livres.....</i>	<i>14</i>
<i>Congrès.....</i>	<i>14</i>
Séminaires.....	18
Arbitrage scientifique.....	19
Encadrement de travaux de recherche.....	20
Activités d'enseignement.....	21
Responsabilités scientifiques, administratives et collectives.....	22
Participation à des jurys.....	23
Contrats, bourses et distinctions.....	23
Mémoire d'habilitation.....	25
Introduction.....	27
Modèles.....	29

Poissons-monogènes.....	31
<i>Cospéciation.....</i>	<i>31</i>
<i>Spécificité.....</i>	<i>34</i>
Microalgues-virus.....	46
Conclusion.....	56
Méthodes	57
Cophylogénie.....	57
Analyse comparative.....	60
Autres activités.....	64
Déterminants de la richesse parasitaire des Lamellodiscus.....	64
Lien entre coloration et comportement de nettoyage chez les Labridae.....	65
Le métagénome des Sargasses.....	65
Reconstructions phylogénétiques.....	67
Cospéciation plante-pucerons-bactéries.....	68
Perspectives	70
Ecologie et évolution des microorganismes.....	70
Spéciation en cours chez les monogènes Lamellodiscus ?.....	71
Etude des transferts de monogènes entre sparidés sauvages et élevés en fermes aquacoles.....	73
Nouvelle méthode d'étude cophylogénétique.....	74
Références	76

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier les rapporteurs qui ont accepté de donner un peu de leur temps pour évaluer ce mémoire. Merci donc à Jean-François Guégan, Guillaume Mitta, et Filip Volckaert. Je remercie également les membres du jury, Jorge Cubo, Serge Morand, Philippe Lebaron, et Olivier Verneau.

Je veux ensuite remercier mes collègues et étudiants qui ont largement contribué aux travaux présentés dans ce mémoire. La liste n'est pas exhaustive, mais elle contient :

- Les Banyulencs : merci aux chercheurs de mon équipe, dont la compétence et la disponibilité sont une source de motivation permanente. Merci à Hervé Moreau, Evelyne Derelle, Gwénaél Piganeau et Nigel Grimsley. Là, Laure pense sans doute que je l'ai oubliée. Je réalise bien la chance que j'ai d'avoir Laure Bellec comme doctorante, et pas de Laure, pas de chapitre sur les virus... Merci, Laure ! Merci à Pascal Romans pour son amitié et son aide constante. Je remercie le personnel du Laboratoire Arago en général. Je mesure tous les jours la chance que j'ai de travailler ici.

- Les Parisiens : je tiens à remercier mes amis Fabienne Audebert, Jorge Cubo, déjà cité, Jean-Yves Toullec (et Céline et Nicolas), et Jean-Yves Sire, toujours présents quand je m'égare jusque dans la capitale.

- Les Perpignanais : merci aux parasitologistes de Perpignan et aux étudiants que je partage avec eux. Je remercie particulièrement Olivier Verneau. Bien sûr, sans étudiants, mon chapitre sur les monogènes serait considérablement moins étoffé. Merci donc à Taous Kaci-Chaouch, et à Timothée Poisot qui a réalisé un travail exceptionnel en peu de temps, grâce à une passion et des compétences déjà remarquables (plus tard je me dirai qu'à cette époque j'arrivai encore à le suivre).

- Les "anciens" : Serge Morand, encore, et Pierre Legendre, mes ex-directeurs de thèse, toujours là, toujours disponibles ; Louis Euzet, éternellement là et toujours aussi passionné.

- Muriel bien sûr, je mesure aussi ma chance tous les jours.

Résumé des travaux de recherche

Mon sujet de recherche principal est l'étude de **la cospéciation et de l'adaptation dans les associations symbiotiques**, en particulier dans les systèmes hôtes-parasites. J'étudie l'association formée par les poissons Sparidae et leurs monogènes (Plathelminthes ectoparasites) du genre *Lamellodiscus*, pour laquelle j'ai mis en évidence les déterminants, plus écologiques que phylogénétiques, de la spécificité parasitaire. J'ai également étudié en profondeur la cospéciation dans ce système hôte-parasite complexe, ce qui a nécessité la mise au point d'une nouvelle méthode pour estimer et tester le degré de cospéciation, appelée ParaFit. Recruté à l'Observatoire Océanologique de Banyuls/Mer (UPMC) en 2002, j'ai rejoint en 2003 l'équipe "Génomique Évolutive et Environnementale du Phytoplancton" dirigée par Hervé Moreau, où j'étudie l'association formée par des picoeucaryotes phytoplanctoniques et leurs virus. C'est dans cette thématique que j'encadre depuis septembre 2006 la thèse de Laure Bellec. Nous travaillons sur des microalgues de la famille de Prasinophyceae, qui contient notamment l'espèce *Ostreococcus tauri*, le plus petit eucaryote libre connu à ce jour. Mon projet consiste à identifier les virus qui infectent différentes souches de prasinophytes afin d'étudier la spécificité et la cospéciation dans cette association. Nous désirons comprendre les facteurs qui contrôlent la spécificité de ces virus, particulièrement au niveau génomique, et pour cela le séquençage du génome de plusieurs hôtes et virus est réalisé ou en cours. Parallèlement, je m'intéresse toujours aux systèmes poissons-parasites. Dans ce type d'associations, la biologie des parasites, ainsi que leur profil de spécificité, sont généralement bien mieux connus que celle des virus marins, ce qui permet d'aborder des questions différentes. J'étudie en particulier le lien entre variabilité (phénotypique et moléculaire) et spécificité chez des monogènes ectoparasites de poissons, ainsi que les profils et processus de spéciation chez ces parasites. Je travaille aussi sur d'autres associations symbiotiques, notamment par le biais de collaborations. Par exemple, nous étudions un système plantes-insectes-bactéries avec des chercheurs de l'INRA. J'ai travaillé sur la symbiose impliquant les poissons nettoyeurs de la famille des Labridae avec des collègues de l'Université de Perpignan, et nous avons testé et montré pour la première fois que le comportement de nettoyage était lié à l'apparition d'un patron de coloration spécifique. L'étude de ces associations a fait appel à deux autres aspects de mes activités de recherche que je développe ci-dessous : la reconstruction phylogénétique et l'utilisation et le développement de méthodes d'analyse comparative.

Un autre aspect de mon travail est la **recherche des relations phylogénétiques** entre divers types d'organismes, particulièrement à partir de données moléculaires. Cela me conduit à collaborer avec de nombreux chercheurs et à travailler sur des phylums variés. J'utilise également ces compétences dans le cadre de projets de métagénomique : nous étudions la diversité picoeucaryotiques à l'aide de bases de données environnementales disponibles dans GenBank (i.e. mer des Sargasses). Cela implique d'utiliser des méthodes d'analyse phylogénétique parfois complexes car les données métagénomiques sont souvent fragmentaires et hétérogènes. J'utilise ensuite souvent ces phylogénies pour tester des hypothèses d'adaptation, car une troisième partie importante de mon activité de recherche est **l'élaboration et l'utilisation de méthodes d'analyse comparative**, destinées à étudier de façon corrélative les adaptations à l'échelle macroévolutive. Ces méthodes me permettent de travailler sur divers systèmes biologiques. Par exemple, je collabore avec des collègues de l'Université Paris 6 afin de quantifier les composantes (historiques, structurelles, adaptatives) liées à la morphologie de caractères osseux chez plusieurs espèces d'amniotes, à l'aide d'une méthode que j'ai mise au point, qui permet de partitionner la variation phénotypique d'un trait dans plusieurs lignées. Toujours dans cette activité de développement de méthodes, je travaille avec Pierre Legendre de l'Université de Montréal (Canada), et nous étudions certaines propriétés géométriques de la méthode des contrastes indépendants afin de proposer un test par permutation sur la régression forcée à l'origine utilisée pour étudier la relation entre les contrastes. Enfin, je suis impliqué dans des projets d'étude de l'évolution moléculaire de familles de gènes, comme certains gènes liés au rythme circadien chez les Vertébrés, ou les gènes liés à l'activité hyperglycémiant et à la mue chez les Arthropodes.

Abstract of research activities

My main area of research is the study of **cospeciation and adaptation in symbiotic associations**, particularly in host-parasite systems. I work on the association formed by Sparid fish (sea breams) and their ectoparasitic monogeneans (Platyhelminthes) from the genus *Lamellodiscus*, and I showed that the determinants of host specificity are more driven by ecology than phylogeny. I studied in detail the cospeciation pattern in this complex system, which required the development of a new method, ParaFit, to quantify and test the amount of cospeciation. I started to work in the Observatoire Océanologique de Banyuls/Mer (UPMC) in 2002, and joined in 2003 the team "Evolutionary and Environmental Genomics of Phytoplankton" led by Hervé Moreau, where I study the association formed by planktonic picoeukaryotes and their viruses. Since September 2006, I am supervising the PhD thesis of Laure Bellec in this line of research. We work on microalgae from the family Prasinophyceae, which contain the smallest free-living eukaryote known to date, *Ostreococcus tauri*. My project aims at identifying viruses infecting different prasinophyte strains, to study the patterns of specificity and cospeciation in this association. We are trying to understand the factors controlling viral specificity, in particular at the genomic level. In that respect, the complete genome of several host and viral strains is sequenced or under sequencing. In the same time, I am still studying host-parasite systems. In this kind of associations, the biology of parasites, as well as their pattern of specificity, are generally far better known than those of marine viruses, which allows us to study different questions. I am particularly interested in the link between variability (at the phenotypic and genotypic level) and specificity in monogeneans, as well as speciation patterns and processes in these parasites. I also work on other symbiotic associations via collaborations. For example, I investigate a system formed by plants, insects, and bacteria with some colleagues from INRA. I studied cleaning symbiosis involving Labrid fish (wrasses) with some scientist from the University of Perpignan, and we tested and showed for the first time that cleaning behaviour was related to the appearance of a dark lateral stripe. The study of these associations required the use of two other aspects of my research activities which will be detailed below: phylogenetic reconstruction and development of comparative analysis methods.

Another aspects of my work is the **study of phylogenetic relationships** among various types of organisms, particularly from molecular data. This leads me to work with numerous scientists and to work on various phyla. I also use these skills in metagenomic project: we

work on the picoeukaryotic diversity in environmental sequences databases (i.e. Sargasso Sea). This implies the use of sometimes complex phylogenetic analysis methods, because metagenomic data are fragmentary and heterogeneous. I often use these phylogenies to test hypotheses of adaptation, because the third main part of my research activities is the **development and use of comparative analysis methods**, destined to study in a correlative way adaptation at a macroevolutionary level. These methods allow me to work on various biological systems. For example, I am collaborating with colleagues from the University of Paris 6 to quantify the various components (historical, structural, adaptive) shaping the morphology of bone growth in various species, using a method I developed which aims to quantify trait phenotypic variation across several lineages. I am also involved in the development of an extension of the independent contrasts method with Pierre Legendre (University of Montreal, Canada). We use some geometric properties of this method to propose a new permutation test for the regression forced via the origin required to study the link between independent contrasts. Finally, I am involved in projects related to molecular evolution in gene families, in genes linked to circadian rhythm in Vertebrates, and genes regulating hyperglycemic activity and molt in Arthropods.

Curriculum Vitae

Coordonnées

Yves DESDEVISES

Maître de Conférences

Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer (OOB), Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), UMR CNRS 7628, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer Cedex, France

Téléphone / Fax : (33) (0)4 68 88 73 13 / (33) (0)4 68 88 16 99

E-mail : desdevises@obs-banyuls.fr

Page web : <http://desdevises.free.fr>

Né le 06 janvier 1969

Mots-Clés

Évolution, Phylogénie, Analyse comparative, Interactions, Parasites, Virus, Picoeucaryotes, Monogènes, Poissons, Biologie moléculaire, Écologie numérique, Milieu marin

Formation

- 1997-2001** Doctorat en cotutelle entre l'Université de Perpignan (Biologie) et l'Université de Montréal (Sciences Biologiques) sous la direction conjointe de Serge Morand et Pierre Legendre, mention très honorable avec félicitations du jury. Inscrit sur la liste d'honneur du doyen de la Faculté des Études Supérieures de l'Université de Montréal. Sujet : "Recherche des déterminants de la spécificité parasitaire dans le modèle *Lamellogaster* (Diplectanidae, Monogenea)-Sparidae (Teleostei) en Méditerranée"
- 1993** DEA d'Océanologie Biologique (Paris 6 - Université du Québec à Rimouski) sous la direction de Céline Audet, mention bien. Stage à l'INRS-Océanologie (Canada, Québec) d'avril à juin. Sujet : "Étude de l'acclimatation du chabousseau bronzé (*Myoxocephalus aeneus*) en mésocosme"
- 1992** Maîtrise de Biologie des Organismes et des populations, mention Écologie Marine (Paris 6) mention assez bien
- 1991** Licence de Biologie des Organismes (Paris 6)
- 1990** DEUG en Sciences de la Nature et de la Vie (Paris 11) mention assez bien

Stages pré et post-doctoraux, expérience professionnelle

- 2002** Stage post-doctoral (janvier à mai) dans le laboratoire de Pierre Legendre (Université de Montréal, Canada). Sujet : mise au point d'une méthode de test par permutation des contrastes indépendants
- 1997** CDD à l'Institut Maurice-Lamontagne (IML, Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, Québec) pendant le mois de mars dans le laboratoire du Dr D. Marcogliese. Examen parasitologique de sébaste (*Sebastes mentella*)
CDD à l'IML de janvier à mars sous la direction de B. Morin et de E. Albert. Examen parasitologique de turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*)
- 1996** CDD à l'IML de septembre à décembre dans le laboratoire du Dr D. Marcogliese. Examen parasitologique de choquemort (*Fundulus heteroclitus*)
CDD à l'IML de juin à septembre dans le laboratoire du Dr J.-M. Sévigny. Étude moléculaire de populations de homards (*Homarus americanus*) à l'aide de la technique RAPD (random amplified polymorphic DNA)
CDD à l'IML pendant le mois de mars dans le laboratoire du Dr J. R. Arthur. Examen parasitologique de turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*)
- 1994-1995** Service national en coopération en tant qu'agent de recherche (= ingénieur) au Département d'océanographie de l'Université du Québec à Rimouski de mai 1994 à fin octobre 1995. Travail dans le cadre du projet Eco-Recherches : étude de l'impact de la contamination de l'Est de l'Arctique Canadien sur l'écosystème local et les populations Inuit. Examen de la faune parasitaire de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*). Mission réalisée en août 1994 dans la Baie d'Ungava. Supervision par la Dr J. Pellerin-Massicotte, avec l'aide du Dr J. R. Arthur et de la Dr C. Audet
- 1993** Stage dans le laboratoire de la Dr J. Pellerin-Massicotte en octobre et novembre. Ecotoxicologie sur des invertébrés marins

Production scientifique

Publications

- p1. Desdevises Yves, J. Richard Arthur & Jocelyne Pellerin-Massicotte. 1998. Parasites of Anadromous Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) from two sites in Ungava Bay

- (Quebec, Canada). *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 65(1): 87-90.
- p2. Sasal Pierre, Yves Desdevises & Serge Morand. 1998. Host-specialization and species diversity in fish parasites: phylogenetic conservatism? *Ecography* 21: 639-643.
- p3. Cornell Stephen J., Yves Desdevises & Mark C. Rigby. 1999. Evolutionary Biology of Host-Parasite Relationships: Reality meets Models. *Trends in Ecology and Evolution*. 14(11): 423-425.
- p4. Simkova Andrea, Yves Desdevises, Milan Gelnar & Serge Morand. 2000. Coexistence of guild ectoparasites on a freshwater fish (*Rutilus rutilus*): history and present ecology. *International Journal for Parasitology* 30: 1077-1088.
- p5. Desdevises Yves, Richard Jovelin, Olivier Jousson & Serge Morand. 2000. Comparison of ribosomal DNA sequences of *Lamellodiscus* spp. (Monogenea, Diplectanidae) parasitizing *Pagellus* (Sparidae, Teleostei) in the North Mediterranean Sea: species divergence and coevolutionary interactions. *International Journal for Parasitology* 30: 741-746.
- p6. Desdevises Yves, Serge Morand & Guy Oliver. 2001. Linking Specialization to Diversification in the Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). *Parasitology Research* 87(3): 223-230.
- p7. Desdevises Yves. 2001. The phylogenetic position of *Furnestinia echeneis* (Monogenea, Diplectanidae) based on molecular data: a case of morphological adaptation? *International Journal for Parasitology* 31(2): 205-208.
- p8. Simkova Andrea, Yves Desdevises, Milan Gelnar & Serge Morand. 2001. Morphometric correlates of host specificity in *Dactylogyrus* species (Monogenea) parasites of European Cyprinid fish. *Parasitology* 123(2): 169-177.
- p9. Morand Serge, Andrea Simkova, Iveta Matejusova, Laetitia Plaisance, Olivier Verneau & Yves Desdevises. 2001. Investigating patterns may reveal processes: evolutionary ecology of ectoparasitic monogeneans. *International Journal for Parasitology* 32(1): 111-119.
- p10. Legendre Pierre, Yves Desdevises & Eric Bazin. 2002. A new statistical method to assess host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51(2): 217-234.
- p11. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. 2002. Evolution and determinants of specificity in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Biological Journal of the*

Linnean Society 77(4): 431-443.

- p12. Desdevises Yves, Serge Morand, Olivier Jousson & Pierre Legendre. 2002. Coevolution between *Lamellodiscus* (Monogenea) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution* 56(12): 2459-2471.
- p13. Desdevises Yves, Pierre Legendre, Lamia Azouzi & Serge Morand. 2003. Quantifying phylogenetically-structured environmental variation. *Evolution* 57(11): 2647-2652.
- p14. Makarevich Vladimir, Pierre Legendre & Yves Desdevises. 2004. Modelling phylogenetic relationships using reticulated networks. *Zoologica Scripta* 33(1): 89-96.
- p15. Sasal Pierre, Yves Desdevises, Eric Durieux, Philippe Lenfant & Pascal Romans. 2004. Parasites in marine protected areas: success and specificity of monogeneans. *Journal of Fish Biology* 64(2): 370-379.
- p16. Arnal Céline, Olivier Verneau & Yves Desdevises. 2006. Phylogenetic relationships and evolution of cleaning behaviour in the family Labridae: importance of body colour pattern. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 755-763.
- p17. Isorna Esther, Laurence Besseau, Gilles Boeuf, Yves Desdevises, Robin Vuilleumier, Angel L. Alonso-Gómez, María J. Delgado & Jack Falcón. 2006. Retinal, pineal and diencephalic expression of frog arylalkylamine n-acetyltransferase-1. *Molecular and Cellular Endocrinology* 252: 11-18.
- p18. Desdevises Yves. 2006. Determinants of parasite species richness on small taxonomical and geographical scales: *Lamellodiscus* monogeneans of northwestern mediterranean sparid fish. *Journal of Helminthology* 80: 235-241.
- p19. Desdevises Yves. 2007. Cophylogeny: insights from fish-parasite systems. *Parassitologia* 49(3): 125-128.
- p20. Cubo Jorge, Pierre Legendre, Armand De Ricqlès, Laetitia Montes, Emmanuel De Margerie, Jacques Castanet & Yves Desdevises. Phylogenetic, functional and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. 2008. *Evolution and Development* 10(2): 217-227.
- p21. Piganeau Gwenaél, Yves Desdevises, Evelyne Derelle & Herve Moreau. 2008. Picoeukaryotic sequences in the Sargasso sea metagenome. *Genome Biology* 9(1).
- p22. Kaci-Chaouch Taous, Olivier Verneau & Yves Desdevises. 2008. Host specificity is linked to intraspecific variability in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea).

Parasitology 135(5): 607-616.

- p23. Derelle Evelyne, Conchita Ferraz, Marie-Line Escande, Sophie Eychenié, Richard Cooke, Gwénaél Piganeau, Yves Desdevises, Laure Bellec, Hervé Moreau, & Nigel Grimsley. 2008. Life-cycle and genome of OtV5, a large DNA virus of the widespread pelagic marine unicellular green alga *Ostreococcus tauri*. *PLoS One*: 3(5): e2250. doi:10.1371/journal.pone.0002250.
- p24. Jousselin Emmanuelle, Yves Desdevises & Armelle Coeur d'Acier. Fine scale cospeciation between species of the aphid genus *Brachycaudus* and their obligatory endosymbiont *Buchnera aphidicola*: can bacterial genome help refining species delimitation and evolutionary relationships in aphids? *Proceedings of the Royal Society of London B*. Sous presse.
- p25. Lami Raphaël, Jean-François Ghiglione, Yves Desdevises & Philippe Lebaron. Bacterioplankton community structure and activity in mediterranean coastal waters. *Aquatic Microbial Ecology*. Sous presse.

Publications soumises et en préparation :

- p26. Montagné Nicolas, Yves Desdevises, Daniel Soyeux & Jean-Yves Toullec. Crustacean neuropeptide evolution to support Arthropod phylogeny. En préparation.
- p27. Poisot Timothée & Yves Desdevises. Putative speciation events in *Lamellodiscus* (Monogenea, Diplectanidae) assessed by a morphometric approach. Soumis à *Biological Journal of the Linnean Society*.
- p28. Poisot Timothée, Olivier Verneau & Yves Desdevises. Genetic diversity of *Lamellodiscus* (Monogenea, Diplectanidae) reveals a rapid diversification of the genus. En préparation.
- p29. Legendre Pierre & Yves Desdevises. Independent contrasts and regression through the origin. Soumis à *Journal of Theoretical Biology*.
- p30. Bellec Laure, Hervé Moreau, Nigel Grimsley & Yves Desdevises. Phylogenetic analysis of new Prasinoviruses (Phycodnaviridae) that infect the green unicellular algae *Ostreococcus*, *Bathycoccus* and *Micromonas*.. Soumis à *Environmental Microbiology*.
- p31. Foulon Elodie, Aude Houdan, Yves Desdevises, Evelyne Derelle, Nigel Grimsley, Daniel Vaultot & Nathalie Simon. Genomic and phenotypic characterization of pseudo-cryptic species within the morphospecies *Micromonas pusilla* (Chlorophyta,

Prasinophyceae). En préparation.

p32. Tessier Anne, Pascal Romans & Yves Desdevises. Recreational fishing decreases both population density and mean individual size of sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* on the Vermeille coast (North-Western Mediterranean sea). En preparation.

Chapitres de livres

Desdevises Yves & Emmanuelle Jousselin. 2009. La cospéciation, dans le chapitre “La spéciation”, dans *Biologie Evolutive*, par Frédéric Thomas, Thierry Lefèvre, Michel Raymond (eds). De Boeck.

Traductions de livres

Participation à la traduction de *Biostatistics for the biological and health sciences*, par Marc M. Triola et Mario F. Triola. Pearson, 2006. Edition française pour 2009.

Critiques de livres

c11. Desdevises Yves. 2007. Discovering Evolutionary Ecology: Bringing together ecology and evolution, par Peter Mayhew, Oxford University Press, 2006. *Vie et Milieu* 57(3): 190.

c12. Desdevises Yves. 2008. Marine Parasitology, par Klaus Rohde (ed.), 2005. *Integrative and Comparative Biology*. doi: 10.1093/icb/icn003.

Congrès

c1. Desdevises Yves, Jocelyne Pellerin-Massicotte & J. Richard Arthur. Parasites de l'omble chevalier anadrome (*Salvelinus alpinus* L.) de la Baie d'Ungava (Québec) et leur influence sur la condition physiologique de l'hôte. Affiche présentée au *Congrès Annuel de la Société Canadienne de Zoologie*. Rimouski (Québec), Canada, 10-13 mai 1995.

c2. Desdevises Yves & Lamia Azouzi. Étude de la structure spatiale de la densité dans une population du bivalve *Macoma balthica* (L.) en zone intertidale. Affiche présentée au congrès du *Petit Pois Dérivé*. Lille, France, 14-17 septembre 1998.

c3. Desdevises Yves. Recherche d'un lien entre spécialisation et diversification chez les

- monogènes. Communication orale présentée au congrès du *Petit Pois Déridé*. Lille, France, 14-17 septembre 1998.
- c4. Desdevises Yves. Étude du lien entre spécialisation et diversification chez les monogènes. Communication orale présentée au *IX^{ème} Symposium. de Sciences Biologiques*. Université de Montréal, Canada, 28 janvier 1999.
- c5. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. A framework to test the determinants of specificity. Communication orale présentée au symposium *Evolutionary biology of host-parasite relationship: reality meets models*. European Science Foundation Workshop, Banyuls-sur-Mer, France, 3-7 mai 1999.
- c6. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. Phylogenetics influences on the host specificity of *Lamellodiscus* (Monogenea). Affiche présentée au symposium *Interrelationships of the Platyhelminthes*. The Linnean Society, Londres, Royaume-Uni, 14-16 juillet 1999.
- c7. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. Historical and ecological influences on the host specificity of *Lamellodiscus* (Monogenea). Communication orale présentée au *5th International Symposium on Fish Parasites*. Ceske Budejovice, République Tchèque. 9-13 août 1999.
- c8. Simková Andrea, Yves Desdevises, Milan Gelnar & Serge Morand, 2000. Coexistence of congeneric monogeneans (*Dactylogyrus*, *Dactylogyroidea*). *Acta Parasitologica* (Abstracts: *VIII European Multicolloquium of Parasitology*) 45: 267.
- c9. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. Link between molecular and morphometric evolution in a host-parasite system: the study of adaptive processes. Communication orale présentée au symposium *Phylogeny and Correlated Evolution. Detection and Structural Implications*. Groupe de travail ALPHY. Paris, France, 16 mars 2000.
- c10. Simková Andrea, Yves Desdevises, Milan Gelnar & Serge Morand. Aggregation and niche specialisation of congeneric monogeneans. Proceedings of the *Ninth Helminthological Days*, 5-8 June, 2000, Dolní Vistonic, République Tchèque. *Helminthologia* 37, 3: 172.
- c11. Desdevises Yves. Morphological and morphometric evolution in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea, Diplectanidae): phylogenetic constraints and adaptive processes. Communication orale présentée au *Congrès Annuel de la Société Canadienne de*

Zoologie. Sudbury (Ontario), Canada, 9-12 mai 2001.

- c12. Desdevises Yves, Serge Morand & Pierre Legendre. Coevolution between *Lamellodiscus* and Sparidae: the study of a complex host-parasite association. Communication orale présentée au *Fourth International Symposium on Monogenea*, Brisbane, Australie, 9-13 juillet 2001.
- c13. Desdevises Yves. Study of complex coevolutionary interactions in a fish-monogenean system. Affiche présentée au symposium *Réseau pour l'Étude de la Biodiversité des Nématodes et des Helminthes*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 17-19 septembre 2001.
- c14. Legendre Pierre, Yves Desdevises & Eric Bazin. ParaFit : comment tester une hypothèse de coévolution entre des parasites et leurs hôtes. Communication orale. Pages 257-261 in: SFC'2002: Actes du *IX^{ème} Congrès de la Société Francophone de Classification*, Toulouse, France, 16-18 Septembre 2002.
- c15. Houdan Aude, Evelyne Derelle, Francisco Rodriguez, Yves Desdevises, Nathalie Simon, Hervé Moreau & Daniel Vaultot. Prasinophyceae as targets for comparative environmental genomics (Roscoff, Banyuls, Naples). Communication orale présentée au premier symposium annuel de *Marine Genomics Europe*, Banyuls-sur-Mer, France, 7-12 février 2005.
- c16. Desdevises Yves, Francisco Rodriguez, Evelyne Derelle, Laure Guillou, Florence Le Gall, Daniel Vaultot, Laure Bellec & Hervé Moreau. Adaptation in *Ostreococcus* ecotypes (Chlorophyta, Prasinophyceae). Communication orale présentée au *10^{ème} congrès de la European Society for Evolutionary Biology*, Cracovie, Pologne, 15-20 août 2005.
- c17. Isorna Esther, Laurence Besseau, Yves Desdevises, Robin Vuillemier, Angel L. Alonso-Gomez, Maria J. Delgado & Jack Falcon Arylalkylamine N-Acetyltransferase is expressed in central and peripheral tissues in the water greenfrog, *Rana perezi*. Affiche présentée au *Xth Congress of the European Pineal Biological Rhythms Society*. Francfort, Allemagne, 1-5 septembre 2005.
- c18. Desdevises Yves, Aude Houdan, Evelyne Derelle, Hervé Moreau & Daniel Vaultot. Diversity and adaptation in oceanic picoalgal ecotypes. Communication orale présentée au *9^{ème} Evolutionary Biology Meeting*, Marseille, France, 21-23 septembre 2005.

- c19. Falcon Jack, Esther Isorna, Laurence Besseau, Yves Desdevises, Gilles Boeuf, Angel L. Alonso-Gomez & Maria J. Delgado. Expression of Arlylalkylamine N-Acetyltransferase in central and peripheral tissues of the green frog *Rana perezi*. Affiche présentée au *International Symposium on Signal Transduction in Health and Disease*, Tel-Aviv, Israël, 26-28 octobre 2005.
- c20. Desdevises Yves, Kathia Lesdema, Evelyne Derelle & Hervé Moreau. Spatial and temporal biodiversity of prasinophytes picoeukaryotes in the Gulf of Lion investigated from genomic data. Affiche présentée au congrès *Marine Genomics 2006: An International Conference*, Sorrente, Italie, 28 octobre-1^{er} novembre 2006.
- c21. Piganeau Gwénaél, Séverine Jancek, Evelyne Derelle, Yves Desdevises, Nigel Grimsley & Hervé Moreau. Genome comparison of the smallest free-living eukaryotes of the genus *Ostreococcus* (Chlorophyta), an ideal model for research on eukaryotic genome evolution. Affiche présentée à la Conférence Jacques Monod *Génomique Évolutive*, Roscoff, France, 2-6 mai 2007.
- c22. Tanguy Maël, Christine Pissavin-Castillo, Marilyne Queguiner, Yves Desdevises, Cariolet Roland, Gérald Le Digerher, Christine Burel & Philippe Fravallo. Assessment of a molecular tool (CE-SSCP) to study balance of caecal flora of SPF piglet's groups. Communication orale présentée au *7th international symposium on the epidemiology and control of foodborne pathogens in pork - Safepork 2007*, Vérone, Italie, 9-11 mai 2007.
- c23. Desdevises Yves, Céline Arnal & Olivier Verneau. Colour pattern and cleaning behaviour in Labridae (Teleostei): correlated evolution? Communication orale présentée au *8th International Congress of Vertebrate Morphology*. Paris, France 16-21 juillet 2007 (*Chairman* pour la session "Evolution").
- c24. Desdevises Yves. Cophylogeny: insights from fish-parasite systems. Orateur invité (*keynote speaker*) pour la session Phylogeny and Host-Parasite Coevolutionary Aspects du *7th International Symposium on Fish Parasites*, Viterbe, Italie, 24-28 septembre 2007 (*Chairman* pour la session "Phylogeny and host-parasite co-evolutionary aspects").
- c25. Derelle Evelyne, Conchita Ferraz, Marie-Line Escande, Sophie Eychenié, Richard Cooke, Yves Desdevises, Laure Bellec, Hervé Moreau & Nigel Grimsley. Life-cycle and genome of OsV5, a large DNA virus of the ubiquitous pelagic marine unicellular green alga *Ostreococcus tauri*. Communication orale présentée au workshop

Genomics and Ecology of Aquatic Viruses, Banyuls-sur-Mer, France, 11-13 février 2008.

c26. Bellec Laure, Nigel Grimsley & Yves Desdevises. Diversity of Prasinophyte-virus interactions in the N.W. Mediterranean. Communication orale présentée au workshop *Genomics and Ecology of Aquatic Viruses*, Banyuls-sur-Mer, France, 11-13 février 2008.

c27. Bellec Laure, Nigel Grimsley & Yves Desdevises. Viruses of Prasinophyceae in the N.W. Mediterranean. Communication orale présentée *Aquatic Virus Workshop 5*, Vancouver, Canada, 6-11 juillet 2008.

c28. Grimsley Nigel, Evelyne Derelle, Marie-Line Escande, Sophie Eychenié, Richard Cooke, Yves Desdevises, Laure Bellec, Conchita Ferraz & Hervé Moreau. Genome and life cycle of OtV5, a Phycodnavirus of the pelagic marine unicellular green algae *Ostreococcus tauri*. Communication orale présentée *Aquatic Virus Workshop 5*, Vancouver, Canada, 6-11 juillet 2008.

c29. Desdevises Yves, Taous Kaci-Chaouch & Olivier Verneau. Link between intraspecific variability and host specificity in *Lamellodiscus* monogeneans. Communication orale présentée au congrès *European Multicolloquium on Parasitology*, Paris, France, 24-28 août 2008 (*Chairman* pour la session “Parasites of fishes, other ectothermic vertebrates & marine mammals: host-parasite interaction & parasite communities”).

c30. Poisot Timothée & Yves Desdevises. *Lamellodiscus* (Monogenea, Diplectanidae) parasites of several sparid fish hosts: true generalists or ongoing speciation? Communication orale présentée au congrès *European Multicolloquium on Parasitology*, Paris, France, 24-28 août 2008.

c31. Montagné Nicolas, Yves Desdevises, Daniel Soyez & Jean-Yves Toullec. Crustacean Hyperglycemic Hormone (CHH): a useful gene for Arthropod phylogenetics. Communication orale présentée au congrès *24th Conference of European Comparative Endocrinologists*, Gênes, Italie, 2-6 septembre 2008.

Séminaires

s1. Évolution moléculaire et morphométrique dans un système hôte-parasite : tendances évolutives et processus adaptatifs. Séminaire présenté à l'Université de Perpignan (France) le 18 avril 2000.

- s2. Coévolution et spécificité dans le système hôte-parasite: Sparidae (Teleostei) et *Lamellodiscus* (Monogenea). Séminaire présenté à l'Université de Montréal (Canada) le 1 octobre 2001.
- s3. Phylogénie moléculaire et coévolution dans un système hôte-parasite méditerranéen. Séminaire présenté à l'OOB le 7 mai 2002.
- s4. Adaptation et contraintes phylogénétiques. Séminaire présenté à l'OOB le 4 décembre 2003.
- s5. Adaptation et contraintes phylogénétiques. Séminaire présenté au Centre de Biologie et de Gestion des Populations (France) le 20 janvier 2004.
- s6. Coloration et comportement de nettoyage chez les Labridae : évolution corrélée ? Séminaire présenté à l'OOB le 29 juin 2006.
- s7. Cophylogénies : concepts et méthodes. Séminaire donné le 21 juin 2006 dans le cadre de l'atelier "Phylogéographie comparée" (GDR INRA, Banyuls-sur-Mer 19-21 juin 2006).
- s8. Specificity, adaptation and speciation in monogeneans. Séminaire présenté à l'Université Masaryk de Brno, République Tchèque le 24 avril 2008.
- s9. Spécificité, adaptation et spéciation chez les monogènes. Séminaire présenté à l'OOB le 21 mai 2008.
- s10. Statistics, with emphasis on small sample analysis. Intervenant invité pour le Workshop "Brainstorming IV", Hanovre, Allemagne, 26-27 septembre 2008.

Arbitrage scientifique

- Réviseur au moins une fois pour les revues suivantes :
Acta Parasitologica ; Advances in Parasitology ; The American Naturalist ; Biological Journal of the Linnean Society ; BMC Evolutionary Biology ; Diseases of Aquatic Organisms ; Ecography ; Evolution; Folia Parasitologica ; Genome Biology ; International Journal for Parasitology ; Journal of Biogeography ; Journal of Evolutionary Biology ; Journal of Fish Biology ; Journal of Parasitology ; Molecular Ecology ; Molecular Phylogenetics and Evolution ; Parasite ; Parasitology ; Proceedings of the Royal Society of London B ; Systematic Biology ; Veterinary Research Communications ; Vie et Milieu
- 2008 : Evaluator d'un projet ANR Jeunes Chercheurs

Encadrement de travaux de recherche

[entre crochets, communications scientifiques produites ou en préparation]

- 2008** Timothée Poisot (**Master 2**, Université de Montpellier 2). Sujet : "Les *Lamellodiscus* parasites de plusieurs espèces de sparidés : vrais généralistes ou spéciations en cours ?" **Encadrement 100 % [p27, p28, c30]**
- Anne Tessier (**Master 1**, Université La Rochelle). Sujet : "Etude de l'impact de la pêche touristique sur les stocks d'oursins de la côte Vermeille (66)" **Encadrement 50 % [p32]**
- Jacques Denoyelle (**Master 1**, Paris 6). Sujet : " Utilisation des vitamines B1, B12 et biotine par les microalgues vertes Prasinophyceae" **Encadrement 30 %**
- 2007-** Laure Bellec (**Doctorat**, Paris 6, début septembre 2006). Sujet: "Caractérisation et coévolution du système Prasinophyceae-virus" **Encadrement 80 % [p30, c26, c27, c28]**
- Pedro Maalouf (**Master 1**, Paris 6). Sujet : "Etude de la diversité spatio-temporelle de virus de microalgues picoplanctoniques par RFLP" **Encadrement 100 %**
- 2006** Kathia Lesdema (**Master 2**, Université de Bordeaux 1). Sujet : "Biodiversité des souches d'*Ostreococcus* dans la région du golfe du Lion" **Encadrement 100 % [c20]**
- Taous Kaci-Chaouch (**Master 2**, Paris 6). Sujet : "Adaptation à l'hôte et variabilité génétique dans un groupe de parasites, les *Lamellodiscus* spp. des poissons Sparidae" **Encadrement 80 % [p22, c28]**
- 2005** Laure Bellec (**Master 1**, Paris 6). Sujet : "Influence de différentes conditions de lumière sur la croissance de deux souches d'*Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae)" **Encadrement 100 %**
- 2004** Céline Arnal (**Post-doctorat**, Université de Perpignan). Sujet : "Etude de l'évolution corrélée du patron de coloration et du comportement de nettoyage chez les Labridae (Teleostei)" **Encadrement 60 % [p16, c23]**
- Séverine Jancek (**Master 1**, Paris 6). Sujet : "Recherche d'écotypes d'*Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae) à différentes profondeurs dans la baie de Banyuls-sur-Mer" **Encadrement 100 %**

- Audrey Guérin (**Master 1**, Paris 6). Sujet : "Estimation de la biodiversité parasitaire des poissons marins de Nouvelle-Calédonie : étude préliminaire dans la baie de Nouméa" **Encadrement 60 %**
- 2000** Jérôme Laporte, titulaire d'une Maîtrise (**DES**, 1999-2000, Université de Bordeaux 1). Sujet : "Rôle des variables morpho-anatomiques dans le déterminisme de la spécificité parasitaire: une analyse comparative pour l'association *Lamellodiscus* (Diplectanidae, Monogenea)-*Diplodus* (Teleostei) en Méditerranée" **Encadrement 100 %**
- 1999** Richard Jovelin (**Maîtrise**, 1999, Université des Sciences et Technologies de Lille). Sujet : "Étude des processus évolutifs gouvernant l'association hôte-parasite dans le modèle *Pagellus-Lamellodiscus*" **Encadrement 100 % [p5]**

Activités d'enseignement

- 2008** Professeur invité à l'Université Masaryk, Brno, République Tchèque
(**20 h CM, 18 h TD**)
- Phylogenetic Reconstruction: Techniques and Uses
- Depuis 2002** Cours, Travaux dirigés, Travaux pratiques en 2^{ème} et 3^{ème} cycles, en station marine et sur le campus de Paris 6 (environ **200 h ETD/an**)
- Analyse comparative
- Associations durables
- Biostatistiques avancées
- Biométrie et dynamique des populations de poissons
- Écologie numérique
- Introduction aux statistiques
- Parasitologie marine
- Pathologies parasitaires en aquaculture
- Reconstruction phylogénétique
- Traitement et analyse de données en écologie
- Zoologie marine
- 2001** Démonstrateur en 1^{er} cycle à l'Université de Montréal (16 h TD, 8 h TP)
- Biostatistiques avancées

2000	Cours en Maîtrise de Biologie des Populations et des Écosystèmes de l'Université de Perpignan :	
	Écologie numérique (cours et TP)	(6 h CM, 8 h TP)
	Systématique parasitaire	(8 h CM)
	Cours en DEA de Parasitologie des Universités de Montpellier et Perpignan :	
	Analyse multidimensionnelle	(3 h CM)

Responsabilités scientifiques, administratives et collectives

- Membre du Conseil d'Administration de l'OOB (2004 -)
- Membre élu de la Commission de Spécialistes de la section 68 de l'Université Paris 6 (2004 -)
- Membre nommé de la Commission de Spécialistes de la section 68 de l'Université de Perpignan (2004 -)
- Responsable de l'Aquarium de l'OOB (2005 -)
- Responsable de publication de la revue scientifique Vie et Milieu (2005 -)
- Membre de la commission bibliothèque de l'OOB (2005 -)
- Co-éditeur du volume spécial "Symbioses" de Vie et Milieu 2008
- Responsable des unités d'enseignement de l'Université Paris 6 "Biostatistiques Avancées" (M1 - Biologie Intégrative et Physiologie) et "Adaptation et Phylogénie chez les Poissons" (M2 - Sciences de l'Univers, Environnement, Ecologie > Systématique, Evolution, Paléontologie)
- Co-responsable de l'unité d'enseignement "Interactions durables en milieux marin et terrestre" (M1 - Université de Versailles Saint-Quentin/Paris 6)
- Responsable du parcours international de Master "Biologie intégrative des organismes marins : bases fondamentales et appliquées", entre l'Université Paris 6, l'Université de Barcelone, et l'Université Catholique Pontificale du Chili (début septembre 2008)
- Membre de la commission scientifique du projet Cybelle-Méditerranée (<http://www.cybelle-mediterranee.org>), piloté par l'association Cybelle-Planète. Responsable de la partie "Suivi des populations d'oursins et des peuplements d'algues"

Participation à des jurys

- 2007** Comités de thèse de Laetitia Montes (Directeur : Jorge Cubo, Université Paris 6) et de Nicolas Montagné (Directeur : Jean-Yves Toullec, Université Paris 6)
- 2006 - 2007** Recrutement de Techniciens des Systèmes Naturels (Université Paris 6, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris)
- 2005** Habilitation à diriger les recherches de Jorge Cubo (Maître de conférences, Université Paris 6) : "Adaptation et évolution du squelette chez les amniotes"

Contrats, bourses et distinctions

- 2007** Obtention de la Prime d'Encadrement Doctorale et de Recherche (4 ans)
Subvention de l'Agence Nationale de la Recherche (3 ans). "PICOVIR : Picophytoplankton-virus interactions in a marine ecosystem" (Responsable : Nigel Grimsley, CNRS, OOB)
- 2005** Subvention de l'Agence Nationale de la Recherche (3 ans, programme Jeunes Chercheurs). "Approches macroévolutives des associations plantes-insectes-bactéries" (Responsable : Emmanuelle Jouselin, INRA)
- 2002** Bourse postdoctorale du Fonds pour la Nature et la Technologie (NATEQ, Québec, Canada - classé 1^{er} par le comité, bourse déclinée)
- 2001** Prix de la meilleure présentation étudiante lors du 4th International Symposium on Monogenea (ISM4 ; 9-13 juillet, Brisbane, Australie)
Bourse de voyage attribuée par le comité organisateur du ISM4
Bourse de la Fondation Joseph-Arthur Paulhus
- 1999** Bourse du Fonds Spécial de la Faculté des Études Supérieures (FES) de l'Université de Montréal (UdeM)
- 1998** Bourse de thèse du Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (Québec, Canada)
Bourse du Fonds Spécial de la FES de l'UdeM
- 1997** Bourse du Fonds Spécial de la FES de l'UdeM

Subventions demandées :

Marchand, Université de Corte)

- Projet Egide “Evaluation moléculaire des transferts de parasites monogènes entre des poissons sparidés sauvages et élevés en cage” (Programme Cogito (Partenariat Hubert Curien) France-Croatie. Responsable croate : Ivona Mladineo, Institute of Oceanography and Fisheries, Split)

Mémoire d'habilitation

Introduction

Les associations entre organismes sont nombreuses dans tous les écosystèmes. Elles englobent tout ce qui peut étymologiquement être appelé du nom de *symbiose*, c'est-à-dire "vivre ensemble" (voir Bush et al. 2001). Pour éviter une confusion avec le sens usuel de ce mot en français, où il désigne les relations à bénéfice réciproque, revêtant parfois un caractère obligatoire, on lui préfère souvent l'expression *associations* ou *interactions durables* (Combes 1995), qui désignent en fait un continuum d'associations biologiques allant du parasitisme au mutualisme (Leung & Poulin 2008). Ces systèmes sont des modèles de choix pour étudier la biologie évolutive des taxons qui les composent. En effet, l'évolution et la sélection naturelle génèrent fréquemment chez les organismes impliqués des particularités phénotypiques relatives à cette situation de symbiose, notamment chez les parasites (Poulin 2007). Par exemple, les organes d'accrochage des parasites sont fréquemment étudiés en terme d'adaptation à leur hôte, tout comme le sont les mécanismes de "camouflage" moléculaire. Cela fait de ces caractéristiques des cibles préférentielles pour la recherche de patrons et de mécanismes adaptatifs. De plus, par le biais d'une phylogénie des hôtes et de leurs symbiontes, on dispose souvent d'une histoire évolutive de l'organisme dans son environnement (Brooks & McLennan 1991). Cela permet d'étudier de façon précise les dynamiques évolutives et adaptatives de ces complexes d'espèces. Ainsi, il est possible d'appréhender les pressions écologiques, génétiques, morphologiques, physiologiques,... qui s'exercent sur les symbiontes et gouvernent leurs trajectoires évolutives.

Différents systèmes symbiotiques sont soumis à différentes contraintes biotiques et abiotiques. Le degré de dépendance entre hôtes et symbiontes, les possibilités de transferts d'un hôte à l'autre, le profil de spécificité, la possibilité d'échange de matériel génétique, et bien d'autres facteurs peuvent être très différents d'un système à l'autre. L'étude de systèmes symbiotiques variés peut ainsi apporter une lumière intéressante sur les mécanismes évolutifs mis en œuvre dans ces associations. Au cours de mes activités de recherches, je me suis ainsi intéressé à des systèmes contrastés, mais pour lesquels les questions sont posées dans un même cadre thématique, ayant trait à l'évolution, l'adaptation, et la coévolution.

Nous nous intéresserons principalement à deux types d'associations symbiotiques, représentant deux modèles biologiques bien différents : les associations poissons-monogènes, et microalgues-virus. Cela fera l'objet de la première partie de ce mémoire.

Je décrirai par la suite les différentes avancées méthodologiques auxquelles mes activités m'ont associées, nécessaires à l'étude de questions précises au sujet des modèles abordés auparavant. Bien sûr, ces nouvelles méthodes ont des applications plus larges que la seule étude de ces associations symbiotiques, et des projets sur d'autres thématiques auxquelles j'ai contribué, notamment par le biais de l'application de ces nouvelles méthodes, sont présentés dans une autre partie. Enfin, je présente à la fin de cette synthèse mes perspectives de recherche à court et moyen terme.

Modèles

Les associations symbiotiques englobent des systèmes biologiques divers, dans lesquels les contraintes biologiques peuvent être très variables (Bush et al. 2001). En outre, certaines informations sont plus faciles à obtenir sur certains groupes que sur d'autres. On peut penser notamment aux génomes complets qui, s'ils sont bien plus rapides et moins onéreux à générer aujourd'hui, restent des données encore rares pour beaucoup de groupes taxonomiques, et difficiles à obtenir et à exploiter (par exemple l'assemblage ou l'annotation des génomes). Si des questions communes persistent (comme la compréhension du profil et du déterminisme de la spécificité, la coévolution entre les espèces associées, leurs taux relatifs d'évolution, etc.), ces informations peuvent être utilisées pour répondre à des questions biologiques différentes selon les associations étudiées. Par exemple si des génomes sont disponibles, il est possible d'étudier les transferts de gène entre lignées.

Mes activités passées et présentes se sont principalement centrées sur deux types d'associations symbiotiques, dont les caractéristiques biologiques ainsi que les méthodes et possibilités d'études sont très différentes. Il s'agit des systèmes poissons-monogènes et microalgues-virus. Le Tableau 1 résume les principales caractéristiques et différences de ces deux modèles.

La suite de ce chapitre est une synthèse de mes activités et résultats obtenus à propos de ces deux systèmes symbiotiques.

Tableau 1 : Caractéristiques comparées des modèles poissons-monogènes et microalgues-virus

Association	Virulence	Cycle	Transfert	Biogéographie	Morphologie	Données existantes	Culture	Expérimentation	Test de spécificité	Obtention de génome
Poissons-monogènes	Faible	Bien connu	A priori non	Probablement	Oui	Oui	Impossible	Faisable	Difficile	Difficile
Microalgues-virus	Elevée	Peu connu	Probable	Sans doute pas	Non	Peu	Possible	Facile	Facile	Facile

Poissons-monogènes

Les monogènes sont des Plathelminthes parasites aquatiques à cycle direct. La plupart sont parasites de poissons, et se situent principalement dans les branchies. Les monogènes ont la particularité d'être des parasites hautement spécifiques pour leurs hôtes (voir Sasal et al. 1998, Rohde 2005). Ces caractéristiques, cycle direct et forte spécificité, en font a priori de bons candidats pour évoluer par cospéciation avec leurs hôtes (Noble et al. 1989). Ces dernières années, plusieurs études se sont penchées sur l'histoire coévolutive des monogènes et de leurs poissons hôtes (Desdevises et al. 2002a, Simkova et al. 2004, Huyse & Volckaert 2005). Celle que nous avons publiée sur l'association entre les Sparidae et leur monogènes spécifiques du genre *Lamellodiscus* (Desdevises et al. 2002a) fut la première publication à étudier une association poisson-monogènes à l'aide de phylogénies moléculaires et de méthodes rigoureuses de test de la cospéciation. Comme l'essentiel des résultats que je vais exposer porte sur ce système formé par les poissons Sparidae et les *Lamellodiscus* en Méditerranée occidentale, il convient de s'attarder un peu sur ce modèle afin de montrer combien ces caractéristiques sont intéressantes pour étudier les problématiques de la coévolution, de la spécificité et de l'adaptation. Tout d'abord, j'ai précisé "en Méditerranée occidentale" pour une raison bien précise : c'est dans cette région que ce système hôte-parasite est, de loin, le mieux connu (voir les références dans Kaci-Chaouch et al. 2008). Une connaissance approfondie du profil de spécificité du système étudié est primordiale pour réaliser ce type d'étude, car cela permet de limiter au maximum les biais d'échantillonnage. Cela ne peut être le cas que dans une association connue depuis longtemps et abondamment étudiée depuis, ce qui est le cas pour ce modèle. Le profil de spécificité au sein du genre *Lamellodiscus* est particulier au sein des monogènes : bien que l'essentiel des espèces soient spécialistes, plusieurs espèces peuvent être qualifiées de généralistes, en parasitant jusqu'à 6 espèces d'hôtes. Cette caractéristique nous permettra d'aborder au sein d'une même entité évolutive (ce genre donné) la question du déterminisme de la spécificité. La comparaison d'espèces spécialistes et généralistes sera également utile pour tenter de mettre en évidence des patrons et processus adaptatifs.

Cospéciation

Je vais commencer par mon travail sur la recherche de cospéciation entre les *Lamellodiscus* et leurs hôtes. J'utiliserai parfois l'expression "cophylogénie", la moins restrictive des nombreuses expressions utilisées pour décrire l'évolution conjointe de deux

clades (voir Desdevises 2007). Nous avons élaboré des phylogénies moléculaires pour ces deux groupes d'espèces (à partir d'ADNr 18S pour les parasites et d'ADNmt 16S et cytochrome b pour les poissons) puis étudié le profil de cospéciation entre hôtes et parasites. Ce système est présenté sur le *tanglegram* de la Figure 1.

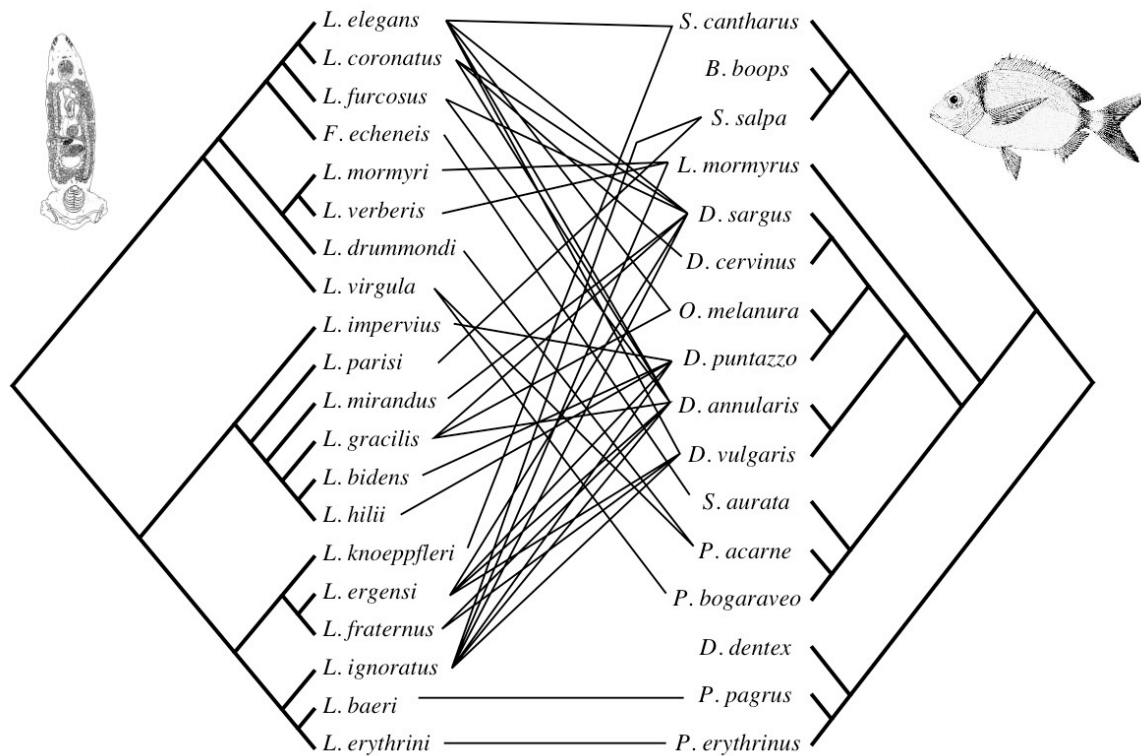


Figure 1 : Association *Lamellodiscus*-Sparidae (de Desdevises et al. 2002a)

Cette figure montre qu'à l'évidence cette association est complexe, ce qui est confirmé par l'utilisation de méthodes classiques d'étude de la cospéciation, la *Brooks Parsimony Analysis* (BPA : Brooks 1981, Brooks & McLennan 1991) et la réconciliation d'arbres (à l'aide du logiciel TreeMap : Page 1994). Cette association est même trop complexe pour permettre à ces méthodes de calculer un scénario évolutif optimal. Pour pouvoir étudier la cophylogénie dans ce système hôte-parasite, nous avons du mettre au point une nouvelle méthode, ParaFit (Legendre et al. 2002), qui sera brièvement détaillée et discutée dans une autre section. ParaFit confirme l'absence de congruence entre les arbres, mais suggère que les clades (*L. baeri*, *L. erythrini*) et (*P. pagrus*, *P. erythrini*) ont subi un événement de cospéciation. Le résultat global, supporté par ce qui a été trouvé par la suite dans d'autres systèmes poissons-monogènes, est qu'il n'y a pas de cospéciation générale dans

ce type d'association, contrairement à ce qui était supposé a priori (et qui hante toujours certains ouvrages de parasitologie générale). En revanche, si on se penche sur des systèmes hôtes-parasites similaires mais aux contraintes écologiques différentes, on peut faire des hypothèses quant aux processus impliqués dans le choix des hôtes et la spéciation.

Par exemple, les associations entre les monogènes de la famille des polystomes et leurs hôtes tétrapodes, où le cycle direct et la forte spécificité des parasites est la même, montre un profil cophylogénétique différent (Verneau et al. 2002, Bentz et al. 2006). Dans ce type d'association, les événements de cospéciation sont en nombre important (et significativement plus élevé qu'avec des arbres phylogénétiques aléatoires), et ce processus semble être responsable des patrons de spécificité observés. La différence essentielle avec les systèmes poissons-monogènes décrits plus haut est la présence de barrières physiques qui empêchent les transferts de parasites entre les hôtes d'espèces différentes. En effet, ceux-ci habitent des milieux très différents, et se situent souvent à grande distance les uns des autres. Le profil de cospéciation s'explique ainsi assez bien par l'histoire biogéographique des zones d'habitat des hôtes et parasites (Bentz et al. 2006). Ainsi, ce qui forme le profil de cospéciation observé, ce n'est pas la forte adaptation des parasites pour leurs hôtes (comme le suggère leur spécificité importante), mais plutôt l'absence d'opportunité de transfert. Il est à noter que cette absence de cospéciation entre macroparasites et hôtes en milieu marin ouvert, c'est-à-dire avec pas ou peu de barrières physiques au transfert d'hôte, ne semble pas être l'apanage des associations monogènes-poissons, mais est également observé dans les rares études portant sur les digènes (Skerikova et al. 2001) et les cestodes (Caira & Jensen 2001). Dans ces derniers cas, la complexité du cycle parasitaire joue également certainement un rôle, c'est pourquoi ce type de parasites est a priori moins adapté à une étude de cophylogénie que les monogènes. Chez les copépodes parasites, dont le cycle est direct comme celui des monogènes, là encore la cospéciation n'est pas prévalente (Paterson & Poulin 1999). Tout semble donc indiquer que la cospéciation, quand elle est présente, n'est pas le fait d'une extrême *adaptation* à l'hôte, mais davantage le fait d'absence d'*opportunités de transfert*, quel que soit le degré de spécificité du parasite. Pour lier cospéciation et adaptation, il est souhaitable d'étudier un système dans lequel les opportunités de transferts n'empêchent pas une évolution par cospéciations. Les associations entre les virus et leur hôtes représentent peut-être ce type d'association symbiotique. Cela sera développé plus loin.

J'ai mentionné une absence de cospéciation dans les systèmes poissons-monogènes, mais est-elle réellement absente, en dehors des événements de ce type identifiés par les

méthodes numériques spécifiques ? Bien entendu, on ne voit aucune raison qui puisse empêcher un événement de cospéciation de se produire ! Seulement, les événements évolutifs subséquents d'un autre type (transferts, duplications intra-hôte, extinctions, ...) brouillent le signal de cospéciation. A ce propos, pour les associations hôtes-parasites un peu complexes dans lesquelles la cospéciation n'est pas prévalente, il est permis de douter qu'aucun moyen ne permette un jour de reconstruire ces événements, même si quelques pistes sont avancées vers la fin de ce mémoire. Parmi les événements coévolutifs qui semblent nombreux dans les systèmes poissons-monogènes, on imagine bien sûr que les transferts d'hôtes tiennent une grande place. De telles colonisations de nouveaux hôtes sont parfois observées (Ernst & Whittington 2001, King & Cable 2007), notamment très récemment chez les *Lamellodiscus* (Mladineo & Maršić-Lučić 2007). Il faut dire que ces types d'événements sont les seuls que nous pouvons réellement observer ou provoquer expérimentalement. Mais on peut penser que les événements de duplication, i.e. spéciation intra-hôte, sont également courants, car des travaux récents font état de telles spéciations intra-hôtes. Simkova et al. (2004), en notant la présence de parasites formant un groupe monophylétique sur une même espèce d'hôte, suggèrent que plusieurs événements de spéciation ont eu lieu sur une seule espèce d'hôte. Cela est également observé pour l'association *Lamellodiscus*-Sparidae, même si cela n'a pas été explicitement mentionné dans les publications qui y font référence. Par exemple, *L. bidens* et *L. hillii*, espèces-soeurs, se trouvent sur le même hôte *Diplodus puntazzo*, et la même situation est rencontrée pour *L. mormyri* et *L. verberis* sur *Lithognathus mormyrus*. Cela permet de supposer que de telles duplications sont courantes dans l'histoire coévolutive des hôtes et de leurs parasites, et, associés aux transferts, brouillent le signal de cospéciation. Mais cette quantité importante de spéciations intra-hôtes implique une caractéristique importante des monogènes : un taux de spéciation élevé. Cela est à lier avec la partie suivante de ce travail : la spécificité, son maintien malgré de nombreux transferts d'hôtes supposés, et son déterminisme.

Spécificité

Comme cela a été mentionné plus haut, la variation de spécificité parmi les espèces de *Lamellodiscus* fait de ce genre un très bon modèle pour en étudier les déterminants et processus, comme le sont les monogènes en général (Morand et al. 2002). Une question est de savoir si la spécificité est due à l'adaptation très forte à la ressource hôte, qui empêche l'exploitation d'une ressource même légèrement différente, ou si cette spécificité est

davantage le fait des capacités de dispersion du parasite, donc liée à ses opportunités de colonisation de nouveaux hôtes (Timms & Read 1999), ces deux hypothèses n'étant d'ailleurs pas mutuellement exclusives.

Tout d'abord, il convient de définir la spécificité parasitaire. Je ne considérerai ici que la spécificité en terme de nombre d'hôtes utilisés (on pourrait également considérer l'organe dans l'hôte, le type de cellule, ...), mais tous ces hôtes peuvent ne pas être utilisés de la même manière, et il peut être pertinent de considérer la proximité phylogénétique des hôtes parasités. Ainsi, plusieurs indices ont été proposés ces dernières années (voir Poulin 2007). Après avoir décidé de la façon mesurer la spécificité parasitaire, il est important de prendre en compte certains biais. On pense immédiatement au biais d'échantillonnage, lié au nombre d'études publiées sur une espèce de parasite donnée (Poulin 2007) : plus une espèce a fait l'objet d'études, mieux on la "connaît", et plus son spectre d'hôte est identifié avec précision. Cela paraît d'une logique imparable : toute espèce de parasite est d'abord trouvée dans une seule espèce hôte et commence sa "carrière" comme spécialiste aux yeux des chercheurs, avant parfois de faire l'objet d'autres travaux qui montreront éventuellement que son spectre d'hôte est plus large. Il semble donc important de contrôler le biais introduit par le nombre de publications pour éviter de surévaluer la proportion d'espèces parasites spécialistes. Par exemple, Poulin (1992) écrit que "A parasite with a wide range of hosts but recorded only once is likely to have been observed on only one host species, whereas another parasite that has been recorded several times may have a longer list of known hosts. [...] For that reason, the number of published records was included in the analyses as a confounding variable whose effect had to be controlled." Effectivement, comme le fait remarquer Robert Poulin dans cet article, "Known parasite diversity is positively correlated with either the number of studies performed per host species (Kuris & Blaustein, 1977; Gregory, 1990; Chandler & Cabana, 1991; Poulin, 1991) or the total number of host individuals examined per host species (Gregory, 1990; Gregory, Keymer & Harvey, 1991).", ce qui amène le nombre d'hôtes connus pour une espèce de parasite à être lié au nombre de publications qui le concernent, et cette relation apparaît clairement sur la Figure 1 de Poulin (1992, voir aussi Poulin 2007).

Mais il faut bien garder à l'esprit ici que ce sont le plus souvent les hôtes qu'on échantillonne, pas les parasites ! Or, pour une zone géographique et une durée données, il y aura la plupart du temps davantage d'études sur plusieurs espèces d'hôtes que sur une seule. Une espèce de parasite généraliste risquera d'apparaître (en fonction de sa prévalence et de l'intensité d'échantillonnage) dans tout ou partie des études concernant ses hôtes, alors qu'une

espèce spécialiste se cantonnera aux seuls travaux consacrés à son espèce unique d'hôte. A part pour certaines espèces de parasites, notamment d'intérêt médical, qui font l'objet d'une attention particulière se traduisant par un grand nombre de travaux, les espèces spécialistes apparaîtront nécessairement dans moins de publications que les généralistes, sans que cela ne soit nécessairement dû à un biais. Pour le dire autrement, l'absence d'une espèce de parasite dans une espèce d'hôte est une information, qui ne sera pas prise en compte correctement dans une "correction par le nombre de publications". De plus, comme l'a souligné Robert Poulin, il convient de prendre en compte l'intensité d'échantillonnage des hôtes, soit le nombre d'individus hôtes réellement examinés pour la recherche de parasites. Or, le nombre de publications ne reflète pas nécessairement cet effort d'échantillonnage, car les mêmes jeux de données sont fréquemment réutilisés dans plusieurs articles, d'une façon pas toujours très explicite, sans compter les mélanges d'échantillons différents dans certains articles comme des méta-analyses. Il est donc nécessaire d'étudier de façon approfondie chaque publication avant de la considérer dans une variable censée matérialiser le biais d'échantillonnage. La mauvaise nouvelle est que pour prendre en compte ce biais, il ne suffit pas de comptabiliser le nombre d'articles générés à l'entrée du nom de l'espèce de parasite étudiée dans les bases de données bibliographiques. C'est cette approche non biaisée que j'ai utilisée dans Desdevises (2006). Mais là encore, la taille de l'échantillon sera nécessairement moins importante pour les espèces parasites spécialistes. Une variable utile pour contrôler un biais sur la spécificité connue de parasites est la date de description de l'espèce, qui est la première mention de celle-ci dans la littérature scientifique, donc le temps depuis que celle-ci est connue aux yeux de la Science. Une espèce connue depuis longtemps, répertoriée dans une seule espèce hôte donc dans le peu d'études qui sont consacrées à ce dernier, malgré sa présence dans une zone géographique bien connue dans laquelle les hôtes sont régulièrement étudiés, a toutes les chances d'être une "vraie" spécialiste. Nous avons procédé de cette manière dans Desdevises et al. (2001) et constaté qu'il n'y avait probablement pas de biais dans la spécificité observée des *Lamellodiscus*. Pour mesurer cette spécificité, nous avons choisi de considérer le nombre d'hôtes et leur proximité phylogénétique (Desdevises et al. 2002b), considérant que la spécificité d'un parasite qui utilise plusieurs hôtes ne doit pas être considérée de la même façon selon que ses hôtes sont phylogénétiquement proches ou non. Nous sommes rejoints en cela par Caira et al. (2003) et Poulin & Mouillot (2003, 2005).

Après avoir établi de cette façon la spécificité des *Lamellodiscus*, nous avons cherché des corrélations entre cet indice de spécificité et plusieurs variables liées à l'hôte (Desdevises

et al. 2002b), tout en contrôlant les effets confondants de la phylogénie des parasites par des méthodes appropriées comme les contrastes indépendants (Felsenstein 1985, Harvey & Pagel 1991) ou la *eigenvector phylogenetic regression* (PVR : Diniz-Filho et al. 1998) - je reviendrai brièvement sur ces approches dans une prochaine section de ce mémoire. Les résultats que nous avons obtenus sur les déterminants de la spécificité chez ces monogènes sont les suivants :

- La spécificité est liée à la taille de l'hôte : les monogènes tendent à se spécialiser sur les hôtes de grande taille. Ce résultat avait déjà été observé par Sasal et al. (1999) et interprété comme une spécialisation sur une ressource prédictible (ou fiable) (Ward 1992, Wilson & Yoshimura 1994).

- La spécificité est contrainte par (significativement liée à) la phylogénie. Autrement dit, les spécialistes et généralistes ne se répartissent pas au hasard dans l'arbre évolutif des *Lamellodiscus*, mais tendent à se situer dans les mêmes clades. Cette observation a des répercussions importantes car elle suggère que la spécificité est partiellement liée à des caractéristiques intrinsèques des parasites. Cela permet de générer des hypothèses qui seront étudiées plus loin.

- Phylogénie et environnement (= taille de l'hôte ici) ne sont pas des facteurs agissant indépendamment sur la spécificité des parasites : une partie importante de la variation de la spécificité est expliquée à la fois par l'un et l'autre (Figure 2). La quantification de cette fraction commune a été réalisée à l'aide d'une nouvelle méthode que nous avons mise au point (Desdevises et al. 2003). Là encore, je reviendrai plus en détail sur cette méthode et ses développements et applications récentes plus loin dans ce mémoire. Cette fraction commune peut être expliquée par la notion de conservatisme phylogénétique de niche (le *phylogenetic niche conservatism* de Grafen (1989)). Cela signifie que les espèces apparentées (phylogénétiquement proches) ont tendance à occuper les mêmes niches écologiques, donc à être partiellement soumises aux mêmes influences évolutives et environnementales. Notre méthode a permis pour la première fois de quantifier cette fraction, qui était une information nécessaire aux biologistes de l'évolution (voir Westoby et al. 1995). Dans le cas présent, cela peut s'interpréter par le fait que les parasites apparentés tendent à avoir le même profil de spécificité *et* (donc) à coloniser des hôtes de taille similaire. Les interprétations "écologiques" et "évolutives" ne sont pas mutuellement exclusives, et on peut maintenant estimer quantitativement leur action commune, tout

comme la part qui est propre à chacune (bien sûr, dans la limite des variables étudiées et du modèle de régression choisi, linéaire ici). Dans le cas présent, la part propre à la taille de l'hôte, c'est-à-dire en retirant l'effet de la phylogénie, est faible, 4 % (29 % avec la partie conjointement due à la phylogénie), alors que l'effet de la phylogénie seule est de 45 %.

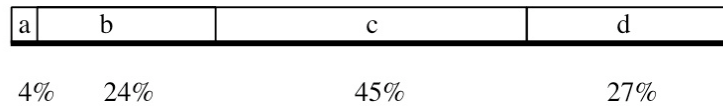


Figure 2 : Partition de la variation de la spécificité des *Lamellodiscus* (de Desdevises et al. 2002b). [a] représente la partie de la variation seulement due à la taille de l'hôte, [c] la partie uniquement due à la phylogénie et [b] représente la fraction de la variation commune aux deux, soit le *phylogenetic niche conservatism*. [d] est la partie de la variation non expliquée par le modèle

La composante historique, phylogénétique, reste donc importante même si on lui retire la partie qu'elle explique "avec" la variation potentiellement adaptative. Cela suggère que des facteurs intrinsèques du parasite contrôlent sa spécificité, et pas seulement les opportunités écologiques et caractéristiques de son hôte-environnement. Nous avons fait l'hypothèse à la fin de cette publication (Desdevises et al. 2002b) que cela pouvait être lié à la variabilité intraspécifique chez les parasites : une espèce montrant plus de variabilité phénotypique (et génétique) pourrait coloniser une gamme plus large de milieux (hôtes). Variabilité et spécificité seraient ainsi liées. C'est cela que nous avons testé par la suite.

Afin de tester cette dernière hypothèse, nous avons comparé des espèces spécialistes et généralistes, sur lesquelles nous avons mesuré la variabilité phénotypique et moléculaire (Kaci-Chaouch et al. 2008). Pour la variabilité phénotypique, nous nous sommes concentrés sur les caractères morphologiques liés à l'organe d'accrochage postérieur du parasite, le haptur. Ce haptur est composé de nombreuses pièces sclérifiées, sur lesquelles des mesures standards (Amine & Euzet 2005) sont fréquemment collectées chez diverses espèces de monogènes (Figure 3).

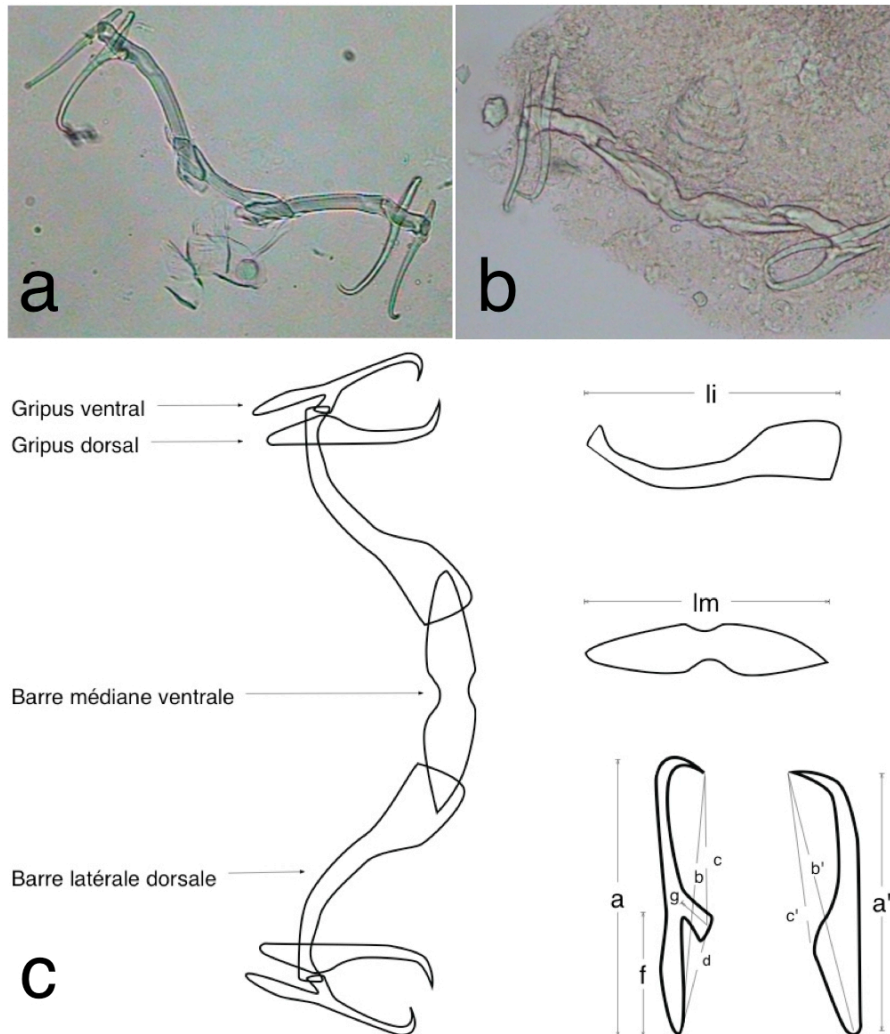


Figure 3 : Hapteur de *Lamellogadus* (a : *L. elegans*, b : *L. ergensi*), et mesures standards (c) des pièces sclérifiées qui le composent (photos et schémas : Timothée Poisot)

Il est fort probable que les pressions de sélection sur le hapteur en font un caractère adaptatif à l'hôte (Rohde 1979, 1989, Rohde & Hobbs 1986, Brooks & McLennan 1991, Simkova et al. 2001, Poulin 2007), ce qui en fait un bon choix pour étudier la variation morphométrique liée à la capacité de colonisation des parasites. La variabilité moléculaire intraspécifique doit se faire sur un marqueur suffisamment variable. L'Internal Transcribed Spacer 1 s'est avéré par le passé avoir ces caractéristiques (Desdevises et al. 2000) et nous l'avons choisi pour ce travail. Le but était de comparer la variance intraspécifique de généralistes (3 espèces) à celle de spécialistes (4 espèces), ce qui impliquait de mesurer les variables morphométriques sur de nombreux individus, qui devaient également être caractérisés d'un point de vue moléculaire. Les variances ont été calculées pour toutes les

espèces et tous les caractères morphométriques du haptéur. Les variances pondérées (i.e. prenant en compte l'effectif de chaque espèce) ont ensuite été calculées pour le groupe généraliste et le groupe spécialiste, groupes qui ont été statistiquement comparés pour chaque caractère séparément. Les variances de l'ensemble des caractères ont été visualisées et comparées au moyen d'analyses en composante principale. En ce qui concerne les caractères moléculaires, après alignement des séquences d'ADN correspondants aux individus pour chaque espèce, les distances génétiques interindividuelles moyennes ont été calculées et comparées. La variance de tous les caractères est clairement supérieure chez les généralistes, que ce soit en considérant la totalité des caractères simultanément (Figure 4), ou chaque caractère séparément (Tableau 2 : variances, Tableau 3 : comparaison).

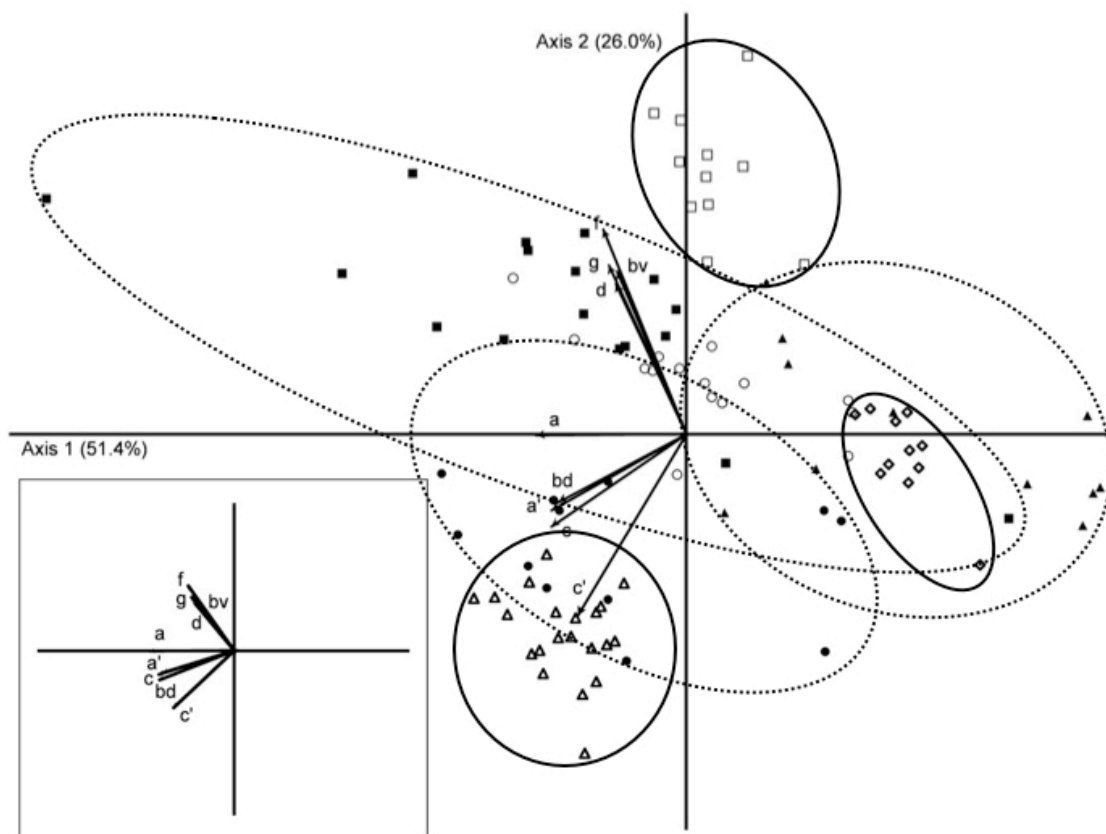


Figure 4 : Diagrammes d'ordination calculés à partir de l'analyse en composantes principales des variables morphométriques liées au haptéur, sur 102 individus de *Lamellodiscus*. Le plus grand diagramme préserve les distances entre les individus, le plus petit les corrélations entre les variables. Les ellipses sont dessinées en trait plein autour des spécialistes, en pointillés autour des généralistes. Symboles vides : spécialistes (\square : *L. baeri*, Δ : *L. drummondii*, \circ : *L. erythrini*, \diamond : *L. virgula*), Symboles pleins : généralistes (\bullet : *L. elegans*, \blacksquare : *L. ergensi*, \blacktriangle : *L. ignoratus*)

Les distances génétiques moyennes sont également nettement supérieures chez les généralistes par rapport aux spécialistes (Tableau 4). Ces résultats supportent clairement l'hypothèse de la variabilité intraspécifique comme déterminant de la spécificité.

Tableau 2 : Variations des variables morphométriques mesurées sur le haptère de *Lamellodiscus* (voir Figure 2 pour la nomenclature)

Espèces de <i>Lamellodiscus</i>	Variables morphométriques								
	a	c	d	f	g	a'	c'	bv	bd
<i>erythrini</i>	25,86	23,21	10,49	13,4	2,19	9,73	7,5	56,99	66,63
<i>baeri</i>	6,13	16,36	20,55	6,3	7,95	2,08	11,48	88,65	71,83
<i>drummondi</i>	7,08	6,94	3,26	6,28	3,18	5,99	2,91	38,13	30,69
<i>virgula</i>	7,98	11,32	7,29	2,7	2,28	6,31	7,09	15,52	26,29
<i>elegans</i>	100,08	57,53	13,39	18,42	3,44	79,42	23,86	85,76	229,38
<i>ergensi</i>	87,35	97,24	14,48	27,61	25,07	41,82	19,44	318,21	351,49
<i>ignoratus</i>	74,41	34,43	11,52	27,54	3,88	77,12	24,45	399,12	165,26

Tableau 3 : Comparaison des variances entre spécialistes (4 espèces, 61 individus) et généralistes (3 espèces, 41 individus) pour les variables morphométriques. Les variances significativement supérieures sont en gras (test F, P < 0,05)

		a	c	d	f	g	a'	c'	bv	bd
Variances pondérées	Spécialistes	11,68	13,6	9,15	7,34	3,68	6,21	6,5	48,19	46,61
	Généralistes	87,96	68,17	13,36	24,69	12,66	62,98	22,16	270,97	232,64

Tableau 4 : Distances génétiques moyennes entre individus (%) sur des séquences d'ADN de l'ITS1, avec les écarts-types. Les codes pour les espèces de *Lamellodiscus* sont : ery : *erythrini* ; bae : *baeri* ; dru : *drummondi* ; vir : *virgula* ; ele : *elegans* ; erg : *ergensi* ; ign : *ignoratus*. n : nombre d'individus. Les deux dernières lignes montrent les distances génétiques moyennes pour les espèces généralistes échantillonnées sur une même espèce d'hôte (Ds : *Diplodus sargus* ; Dv : *D. vulgaris*)

Espèces de <i>Lamellodiscus</i>	Spécialistes				Généralistes		
	ery	bae	dru	vir	ele	erg	ign
n	8	4	19	5	8	7	11
Moyenne (écart-type)	6,77 (6,50)	0 (0)	0 (0)	0,11 (0,15)	13,43 (9,86)	15,42 (8,15)	13,14 (5,69)
Moyenne générale	1,72				14		
					Ds	Dv	Ds
					Ds	Dv	Ds
					12,93	12,98	8,95
					14,61	13,85	11,89

Ces résultats ont des applications en aquaculture, où on comprend bien les nécessités d'appréhender le mieux possible les déterminants de la spécificité de parasites potentiellement pathogènes, comme les monogènes. La forte spécificité de ceux-ci peut laisser penser qu'un transfert vers une autre espèce, par exemple d'un hôte sauvage vers une espèce de poisson cultivée, est difficile. Or, l'absence de cospéciation dans les associations poissons-monogènes montre qu'au contraire, les transferts sont probablement fréquents, en dépit de cette forte spécificité. En outre, on peut prédire qu'une espèce de parasite possédant une variabilité intraspécifique importante est un colonisateur potentiel, même s'il n'est pas nécessairement généraliste dans la nature, peut-être à cause d'un manque d'opportunité de transfert (par exemple, *Lamellodiscus erythrini* dans les derniers résultats exposés). Cette thématique de recherche, en plus de son intérêt en recherche fondamentale, a donc également des applications directes.

Les résultats des travaux exposés plus haut montrent que malgré leur forte spécificité, les monogènes ne présentent pas de profil de cospéciation étroit avec leurs hôtes. Au contraire ils suggèrent que les monogènes colonisent aisément de nouveaux hôtes par captures successives. Dans ces conditions, le maintien de la forte spécificité des monogènes implique des mécanismes de spéciation très rapides suite aux transferts d'hôtes. Spécificité et cospéciation ne sont donc pas liés puisque des études menées sur les monogènes suggèrent que ces parasites, même très spécifiques (Mladineo & Maršić-Lučić 2007), peuvent transférer sur de nouveaux hôtes. Cela nous amène à nous demander si les monogènes généralistes (à large spectre d'hôtes) sont de "vrais généralistes", ou des spécialistes en voie de spéciation. L'étude fine d'individus parasites généralistes permet de répondre à cette question, et de mieux comprendre les mécanismes à l'origine de la spécialisation sur différents hôtes. C'est pourquoi étudions actuellement les *Lamellodiscus* généralistes de Méditerranée, à différents niveaux : génotypique (moléculaire) et phénotypique (morphométrie).

Pour l'étude de la variabilité génétique intraspécifique, nous utilisons comme précédemment l'ITS1, qui montrent de la variabilité intraspécifique chez les *Lamellodiscus* et également chez d'autres espèces (Desdevises et al. 2002a, Matejusova et al. 2003, Kaci-Chaouch et al. 2008), et la Cytochrome Oxydase I que nous avons partiellement amplifiée et séquencée pour la première fois chez les *Lamellodiscus*. Pour l'étude au niveau morphométrique, nous utilisons les mêmes mesures standards que pour la partie précédente,

sachant que de tels traits sont susceptibles de montrer une certaine plasticité (Mariniello *et al.* 2004). La combinaison des données morphométriques et moléculaires nous permet d'étudier les processus à l'origine de la distribution des parasites sur leurs hôtes : spéciation avec ou sans divergence morphologique, pas de séparation ("vrais généralistes") ou plasticité phénotypique due à l'hôte. En outre, comme nous travaillons sur de nombreux individus d'espèces généralistes, nous étudions le statut taxonomique d'espèces très récemment décrites "à partir" d'espèces existantes, généralistes, sur la base de critères morphologiques subtils (Amine & Euzet 2005, Amine *et al.* 2006a,b, 2007a,b). Nous vérifierons si ces espèces possèdent une signature moléculaire différente, comme je l'ai montré précédemment pour *Furnestinia echeneis* dont l'étude de l'ITS1 montre que c'est un *Lamellodiscus* à la morphologie différente (Desdevises 2001), ou pour *L. obeliae* qui s'avère identique à une espèce déjà connue, *L. virgula* (Desdevises *et al.* 2000). De plus, ces nouvelles espèces sont potentiellement des témoins d'une spéciation en cours sur leur hôte, qu'elles partagent avec l'espèce dont elles sont issues, si elles s'avèrent en dériver au niveau phylogénétique.

Nos résultats préliminaires semblent indiquer que les individus appartenant à des espèces généralistes forment des groupes morphologiques distincts sur leur différents hôtes (voir les résultats pour *L. elegans* sur la Figure 5). Cependant, cela est à nuancer en fonction des espèces considérées. Par exemple, *L. ignoratus* ne semblent pas former clairement de tels groupes, alors que cela est bien plus apparent pour *L. elegans* et *L. ergensi*. Nous attendons des données moléculaires pour avancer quant aux processus impliqués (divergence ou plasticité phénotypique).

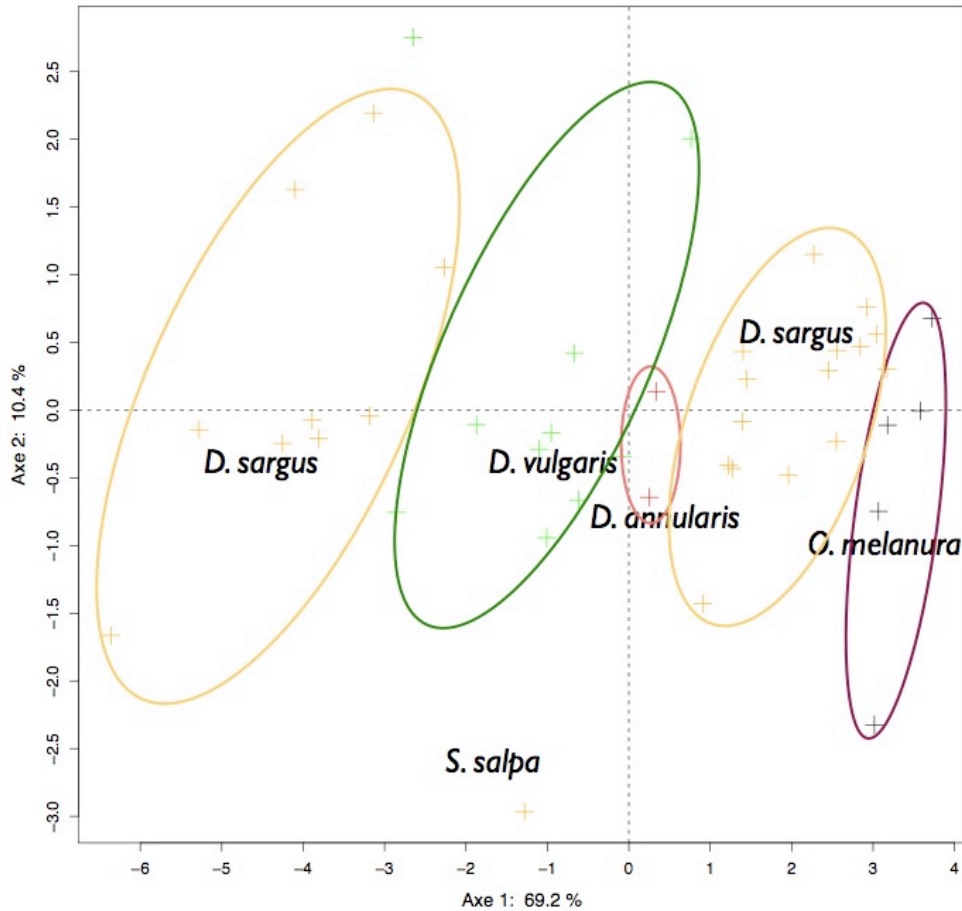


Figure 5 : Diagramme d'ordination calculé à partir de l'analyse en composante principale sur la matrice de variables morphométriques liées au haptéur, sur 36 individus de *Lamellodiscus elegans*. Les ellipses identifient les individus appartenant à différents hôtes, eux-mêmes mentionnés

En ce qui concerne le statut des espèces “récentes” de *Lamellodiscus*, les premières données moléculaires que nous avons obtenues indiquent que certaines, comme *L. kechemirae*, semblent bien être nouvelles, alors que d'autres (*L. neifari*, *L. confusus*) sont probablement de simples variants de formes déjà connues, comme *L. ignoratus*, mais potentiellement en cours de spéciation. Nos données moléculaires indiquent qu'elles sont soit des espèces soeurs de leur espèce “d'origine”, soit de simples variants de cette espèce. Dans les deux cas, cela peut être interprété comme de la spéciation intra-hôte à un stade plus ou moins avancé, confirmant des travaux précédents qui suggèrent que ce type de spéciation est courant chez les monogènes (Simkova et al. 2004). Le cas de *L. neifari* est tout à fait particulier car, si la description récente de certaines de ces nouvelles espèces est certainement liée aux progrès du matériel de microscopie ces dernières années, permettant une étude

morphologique plus fine et par là la possibilité de déceler des caractères anatomique subtils (e.g. *L. confusus*, *L. tomentosus*), *L. neifari* a une morphologie très facilement identifiable (Figure 6) et clairement différente de celle de l'espèce dont elle est "issue", *L. ignoratus*. Avec un peu de pratique, il est même possible de la repérer à la loupe binoculaire. Bref, ce variant, actuellement abondant et facilement identifiable, aurait du être identifié plus tôt, particulièrement dans une zone géographique constamment scrutée par l'oeil de parasitologistes aguerris. Louis Euzet, qui étudie ces monogènes depuis des dizaines d'années, m'a exprimé sa surprise à ce sujet, et émis l'hypothèse que ce type morphologique n'était tout simplement pas là il y a moins de 30 ans. Somme-nous en présence d'une évolution phénotypique (et génotypique) extrêmement rapide ? Cela est en tout cas supporté par, et illustre bien, les caractéristiques opportunistes, les possibilités de spéciation rapide, et la plasticité évolutive des monogènes que je viens de décrire dans cette partie de mes travaux.

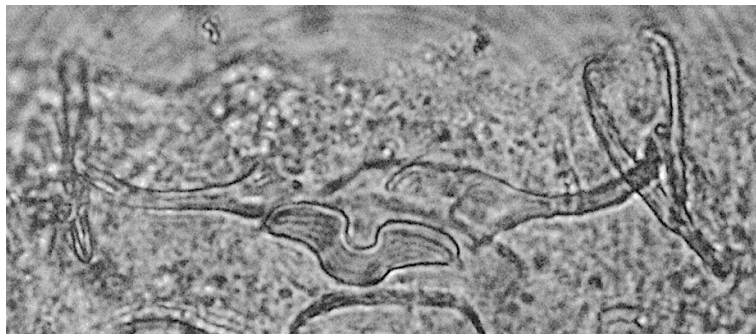


Figure 6 : Hapteur de *Lamellogadus neifari* (Amine & Euzet 2006a), montrant la barre médiane très caractéristique

Microalgues-virus

Le second modèle sur lequel j'ai concentré mon attention est formé par des microalgues picoplanctoniques et certains de leurs virus. Les hôtes sont de minuscules eucaryotes (0,8 à 3 μm) appartenant à la famille des prasinophytes (ou Prasinophyceae) située à la base de la lignée verte (Courties et al. 1998). Cela en fait des organismes qui ont probablement une origine évolutive très ancienne. Ces algues phytoplanctoniques, dont fait partie *Ostreococcus tauri*, le plus petit organisme photosynthétique libre connu à ce jour (Courties et al. 1994), ont une répartition mondiale. Leur rôle écologique est primordial car ils représentent une fraction importante des producteurs primaires planctoniques (Moon-van der Staay et al. 2001, Not et al. 2004). Une autre espèce d'*Ostreococcus* a été décrite, *O. lucimarinus* (Palenik et al. 2007), et une dizaine de souches ont été récemment caractérisées (Rodriguez et al. 2005). Ces souches représentent probablement plusieurs espèces différentes, même si cette notion est difficile à définir pour de tels organismes se reproduisant essentiellement par division asexuée (on ne sait d'ailleurs pas si une reproduction sexuée existe. Cela fait partie des questions étudiées actuellement dans notre équipe). Les caryotypes de ces souches sont pour la plupart clairement différents (Rodriguez et al. 2005), ce qui plaide pour un isolement reproductif. Outre le genre *Ostreococcus*, les Prasinophyceae planctoniques marins comprennent deux genres (monospécifiques) principaux (Zhu et al. 2005), *Bathycoccus (prasinus)* et *Micromonas (pusilla)* (Figure 7). *Ostreococcus* est une cellule nue, alors que *Bathycoccus* est recouvert d'écailles polysaccharidiques et *Micromonas* est doté d'un flagelle.

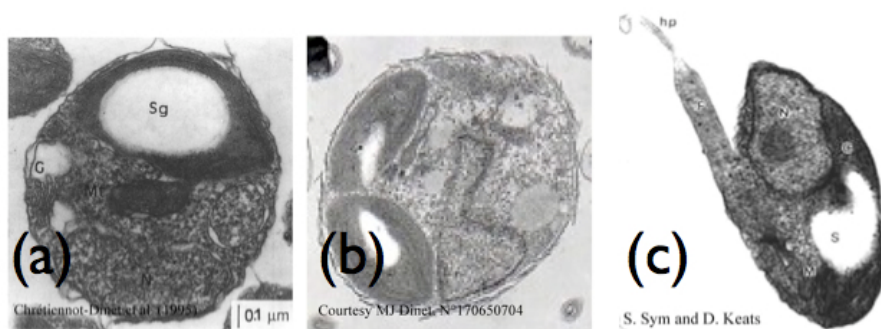


Figure 7 : (a) *Ostreococcus* ; (b) *Bathycoccus* ; (c) *Micromonas*

Si le genre *Micromonas* contient également de nombreuses souches (représentant potentiellement plusieurs espèces, Slapeta et al. 2006), *Bathycoccus* semble beaucoup moins

diversifié, puisque seulement deux souches sont définies du point de vue moléculaire. Ces organismes sont retrouvés dans tous les océans mondiaux, à des abondances diverses, et forment une composante significative de l'écosystème marin (Not et al. 2004, Zhu et al. 2005, Viprey et al. 2008). Fait important : dans chacun de ces genres, un ou plusieurs génomes complets sont disponibles ou en cours de séquençage. *Ostreococcus* possède le plus petit génome eucaryote photosynthétique connu (environ 13 Mb), celui de *Bathycoccus* est légèrement plus gros (15 Mb), et celui de *Micromonas* l'est encore un peu plus (21 Mb). De ces trois organismes, seul le génome des deux espèces d'*Ostreococcus* est publié et disponible (Derelle et al. 2006, Palenik et al. 2007), ceux des deux autres genres le seront prochainement.

Depuis peu, la présence de virus dans ces organismes a été signalée (O'Kelly et al, 2003) et certaines souches virales commencent à être décrites chez *Micromonas* (Zingone et al. 2006) et *Ostreococcus* (Derelle et al. 2008). Au moins une partie de ces virus ont été identifiés comme des gros virus (environ 120 nm) à ADN double brin de la famille des Phycodnavirus (Figure 8). Il est intéressant de noter que ces virus ont eux-mêmes une origine évolutive probable très ancienne, et sont proches du fameux virus géant Mimivirus (Monier et al. 2008).

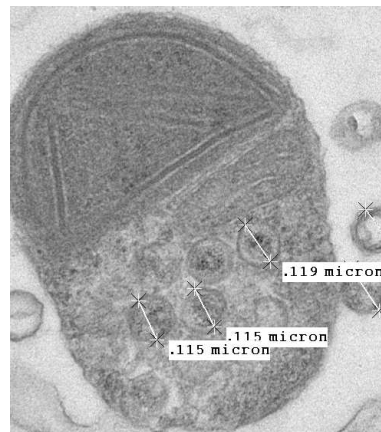


Figure 8 : *Ostreococcus* contenant des virus (Phycodnavirus : gros virus à ADN double brin)

Les virus marins ont un rôle écologique important (Suttle 2005, 2007, Brussaard et al. 2008), en participant à la régulation des populations planctoniques. Ils ont en outre un rôle dans l'évolution de leurs hôtes, en étant des causes potentielles de spéciation (Weinbauer & Rassoulzadegan 2004).

La phylogénie de ces virus, comme de tous les virus d'ailleurs, est très mal connue. En outre, les associations hôte-virus représentent potentiellement des systèmes où la coévolution joue un rôle important grâce à des échanges génétiques à divers niveaux (voir Filee & Forterre 2005, Lindell et al. 2005). Nos observations ainsi que des travaux réalisés sur des systèmes phytoplancton-virus similaires (Schroeder et al. 2003) indiquent que différentes souches d'hôtes différentes n'ont pas la même sensibilité à une souche donnée de virus. Il existe ainsi une compatibilité entre les différents hôtes et les différentes souches virales. Cependant, on ne sait rien de l'histoire coévolutive de ces complexes d'espèces, or cela est essentiel pour comprendre comment évolue l'infectivité des souches virales : est-elle phylogénétiquement contrainte ou davantage dépendante des conditions écologiques ? Pour cela nous étudions le profil cophylogénétique dans l'association hôte-virus formée par les prasinophytes et leurs Phycodnavirus.

On ne sait actuellement strictement rien sur les profils cophylogénétiques dans les associations microalgues-virus. Ce type de système est particulièrement intéressant pour cette problématique, car ici aucune barrière n'existe entre les hôtes, qui se trouvent distribués à l'échelle mondiale (Moon-van der Staay et al. 2001, Guillou et al. 2004). Bien sûr, il est possible qu'une étude plus fine des hôtes révèle une structure génétique fragmentée et l'existence de nombreuses entités évolutives distinctes, mais, même si de petites populations différenciées existent certainement par endroit (voir par exemple pour *Micromonas* le travail de Slapeta et al. 2006), les théories actuelles prédisent une absence de biogéographie pour des organismes aussi petits, qui possèdent des populations très abondantes distribuées dans un milieu fluide et continu (Finlay 2002). Cela est confirmé par la structure phylogénétique du complexe *Ostreococcus*, qui groupe les souches selon leur distribution verticale et non leur origine géographique (Rodriguez et al. 2005). En d'autres termes, des souches très proches phylogénétiquement peuvent être situées de part et d'autre du globe mais dans une même niche écologique. Cela est compatible avec l'ancienneté supposée de ce groupe taxonomique. En ce qui concerne les virus, les études récentes de métagénomique virale dans l'océan mondial suggèrent que des génotypes semblables sont trouvés partout autour du globe, et que leurs abondances relatives sont régulées par les conditions environnementales (Angly et al. 2006). Ainsi, nous nous trouvons en présence d'une association où aucune barrière physique ne s'oppose à des transferts d'hôtes. De plus, les virus sont supposés évoluer très rapidement (voir Nieberding & Olivieri 2007), et on peut s'attendre à la formation rapide de génotypes capables d'infecter des types d'hôtes différents, sans parler de la génération de variabilité lors

de recombinaison pendant des infections virales multiples. Enfin, les virions forment des particules inertes, libres, dont la durée de “vie”, bien que peu connue, pourrait leur permettre de se disperser sur de vastes zones géographiques, augmentant ainsi les probabilités de rencontre avec des hôtes différents. Cependant, la forte dépendance physiologique des virus envers leurs hôtes, dont ils sont totalement dépendants pour leur multiplication, peut conduire à une spécificité forte et à une structure cophylogénétique importante dans ce système. Dans ce cas, nous serions (enfin) en présence d’une association dans laquelle la cospéciation serait uniquement due à la compatibilité hôte-symbionte, donc à l’adaptation, et non à l’absence de possibilité de transfert d’hôte.

Qu’en est-il de la cospéciation hôte-virus dans d’autres systèmes ? Même en milieu terrestre, de nombreux virus peuvent se disperser sur de longues distances et atteindre de nouveaux hôtes. Relativement peu de travaux ont été conduits dans ce sens, et à ma connaissance pas dans des écosystèmes aquatiques. Jackson & Charleston (2004) ont étudié plusieurs associations hôtes-virus à ARN, et noté que pour plusieurs d’entre elles, une congruence significative existait entre les phylogénies des hôtes et des virus. Cela est assez remarquable quand on connaît le taux d’évolution très rapide des virus à ARN (Domingo et al. 1996). Il est d’ailleurs important de noter que l’on place dans une grande catégorie “virus” des entités extrêmement éloignées phylogénétiquement et biologiquement. Cela est compatible avec l’hypothèse d’une origine très ancienne des virus, datant peut-être d’avant l’apparition du monde cellulaire (Forterre 2006). Il faut donc se garder de généraliser les observations obtenues sur certains virus. Ceci étant dit, leur mode de vie souvent similaire permet quelques rapprochements, mais les dynamiques évolutives des différents virus peuvent être variables. Bowen et al. (1997) ont montré une prévalence de cospéciation dans l’association Arenavirus-rongeurs. Elhers et al. (2008), dans une étude sur des Herpesvirus de mammifères, montrent également une prévalence de la cospéciation dans cette association (tout comme McGeoch et al. 2006). Or, les Phycodnavirus sont assez proches des Herpesvirus (Schroeder et al. 2002), ceux-ci faisant partie des gros virus à ADN double brin, et ces résultats sont donc à mettre en relation avec notre système biologique. Ces quelques travaux antérieurs semblent indiquer que la cospéciation est présente dans les systèmes hôte-virus. Il est à noter que Villareal et al. (2000) suggèrent qu’un tel profil de cospéciation doit être attendu dans les cas où l’infection n’est pas virulente ; dans le cas contraire, la structure phylogénétique entre les hôtes et les virus tend à disparaître. Cela rejoint l’hypothèse de Humphery-Smith (1989) pour qui une faible virulence est nécessaire à l’établissement de cospéciation. L’étude d’autres systèmes

hôte-virus a montré la présence d'une évolution par cospéciations (Charrel et al. 1999, Dimcheff et al. 2000, Meertens et al. 2001). Cependant, ces études concernent des systèmes en milieu terrestre, fragmenté, où les opportunités de transferts peuvent contrôler les profils cophylogénétiques. Les résultats que nous sommes en train d'obtenir nous donneront la mesure de ce qui se passe dans un système dans lequel seule l'adaptation joue.

Notre étude requiert d'élaborer des arbres phylogénétiques pour les hôtes et leurs virus. Nous avons choisi d'utiliser l'ADN ribosomique 18S et l'ITS1 pour les microalgues (Rodriguez et al. 2005), et un marqueur moléculaire largement utilisé pour les virus et notamment pour les virus a priori proches de ceux que nous étudions (les Phycodnavirus), un fragment de l'ADN polymérase virale (DPO) (Chen et al. 1996, Schroeder et al. 2002). Il est bien connu que le marqueur choisi pour les hôtes est suffisamment informatif et résolutif pour établir leur phylogénie (e.g. Viprey et al. 2008), mais cela n'était pas aussi évident en ce qui concerne les virus, pour lesquels les taux d'évolution sont peu connus et supposés très rapides. A l'aide de cette approche, nous isolons et caractérisons des virus à partir des différentes souches de Prasinophyceae que nous étudions. Il est nécessaire ensuite de tester expérimentalement la compatibilité des couples hôtes-virus afin d'étudier en détail le profil et les mécanismes de la spécificité, mais cette partie du travail n'a toujours pas pu réellement commencer. Les résultats que nous avons obtenus jusqu'ici concernent la diversité virale dans le système étudié, la phylogénie des virus, et un début de comparaison avec celle de leurs hôtes. En outre, autant que faire se peut nous essayons d'obtenir les génomes complets des hôtes et de leurs virus, afin notamment d'étudier les transferts de gènes potentiels entre ces deux entités. Les transferts latéraux de gènes (LGT) entre eucaryotes (Lane & Archibald 2008) sont en effet bien moins connus et étudiés que chez les procaryotes (McInerney et al. 2008), mais dans le premier cas les virus sont supposés pouvoir jouer un rôle important (Forterre 2006). Nous avons déjà pu commencer à étudier des LGT potentiels entre *Ostreococcus tauri* et le premier de ses virus que nous avons décrit, OtV5 (Derelle et al. 2008).

Au moyen d'un échantillonnage dans les environs de la baie de Banyuls et des étangs à proximité (Leucate et Lapalme), nous avons isolé de nombreuses souches virales pour lesquelles nous avons obtenus des séquences partielles de DPO. Si on élimine les séquences de DPO identiques (ce qui ne veut pas dire que les génomes des souches concernées le soient, car la DPO est une protéine virale très conservée), nous avons isolé une quarantaine de souches virales, réparties entre deux souches d'*Ostreococcus* (*O. tauri* et RCC501), une

(nouvelle) souche de *Micromonas*, et *Bathycoccus prasinus*. La phylogénie obtenue pour ces souches virales montre clairement une structure phylogénétique cohérente (Figure 9) : les clades rassemblent les virus de mêmes hôtes. Un premier résultat est que la DPO semble être un bon marqueur pour étudier l'évolution de ces virus, ainsi que la diversité de ces virus, diversité que nous suivons aux niveaux temporel et spatial (à l'aide de séquençage et d'une approche RFLP que nous avons mise au point), mais dont les résultats sont trop préliminaires pour être présentés ici. Nous suivons également l'abondance des hôtes au moyen de sondes moléculaires, par hybridation fluorescente in situ (*FISH*).

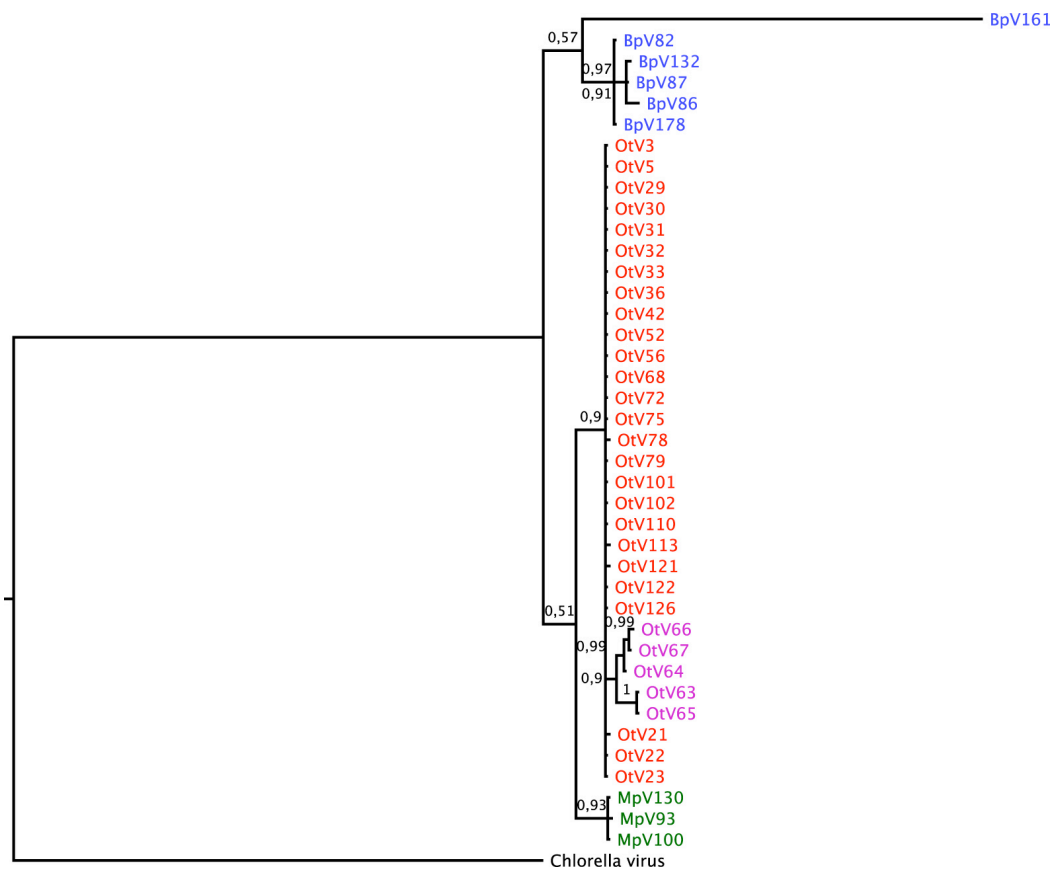


Figure 9 : Reconstruction phylogénétique obtenue par inférence Bayésienne sur les acides aminés à l'aide d'un modèle mixte, à partir de séquences partielles d'ADN polymérase virale, pour 40 souches de virus issus d'*Ostreococcus* (OtV.), *Bathycoccus* (BpV.), et *Micromonas* (MpV.). Les couleurs correspondent à différents hôtes (extra-groupe = *Chlorella virus*, nombres = probabilités postérieures reflétant le support des clades)

Ensuite, en ajoutant à ces nouvelles séquences des séquences "environnementales" (collectées dans les bases de données de séquences en ligne, et issues

d'amplification d'ADN obtenu par filtration d'eau de mer à partir d'amorces spécifiques) et les seules séquences de Prasinovirus séquencées avec les mêmes amorces actuellement disponibles, celles de virus de *Micromonas pusilla* (Chen & Suttle 1995), on peut avoir une idée de la diversité virale restant à explorer (Figure 10).

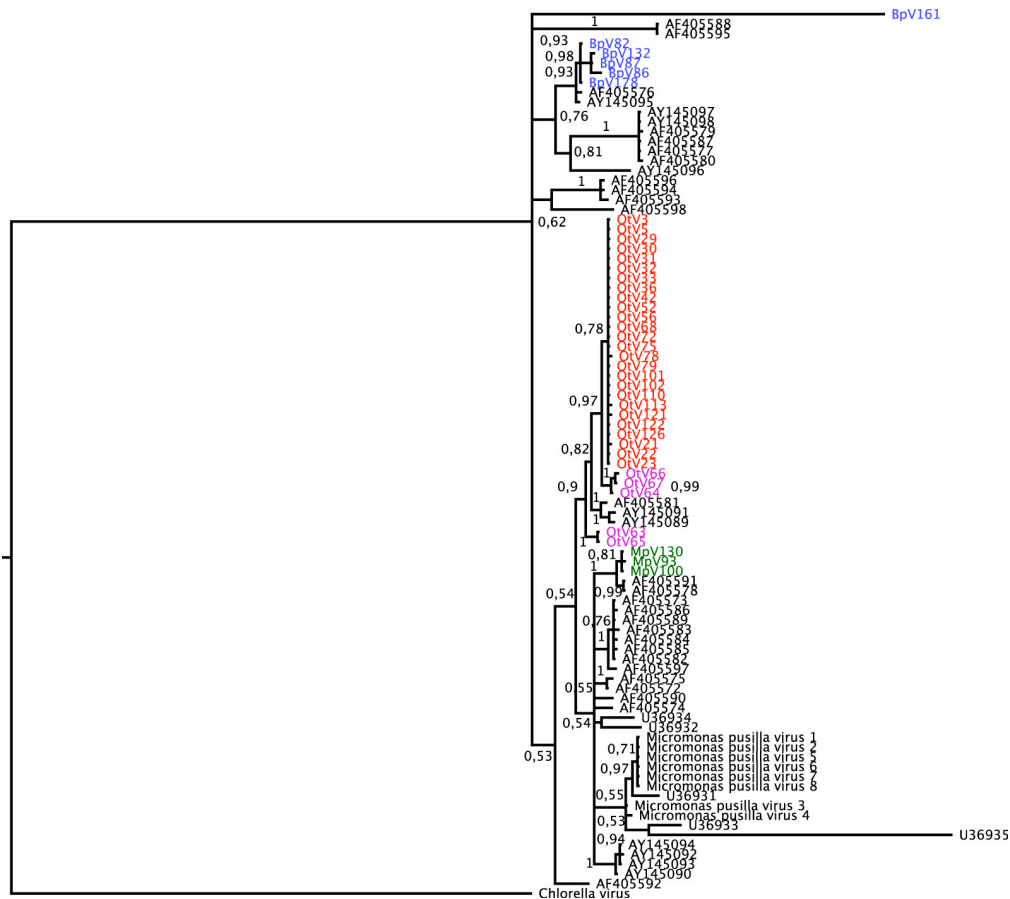


Figure 10 : Reconstruction phylogénétique obtenue par inférence Bayésienne sur les acides aminés à l'aide d'un modèle mixte, à partir de séquences partielles d'ADN polymérase virale, pour 40 souches de virus issus d'*Ostreococcus* (OtV.), *Bathycoccus* (BpV.), et *Micromonas* (MpV.) et les séquences homologues provenant des bases de données en ligne (extra-groupe = *Chlorella* virus, nombres = probabilités postérieures reflétant le support des clades)

Ce résultat laisse supposer qu'une diversité importante reste à découvrir, mais suggère une structure en trois clades, compatibles avec les séquences que nous avons obtenues et qui pourraient correspondre à trois groupes de virus spécifiques des trois genres d'hôtes que nous étudions, *Ostreococcus*, *Bathycoccus*, et *Micromonas*. Des séquences de virus d'autres genres de prasinophytes, comme *Mamiella* ou *Mantoniella*, seraient très

informatives ici. Enfin, nous avons choisi quelques représentants des séquences obtenues afin de les situer à un niveau taxonomique plus large, au sein des Phycodnavirus, pour obtenir une vision plus claire du statut taxonomique des Prasinovirus (i.e. virus de prasinophytes, Dunigan et al. 2006). Cela est rendu possible par le fait que des séquences homologues existent chez de nombreux Phycodnavirus pour le marqueur moléculaire que nous avons choisi (entre autres pour cette raison). Cet arbre (Figure 11) suggère que les Prasinovirus forment un groupe monophylétique à l'intérieur des Phycodnavirus, à la condition d'en éliminer le virus de *Pyramimonas orientalis*, parfois classé comme Prasinovirus du fait du statut taxonomique de son hôte, lui-même un Prasinophyceae (Moestrup 2002). Cela n'est guère surprenant étant donné le caractère paraphylétique des prasinophytes (Melkonian 1990, Melkonian & Surek

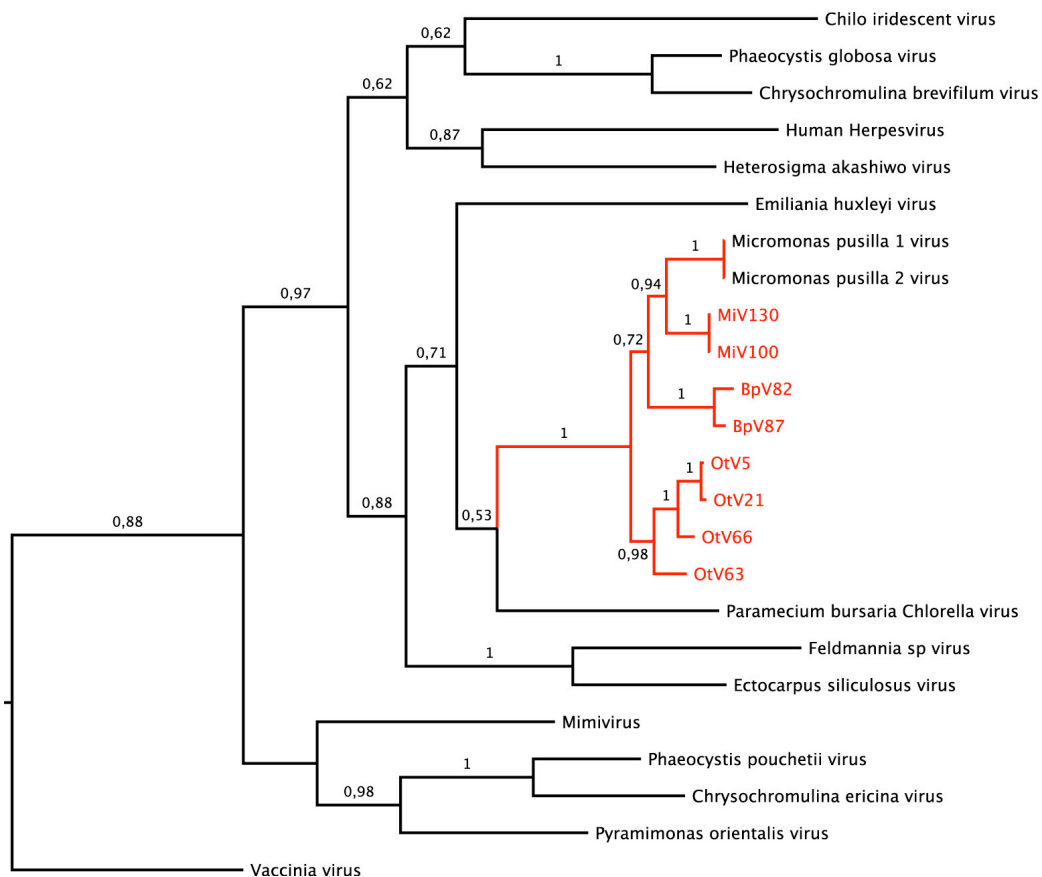


Figure 11 : Reconstruction phylogénétique obtenue par inférence Bayésienne sur les séquences d'ADN à partir d'un *codon model*, à partir de séquences partielles d'ADN polymérase virale, pour quelques souches représentatives de virus issus d'*Ostreococcus* (OtV.), *Bathycoccus* (BpV.), et *Micromonas* (MpV.) et les séquences homologues de Phycodnavirus. Le clade des Prasinovirus est représenté en rouge, et les souches identifiées par nous sont indiquées dans la même couleur (nombres = probabilités postérieures reflétant le support des clades)

1995). Nous suggérons de réserver l'appellation Prasinovirus aux virus appartenant au même clade que les souches que nous étudions, car cette dénomination a été introduite pour caractériser les virus de *Micromonas* qui font partie de ce clade.

Enfin, en ce qui concerne les relations cophylogénétiques de ces virus avec leurs hôtes, on note qu'une structure phylogénétique est présente, mais que déjà il ne semble pas y avoir une cospéciation parfaite (Figure 12 : les virus de *Bathycoccus* forment un clade se situant à la base des Prasinovirus, alors que le clade basal des hôtes est formé de souches de *Micromonas*). Il faut cependant attendre d'obtenir davantage de virus issus d'autres souches de prasinophytes, et surtout établir expérimentalement les profils de spécificité entre hôtes et virus, pour avancer sur cette question. Ce travail est actuellement cours et devrait générer des résultats cette année.

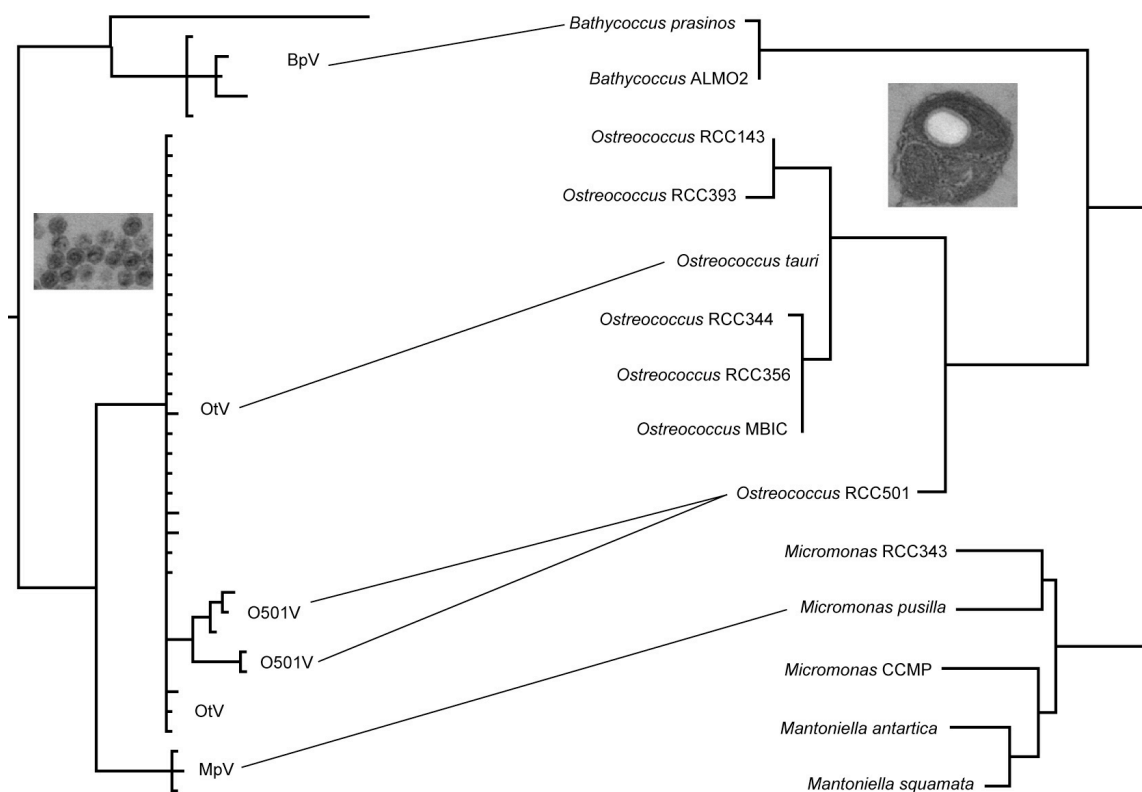


Figure 12 : Profil d'associations entre les Prasinovirus et leurs hôtes prasinophytes

En ce qui concerne les transferts latéraux de gènes, la disponibilité du génome complet d'*O. tauri* et de celui d'un de ses virus, OtV5, a permis d'étudier cette question (Derelle et al. 2008). Par une approche bioinformatique, nous avons sélectionné les séquences des deux génomes présentant un degré élevé de similarité, puis, pour chacun de ces candidats,

nous avons procédé à une analyse phylogénétique en les comparant à des séquences phylogénétiquement proches (Figure 13). Cela nous a permis de révéler un candidat potentiel à un transfert de gène, le gène de la Proline déshydrogénase. La principale limitation ici est la disponibilité de séquences virales dans les bases de données, qui rend difficile un bon échantillonnage, et ainsi la possibilité d'aboutir à des conclusions bien soutenues.

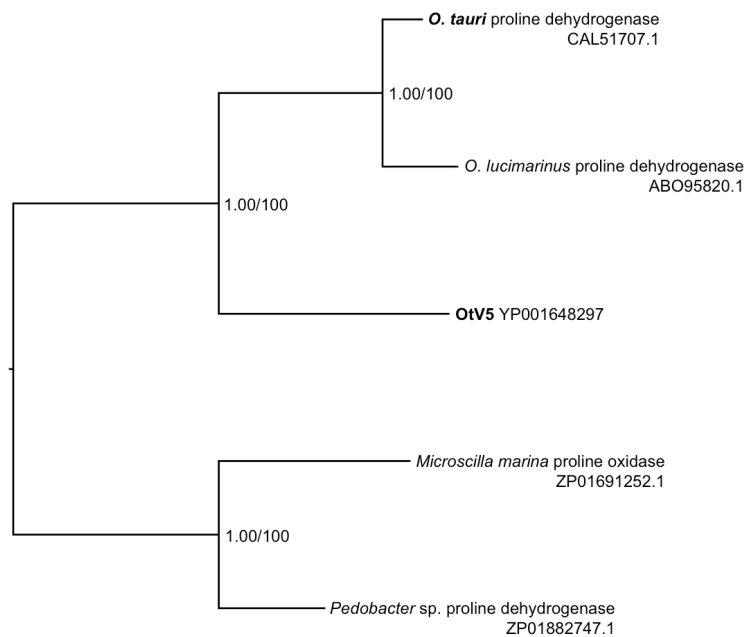


Figure 13 : Reconstruction phylogénétique obtenue par inférence Bayésienne (BI) et maximum de vraisemblance (ML) sur des séquences partielles en acides aminés de Proline déshydrogénase et de Proline oxydase. Les numéros d'accèsion Genbank sont donnés entre parenthèses. Les positions de OtV5 et de son hôte *O. tauri* sont indiquées en gras. Les nombres sont les probabilités postérieures (BI) et les proportions de bootstrap (ML) reflétant les supports de clades (de Derelle et al. 2008)

Il semble en tout cas que l'analyse comparée des génomes complets des virus et de leurs hôtes est prometteuse pour identifier des échanges de gènes. Cela sera poursuivi avec les génomes de prasinophytes et de virus associés que nous sommes en train de décrypter. L'augmentation constante des données génomiques dans les bases de données, particulièrement en ce qui concerne les virus marins (Williamson et al. 2008) permettra de réaliser des comparaisons et des identifications toujours plus précises.

Conclusion

Sur cette partie de mes recherches consacrée à deux modèles d'associations symbiotiques, on peut tirer des conclusions surprenantes de leur comparaison. D'après les hypothèses théoriques formulées dans la littérature, les associations dans lesquelles les symbiotes sont les moins virulents sont le plus susceptibles d'évoluer par cospéciation (Humphery-Smith 1989). Ceci s'explique par le fait qu'un parasite très virulent peut amener à une sélection de populations hôtes résistantes, et conduire à des événements de spéciation chez ces hôtes. En revanche, un symbiote peu ou pas virulent devrait "suivre" son hôte au cours de son évolution. Les deux associations comparées ici diffèrent notamment par la virulence des symbiotes impliqués : les monogènes sont peu ou pas virulents pour leurs poissons hôtes, en tout cas en conditions naturelles comme lors de nos travaux, alors que les virus sont extrêmement virulents pour leurs hôtes microalgues. A ce propos, ces virus agissent bien plus comme des prédateurs que comme des parasites, puisqu'ils détruisent leurs hôtes unicellulaires lors de l'infection. Maintenant, il est permis de poser la question de ce qu'est un individu pour une population clonale de microalgues unicellulaires : on pourrait les considérer comme des individus "diffus". Quoiqu'il en soit, cela ne change pas la conclusion à tirer de cette comparaison : on obtient le contraire de ce qui est prédit par la théorie ! Les monogènes ne présentent clairement pas de profil de cospéciation serré avec leurs hôtes poissons, alors qu'une structure commune entre hôtes et symbiotes semble visible dans l'association microalgues-virus (bien que nos résultats soient encore trop préliminaires pour se prononcer). Il est maintenant nécessaire de comprendre les processus responsables de la spécificité de chaque type de symbiote pour son hôte pour mieux comprendre l'évolution et la coévolution au sein des associations biologiques.

Méthodes

Les travaux mentionnés jusqu'ici ont parfois nécessité la mise au point d'outils analytiques, et le développement, l'application et le perfectionnement de ces méthodes représente une partie importante de mes activités. J'y consacre donc un chapitre entier, et je vais revenir plus en détail (mais brièvement) sur ces méthodes. Elles concernent pour le moment deux domaines, l'estimation du degré de cospéciation dans les associations symbiotiques (cophylogénie), et l'étude de l'adaptation par la méthode comparative.

Cophylogénie

L'aspect méthodologique occupe une place importante dans l'étude de la cospéciation, car c'est le développement de méthodes spécifiques qui a permis de sortir des interprétations purement descriptives, et qui a donné une impulsion aux études dans ce domaine (voir Page 2003). Ces méthodes sont relativement récentes. Elles sont apparues au début des années 80, avec le travail pionnier de Dan Brooks (voir Brooks & McLennan 1991) qui a développé une approche toujours d'actualité, la *Brooks Parsimony Analysis* (BPA). Une décennie plus tard, une méthode conceptuellement totalement différente, a fait son apparition. Développée par Rod Page, elle est basée sur les "arbres réconciliés" (*reconciled trees*) et est implémentée dans le logiciel TreeMap 1.0 (Page & Charleston 1998). Cette méthode mélange adéquatement les quatre types d'événements coévolutifs principaux pour faire correspondre la phylogénie des parasites à celle des hôtes. Ces événements sont la cospéciation, le transfert d'hôte, la duplication (spéciation intra-hôte) et la disparition (extinction ou absence initiale d'une lignée parasite sur une lignée hôte). TreeMap 2.0 utilise l'algorithme de reconstruction appelé "Jungles" pour réconcilier les arbres (Page & Charleston 1998, Charleston & Page 2002) et permet d'assigner des coûts aux différents événements coévolutifs. Les scénarios choisis sont ceux qui minimisent le coût global de la reconstruction. D'autres méthodes basées sur la reconstruction des événements coévolutifs ont également été élaborées, mais sont pour la plupart dérivées de ces deux approches principales (e.g. TreeFitter (Ronquist 1995)). Les méthodes peuvent également prendre en compte la longueur des branches des phylogénies afin de pouvoir tester la congruence des événements de spéciation. En effet, une véritable cospéciation implique que les événements de spéciation chez les hôtes et leurs parasites soient simultanés, ce qui demande plus que de simplement comparer les topologies. Certains événements historiques peuvent générer une congruence non temporelle des topologies,

comme la poursuite phylogénétique (*phylogenetic tracking*), dans laquelle un parasite après avoir colonisé une espèce hôte, va transférer de proche en proche sur des hôtes phylogénétiquement apparentés, tout en spéciant à chaque transfert, ce qui va produire une phylogénie des parasites topologiquement identique à celle des hôtes, mais beaucoup plus récente. TreeMap 2.0, en utilisant des arbres ultramétriques, peut ainsi interdire les transferts impossibles entre hôtes non contemporains dans les scénarios de reconstruction.

Il est cependant apparu qu'avec des systèmes hôte-parasite dans lesquels la cospéciation n'était pas importante, surtout si les parasites n'étaient pas spécifiques et/ou dans lesquels les hôtes pouvaient héberger plusieurs espèces de parasites, les méthodes classiques comme TreeMap étaient souvent incapables de proposer un scénario optimal, en particulier dès que le nombre de taxons étudiés n'est pas relativement réduit. Le nombre de possibilités trop important rend simplement le calcul impossible. C'est le cas pour l'association *Lamellodiscus*-Sparidae. En outre, ces méthodes considèrent que les topologies des arbres sont parfaitement connues, et un changement de topologie peut avoir des conséquences drastiques. Quelques méthodes, basées sur le maximum de vraisemblance et l'inférence Bayésienne pour des données moléculaires (Huelsenbeck et al. 1997, 2000), permettent de tenir compte de cette incertitude, mais elle restent limitées (et complexes). De nouvelles méthodes ont donc été développées, qui ne cherchaient plus à estimer des scénarios évolutifs, mais à mesurer la structure cophylogénétique globale entre les arbres des hôtes et des parasites (e.g. Johnson et al. 2001). Plus la congruence est élevée, plus la cospéciation est importante dans le système. Là encore, des tests statistiques comparent la congruence observée à ce qui serait obtenu avec des associations aléatoires. Nous avons ainsi développé ParaFit (Legendre et al. 2002), qui teste la congruence globale entre des matrices de distances en tenant compte du patron d'associations hôte-parasite. ParaFit identifie également les associations hôte-parasite individuelles responsables de cette structure. Cette méthode est adaptée de l'approche développée par Legendre et al. (1997), dite du "quatrième coin", développée pour étudier des associations écologiques "indirecte", par exemple entre comportements et habitats, chacun obtenus par rapport à une série d'espèces ou d'individus. Dans ParaFit, on mesure le lien entre les phylogénies des hôtes et des parasites en exprimant celles-ci sous forme de coordonnées principales, elles-mêmes issues des matrices de distances patristiques calculées à partir des arbres. Il est important de noter qu'aucune distorsion n'a lieu pendant ces transformations : les phylogénies sont pleinement représentées. En prenant en compte les longueurs de branches des phylogénies, cette méthode prend en compte la

composante temporelle du système évolutif. Les méthodes basées sur les événements sont a priori plus attractives que cette méthode, car elles proposent des scénarios évolutifs, et c'est souvent ce que les scientifiques recherchent. Cependant, les calculs qu'elles impliquent deviennent très vite longs et compliqués. En bref, dès que le système étudié devient un tant soit peu complexe, la recherche de scénarios évolutifs peut devenir difficile voire impossible. Une méthode comme ParaFit, beaucoup plus rapide, trouve sa place ici. Parfois, les topologies sont absentes, ou trop nombreuses, et seules des distances génétiques sont disponibles entre organismes. Dans ce cas, seule une méthode utilisant directement des matrices de distance, comme ParaFit, peut être utilisée. L'augmentation du nombre de systèmes hôte-parasite étudiés, ainsi que le nombre de taxons pour lesquels on dispose de données moléculaires, laisse penser que les méthodes de congruence globale seront de plus en plus utilisées à l'avenir. Récemment, une interface graphique très conviviale a été développée pour ParaFit, elle se nomme Copycat, (Meier-Kolthoff et al. 2007). ParaFit nous a permis d'étudier la cophylogénie dans l'association *Lamellodiscus*-Sparidae, et a été utilisée par la suite dans de nombreuses autres études (e.g. Krasnov & Shenbrot 2002, Ricklefs et al. 2004, Huyse & Volckaert 2005, Banks et al. 2006, McLeish et al. 2007). En plus d'être une des seules à fonctionner pour des associations complexes, cette méthode peut s'avérer complémentaire des méthodes qui cherchent à établir des scénarios (voir Light & Hafner 2008). Par exemple, dans une association poissons-monogènes entre des Gobies et leurs *Gyrodactylus*, Huyse & Volckaert (2005), en utilisant TreeMap et ParaFit, ont montré que ce qui aurait pu apparaître comme de la cospéciation par une réconciliation de topologies était en fait probablement du *phylogenetic tracking*, car la congruence mesurée par ParaFit, tenant compte des longueurs de branches, n'était pas significative. ParaFit peut être également être utilisée dans des problématiques, comme en phylogéographie, où sa quasi-absence de contraintes en fait une alternative plus aisée à utiliser que TreeMap ou BPA. En bref, tout laisse à penser que cette approche sera de plus en plus utilisée dans les années qui viennent.

Analyse comparative

Cela a été brièvement abordé plus haut, il manquait une méthode pour quantifier la partie commune de la variation d'un trait expliquée à la fois par l'environnement et la phylogénie (Westoby et al. 1995), partie connue sous le nom de conservatisme phylogénétique de niche, le *phylogenetic niche conservatism* (Grafen 1989) (Figure 14).

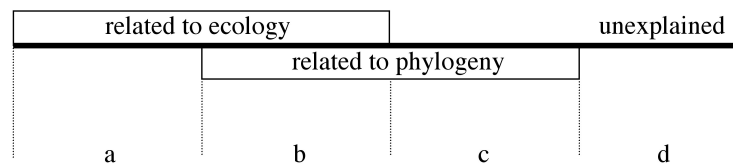


Figure 14 : Partition de la variation environnementale et phylogénétique d'un trait (de Desdevises et al. 2003). La fraction [b], représentant l'influence commune de l'environnement (écologie) et de la phylogénie, peut-être interprétée comme du *phylogenetic niche conservatism*

Nous avons développé une telle méthode (Desdevises et al. 2003). Il s'agit d'une adaptation de la méthode de partitionnement de la variation écologique et spatiale mise au point par Borcard et al. (1992). Notre méthode passe par le calcul de trois régressions [1-3]. Afin de pouvoir partitionner les effets de deux composantes sur une variable réponse (voir Legendre & Legendre 1998), il est nécessaire de pouvoir estimer l'effet de chaque composante (que j'appellerai pour simplifier "environnement" et "phylogénie") sur cette variable. Si cela est évident pour les variables quantitatives classiques qui constituent la composante "environnement" (e.g. taille des hôtes, latitude, température de l'habitat, etc.), pour laquelle il suffit de calculer le coefficient de détermination R^2 [1] d'une régression de la variable réponse sur cette ou ces variable(s), c'est un peu plus complexe en ce qui concerne la quantification de l'effet de la phylogénie. En effet, celle-ci s'exprime sous la forme de distances : on connaît la position phylogénétique d'un taxon par rapport à un autre, mais la "valeur phylogénétique brute" d'un taxon semble une notion mystérieuse. Une solution aurait pu être d'exprimer toutes variables sous forme de distance, mais cela n'est pas sans poser des problèmes de puissance statistique, que je n'évoquerai pas ici (Legendre 2000), et il était préférable de trouver un moyen d'exprimer la phylogénie sous forme de "données brutes". Nous avons choisi d'adapter la méthode proposée par Diniz-Filho et al. (1998) qui a proposé d'exprimer la phylogénie sous forme de coordonnées principales, en passant par une analyse

en coordonnées principales (voir Legendre & Legendre 1998), qui est un peu comme une analyse en composantes principales sur une matrice de distances (idéalement Euclidiennes, au moins métriques). Cette technique permet d'obtenir les coordonnées des points-taxons dans l'hyperespace phylogénétique impliqué par la matrice de distance issue de l'arbre évolutif, donc d'obtenir des données brutes représentant la phylogénie pour chaque taxon. Cependant, en procédant ainsi on obtient presque autant de coordonnées principales que de taxons (un maximum de $(n - 1)$ pour n taxons), ce qui, particulièrement si on ajoute dans l'analyse les variables environnementales évoquées plus haut, conduit à une surparamétrisation du modèle (un peu comme si on voulait expliquer la structure de 3 points représentés par 3 variables ou moins ; on n'a dans ce cas aucun degré de liberté). Il faut donc sélectionner une partie des coordonnées principales qui représenteront la phylogénie. Diniz-Filho et al. (1998) ont proposé d'utiliser pour cela le modèle du bâton brisé (*Broken Stick Model*, Barton & David 1956), nous avons préféré choisir les variables les plus significativement liées à la variable réponse, par une procédure classique de sélection des variables comme une régression pas à pas (voir Legendre & Legendre 1998). Nous avons donc un moyen d'estimer la fraction de la variation de notre variable réponse due à la phylogénie : il suffit de faire une régression multiple (linéaire ou non) sur les coordonnées principales retenues et de calculer le coefficient de détermination R^2 [2]. En y ajoutant une troisième régression sur toutes les variables à la fois (phylogénie et environnement) suivi du calcul du R^2 [3], il est aisé par une série de soustraction des R^2 d'estimer les valeurs des composantes [a], [b], [c], et [d]. Des régressions partielles supplémentaires permettent en outre d'estimer la significativité des fractions [a] et [c]. La partition de la variation d'un trait en influences environnementale et phylogénétique, et en quantifiant leur fraction commune éventuelle, est maintenant achevée.

Comme ParaFit, cette méthode, que nous avons utilisé pour l'étude de la variation de la spécificité chez les *Lamellodiscus*, a également été utilisée par la suite dans beaucoup d'autres travaux (e.g. Cubo et al. 2005, Diniz-Filho & Bini 2008, Milbau & Stout 2008, Ramirez et al. 2008). Diniz-Filho & Bini (2008) ont proposé très récemment de l'utiliser pour étudier la réponse des traits phénotypiques à l'action des changements globaux, et ainsi permettre d'établir des prédictions à ces changements. Je l'ai également utilisée sur le modèle *Ostreococcus* afin de tester dans quelles proportions la quantité de chlorophylle *b* était dépendante de la profondeur et de l'inertie phylogénétique dans les différents écotypes d'*Ostreococcus* connus (données non publiées, présentées lors du 10^{ème} congrès de la *European Society for Evolutionary Biology*, Cracovie, Pologne, 15-20 août 2005). Les

résultats montraient que si la concentration en chlorophylle *b* était très liée à la profondeur (28 % après contrôle de la phylogénie), elle était également extrêmement corrélée à la phylogénie, ce qui rendait difficile de réellement parler d'adaptation. Cette proportion très importante du conservatisme phylogénétique de niche (51 %) supportait l'hypothèse d'une divergence ancienne des souches d'*Ostreococcus* entre profondeur et surface, suivie d'une radiation dans chacune de ces niches puis d'une dispersion à l'échelle du globe. Cela expliquerait la proximité phylogénétique des écotypes en fonction de la profondeur et non de la localisation géographique.

Nous avons récemment proposé une extension de cette méthode pour la partition de la variation d'un trait à partir de trois composantes au lieu de deux (Cubo et al. 2008). Une telle méthode avait été développée par Pierre Legendre, mais cela n'avait pas été formalisé par une publication. Nous avons ainsi détaillé et adapté cette méthode pour un contexte phylogénétique, et utilisé cette nouvelle approche dans un travail visant à décomposer le patron de variation de la croissance osseuse chez les Amniotes en fonction de trois composantes (Figure 15) : structurelle (inhérente aux lois physiques et contraintes morphogénétiques) fonctionnelle (adaptation) et historique (phylogénie).

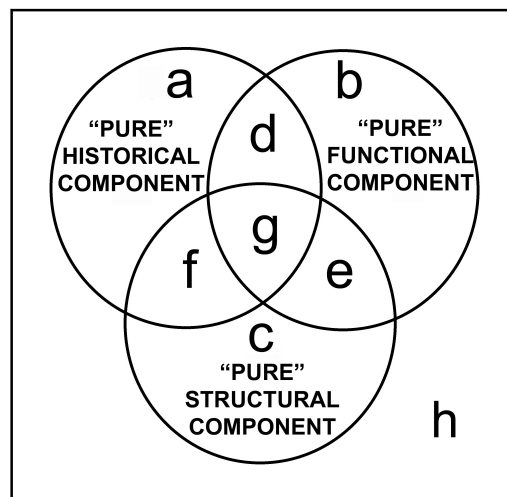


Figure 15 : Décomposition de la variation d'un trait en fractions structurelle, fonctionnelle, et historique (de Cubo et al. 2008)

Là encore, par une série de régressions et de soustractions des divers coefficients de détermination obtenus, il est possible d'obtenir les fractions propres des différentes composantes ainsi que leurs fractions communes. Suivant Perez-Neto et al. (2006), nous avons utilisé les R^2 ajustés, mieux appropriés pour cette approche.

Toujours dans le cadre du développement de méthodes d'analyse comparative, j'ai mis au point avec Pierre Legendre (Université de Montréal, Canada) une approche pour tester par permutations la régression forcée à l'origine, utilisée dans la méthode des contrastes indépendants (Felsenstein 1985), qui est la technique d'analyse comparative la plus connue et sans doute encore la plus utilisée. Le mise au point de notre test a résulté de la prise en compte de certaines propriétés géométriques de la méthode des contrastes indépendants, car la génération de l'hypothèse nulle par permutations aléatoires des données est spécialement délicate dans ce cas. En effet, la contrainte pour la courbe de régression de passer par l'origine (Garland et al. 1992) doit être respectée lors de chaque itération, ce qui conduit la relation à ne pas être nulle. Nous avons compris que chaque contraste possède une valeur "miroir" par rapport à l'origine, car le signe d'un contraste est arbitraire et dépend uniquement du sens dans lequel la soustraction des variables est effectuée entre taxons-frères, sens totalement arbitraire. Chaque contraste effectivement utilisé est ainsi l'une ou l'autre de ces deux possibilités. En d'autres termes, deux personnes qui effectuent une analyse utilisant les contrastes indépendants sur les mêmes données risquent fort d'obtenir deux nuages de points différents, pourtant, la régression qu'ils calculent doit être la même ! Voilà pourquoi il est nécessaire de forcer la régression à l'origine. Et voilà également comment proposer une hypothèse nulle qui a du sens : en ajoutant à chaque contraste son "double", on retrouve une relation qui tendra à être nulle après permutation aléatoire des données. Il suffit ensuite lors du calcul du test de corriger le nombre de degrés de liberté pour le nombre deux fois plus élevé de valeurs, impliqué par ce doublement (nombre qui augmenterait artificiellement la puissance du test). Cette méthode fait l'objet d'un article (Legendre & Desdevises, soumis), qui permet d'utiliser la méthode des contrastes indépendants et d'effectuer des tests de significativité avec des données qui ne suivent pas une distribution normale.

Autres activités

A côté de mes principales thématiques de recherche sur les interactions poissons-monogènes et microalgues-virus, et sur le développement et l'application de méthodes analytiques pour la biologie évolutive, j'ai participé et je participe à différents projets de recherche. Ces projets peuvent avoir trait à l'évolution d'associations autres que celles détaillées jusqu'ici, ou concerner la biologie évolutive d'un groupe donné (le plus souvent par le biais de reconstructions phylogénétiques), ou encore faire intervenir mes compétences en analyse de données. Afin d'être complet au sujet de mes différentes activités de recherche, je vais brièvement décrire quelques-uns de ces projets en me limitant essentiellement à mes contributions.

Déterminants de la richesse parasitaire des *Lamellodiscus*

L'étude de la cophylogénie dans l'association Sparidae-*Lamellodiscus* m'a conduit à élaborer une phylogénie des poissons Sparidae présents dans le Golfe du Lion. En outre, je disposais des données de richesse parasitaire en *Lamellodiscus* pour chacun de ces hôtes. Cela m'a permis d'étudier les déterminants écologiques liés à l'hôte expliquant le nombre d'espèces de *Lamellodiscus* présents sur une espèce de Sparidae donnée (Desdevises 2006). Contrairement aux nombreuses études publiées jusque là sur les déterminants de la richesse parasitaire dans des hôtes variés (e.g. Poulin 1991, Morand et al. 2000), j'ai décidé de me concentrer sur un niveau taxonomique réduit (les seuls *Lamellodiscus*), à une échelle géographique bien définie et relativement faible. En effet, dans les travaux considérant tous les taxons de parasites utilisant un hôte, il pouvait être difficile d'identifier les facteurs contrôlant cette diversité. Ces facteurs peuvent agir en sens inverse pour différents types de parasites, augmentant le nombre d'espèces d'un groupe tout en conduisant à la diminution d'un autre. Par exemple, des migrations dans des milieux de salinités différentes peuvent favoriser l'acquisition d'endoparasites tout en provoquant l'élimination des ectoparasites. Dans mon travail, l'homogénéité du groupe de parasites étudié permettait de s'affranchir de cette difficulté. J'ai effectué une analyse comparative sur différentes variables liées à l'écologie des Sparidae considérés tout en considérant leur phylogénie, en utilisant la méthode de régression sur les vecteurs propres phylogénétiques (*phylogenetic eigenvector regression* ou PVR, Diniz-Filho et al. 1998) qui permettait de mélanger dans une même analyse des variables de types différents. Les résultats suggèrent que la taille des hôtes et leur

comportement de migration influencent la composition de leur communauté de *Lamellodiscus*. Cela confirme le caractère opportuniste de la colonisation des poissons par les monogènes (Morand et al. 2002), suggéré par les travaux que j'ai décrits précédemment.

Lien entre coloration et comportement de nettoyage chez les Labridae

Lors du post-doctorat de Céline Arnal à l'Université de Perpignan, nous avons étudié le lien entre la présence d'une bande latérale et le comportement de nettoyage chez les poissons nettoyeurs (Arnal et al. 2006). Cette corrélation entre bande latérale et activité de nettoyage est fréquemment mentionnée dans la littérature spécialisée, mais cela n'avait jamais été clairement démontré (Côté 2000). Nous avons choisi de tester cette hypothèse dans la famille des Labridae, qui comprend de nombreuses espèces nettoyeuses, et des patrons de coloration variés, dont la présence d'une bande latérale sombre (Parenti & Randall 2000). Ce type de problématique devant nécessairement être abordé dans un cadre évolutif, nous avons élaboré une phylogénie pour les différentes espèces de Labridae que nous étudions, à partir du séquençage d'ADNmt 12S. Il s'agissait en effet de tester si l'*apparition* du comportement de nettoyage était concomitant à l'*apparition* d'une bande latérale sombre. Nous avons là aussi utilisé l'analyse comparative, à travers une approche utilisant le maximum de vraisemblance (Pagel 1994), spécifique à l'utilisation de caractères binaires (ce qui était le cas ici : nettoyeur ou non / bande latérale ou non). Cette méthode permet en outre de tester différents scénarios évolutifs. Nous avons trouvé une corrélation significative entre la présence d'une bande sombre et le comportement de nettoyage chez les Labridae, ce qui supporte l'hypothèse de cette coloration comme un "signal de nettoyage". Nous avons également proposé que l'apparition de la bande latérale se faisait en premier, suivie de l'apparition du comportement de nettoyage, les deux caractères évoluant ensuite indépendamment.

Le métagénome des Sargasses

En 2004, Venter et al. ont mis à la disposition de la communauté scientifique un jeu de données métagénomique issu de la filtration d'eau de la mer des Sargasses (Venter et al. 2004). Cette filtration était faite sur une très petite porosité, de l'ordre de 1 μm , de façon à récupérer principalement les procaryotes, dont l'analyse a constitué l'article accompagnant cette base de données. Cependant, la porosité utilisée a sélectionné également de tous petits

eucaryotes : les picoeucaryotes, qui constituent une partie importante de notre thématique de recherche à Banyuls. Nous avons donc analysé ces données par une approche bioinformatique en nous focalisant sur ces picoeucaryotes (Piganeau et al. 2008), afin d'en étudier la diversité. Cela impliquait de trier et récupérer dans cet imposant jeu de séquences partielles (la *Sargasso Sea Database*, SSD) les fragments marqueurs de la diversité picoeucaryotique : ces marqueurs sont l'ADNr 18S et 28S, qui, en plus d'être présents uniquement chez les eucaryotes, ont l'avantage d'être les mieux représentés dans les bases de données (surtout le 18S). Il fallait donc récupérer toutes les séquences de la SSD qui avaient une bonne similitude avec des séquences de 18S connues (nous avons utilisé comme référence la séquence d'*Ostreococcus tauri*). Cela est effectué en utilisant le programme *Basic Local Alignment Search Tool* (BLAST, Altschul et al. 1990). A ces séquences sont ensuite ajoutées des séquences de référence, appartenant à des groupes taxonomiques représentatifs de la diversité eucaryote, ainsi que les séquences les plus proches de ces séquences inconnues de la SSD (ce qui suppose une nouvelle utilisation du BLAST). Il restait à élaborer une phylogénie à partir de ce jeu de séquences afin de proposer une hypothèse quant à la position taxonomique de ces séquences inconnues (cette approche est bien plus rigoureuse qu'une simple recherche d'homologie par BLAST). Cependant, il est très délicat d'élaborer un arbre phylogénétique à partir de séquences souvent fragmentaires et de tailles différentes. Il en résulte une matrice emplie de données manquantes rendant l'analyse numériquement très difficile (Bininda-Emonds 2004b). Pour chaque matrice de séquences, 18S et 28S, j'ai donc décidé de "découper" ce jeu de données en de multiples sous-jeux de données de séquences complètes et homologues, ces jeux de données se recouvrant partiellement entre eux. Il a fallu ensuite élaborer des phylogénies à partir de ces sous-jeux de séquences, puis les combiner par une approche de superarbre (*supertree*, Bininda-Emonds 2004a). Cela est une analyse très consommatrice de temps, le calcul du superarbre étant ici complexe à paramétrer (je n'entrerai pas dans les détails ici), mais permet d'assigner un certain nombre de séquences inconnues. L'arbre obtenu par cette approche à partir des séquences de 18S est présenté sur la Figure 16.

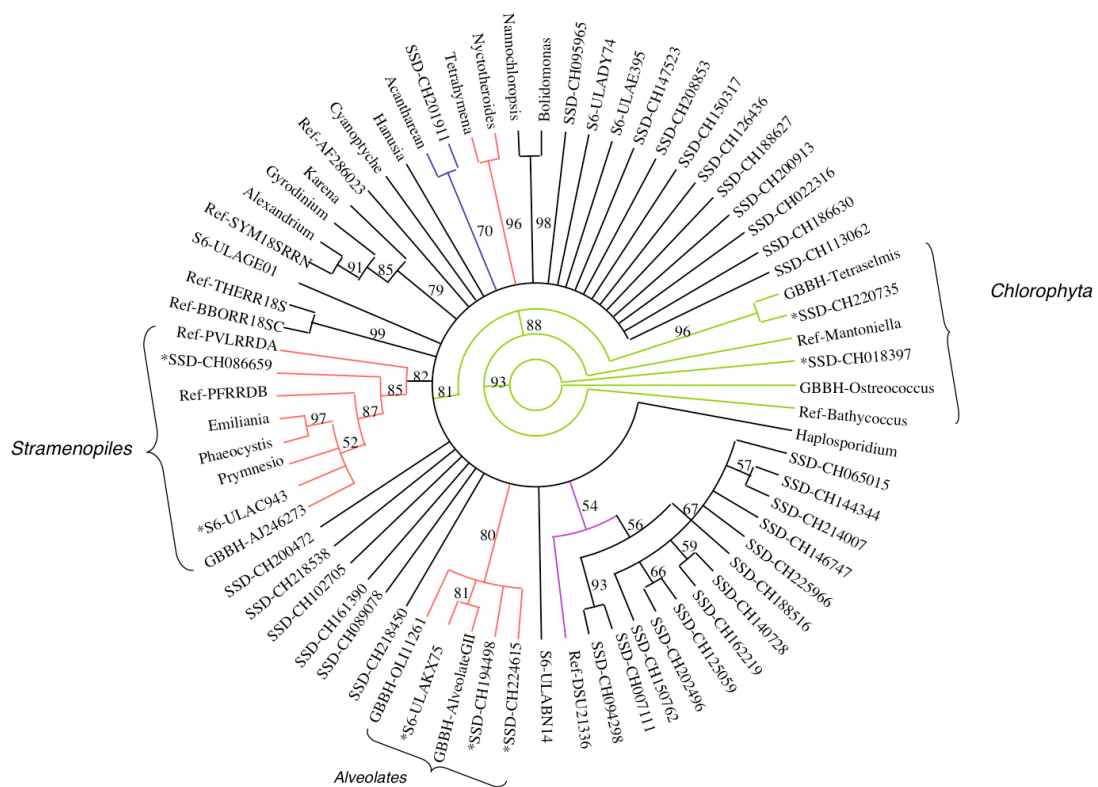


Figure 16 : Superarbre obtenu à partir de séquences partielles d'ADNr 18S issues du métagénome des Sargasses (SSD), additionnées de séquences de référence (les nombres sont les pourcentage d'apparition des clades dans le consensus produit par la reconstruction du superarbre) (de Piganeau et al. 2008)

Reconstructions phylogénétiques

J'ai été amené à élaborer des arbres phylogénétiques pour divers taxons, afin d'étudier l'évolution de lignées ou de protéines. Par exemple, une équipe de l'Observatoire Océanologique de Banyuls (équipe de Jack Falcón, "Facteurs environnementaux et mécanismes adaptatifs") a cloné chez la grenouille *Rana perezi* une enzyme impliquée dans l'activité circadienne par le biais de la production rythmique de mélatonine, l'arylalkylamine *N*-acetyltransferase (AANAT). Il était important de s'assurer de la position phylogénétique de cette nouvelle molécule au sein d'AANAT homologues, séquencées chez plusieurs Vertébrés (Isorna et al. 2006). Cela était d'autant plus important que cette enzyme existe en deux copies (une copie dans la rétine et une dans l'hypophyse) chez certaines lignées. J'ai donc élaboré une phylogénie à partir de ces séquences d'AANAT, qui montre clairement que l'AANAT de *R. perezi* est une AANAT de type 1, dont la position phylogénétique est conforme à ce qu'on pouvait attendre chez les tétrapodes.

De la même façon, des chercheurs du campus de Jussieu (équipe de Jean-Yves Toullec, FRE 2852, Laboratoire “Biogénèse des peptides isomères”) clonent des protéines impliquées dans la régulation de la mue chez les Arthropodes. Il s’agit de la famille des *Crustacean Hyperglycemic Hormone* (CHH), dont nous étudions l’évolution. Cette protéine, ou une forme apparentée, est présente dans de nombreux taxons. Sa structure peut varier à la suite de mécanismes d’épissage alternatif, et elle possède un rôle pléiotropique (Fanjul-Moles 2006). Il est important de comprendre les relations évolutives dans cette famille de protéines au sein des Arthropodes afin de pouvoir étudier son évolution moléculaire, et ainsi élaborer des hypothèses fonctionnelles quant aux transitions évolutives dans ce clade. Nous désirons également savoir si cette famille de protéine représente un nouveau marqueur phylogénétique intéressant, ce qui implique, là-encore, un travail de reconstruction phylogénétique poussé (et en cours).

Enfin, avec des collègues de la Station Biologique de Roscoff (en particulier Nathalie Simon dans l’équipe “Phytoplancton océanique”), nous élaborons actuellement une phylogénie, la plus complète à ce jour, des différentes souches de *Micromonas*. Cela nous amène à redéfinir le statut taxonomique de certaines de ces souches, à proposer des hypothèses liées à leur histoire biogéographique, et à étudier les adaptations potentielles dans plusieurs lignées, car elles peuvent habiter des environnements contrastés, notamment par rapport à la disponibilité des nutriments.

Cospéciation plante-pucerons-bactéries

Avec des collègues du Centre de Biologie et de Gestion des Populations (Montferrier-sur-Lez), nous avons obtenu en 2005 une subvention ANR Jeunes Chercheurs (porteur du projet : Emmanuelle Jousselin, INRA). Une partie de ce projet consistait à étudier la cospéciation dans un système à trois niveaux, composé de bactéries (*Buchnera aphidicola*) symbiontes de pucerons (*Brachycaudus* spp.) utilisant des plantes plus ou moins spécifiques. Nous désirons mieux comprendre l’histoire évolutive de cette association complexe. La première partie de l’étude est en cours de finalisation : il s’agissait d’étudier à un niveau fin le profil de cospéciation entre les bactéries et les pucerons (Jousselin et al. soumis). Cela impliquait des reconstructions phylogénétiques pour ces deux groupes taxonomiques, suivi d’études cophylogénétiques à l’aide de diverses méthodes. Nous avons également utilisé des méthodes récentes destinées à délimiter les espèces sur la base des phylogénies obtenues

(Pons et al. 2006), car le statut des espèces de *Buchnera*, et même de leurs hôtes *Brachycaudus*, est incertain (Coeur d'Acier et al. 2007). Nous avons ainsi pu proposer un nombre d'espèces rigoureusement définies pour ces deux clades, et montré qu'elles évoluaient selon un profil de cospéciation très strict, permettant d'utiliser les bactéries pour obtenir des informations évolutives à un niveau plus fin que ce que l'analyse du génome de l'hôte peut apporter (Nieberding & Olivieri 2007).

Perspectives

Ci-dessous sont proposées des pistes d'activités de recherche, dans une partie desquelles je suis déjà engagé. Je suis conscient que ces activités sont nombreuses, et que leur réalisation dépendra d'opportunités pas totalement maîtrisables. Néanmoins, j'ai préféré donner mes perspectives de recherches à court terme (4 ans) mais aussi pour un horizon plus lointain.

Ecologie et évolution des microorganismes

Je désire bien sûr poursuivre mes projets actuels d'étude de la cospéciation entre les Prasinophyceae et leurs virus, en étendant la zone d'étude au niveau mondial, car des souches d'hôtes sont conservées dans de nombreuses collections de cultures à travers le monde. Cela suppose d'obtenir des échantillons d'eau des différentes zones de présence des souches connues de Prasinophytes afin de rechercher leur virus spécifique. Néanmoins, il est aussi intéressant de voir si les virus locaux peuvent infecter des souches d'hôte géographiquement éloignées, car les études récentes de métagénomique virale suggèrent que les mêmes génotypes viraux ont une répartition géographique large, en plus ou moins grande abondance (Angly et al. 2006).

Je désire en outre mettre au point une approche moléculaire (probablement la SSCP, *Single Strand Conformation Polymorphism*) de suivi environnemental de ces virus (sans passer nécessairement par une culture dans les hôtes, ce qui suppose une bonne connaissance préalable du système). Cela permettra de mieux comprendre les facteurs écologiques contrôlant l'abondance et la distribution des virus et leur rôle dans la régulation des populations de microalgues picoplanctoniques. Je compte aussi développer une partie expérimentale pour caractériser et quantifier certains traits de vie des microalgues et des virus. Cela est facilité par la possibilité de les cultiver dans un espace restreint de façon contrôlée, tout en faisant agir sur certaines variables du système. Par exemple, nous devons connaître la durée de vie des virus en phase libre, car cela est un élément clé de leurs facultés de dispersion, donc des possibilités de colonisation de différents hôtes. Dans le même ordre d'idée, il sera important d'étudier expérimentalement les différents facteurs environnementaux régulant cette durée de vie, comme les UV, la température, la salinité, etc. L'influence de ces mêmes facteurs (et d'autres comme la concentration en éléments dissous) sur les différentes souches d'hôtes devra aussi être estimée. Ce travail est quantitativement important, mais le

modèle biologique microalgue-virus permet de mettre en place cet aspect expérimental, ce qui n'est pas le cas d'autres systèmes plus lourds à gérer en laboratoire, sans compter les apports de la connaissance des génomes complets des organismes impliqués. Nous disposons en effet d'un système biologique où les hôtes et leurs virus sont individuellement caractérisés, et surtout dans lequel plusieurs génomes d'hôtes et de virus proches phylogénétiquement sont ou vont bientôt être disponibles. Cette situation probablement unique, outre qu'elle nous permettra d'étudier l'adaptation génique des microalgues à leur environnement ainsi que les déterminants moléculaires de la spécificité des virus, nous offrira une situation idéale pour identifier d'éventuels transferts latéraux de gènes, encore très mal connus chez les eucaryotes. Ces transferts latéraux de gènes seront également étudiés au niveau des seuls génomes d'*Ostreococcus* : dans les deux génomes disponibles actuellement (*O. tauri* et *O. lucimarinus*), certains des chromosomes possèdent une signature génomique très différente du reste du génome, et semblent être d'origine procaryotique. Il faut maintenant remonter à l'origine de ces gènes potentiellement exogènes afin de reconstruire l'événement de transfert passé, ce qui nécessite une étude phylogénétique.

Notre équipe s'intégrera bientôt à l'UMR d'océanographie biologique de l'OOB. Cela va nous ouvrir de nouvelles voies de recherche, en plus de nos projets actuels. Je désire m'impliquer dans l'étude de la structure des communautés bactériennes (je participe actuellement à un projet de ce type avec des chercheurs de l'AFSSA, sur des communautés bactériennes du tube digestif d'animaux d'élevage). Ce type d'étude comporte des aspects en phylogénie et en analyse de données que je connais bien. Je collabore déjà dans ce cadre à des projets du groupe de microbiologie de l'OOB, avec lesquels nous venons de soumettre un article. Dans les prochaines années, nous allons davantage intégrer nos différents domaines de recherche afin d'obtenir une compréhension globale des interactions virus-bactéries-microalgues.

Spéciation en cours chez les monogènes *Lamellodiscus* ?

Je désire pousser plus loin l'étude des *Lamellodiscus* généralistes encore plus loin, notamment en étudiant d'autres marqueurs moléculaires hypervariables, et en étudiant le développement larvaire des parasites généralistes sur différents hôtes, au niveaux expérimental et moléculaire. Les gènes mitochondriaux comme ceux de la Cytochrome b et la Cytochrome Oxydase I (COI) sont de bons candidats pour étudier la variation intraspécifique.

La disponibilité croissante de génomes mitochondriaux complets chez les monogènes (e.g. Huyse et al. 2007, Park et al. 2007, Plaisance et al. 2007) offre en effet des perspectives intéressantes pour le développement de tels marqueurs chez les *Lamellodiscus*, chez lesquels nous venons de réussir à développer un marqueur COI, qui est en cours d'évaluation. La variabilité moléculaire intraspécifique devra être estimée chez les généralistes et les spécialistes afin de comparer leur niveau d'inertie phylogénétique, cela afin de tester l'hypothèse récemment émise par Diniz-Filho & Bini (2008) qui suggère que les espèces possédant une inertie phylogénétique faible sont davantage sujettes à la spéciation. En outre, dans la mesure où on ne sait pas actuellement si l'ADN mitochondrial des plathelminthes est sujet à la recombinaison (Piganeau et al. 2004), les séquences obtenues sur la cytochrome b et/ou la COI seront utilisées pour étudier cette question. Ces analyses permettront de déceler une spécialisation et une adaptation éventuelle des individus sur leurs différents hôtes, voire, couplée à l'étude génotypique, de la plasticité phénotypique, encore très mal connue chez les monogènes (Matejusova et al. 2002).

Une autre partie importante du travail sera conduite à un niveau expérimental, en utilisant le fait qu'il est très facile de prélever différentes espèces de poissons et de les maintenir en bassins d'eau de mer à Banyuls. Nous procéderons ainsi à des infestations expérimentales (Cecchini et al. 1998) à partir de larves issues de parasites généralistes afin de voir si celles-ci possèdent des hôtes préférentiels parmi la palette d'hôtes potentiels. Nous pourrions mesurer les taux d'infestation et le degré de compatibilité des différents couples hôte-parasite et ainsi étudier les premiers facteurs déterminant la spécificité, à savoir les stimuli chimiques émis par l'hôte auxquels sont sensibles les larves des monogènes (Kearn 1999). Nous envisageons également d'étudier le développement des larves sur ces différents hôtes au niveau moléculaire. En effet très peu de choses sont actuellement connues sur le rôle et le fonctionnement des familles de gènes homéotiques de type Hox impliquées dans le développement chez les Plathelminthes (voir Olson 2008), et plus spécifiquement chez les monogènes où rien encore n'a été publié. Des travaux préliminaires réalisés au sein de l'équipe de Perpignan (équipe d'Olivier Verneau) ont d'ors et déjà permis d'isoler des séquences partielles de plusieurs de ces gènes au sein d'un genre particulier proche phylogénétiquement de *Lamellodiscus*. Nous envisageons donc d'amplifier et séquencer par des techniques de PCR et RACE-PCR deux à trois gènes Hox chez une espèce généraliste puis de quantifier, à partir d'approches de PCR-quantitative, les niveaux d'expression de ces derniers. Cette seconde étape permettra de comparer l'expression d'un gène entre différents

individus de la même espèce parasite après leur fixation sur des hôtes différents. Nous espérons illustrer des différences de développement larvaire en fonction de l'hôte parasité et par là mieux comprendre les mécanismes de spécialisation de ces parasites.

Ces résultats, outre leur intérêt au niveau fondamental quant à la compréhension des mécanismes de spécificité et de spéciation parasitaire, pourront également trouver des applications en aquaculture, notamment dans la lutte contre les monogènes parasites qui sont à l'origine de pathologies et mortalités très sévères observées dans certains élevages. Parmi ces pathogènes se trouvent les espèces *Diplectanum aequans*, parasite du loup (*Dicentrarchus labrax*), et *Furnestinia echeneis*, parasite de la daurade (*Sparus aurata*). Ces deux monogènes sont phylogénétiquement très proches des *Lamellodiscus* étudiés ici (voir Desdevises et al. 2001), ils font partie de la même famille (les Diplectanidae) et *Furnestinia* est maintenant considéré comme un *Lamellodiscus* (Desdevises 2001). Le loup (principalement) et la daurade font l'objet d'activités aquacoles en Méditerranée, est en Languedoc-Roussillon en particulier. *Diplectanum aequans* pose de nombreux problèmes aux éleveurs de loup, et *F. echeneis* peut s'avérer une menace pour les élevages de daurade. Ces deux espèces étant spécialistes pour leurs hôtes, ils ne sont pas idéaux pour étudier les déterminants de la spécificité parasitaire. Ainsi, les résultats obtenus sur le genre *Lamellodiscus* étudié ici seront très pertinents pour comprendre ce qui conditionne le choix de l'hôte chez ces parasites, ainsi que les possibilités de transfert et le danger qu'ils peuvent représenter pour les populations de poissons environnantes à partir d'élevages aquacoles. Ces liens avec l'aquaculture seront plus précisément étudiés dans le second projet développé ci-dessous.

Etude des transferts de monogènes entre sparidés sauvages et élevés en fermes aquacoles

Ce projet fait l'objet d'une collaboration avec le Laboratoire d'Aquaculture de l'Institut de l'Océanographie et des Pêches de Split en Croatie. Plus de 15 espèces de poissons marins sont élevées en Méditerranée, et les espèces qui sont économiquement les plus importantes appartiennent à la famille des Sparidés : la daurade royale (*Sparus aurata*) et le sar à museau pointu (*Diplodus puntazzo*). En 2004, la Croatie possédait 34 fermes d'élevage officielles, principalement de petites entreprises familiales, témoins de l'importance socio-économique de l'aquaculture dans la zone côtière Croate. Cependant, les pertes causées par différents agents infectieux, incluant les parasites, sont un facteur très important dans le

maintien de cette activité aquacole, et alors que les poissons sauvages sont considérés comme une source majeure de différentes pathologies, la transmission de pathogènes entre poissons élevés et sauvages est toujours en manque de données fiables. Actuellement, seules des observations sporadiques basées sur l'isolement et l'identification de parasites de poissons sauvages autour des fermes d'élevage et commun aux poissons élevés existent. Cependant, cela n'apporte pas de preuves convaincantes que les pathogènes isolés de poissons sauvages et d'élevage appartiennent à une même population génétique, suggérant une transmission entre ces hôtes. Les monogènes comme *Sparicotyle chrysophrii* et *Lamellodiscus elegans* sont des parasites communs sur les branchies des sparidés élevés. En combinaison avec les infections bactériennes, ils induisent une mortalité importante chez leurs hôtes en condition d'élevage, particulièrement en été avec l'augmentation de la température de l'eau de mer.

A travers un an de prélèvement de parasites sur deux espèces de sparidés d'intérêt commercial élevés en cage dans l'Adriatique (la daurade royale et le sar pointu), et chez des sparidés sauvages communs à proximité des cages (la daurade royale, la bogue *Boops boops*, la sar à tête noire *Diplodus vulgaris*), nous désirons atteindre plusieurs objectifs : isoler et identifier des espèces de monogènes communs aux populations poissons sauvages et élevés à une localité donnée ; étudier la dynamique des populations de monogènes (abondance, prévalence) par rapport aux facteurs environnementaux mesurés à cette localité (salinité, température) ; à l'aide de techniques moléculaires (séquençage du gène mitochondrial Cytochrome Oxydase I), évaluer la proximité génétique des monogènes des hôtes sauvages et élevés. Les variables environnementales mesurées lors de l'échantillonnage seront également utilisées afin d'étudier leur lien avec la dynamique des populations de parasites (transmission, prolifération).

Nouvelle méthode d'étude cophylogénétique

Comme cela a été souligné plus haut, les méthodes actuelles de reconstruction cophylogénétiques qui visent à estimer des scénarios, comme TreeMap, sont rapidement limitées par la complexité des calculs et le nombre de possibilités de solutions possibles. Une solution pourrait être d'introduire dans l'analyse des données visant à limiter le champ des possibilités. Cela est également valable dans le cadre d'une utilisation de ces méthodes pour rechercher des patrons phylogéographiques. Par exemple, il est possible de prendre en compte les données biogéographiques ou les processus biologiques impliqués dans les transferts

d'hôte. On peut aussi mieux prendre en compte la composante temporelle de l'association, par exemple en posant une contrainte temporelle sur les cospéciations par rapport aux longueurs de branches des groupes impliqués. Il est même possible d'introduire une incertitude sur ces longueurs en utilisant les méthodes récentes d'inférence phylogénétique basée sur l'inférence Bayésienne (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Drummond & Rambaut 2007, Drummond et al. 2006). L'importance de ces processus sur les profils cophylogénétiques est jusqu'à présent considérée a posteriori, et plutôt d'une manière qualitative afin de choisir des scénarios ou d'expliquer des observations. Il conviendrait de les introduire plus en amont et plus explicitement (de façon quantitative) dans le calcul de ces scénarios. Pour cela, il est possible d'adapter une méthode comme TreeMap 2.0, basée sur l'algorithme Jungles, en ajoutant la prise en compte de matrices de caractères liés aux organismes étudiés (hôtes et symbiotes). Ces matrices contiendraient les informations sur les données et processus biologiques potentiels qui pourraient modifier les propriétés des événements cophylogénétiques, notamment les transferts d'hôtes. De telles matrices de données biologiques externes peuvent être liées aux capacités de dispersion des parasites, à leur répartition géographique, à la proximité des hôtes, à leur comportement (facilitant les transferts ou non), au potentiel de spéciation des parasites (mesuré par leur taux d'évolution, et/ou de diversification). Ces informations permettraient d'affiner les coûts des événements définis dans les méthodes classiques. Mais surtout, le croisement des informations contenues dans ces matrices interviendrait dans les probabilités des événements reconstruits lors de l'élaboration de scénarios, permettant de les rejeter ou non. Nous aurons ainsi peut-être enfin un moyen de proposer un scénario évolutif pour des associations symbiotiques complexes.

Références

- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ. 1990. Basic Local Alignment Search Tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403-410.
- Amine F, Euzet L. 2005. Deux espèces nouvelles du genre *Lamellodiscus* Johnston & Tiegs, 1922. (Monogenea: Diplectanidae) parasites de Sparidae (Teleostei) des côtes de l'Algérie. *Systematic Parasitology* 60: 187-196.
- Amine F, Euzet L, Kechemir-Issad N. 2006a. Description de deux nouvelles espèces de *Lamellodiscus* Johnston & Tiegs, 1922 (Monogenea: Diplectanidae) du groupe morphologique 'ignoratus', parasites de *Diplodus sargus* et *D. vulgaris* (Teleostei: Sparidae). *Systematic Parasitology* 64: 37-45.
- Amine F, Neifar L, Euzet L. 2006b. *Lamellodiscus sanfilippo* n. sp. (Monogenea: Diplectanidae) parasites branchial de *Diplodus sargus* en Méditerranée. *Parasite* 13.
- Amine F, Euzet L, Kechemir-Issad N. 2007a. Description de *Lamellodiscus confusus* n. sp. (Monogenea: Diplectanidae), parasite de *Sarpa salpa* (Teleostei : Sparidae). *Parasite* 14: 281-285.
- Amine F, Euzet L, Kechemir-Issad N. 2007b. *Lamellodiscus theroni* sp. nov. (Monogenea, Diplectanidae), a gill parasite from *Diplodus puntazzo* (Teleostei, Sparidae) from the Mediterranean Sea. *Acta Parasitologica* 4: 305-309.
- Angly FE, Felts B, Breitbart M, Salamon P, Edwards RA, Carlson C, Chan AM, Haynes M, Kelley S, Liu H, Mahaffy JM, Mueller JE, Nulton J, Olson R, Parsons R, Rayhawk S, Suttle CA, Rohwer F. 2006. The marine viromes of four oceanic regions. *PLoS Biology* 4(11): 2121-2131.
- Arnal C, Verneau O, Desdevises Y. 2006. Phylogenetic relationships and evolution of cleaning behaviour in the family Labridae: importance of body colour pattern. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 755-763.
- Banks JC, Palma RL, Paterson AM. 2006. Cophylogenetic relationships between penguins and their chewing lice. *Journal of Evolutionary Biology* 19(1): 156-66.
- Barton DE, David FN. 1956. Some notes on ordered random intervals. *Journal of the Royal Statistical Society Serie B* 18: 79-94.
- Bentz S, Sinnappah-Kang ND, Lim LHS, Lebedev B, Combes C, Verneau O. 2006. Historical biogeography of amphibian parasites, genus *Polystoma* (Monogenea: Polystomatidae). *Journal of Biogeography* 33: 742-749.

- Bininda-Emonds ORP. 2004a. The evolution of supertrees. *Trends in Ecology and Evolution* 19(6): 315-322.
- Bininda-Emonds ORP. 2004b. Trees versus characters and the supertree/supermatrix “paradox”. *Systematic Biology* 53(2): 356-359.
- Bowen MD, Peters CJ, Nichol ST. 1997. Phylogenetic analysis of the Arenaviridae: patterns of virus evolution and evidence for cospeciation between arenaviruses and their rodent hosts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8: 301-316.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Brooks DR. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Systematic Zoology* 30: 229-249.
- Brooks DR, McLennan DA. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior. A research program in comparative biology*. The University of Chicago Press, London.
- Brussaard CPD, Wilhelm SW, Thingstad F, Weinbauer MG, Bratbak G, Heldal M, Kimmance SA, Middelboe M, Nagasaki K, Paul JH, Schroeder DC, Suttle CA, Vaqué D, Wommack KE. 2008. Global-scale processes with a nanoscale drive: the role of marine viruses. *The ISME Journal* doi:10.1038/ismej.2008.31
- Bush AO, Fernandez JC Esch GW, Seed JR. 2001. *Parasitism: the Diversity and Ecology of Animal Parasites*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caira JN, Jensen K. 2001. An investigation of the co-evolutionary relationships between onchobothriid tapeworms and their elasmobranch hosts. *International Journal for Parasitology* 31: 960-975.
- Caira JN, Jensen K, Holsinger KE. 2003. On a new index of host specificity. In *Taxonomie, Ecologie et Evolution des Metazoaires Parasites* (Livre hommage a Louis Euzet), vol.I, Combes C, Jourdane J eds, PUP Perpignan, France, pp. 161-201.
- Cecchini S, Saroglia M, Berni P, Cognetti-Varriale AS. 1998. Influence of temperature on the life cycle of *Diplectanum aequans* (Monogenea, Diplectanidae), parasitic on sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Journal of Fish Diseases* 21: 73-75.
- Charrel RN, de Micco P, de Lamballerie X. 1999. Phylogenetic analysis of GB viruses A and C: evidence for cospeciation between virus isolates and their primate hosts. *Journal of General Virology* 80: 2239-2335.
- Charleston MA, Page RDM. 2002. *TreeMap v2.0*. Application for Apple Macintosh.

- Chen F, Suttle CA. 1995. Amplification of DNA Polymerase Gene Fragments from Viruses Infecting Microalgae. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 1274-1278.
- Chen F, Suttle CA, Short SM. 1996. Genetic diversity in marine algal virus communities as revealed by sequence analysis of DNA polymerase genes. *Applied and Environmental Microbiology* 62: 2869-2874.
- Coeur d'acier A, Jousselin E, Martin JF, Rasplus JY. 2007. Phylogeny of the genus *Aphis* Linnaeus, 1758 (Homoptera: Aphididae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42(3): 598-611.
- Combes C. 1995. *Interactions durables. Ecologie et evolution du parasitisme*. Masson.
- Côté IM. 2000. Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 38: 311-355.
- Courties C, Vaquer A, Troussellier M, Lautier J, Chrétiennot-Dinet M-J, Neveux J, Machado C, Claustre H 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370: 255.
- Courties C, Perasso R, Chretiennot-Dinet MJ, Gouy M, Guillou L, Troussellier M. 1998. Phylogenetic analysis and genome size of *Ostreococcus tauri* (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Journal of Phycology* 34: 844-849.
- Cubo J, Ponton F, Laurin M, De Margerie E, Castanet J. 2005. Phylogenetic signal in bone microstructure of sauropsids. *Systematic Biology* 54(4): 562-574.
- Cubo J, Legendre P, De Ricqlès A, Montes L, De Margerie E, Castanet J, Desdevises Y. 2008. Phylogenetic, functional and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evolution and Development* 10(2): 217-227.
- Derelle E, Ferraz C, Rombauts S, Rouzé P, Worden A, Robbens S, Partensky F, Degroeve S, Echeynié S, Cooke R, Saeys Y, Wuyts J, Jabbari K, Bowler C, Panaud O, Piégu B, Ball SG, Ral J-P, Bouget F-Y, Piganeau G, De Baets B, Picard A, Delseny M, Demaille J, Van de Peer Y, Moreau H. 2006. Genome analysis of the smallest free-living eukaryote *Ostreococcus tauri* unveils many unique features. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103(31): 11647-11652.
- Derelle E, Ferraz C, Escande M-L, Eychenié S, Cooke R, Piganeau G, Desdevises Y, Bellec L, Moreau H, Grimsley N. 2008. Life-cycle and genome of OtV5, a large DNA virus of the widespread pelagic marine unicellular green alga *Ostreococcus tauri*. *PLoS One*: 3(5): e2250. doi:10.1371/journal.pone.0002250.
- Desdevises Y. 2001. The phylogenetic position of *Furnestinia echeneis* (Monogenea,

- Diplectanidae) based on molecular data: a case of morphological adaptation? *International Journal for Parasitology* 31(2): 205-208.
- Desdevises Y. 2006. Determinants of parasite species richness on small taxonomical and geographical scales: *Lamellodiscus* monogeneans of northwestern mediterranean sparid fish. *Journal of Helminthology* 80: 235-241.
- Desdevises Y. 2007. Cophylogeny: insights from fish-parasite systems. *Parassitologia* 49(3): 125-128.
- Desdevises Y, Jovelin R, Jousson O, Morand S. 2000. Comparison of ribosomal DNA sequences of *Lamellodiscus* spp, (Monogenea, Diplectanidae) parasitizing *Pagellus* (Sparidae, Teleostei) in the north Mediterranean sea: species divergence and coevolutionary interactions. *International Journal for Parasitology*. 30: 741-746.
- Desdevises Y, Morand S, Oliver G. 2001. Linking Specialization to Diversification in the Diplectanidae Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). *Parasitology Research* 87(3): 223-230.
- Desdevises Y, Morand S, Jousson O, Legendre P. 2002a. Coevolution between *Lamellodiscus* (Monogenea) and Sparidae (Teleostei): the study of a complex host-parasite system. *Evolution* 56(12): 2459-2471.
- Desdevises Y, Morand S, Legendre P. 2002b. Evolution and determinants of specificity in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Biological Journal of the Linnean Society* 77(4): 431-443.
- Desdevises Y, Legendre P, Azouzi L, Morand S. 2003. Quantifying phylogenetically-structured environmental variation. *Evolution* 57(11): 2647-2652.
- Dimcheff DE, Drovetski SV, Krishnan M, Mindell DP. 2000. Cospeciation and horizontal transmission of avian sarcoma and leukosis virus gag genes in Galliform birds. *Journal of Virology* 74(3): 984-3995.
- Diniz-Filho JAF, de Sant'Ana CER, Bini LM. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52: 1247-1262.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2008. Macroecology, global change and the shadow of forgotten ancestors. *Global Ecology and Biogeography* 17: 11-17.
- Domingo E, Escarmis, Sevilla, Moya, Elena SF, Quer J, Novella IS, Holland JJ. 1996. Basic concepts in RNA virus evolution. *FASEB Journal* 10: 859-864.
- Drummond AJ, Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees.

BMC Evolutionary Biology 7: 214.

- Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: e88.
- Dunigan DD, Fitzgerald LA, Van Etten JL. 2006. Phycodnaviruses: a peek at genetic diversity. *Virus Research* 117:119-132.
- Ehlers B, Dural G, Yasmum N, Lembo T, de Thoisy B, Ryser-Degiorgis M-P, Ulrich RG, McGeoch DJ. 2008. Novel Mammalian Herpesviruses and lineages within the *Gammaherpesvirinae*: cospeciation and interspecies transfer. *Journal of Virology* 82(7): 3509-3516.
- Ernst I, Whittington I. 2001. Experimental susceptibility of some reef fish species to *Benedenia lutjani* (Monogenea: Capsalidae), a parasite of *Lutjanus carponotatus* (Pisces: Lutjanidae). *Parasitology Research* 87(4): 345-8.
- Fanjul-Moles ML. 2006. Biochemical and functional aspects of crustacean hyperglycemic hormones in decapod crustaceans: review and update. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C* 142: 390-400.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1-15.
- Filee J, Forterre P. 2005. Viral proteins functioning in organelles: a cryptic origin? *Trends in Microbiology* 13(11): 510-513.
- Finlay BJ. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061-1063.
- Forterre P. 2006. Three RNA cells for ribosomal lineages and three DNA viruses to replicate their genomes: a hypothesis for the origin of cellular domain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 3669-3674.
- Garland T, Harvey PH, Ives RA. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18-32.
- Grafen A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 326: 119-157.
- Guillou L, Eikrem W, Chrétiennot-Dinet MJ, Le Gall F, Massana R, Romari K, Pedros-Alio C, Vaultot D. 2004. Diversity of picoplanktonic prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems. *Protist* 155: 193-214.

- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Huelsenbeck JP, Rannala B, Yang Z. 1997. Statistical tests of host-parasite cospeciation. *Evolution* 51: 410-419.
- Huelsenbeck JP, Rannala B, Larget B. 2000. A Bayesian framework for the analysis of cospeciation. *Evolution* 54: 352-364.
- Humphery-Smith I. 1989. The evolution of phylogenetic specificity among parasitic organisms. *Parasitology Today* 5(12): 385-87.
- Huyse T, Plaisance L, Webster BL, Mo TA, Bakke TA, Bachmann L, Littlewood DT. 2007. The mitochondrial genome of *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes: Monogenea), a pathogen of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Parasitology* 134 (5): 739-747.
- Huyse T, Volckaert FA. 2005. Comparing host and parasite phylogenies: *Gyrodactylus* flatworms jumping from goby to goby. *Systematic Biology* 54: 710-8.
- Isorna E, Besseau L, Boeuf G, Desdevises Y, Vuilleumier R, Alonso-Gómez AL, Delgado MJ Falcón J. 2006. Retinal, pineal and diencephalic expression of frog arylalkylamine n-acetyltransferase-1. *Molecular and Cellular Endocrinology* 252: 11-18.
- Jackson AP, Charleston MA. 2004. A Cophylogenetic Perspective of RNA-Virus Evolution. *Molecular Biology and Evolution* 21(1): 45-57.
- Johnson KP, Drown DM, Clayton DH. 2001. A data based parsimony method of cophylogenetic analysis. *Zoologica Scripta* 30: 79-87.
- Jousselin E, Desdevises Y, Coeur d'Acier A. Fine scale cospeciation between species of the aphid genus *Brachycaudus* and their obligatory endosymbiont *Buchnera aphidicola*: can bacterial genome help refining species delimitation and evolutionary relationships in aphids? Soumis à *Proceedings of the Royal Society of London B*.
- Kaci-Chaouch T, Verneau O, Desdevises Y. 2008. Host specificity is linked to intraspecific variability in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Parasitology* 135(5): 607-616.
- Kearn GC. 1999. The survival of monogenean (Platyhelminth) parasite on fish skin. *Parasitology* 119: S57-S88.
- King TA, Cable J. 2007. Experimental infections of the monogenean *Gyrodactylus turnbulli* indicate that it is not a strict specialist. *International Journal for Parasitology* 37:

663-672.

- Krasnov BR, Shenbrot GI. 2002. Coevolutionary events in the history of association between Jerboas (Rodentia: Dipodidae) and their flea parasites. *Israel Journal of Zoology* 48: 331-350.
- Lane CE, Archibald JM. 2008. The eukaryotic tree of life: endosymbiosis takes its TOL. *Trends in Ecology and Evolution* 23(5): 268-75.
- Legendre P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial Mantel tests. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 67: 37-73.
- Legendre P, Desdevises Y. Independent contrasts and regression through the origin. En préparation.
- Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien M. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78(2): 547-562.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. 2^d English Edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Legendre P, Desdevises Y, Bazin E. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51: 217-234.
- Leung TLF, Poulin R. 2008. Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Vie et Milieu* 58(2): sous presse.
- Light JE, Hafner M S. 2008. Codivergence in Heteromyid rodents (Rodentia: Heteromyidae) and their sucking lice of the genus *Fahrenholzia* (Phthiraptera: Anoplura). *Systematic Biology* 57: 449-465.
- Lindell D, Jaffe JD, Johnson ZI, Church GM, Chisholm SW. 2005. Photosynthesis genes in marine viruses yield proteins during host infection. *Nature* 438(7064): 86-9.
- Matejusová I, Gelnar M, Verneau O, Cunningham CO, Littlewood DT. 2003. Molecular phylogenetic analysis of the genus *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) inferred from rDNA ITS region: subgenera versus species groups. *Parasitology*. 127: 603-11.
- Matejusova I, Koubkova B, Gelnar M, Cunningham CO. 2002. *Paradiplozoon homoion* Bychowsky & Nagibina, 1959 versus *P. gracile* Reichenbach-Klinke, 1961 (Monogenea): two species or phenotypic plasticity? *Systematic Parasitology* 53: 39-47.
- Mariniello L, Ortis M, D'Amelio S, Petrarca V. 2004. Morphometric variability between and

- within species of *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) in the Mediterranean Sea. *Systematic Parasitology* 57, 183-190.
- McGeoch DJ, Rixon FJ, Davison AJ. 2006. Topics in herpesvirus genomics and evolution. *Virus Research* 117: 90-104.
- McInerney JO, James A, Cotton JA, Pisani D. 2008. The prokaryotic tree of life: past, present... and future? *Trends in Ecology and Evolution*: sous presse.
- McLeish MJ, Crespi BJ, Chapman TW, Schwarz MP. 2007. Parallel diversification of Australian gall-thrips on Acacia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 714-725.
- Meertens L, Rigoulet J, Mauclere P, van Beveren M, Chen GM, Diop O, Dubreuil G, Georges-Goubot M-C, Berthier J-L, Lewis J, Gessain A. 2001. Molecular and phylogenetic analyses of 16 novel Simian T-cell leukaemia virus type 1 from Africa: close relationship of STLY-1 from *Allenopithecus nigroviridis* to HTLV-1 subtype B strains. *Virology* 287: 275-285.
- Meier-Kolthoff JP, Auch AF, Huson DH, Göker M. 2007. COPYCAT: Co-phylogenetic Analysis tool. *Bioinformatics* 23(7): 898-900.
- Melkonian M. 1990 Phylum Chlorophyta: Introduction to the Chlorophyta. In: *Handbook of Protoctista*. Margulis L, Corliss JO, Melkonian M, Chapman DJ, eds. pp. 597-599. Jones and Bartlett Publishers, Boston.
- Melkonian M, Surek B. 1995 Phylogeny of the Chlorophyta: Congruence between ultrastructural and molecular evidence. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 120: 191-208.
- Milbau A, Stout JC. 2008. Factors Associated with Alien Plants Transitioning from Casual, to Naturalized, to Invasive. *Conservation Biology* 22(2): 308-317.
- Mladineo I, Maršić-Lučić J. 2007. Host switch of *Lamellodiscus elegans* (Monogenea: Monopisthocotylea) and *Sparicotyle chrysophrii* (Monogenea: Polyopisthocotylea) between cage-reared sparids. *Veterinary Communication Research* 31: 153-160.
- Moestrup Ø. 2002. Phylum Prasinophyta. In: *The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*. (John DM, Whitton BA, Brook AJ, eds), pp. 281-286. Cambridge: Cambridge University Press.
- Moon-van der Staay SY, De Wachter R, Vaultot D. 2001 Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity. *Nature* 409: 607-610.

- Monier A, Larsen JB, Sandaa R-A, Bratbak G, Claverie J-M, Ogata H. 2008. Marine Mimivirus relatives are probably large algal viruses. *Virology Journal* 5(12).
- Morand S, Cribb TH, Kulbicki M, Rigby MC, Chauvet C, Dufour V, Faliex E, Galzin R, Lo CM, Lo-Yat A, Pichelin S, Sasal P. 2000. Endoparasite species richness of New Caledonian butterfly fishes: host density and diet matter. *Parasitology* 121: 65-73.
- Morand S, Simkova A, Matejusova I, Plaisance L, Verneau O, Desdevises Y. 2002. Investigating patterns may reveal processes: evolutionary ecology of ectoparasitic monogeneans. *International Journal for Parasitology* 32(2): 111-119.
- Nieberding CM, Olivieri I. 2007. Parasites: proxies for host genealogy and ecology? *Trends in Ecology and Evolution* 22: 156-165.
- Noble ER, Noble GA, Schad GA, MacInnes AJ. 1989. *Parasitology. The biology of animal parasites*. 6th Edition. Lea and Febiger, Philadelphia.
- Not F, Latasa M, Marie D, Cariou T, Vaultot D, Simon N. 2004. A Single Species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), Dominates the Eukaryotic Picoplankton in the Western English Channel. *Applied and Environmental Microbiology* 70(7): 4064-4072.
- O'Kelly CJ, Sieracki ME, Thier AC, Hobson IC. 2003. A transient bloom of *Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae) in West Neck Bay, Long Island, New York. *Journal of Phycology* 39: 850-854.
- Olson, PD. 2008. Hox genes and the parasitic flatworms: New opportunities, challenges and lessons from the free-living. *Parasitology International* 57: 8-17.
- Page RDM. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43(1): 58-77.
- Page RDM, ed. 2003. *Tangled Trees: Phylogeny, cospeciation, and coevolution*. The University of Chicago Press.
- Page RDM, Charleston MA. 1998. Trees within trees - phylogeny and historical associations. *Trends in Ecology and Evolution* 13(9): 356-359.
- Pagel M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London B* 255: 37-45.
- Palenik B, Grimwood J, Aertsd A, Rouzé P, Salamov A, Putnam N, Dupont C, Jorgensen R, Derelle E, Rombauts S, Zhoud K, Otiillard R, Merchant SS, Podell S, Gaasterland T, Napoli C, Gendler K, Manuell A, Tai V, Vallon O, Piganeau G, Jancek S, Heijde M,

- Jabbari K, Bowler C, Lohr M, Robbens S, Werner G, Dubchak I, Pazour GJ, Ren Q, Paulsen I, Delwicheq C, Schmutz J, Rokhsar D, Van de Peer Y, Moreau H., Grigoriev IV. 2007. The tiny eukaryote *Ostreococcus* provides genomic insights into the paradox of plankton speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104(18): 7705-7710.
- Parenti P, Randall JE. 2000. An annotated checklist of the species of the labroid fish families Labridae and Scaridae. *Ichthyology Bulletin* 8: 1-97.
- Park, JK, Kim KH, Kang S, Kim W, Eom KS, Littlewood DT. 2007. A common origin of complex life cycles in parasitic flatworms:evidence from the complete mitochondrial genome of *Microcotyle sebastis* (Monogenea: Platyhelminthes). *BMC Evolutionary Biology* 7(1): 11.
- Paterson AM, Poulin R. 1999. Have chondracanthid copepods co-specified with their hosts? *Systematic Parasitology* 44: 79-85.
- Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S, Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614-2625.
- Piganeau G, Gardner M, Eyre-Walker A. 2004. A broad survey of recombination in animal mitochondria. *Molecular Biology and Evolution* 21: 2319-2325.
- Piganeau G, Desdevises Y, Derelle E, Moreau H. 2008. Picoeukaryotic sequences in the Sargasso sea metagenome. *Genome Biology* 9(1).
- Plaisance L, Huyse T, Littlewood DT, Bakke TA, Bachmann L. 2007. The complete mitochondrial DNA sequence of the monogenean *Gyrodactylus thymalli* (Platyhelminthes: Monogenea), a parasite of grayling (*Thymallus thymallus*). *Molecular and Biochememical Parasitology* 154 (2): 190-194.
- Pons J, Barraclough TG, Gomez-Zurita J, Cardoso A, Duran DP, Hazell S, Kamoun S, Sumlin WD, Vogler AP. 2006. Sequence based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55: 595-609.
- Poulin R. 1991. Group-living and the richness of the parasite fauna in Canadian freshwater fishes. *Oecologia* 86: 390-394.
- Poulin R. 1992. Determinants of host specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal for Parasitology* 22: 753-58.
- Poulin R. 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. 2^d Edition. Princeton University Press.
- Poulin R, Mouillot D 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new

- index of host specificity. *Parasitology* 126: 473-480.
- Poulin R, Mouillot D 2005. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology* 91: 511-514
- Ramirez L, Diniz-Filho JAF, Hawkins BA. 2008. Partitioning phylogenetic and adaptive components of the geographical body-size pattern of New World birds. *Global Ecology and Biogeography* 17: 100-110.
- Ricklefs RE, Fallon SM, Bermingham E. 2004. Evolutionary Relationships, Cospeciation, and Host Switching in Avian Malaria Parasites *Systematic Biology* 53(1): 111-119.
- Rodriguez F, Derelle E, Guillou L, Le Gall F, Vaultot D, Moreau H. 2005. Ecotypes diversity in the marine picoeukaryote *Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Environmental Microbiology* 7: 853-859.
- Rohde K. 1979. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *The American Naturalist* 114: 648-671.
- Rohde K. 1989. Simple ecological systems, simple solutions to complex problems? *Evolutionary Theory* 8: 305-350.
- Rohde K, Hobbs RP. 1986. Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers? In *Parasites lives: papers on parasites, their hosts and their associations to in honour of JFA Sprent* (Cremin M, Dobson C, Noorhouse E, eds), pp. 189-199. University of Queensland Press, St. Lucia.
- Rohde K, ed. 2005. *Marine Parasitology*. Csiro Publishing, Victoria, Australia.
- Ronquist F. 1995. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalised parsimony. *Cladistics* 11: 73-89.
- Sasal P, Desdevises Y, Morand S. 1998. Host-specificity and species diversity in fish parasites: phylogenetic conservatism? *Ecography* 21: 639-643.
- Sasal P, Trouvé S, Müller-Graf C, Morand S. 1999. Specificity and host predictability: a comparative analysis among monogenean parasites of fish. *Journal of Animal Ecology* 68: 437-444.
- Schroeder DC, Oke J, Malin G, Wilson WH. 2002. Coccolithovirus (Phycodnaviridae): characterisation of a new large dsDNA algal virus that infects *Emiliana huxleyi*. *Archive of Virology* 147: 1685-1698.
- Schroeder DC, Oke J, Hall M, Malin G, Wilson WH. 2003. Viral succession observed during an *Emiliana huxleyi* bloom. *Applied and Environmental Microbiology* 69:

2484-2490.

- Simková A, Desdevises Y, Gelnar M, Morand S. 2001. Morphometric correlates of host specificity in *Dactylogyrus* species (Monogenea) parasites of European Cyprinid fish. *Parasitology* 123: 169-177.
- Simkova A, Morand S, Jobet E, Gelnar M, Verneau O. 2004. Molecular phylogeny of congeneric monogenean parasites (*Dactylogyrus*): A case of intrahost speciation. *Evolution* 58: 1001-1018.
- Slapeta J, Lopez-Garcia P, Moreira D. 2006. Global dispersal and ancient cryptic species in the smallest marine eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution* 23: 23-29.
- Skerikova A, Hypsa V, Scholz T. 2001. Phylogenetic analysis of European species of *Proteocephalus* (Cestoda: Proteocephalidea): compatibility of molecular and morphological data, and parasite-host coevolution. *International Journal for Parasitology* 31: 1121-1128.
- Suttle CA. 2005. Viruses in the sea. *Nature* 437: 356-361.
- Suttle CA. 2007. Marine viruses--major players in the global ecosystem. *Nature Review Microbiology* 5: 801-812.
- Timms R, Read AF. 1999. What makes a specialist special? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 333-334.
- Verneau O, Bentz S, Sinnappah ND, du Preez L, Whittington I, Combes C. 2002. A view of early vertebrate evolution inferred from the phylogeny of polystome parasites (Monogenea: Polystomatidae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 535-543.
- Venter JC, Remington K, Heidelberg JF, Halpern AL, Rusch D, Eisen JA, Wu D, Paulsen I, Nelson KE, Nelson W, Fouts DE, Levy S, Knap AH, Lomas MW, Nealson K, White O, Peterson J, Hoffman J, Parsons R, Baden-Tillson H, Pfannkoch C, Rogers Y-H, Smith HO. 2004. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science* 304(5667): 66-74.
- Villarreal LP, DeFilippis VR, Gottlieb KA. 2000. Acute and persistent life strategies and their relationship to emerging diseases. *Virology* 272: 1-6.
- Viprey M, Guillou L, Ferréol M, Vaultot D. 2008. Wide genetic diversity of picoplanktonic green algae (Chloroplastida) in the Mediterranean Sea uncovered by a phylum-biased PCR approach. *Environmental Microbiology*: sous presse.

- Ward SA. 1992. Assessing functional explanations of host specificity. *The American Naturalist* 139: 883-891.
- Weinbauer MG, Rassoulzadegan F. 2004. Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environmental Microbiology* 6: 1-11.
- Westoby M, Leishmann MR, Lord JM. 1995. On misinterpreting the 'phylogenetic correction'. *Journal of Ecology* 83: 531-534.
- Wilson DS, Yoshimura J. 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist* 144: 692-707.
- Williamson SJ, Rusch DB, Yooseph S, Halpern AL, Heidelberg KB, Glass JI, Andrews-Pfannkoch C, Fadrosch D, Miller CS, Granger Sutton G, Frazier M, Venter JC. 2008. The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition: metagenomic characterization of viruses within aquatic microbial samples. *PLoS ONE* 3(1): e1456 doi:10.1371/journal.pone.0001456.
- Zhu F, Massana R, Not F, Marie D, Vaulot D. 2005. Mapping of picoeucaryotes in marine ecosystems with quantitative PCR of the 18S rRNA gene. *FEMS Microbiology Ecology* 52: 79-92.
- Zingone A, Natale F, Biffali E, Borra M, Forlani G, Sarno D. 2006. Diversity in morphology, infectivity, molecular characteristics and induced host resistance between two viruses infecting *Micromonas pusilla*. *Aquatic Microbial Ecology* 45: 1-14.