

# Histoires Evolutives de Rongeurs Holarctiques :

**FNRS**  
**CBGP**

Approche micro- & macroévolutive



**Julie Pisano**



**Thèse présentée en vue de l'obtention du diplôme de Docteur en Sciences**

## **Soutenu devant le jury composé**

Dr. Jean-Pierre Thomé

Dr. Denis Baurain

Dr. Johan Michaux

Dr. Gauthier Dobigny

Dr. Olivier Hardy

Dr. Patrick Mardulyn

Dr. Claire Remacle

Dr. Alain Vanderpoorten

Président

Secrétaire

Promoteur

Examineur

Examineur

Examineur

Examinatrice

Examineur

# INTRODUCTION

Extinction rapide des espèces (100 à 1.000 fois plus rapidement qu'en situation naturelle)

## La Biodiversité

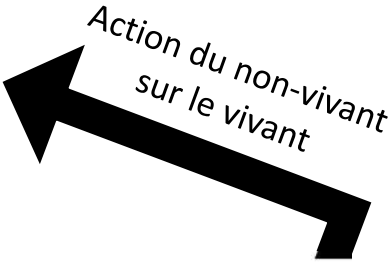
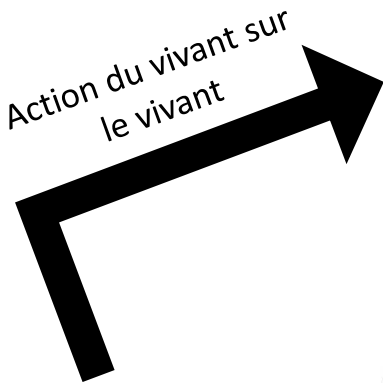
## Moteurs de diversité

## Modèles biologiques

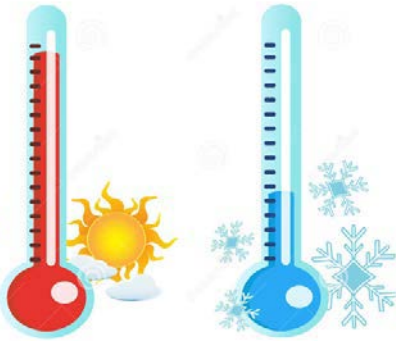


Changements climatiques  
Pollution

Déforestation



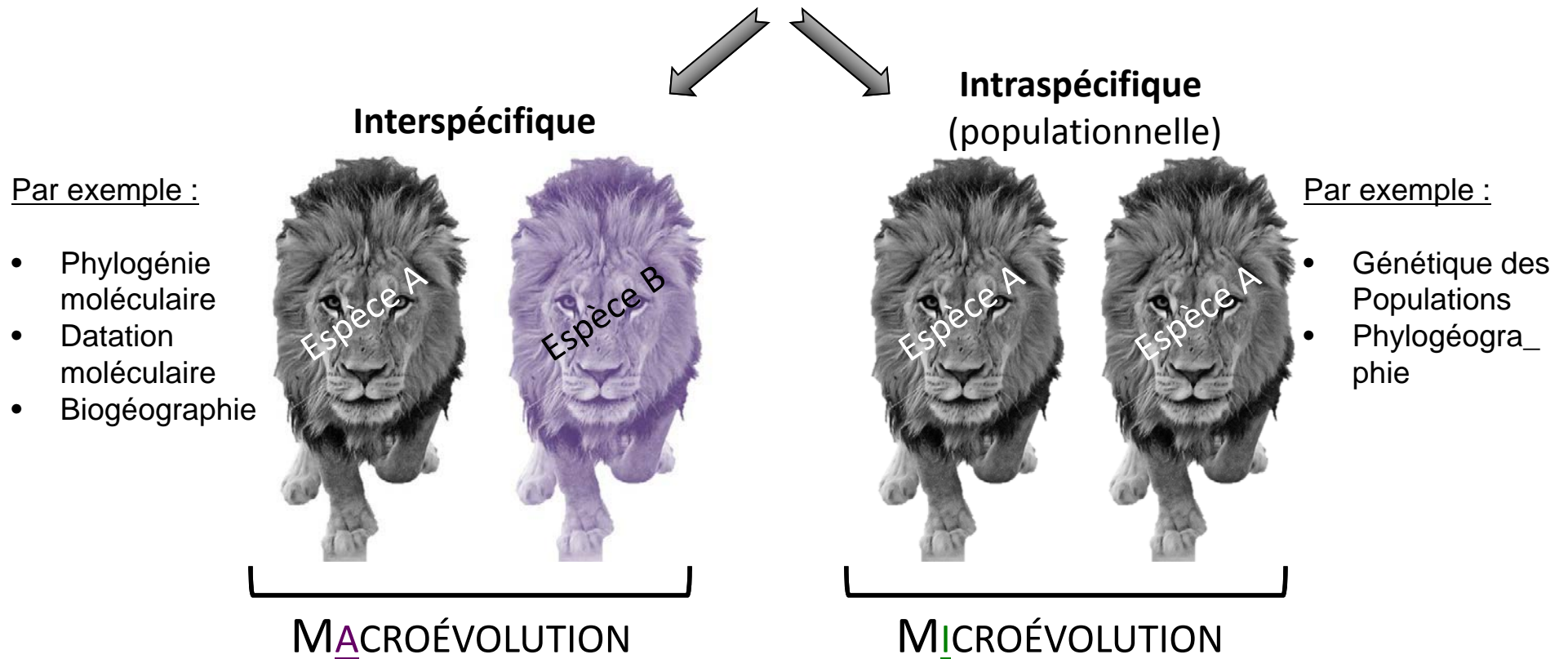
**FACTEURS BIOTIQUES**



**FACTEURS ABIOTIQUES**

# Macro- ou Microévolution?

Etude de l'évolution de la biodiversité à l'échelle...



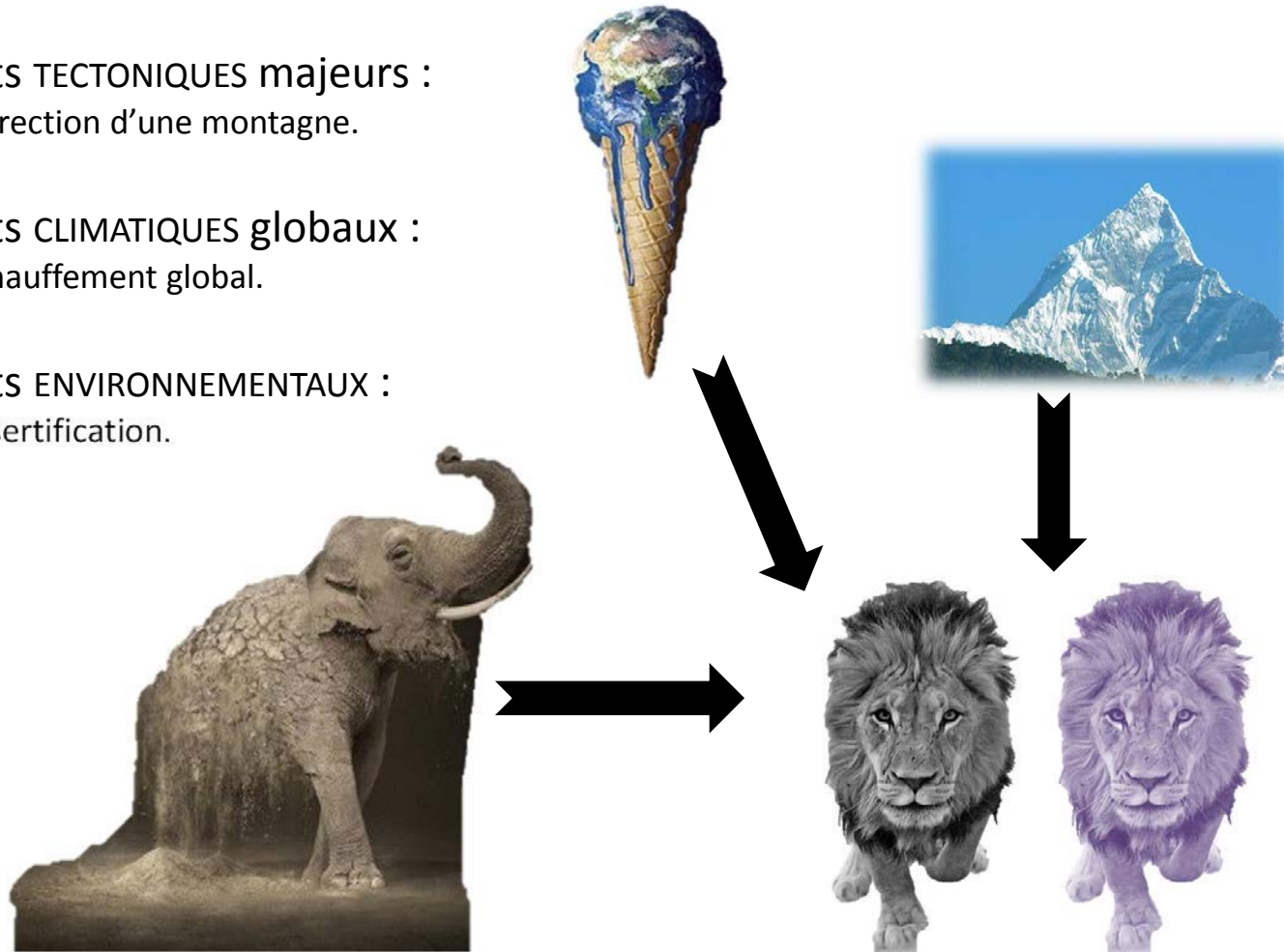
Sur base d'une **APPROCHE MOLÉCULAIRE**, plusieurs **DISCIPLINES** peuvent être utilisées pour mieux comprendre l'évolution de la biodiversité...



## Les moteurs de diversité à l'échelle... **MACROÉVOLUTIVE**

La diversité des espèces peut notamment évoluer en réponse aux grands bouleversements abiotiques que la Terre a connu :

1. Changements **TECTONIQUES** majeurs :
  - E.g. la surrection d'une montagne.
2. Changements **CLIMATIQUES** globaux :
  - E.g. le réchauffement global.
3. Changements **ENVIRONNEMENTAUX** :
  - E.g. la désertification.



# Les moteurs de diversité à l'échelle... MICROÉVOLUTIVE

La diversité génique peut évoluer en réponse à différentes forces évolutives :

## 1. La Mutation :

- Changement ponctuel du matériel génétique (insertion, délétion, substitution).



## 2. La Dérive Génétique :

### Sur base d'une **APPROCHE MOLÉCULAIRE** :

- Identifier des moteurs de diversité à l'échelle macro- & microévolutive
- Mieux comprendre pourquoi les espèces/populations sont réparties comme elles le sont aujourd'hui

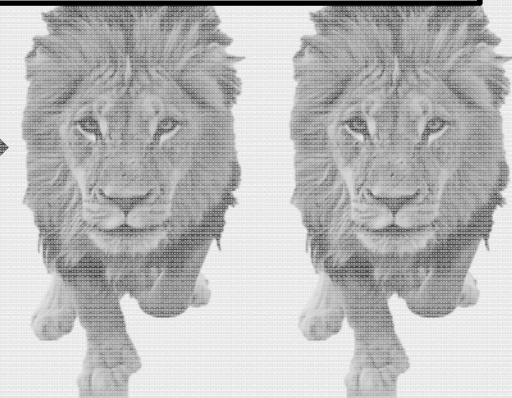
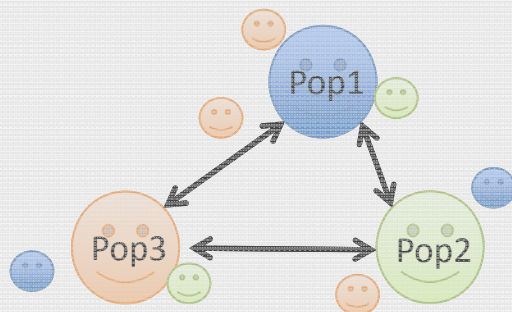
3. L

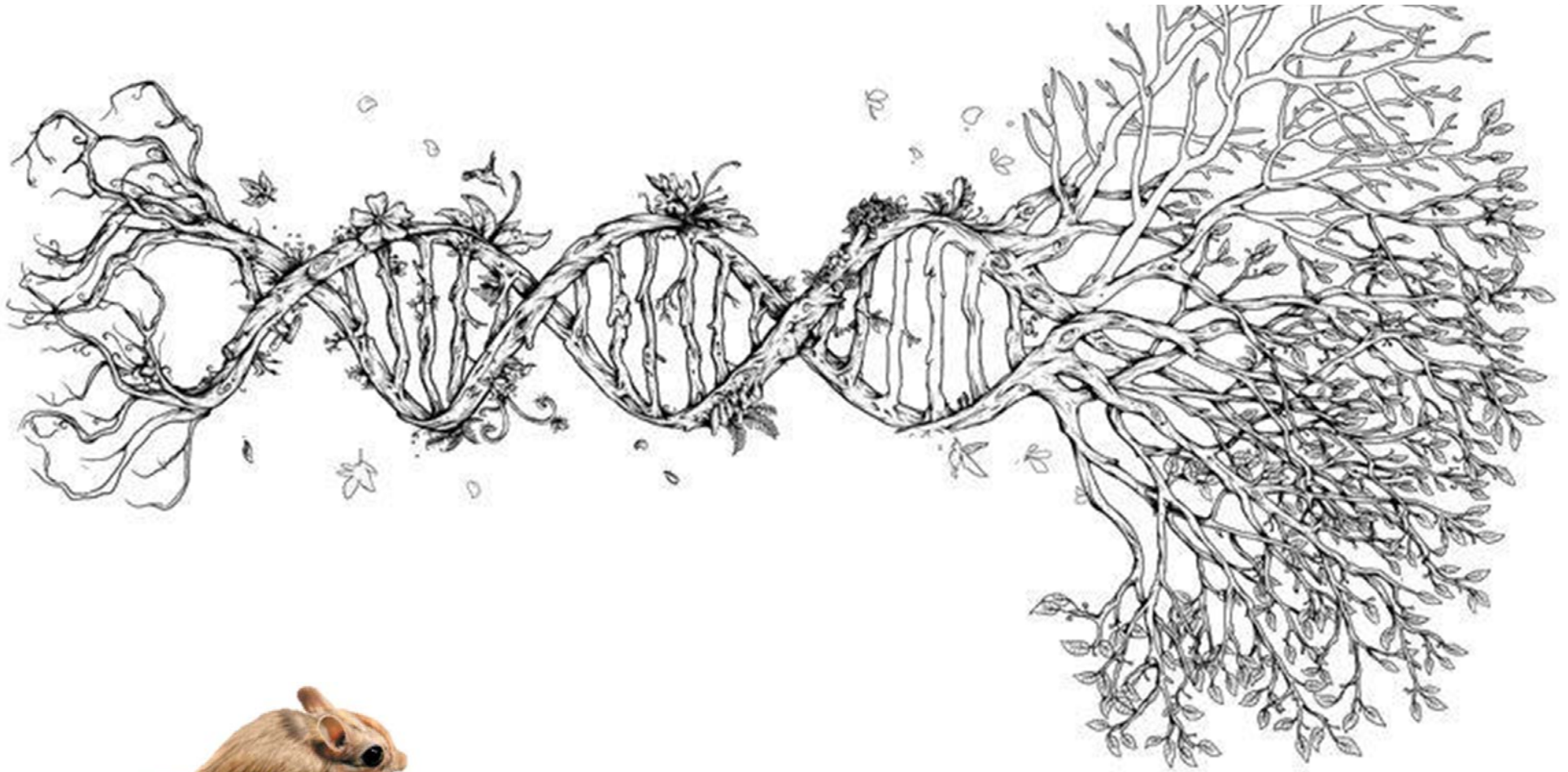
➔ En prenant comme **MODÈLES BIOLOGIQUES**, deux groupes de Rongeurs:

4. S

1. Les **Dipodoidea** – Macroévolution
2. Le campagnol roussâtre, ***Myodes glareolus*** - Microévolution

phénotypes ou des génotypes.



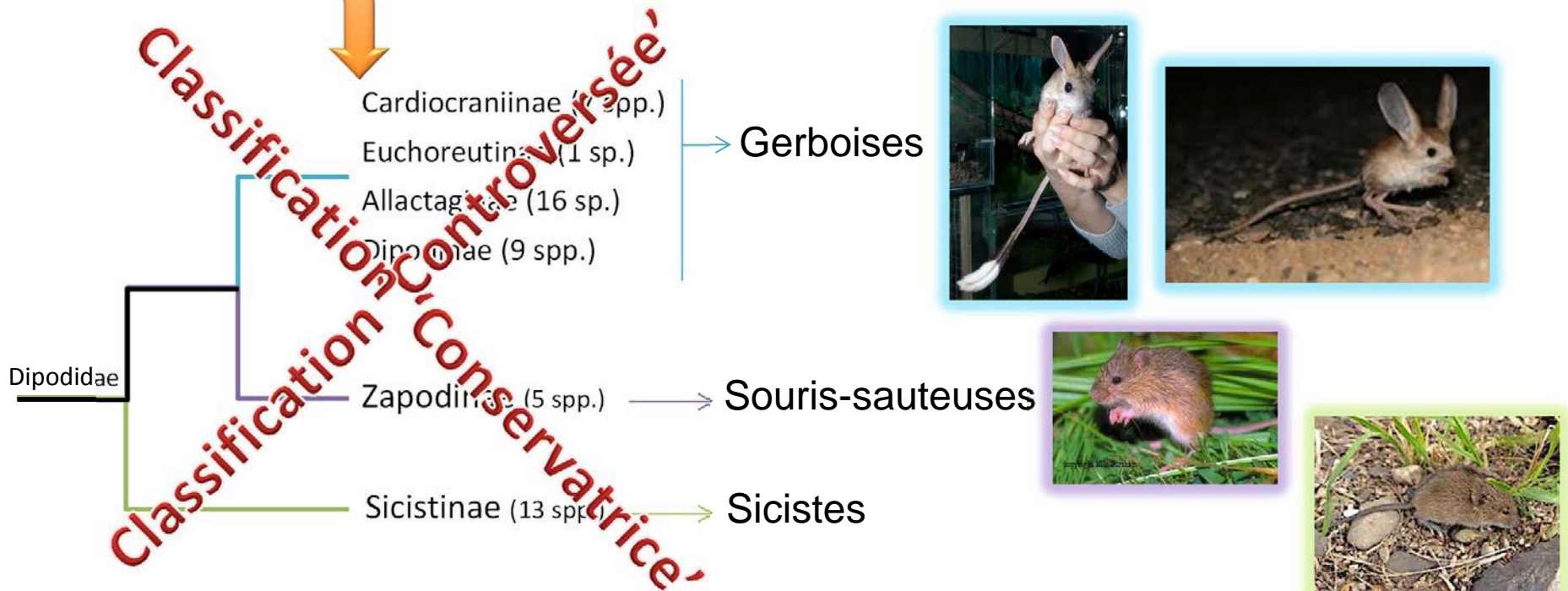
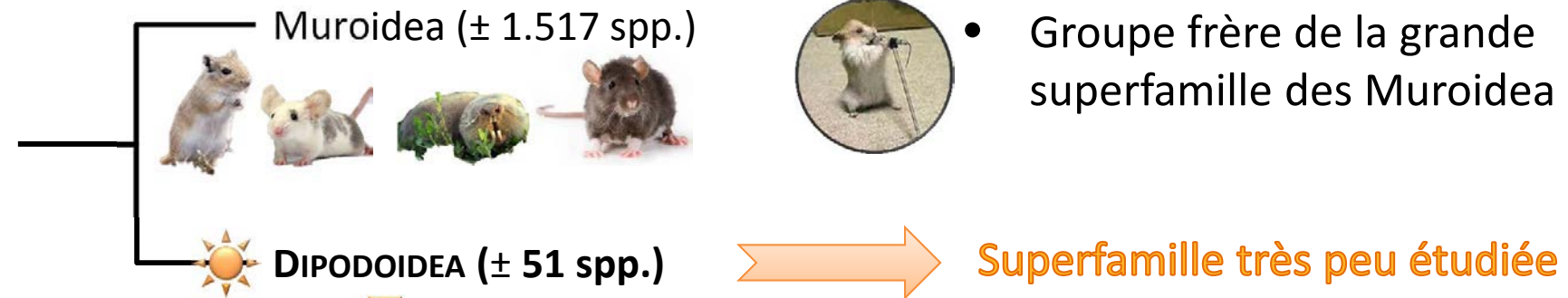


# **ÉTUDES MACROÉVOLUTIVES**



# INTRODUCTION

## Les DIPODOIDEA pour étudier l'évolution de la biodiversité à l'échelle **macroévolutive**



## INTRODUCTION

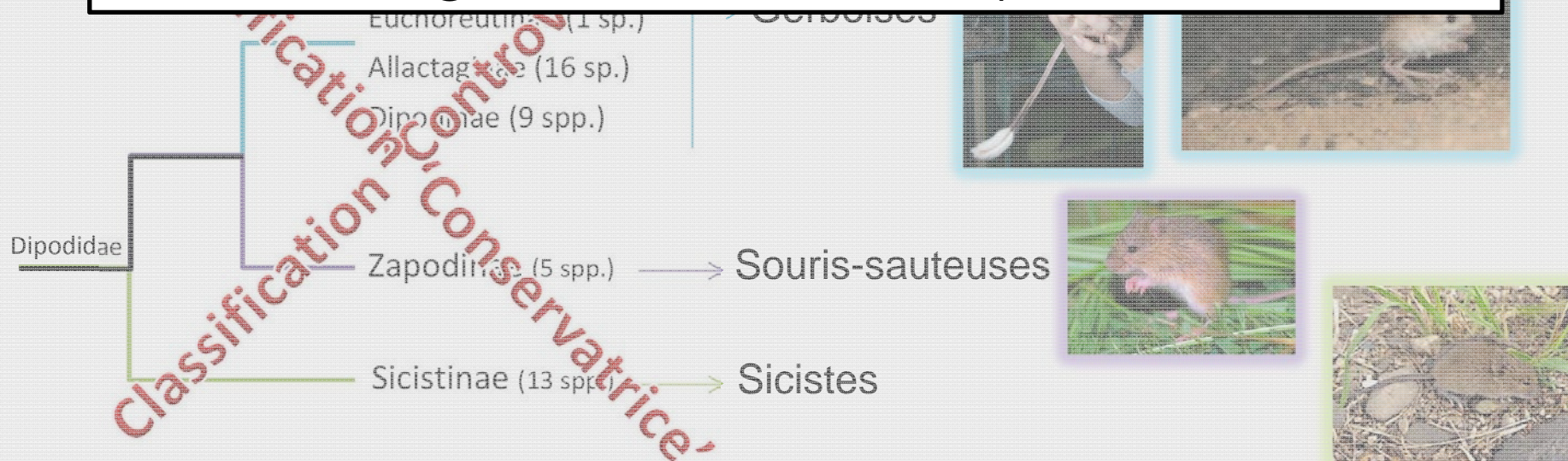
# Les DIPODOIDEA pour étudier l'évolution de la biodiversité à l'échelle macroévolutive

Controverses à propos de la systématique et la taxonomie des Dipodoidea:

- Variantes en fonction des auteurs et des traits morphologiques étudiés (e.g. le nombre de familles, le groupe basal)
- Aucune phylogénie moléculaire des Dipodoidea

### - 1<sup>er</sup> OBJECTIF -

- ① Reconstruire la phylogénie moléculaire la plus complète des Dipodoidea
- ② Comparer phylogénies moléculaire et morphologique
- ③ Réviser la taxonomie des Dipodoidea





## INTRODUCTION

# Dipodoidea, une superfamille répartie sur l'Holarctique :

Les Dipodoidea sont

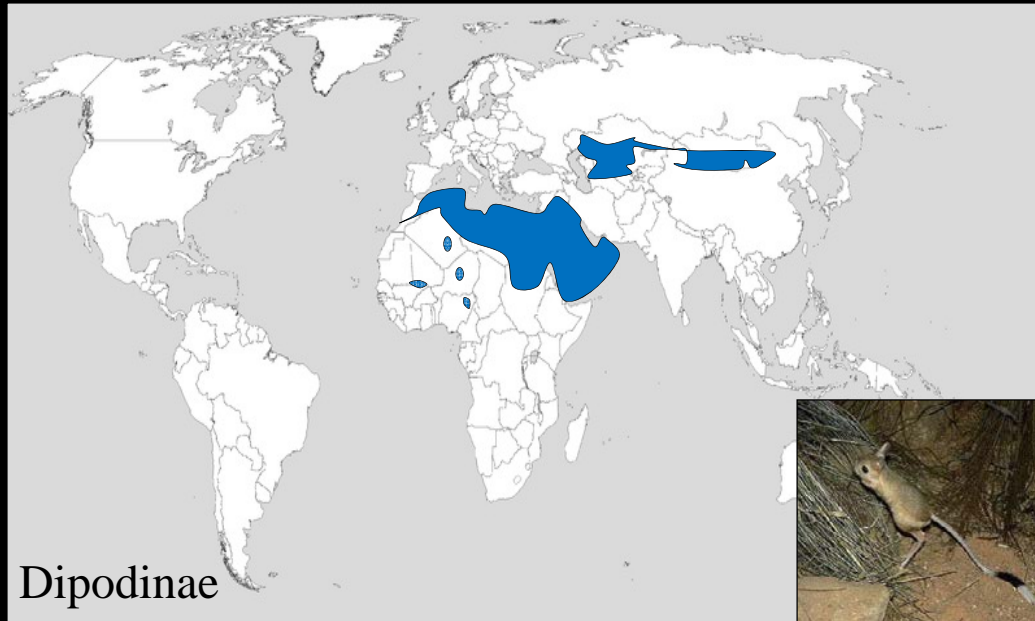
biogéographiquement

e.g. Plusieurs espèces

de divers scénarios

de répartition disjoints.

(Dipodinae et Dipodinae)

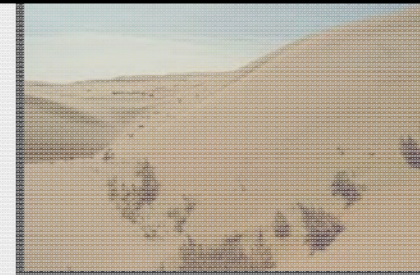


- Reconstruire l'histoire

permettant ainsi de

② Quels scénarios

Dipodoidea ?



# Phylogénie moléculaire des Dipodoidea

- **Pisano et al. 2015** -

## Echantillonnage :

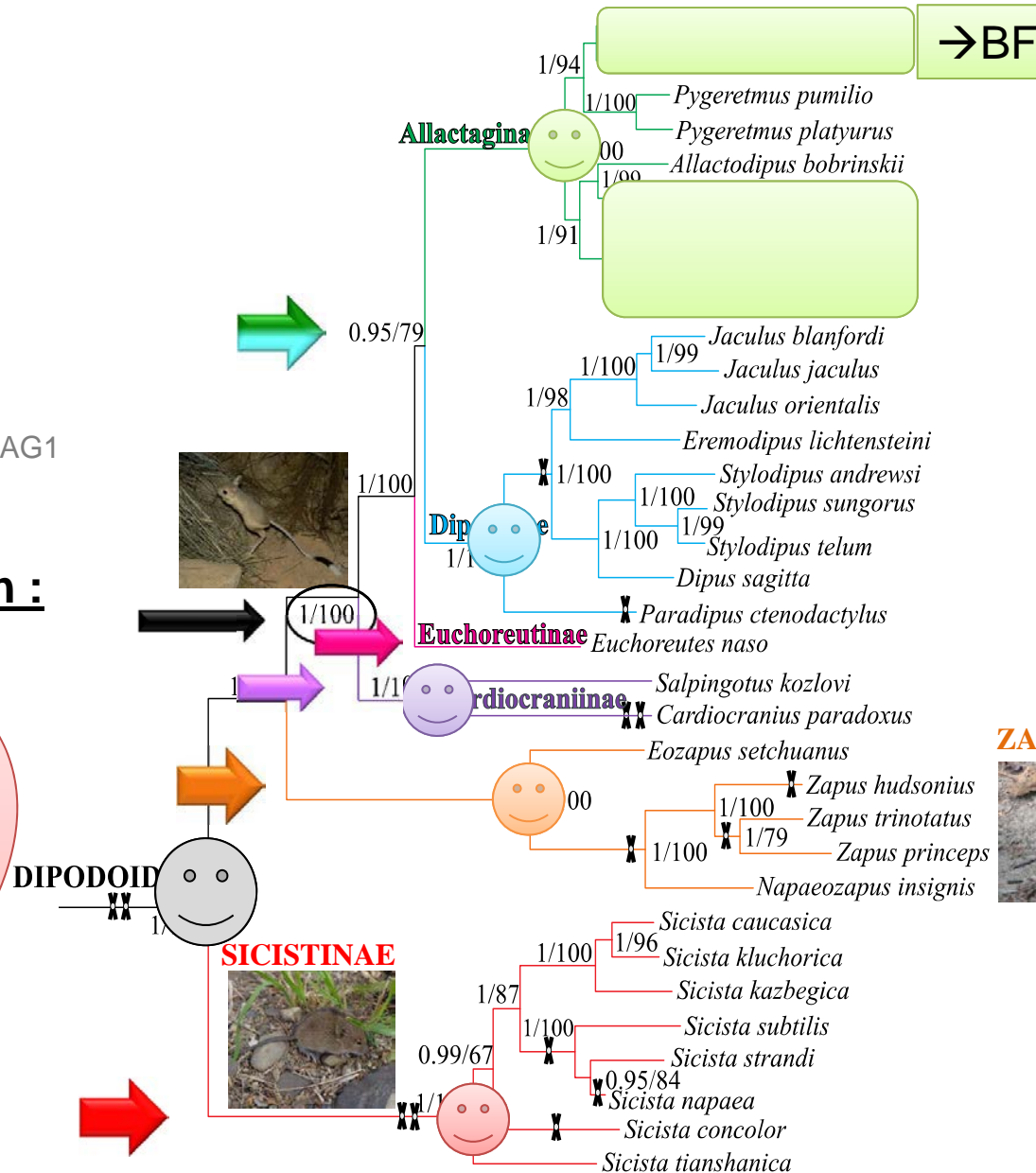
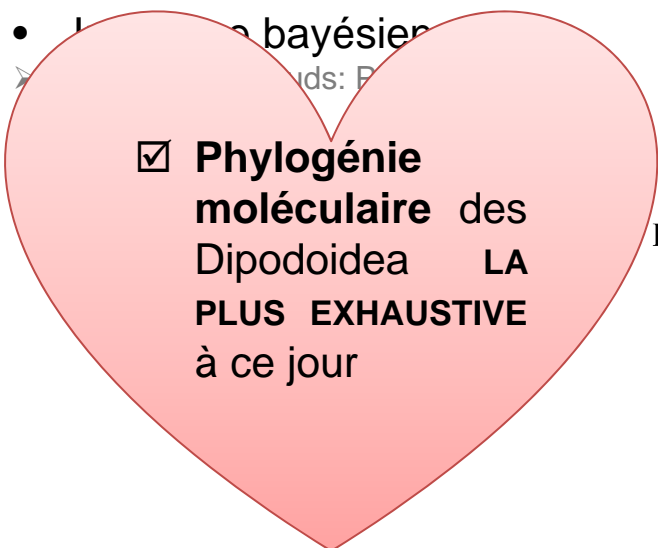
- 34 des 51 espèces
- 15 des 16 genres

## Marqueurs moléculaires :

- Mitochondrial = *cyt b*
- Nucléaires = BRCA1, GHR, IRBP, RAG1
- Jeu de données concaténées

## Méthodes de reconstruction :

- Maximum de vraisemblance
- Méthode bayésienne
- Méthodes: F



ZAPODINAE



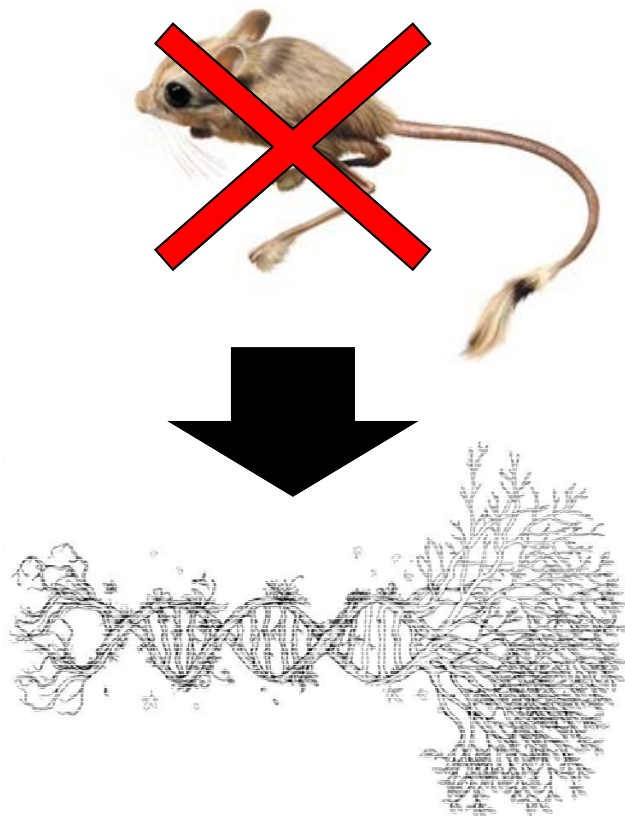
## Phylogénies moléc. VS morpho.

- Lebedev *et al.* 2013 -

## • Discordance des phylogénies morphologiques et moléculaires

→ **CAUSE** : HOMOPLASIE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

- états de caractères semblables chez des espèces non directement apparentées

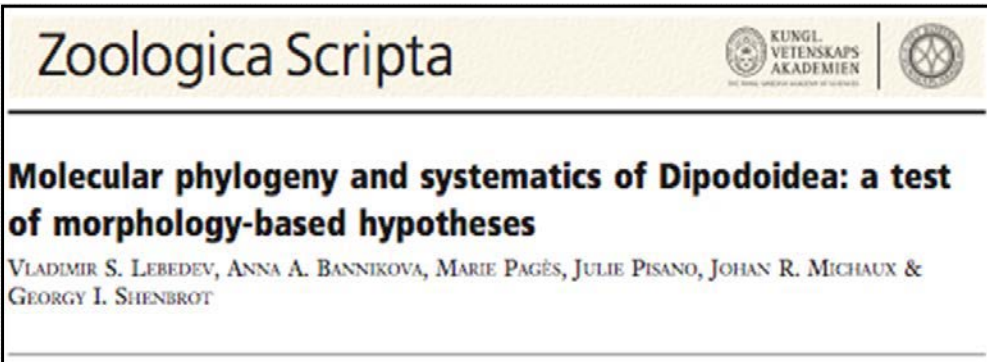


☑ Importance d'utiliser des **MARQUEURS MOLÉCULAIRES** pour étudier les relations de parenté au sein des Dipodoidea

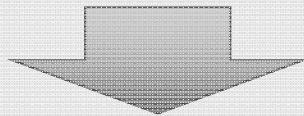


# Nouvelle taxonomie des Dipodoidea

➤ Respecte la phylogénie moléculaire – Lebedev *et al.* 2013 –



Cardiocraniinae – *Cardiocranius*/  
*Salpingotus*/*Salpingotulus*  
Euchoreutinae – *Euchoreutes*  
Dipodinae – *Paradipus*/*Jaculus*/*Dipus*/  
*Stylodipus*/*Eremodipus*  
Allactaginae – *Allactodipus*/*Allactaga*/  
*Pygeretmus*



1 SUPERFAMILLE  
1 FAMILLE  
6 Sous-familles - 16 Genres

## APRÈS...

- Lebedev *et al.* 2013 -

DIPODOIDEA

⊘ SMINTHIDAE – *Sicista*

OK ZAPODIDAE – *Eozapus*/*Napaeozapus*/*Zapus*

DIPODIDAE

⊘ Cardiocraniinae – *Cardiocranius*/  
*Salpingotus*/~~*Salpingotulus*~~

Euchoreutinae – *Euchoreutes*

OK Dipodinae – *Paradipus*/*Jaculus*/*Dipus*/  
*Stylodipus*/*Eremodipus*

⊘ Allactaginae – *Allactodipus*/*Allactaga*/  
*Pygeretmus*/*Orientalactaga*/  
*Scarturus*/*Paralactaga*/  
*Microallactaga*

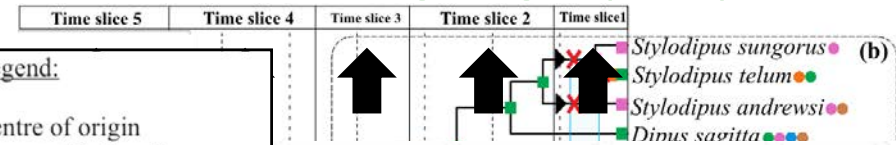


1 SUPERFAMILLE  
3 FAMILLES  
4 Sous-familles - 19 Genres

☑ Nouvelle taxonomie

• Reconstruction biogéographique (Lagrange & DEC) :

1. Modèle biogéographique :

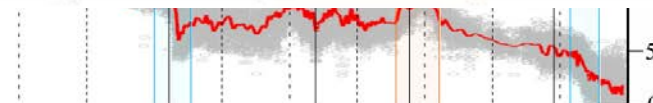


Classification proposed in Mammal Species of the World	Legend:					F Persian plateau, Anatolian region and caucasus, iranian plateau	G Himalaya + Tibetan plateau	H Gobi desert, Talkimakan desert	I North Africa + Arabia
	A Neartic	B West Palearctic	C Siberia	D Central Asia*	E Mt, Mongolian steppe, Yablonoi Mt				
<i>Jaculus blanfordi</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Jaculus jaculus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Time Slice 2: 5,3 to 16 Ma (middle Miocene)

	A	B	C	D	E	F	G	H
A	-							
B	0,3	-						
C	0,5	1	-					
D	0,3	0,7	1	-				
E	0,3	0,3	0,7	0,7	-			
F	0	0,5	0,3	0,7	0,3	-		
G	0	0,3	0,3	0,5	0,3	0,5	-	
H	0,1	0,3	0,3	1	1	0,3	0,5	-
I	0	0,5	0,1	0,3	0,1	0,7	0,1	0

TS4: 23-34 Ma = Oligocène  
 TS5: 34-56 Ma = Eocène



# DIPODOIDEA

## Phylogénie

## Taxonomie

## Biogéographie

# Origine des Dipodoidea

Eocène moyen (≈ 40.62 Ma):

**RADIATION DES DIPODOIDEA MODERNES** en Asie

Centrale et Himalaya Plateau Tibétain (Aire 'DG')

✓ Congruence avec le registre fossile

*Heosminthus* & *Sinosminthus* = Eocène moyen

→ Plus ancien fossile découvert sur le continent asiatique

✓ Congruence avec les changements abiotiques:

40 Ma: Collision des plaques indiennes et eurasiennes

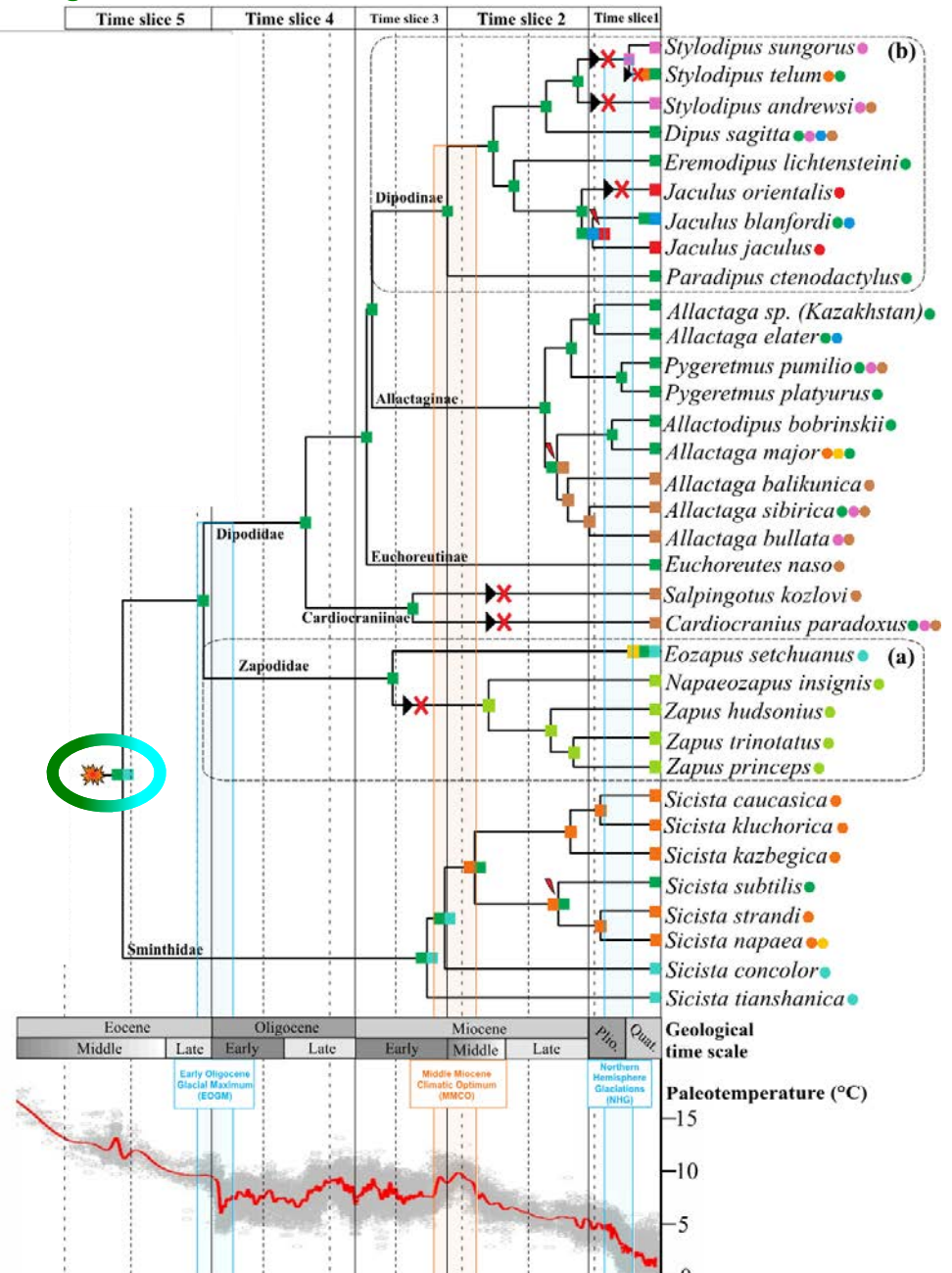


Début de surrection de l'Himalaya

(Connu pour avoir favorisé la

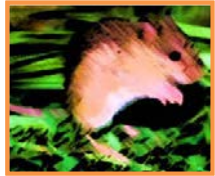
diversification de plusieurs clades de vertébré)

→ favorisé la radiation des Dipodoidea modernes

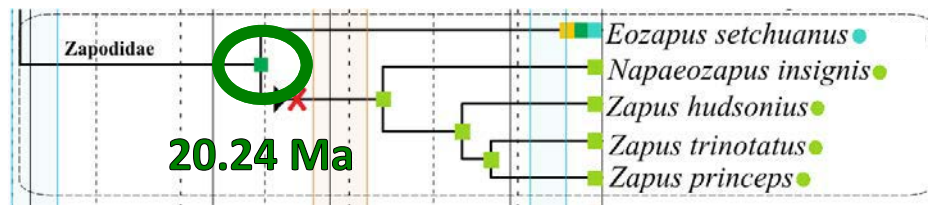




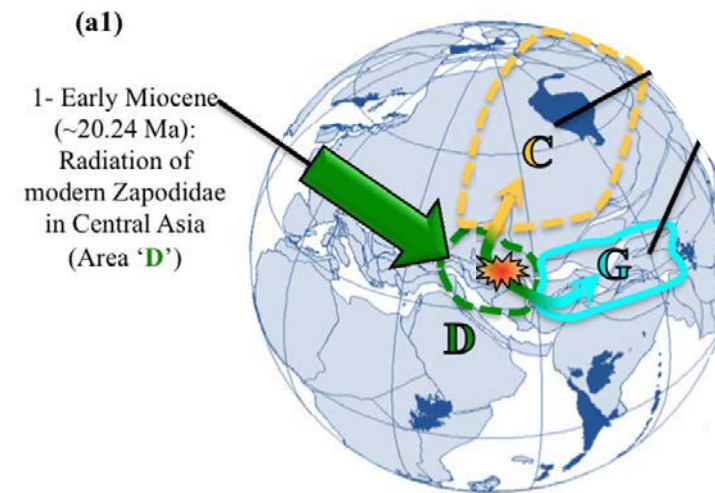
# Histoire évolutive biogéographique des ZAPODIDAE



**RADIATION DES ZAPODIDAE** en **Asie Centrale** pendant le Miocène inférieur



(a) Biogeographical history of Zapodidae



↑ en altitude de l'Himalaya & Plateau Tibétain



Aridification de l'Asie Centrale



Diversification des Zapodidae



# Histoire évolutive biogéographique des ZAPODIDAE : COLONISATION DE L'AMÉRIQUE DU NORD

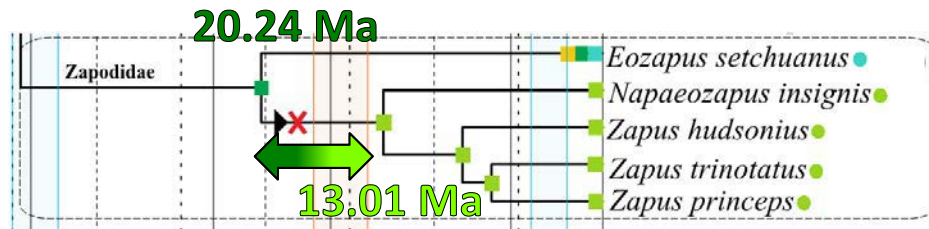
Entre le Miocène inférieur et moyen :  
**Colonisation de l'Amérique du Nord**  
depuis **l'Asie Centrale** par l'ancêtre  
commun de *Zapus* et *Napaeozapus*



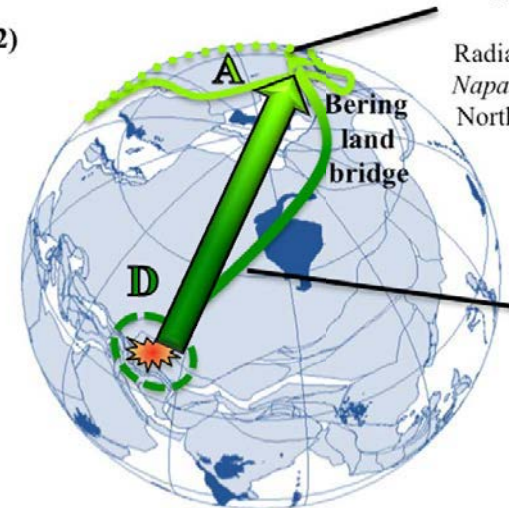
Entre ± 14 et 3.5 Ma :  
**Pont de Béring**  
recouvert par une  
forêt boréale de  
conifère



Colonisation de la  
Néarctique a eu lieu  
au **Miocène moyen**



(a2)



2- Middle Miocene  
(~13.01 Ma):  
Radiation of the MRCA of  
*Napaeozapus* and *Zapus* in  
North America (Area 'A')

1- Early/middle  
Eocene:  
Colonisation of North  
America (Area 'A')  
from Central Asia  
(Area 'D') by  
ancestors of  
*Napaeozapus* and  
*Zapus*

✓ **Congruent avec le registre fossile :**  
*Megasminthus*, Miocène moyen, Amérique du Nord  
→ Plus vieux fossile connu des Zapodidae



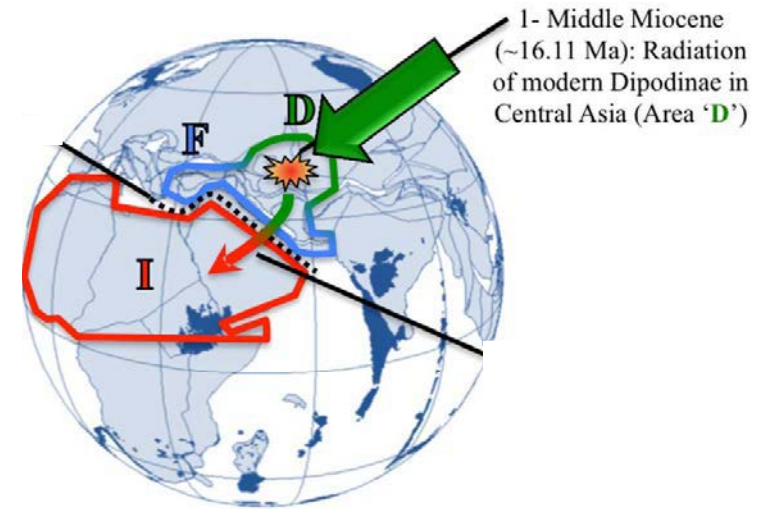
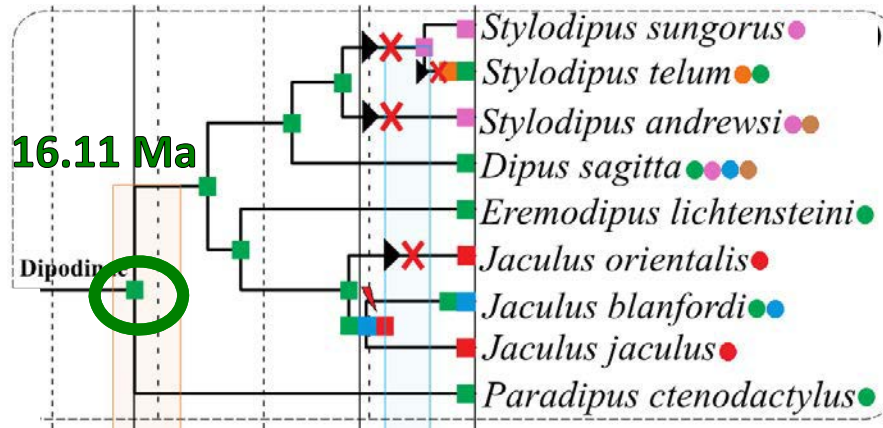


# Histoire évolutive biogéographique des DIPODINAE



**RADIATION DES DIPODINAE en Asie Centrale**  
lors de la transition Miocène inférieur - Miocène moyen

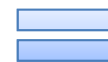
(b) Biogeographical history of Dipodinae



Phase d'orogénèse  
la plus importante  
de l'Himalaya



Optimum climatique du  
Miocène moyen :  
Période de réchauffement  
importante



Changements des conditions  
climatiques et  
environnementales en Asie  
Centrale

Perturbations GÉOLOGIQUES + CLIMATIQUES + ENVIRONNEMENTALES → Diversification des Dipodinae



# Histoire évolutive biogéographique des DIPODINAE : COLONISATION DE L'AFRIQUE PAR JACULUS



DIVERSIFICATION DU GENRE *JACULUS* en **Asie Centrale**



(b1)

*Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)* (2015) **42**, 856–870

ORIGINAL  
ARTICLE

## Out of Himalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biogeographical history of Dipodoidea (Rodentia)

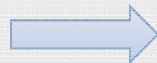
Julie Pisano<sup>1,2\*</sup>, Fabien L. Condamine<sup>3</sup>, Vladimir Lebedev<sup>4</sup>, Anna Bannikova<sup>5</sup>, Jean-Pierre Quéré<sup>2</sup>, Gregory I. Shenbrot<sup>6</sup>, Marie Pagès<sup>1,2†</sup> and Johan R. Michaux<sup>1†</sup>

*talis*

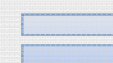
e (~5.97 Ma):  
North Africa  
ancestors of *J.*  
*talis*

5.97 M  
5.15

Au Miocène supérieur, 'Crise de salinité messinienne' :  
Assèchement de la mer méditerranée



Facilité les échanges faunistiques entre l'Afrique et les régions adjacentes



*Jaculus* part à la colonisation de l'Afrique

✓ **Congruent avec le registre fossile :**  
e.g. colonisation de l'Afrique par *Mus* vers 6.6 – 4 Ma

# CONCLUSION – Approche macroévolutive

## ✓ Objectifs 1 - Phylogénie Moléculaire, Systématique & Taxonomie

- ① PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE LA PLUS EXHAUSTIVE (34/51 spp.)
- ② Cause des controverses taxonomiques issues du siècle dernier
  - HOMOPLASIE des traits de caractères morpho.
    - Importance des MARQUEURS MOLÉCULAIRES → phylogénie des Dipodoidea
- ③ Révision de la taxonomie

## ✓ Objectifs 2 - Biogéographie

- ① HISTOIRE ÉVOLUTIVE BIOGÉOGRAPHIQUE → soutenue par : le registre fossile & les grands bouleversements abiotiques survenus en Asie
  - Scénarios détaillés pour les Zapodidae et Dipodinae
- ② MOTEURS DE DIVERSITÉ: Perturbations géologiques, climatiques et environnementales liées à la surrection de l'Himalaya et du Plateau Tibétain



# PERSPECTIVES – Approche macroévolutive

- ? Pourquoi la biodiversité n'est pas répartie de façon homogène à travers les groupes taxonomiques ?
- ? Pourquoi certains clades contemporains présentent une richesse spécifique incroyable alors que d'autres sont pauvres en espèce ?

## MYOMORPHA



### MUROIDEA

± 1517 spp.

### DIPODOIDEA

2% ± 51 spp.



## Tests de Diversification

### 0. Hypothèse « Spéciation en fonction du temps »

- X Groupe-frère → même temps de diversification (et même ancêtre commun)

### 1. Hypothèse « Diversité-dépendance »

- Capacité d'accueil limitée / Ressources limitées / Compétition

(e.g. Canidae VS Felidae)

### 1. Hypothèse « Hotspots de diversification »

- Taux de spéciation plus élevés / Taux d'extinction plus faibles (latitudinal)

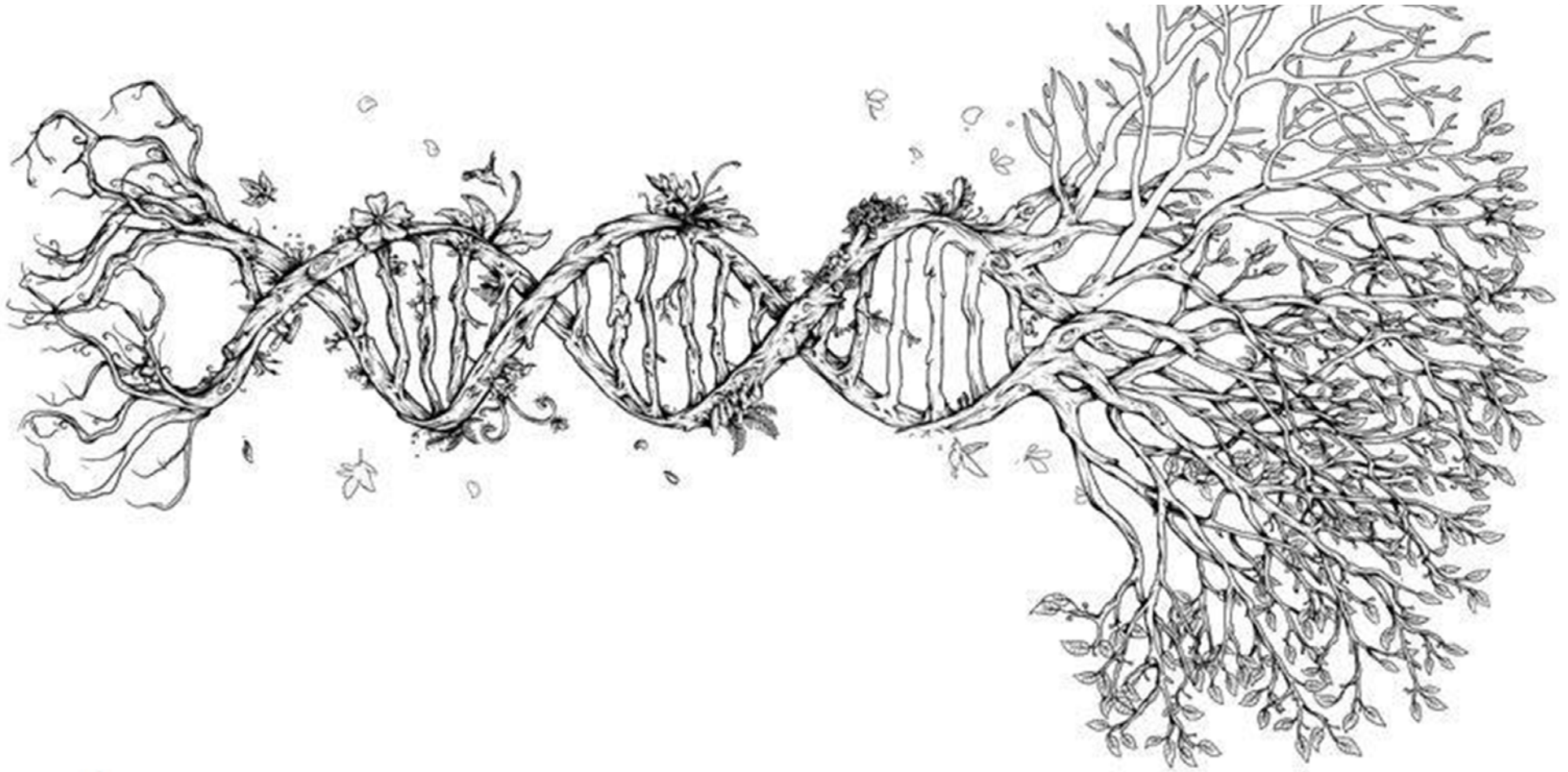
(e.g. Gradient

### 2. Hypothèse « Extinction massive »

- Evènements d'extinction important qui ont réduit la richesse spécifique de façon drastique

(e.g. Extinction massive des Cétacés)

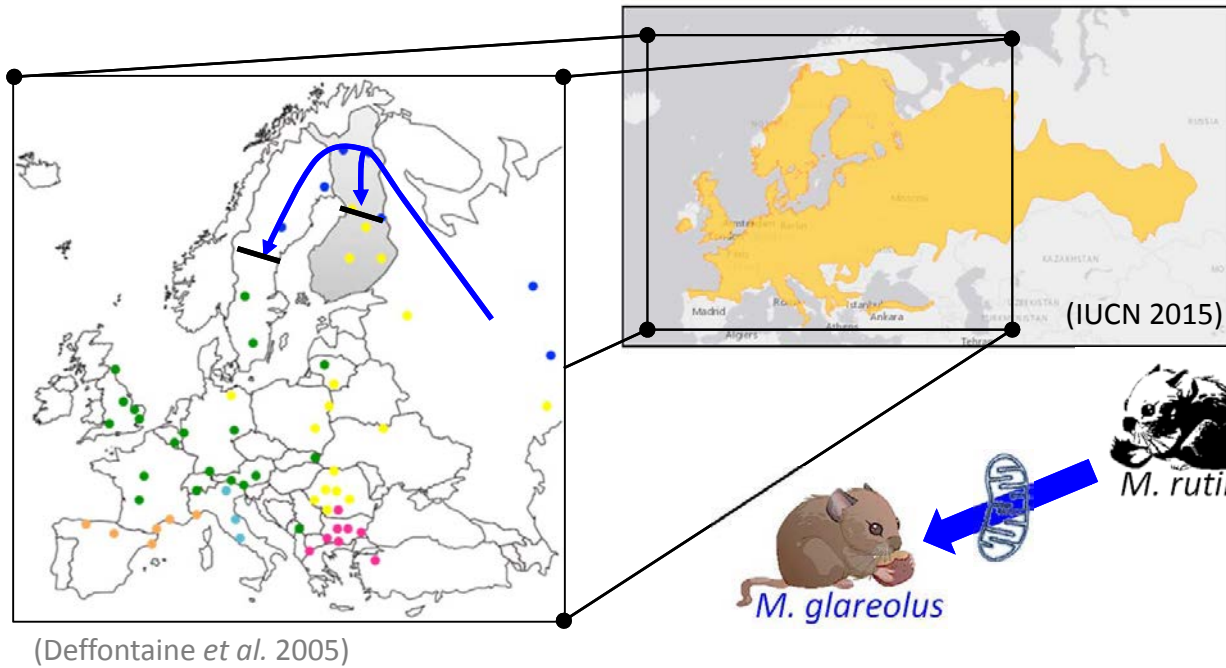




# **ETUDE MICROÉVOLUTIVE**

## INTRODUCTION

# Le CAMPAGNOL ROUSSÂTRE pour étudier l'évolution de la biodiversité à l'échelle **microévolutive**



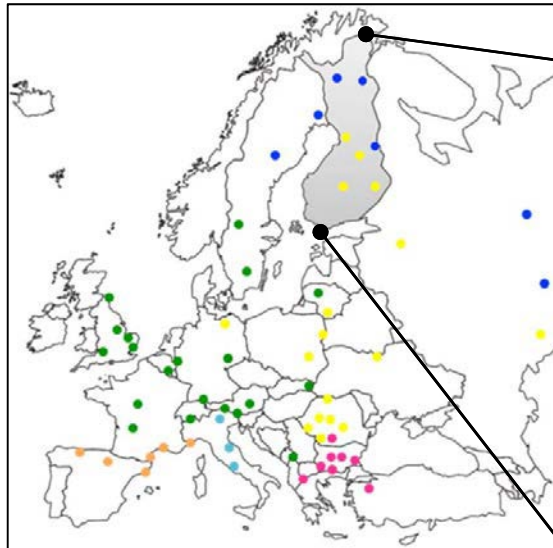
*M. rutilus*

*M. glareolus*



## INTRODUCTION

# Le CAMPAGNOL ROUSSÂTRE pour étudier l'évolution de la biodiversité à l'échelle **microévolutive**

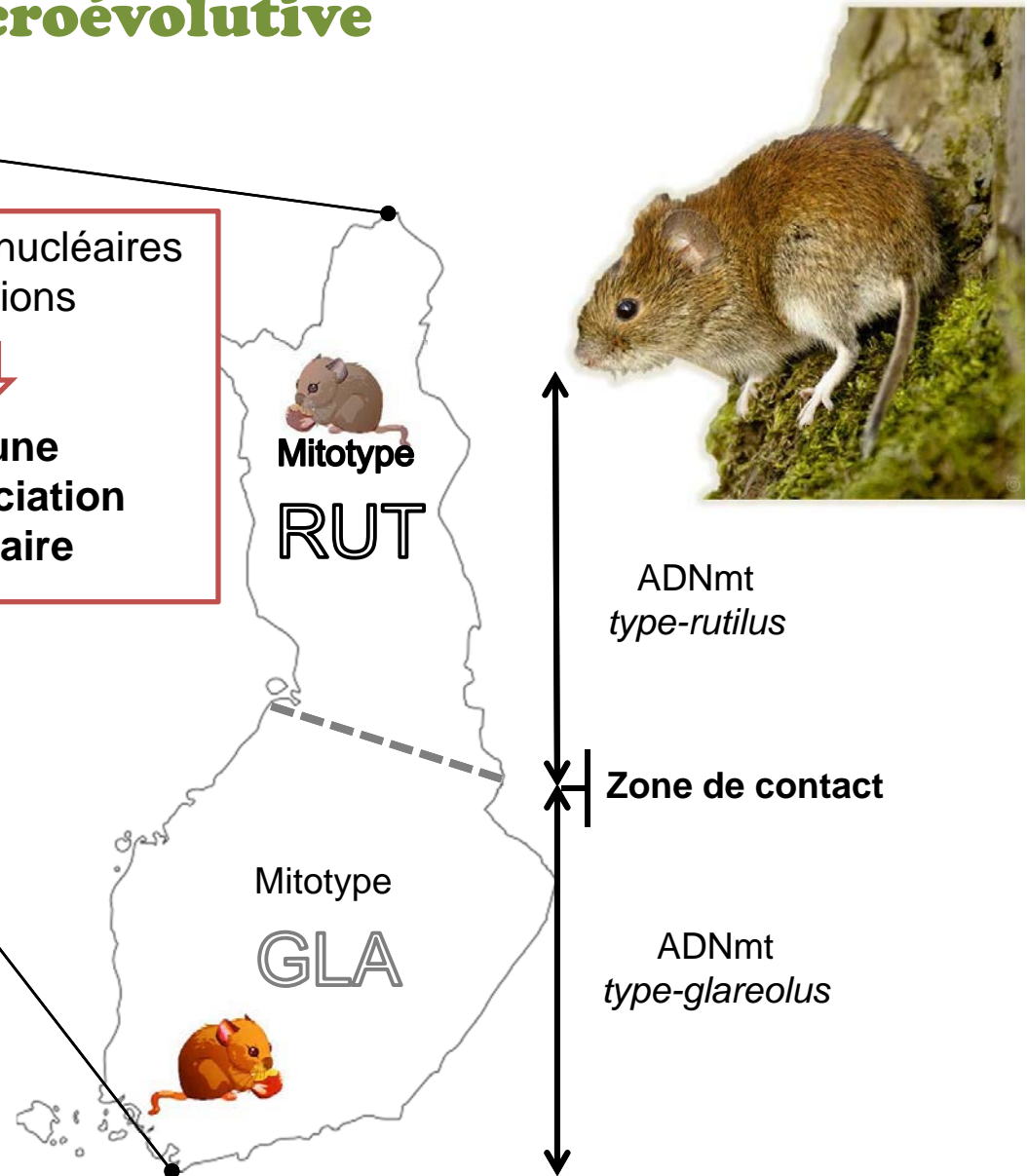


- 6 Gènes nucléaires
- 6 Populations



Aucune  
différenciation  
nucléaire

**Zone de contact  
finlandaise entre  
deux lignées  
mitochondriales du  
campagnol roussâtre**





## INTRODUCTION

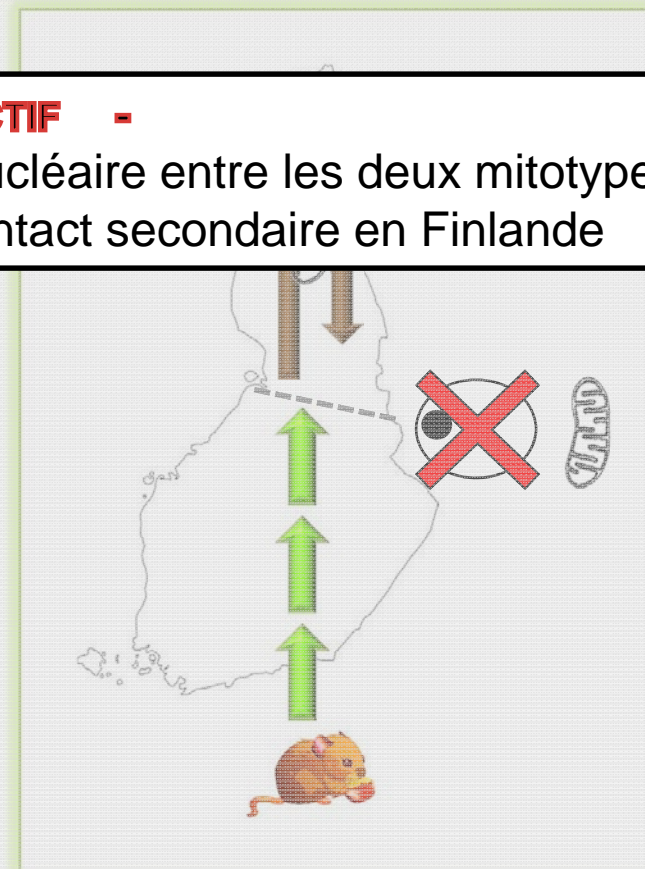
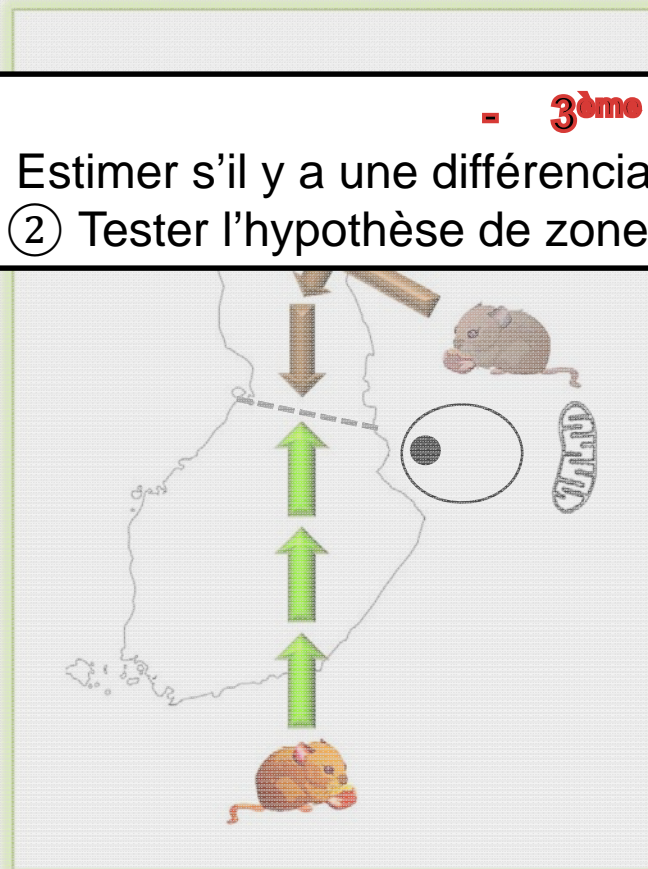
- **Microsatellites**
- **Améliorer l'échantillonnage**

**BUT :** Tester si les populations étaient géographiquement structurées en :

- 2 groupes génétiquement différenciés → Hypothèse HA
- Pas de différenciation génétique → Hypothèse HB

### - 3<sup>ème</sup> OBJECTIF -

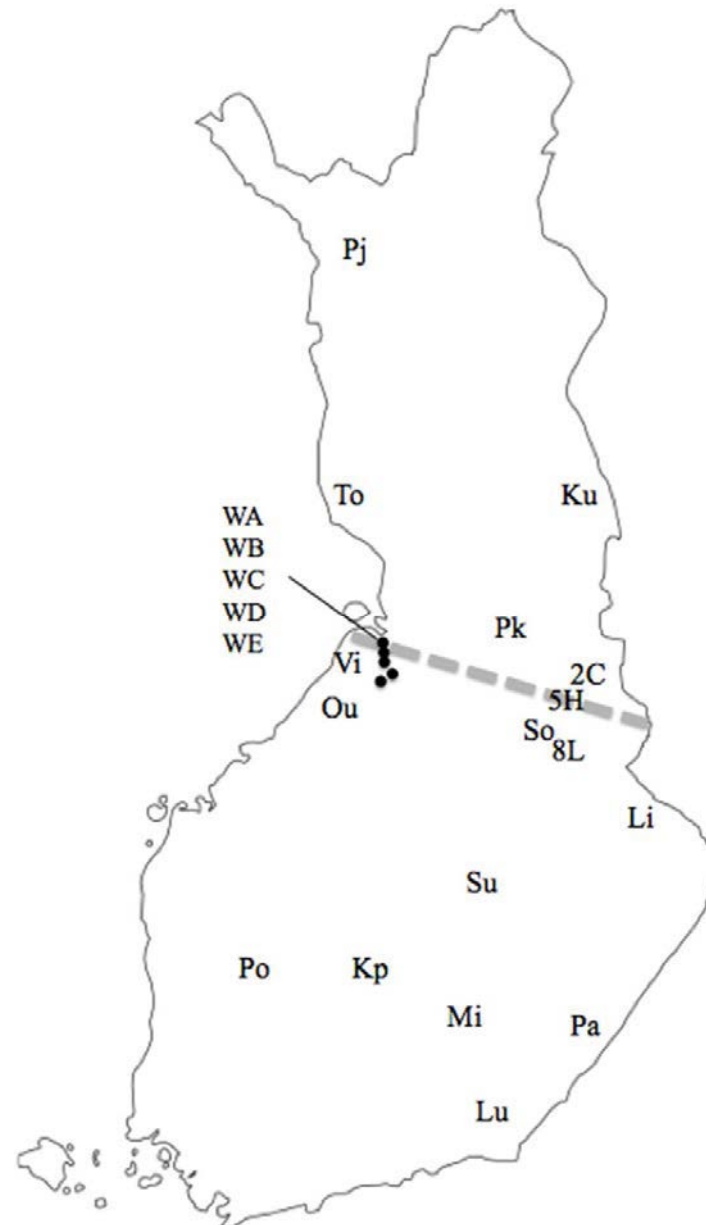
- ① Estimer s'il y a une différenciation nucléaire entre les deux mitotypes
- ② Tester l'hypothèse de zone de contact secondaire en Finlande



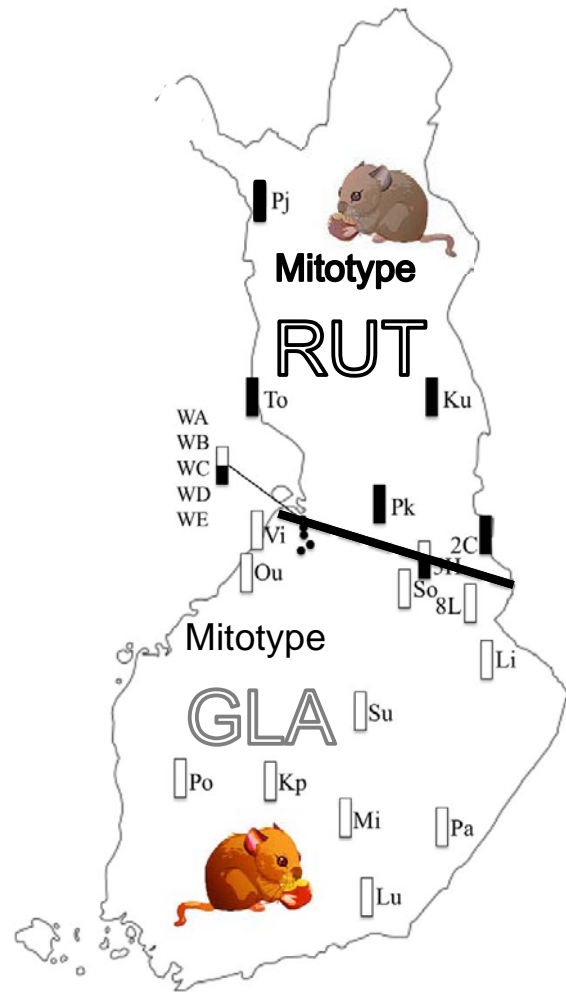
**Echantillonnage & Marqueurs moléculaires**

442 individus de *M. glareolus*  
→ 22 populations

- 17 microsattellites
- Cytochrome *b*



# Identification des lignées mitochondriales GLA & RUT



- 142 -  
ADNmt  
*type-rutilus*



**X ZONE DE CONTACT**

- 300 -  
ADNmt  
*type-glareolus*



Pop. incluant  
aussi bien des  
ind.  
appartenant  
aux mitotypes  
GLA que RUT

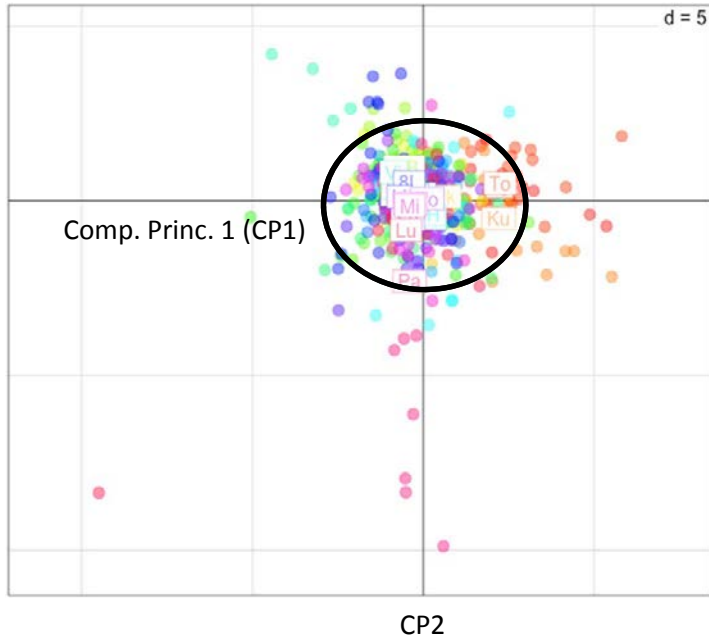




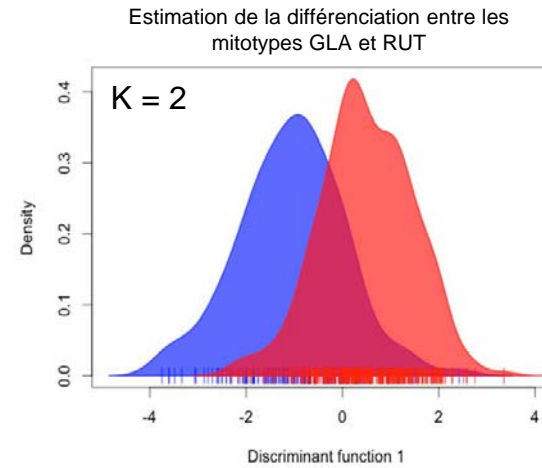
# Analyses de la structure génétique

## 1. Méthodes d'analyses statistiques multivariées (ADEGENET → R) :

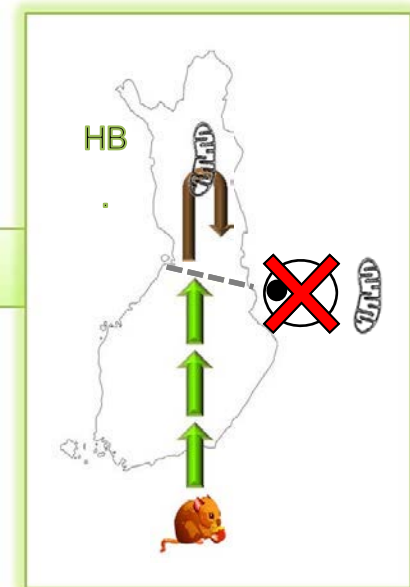
### a) Analyse en composante principale (ACP) :



### b) Analyse de DAPC :



Pas de différenciation entre les mitotypes GLA & RUT = **HB** →



# Analyses de la structure génétique

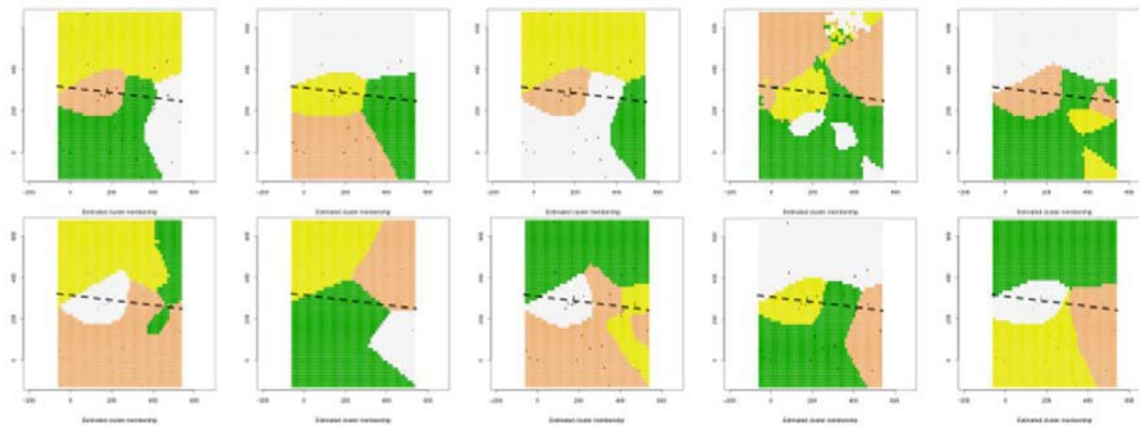
## 2. Méthodes bayésienne de 'clustering' :

**GENELAND:** → BUT : Identifier des discontinuités génétiques spatiales à partir des données moléculaires & des coordonnées spatiales

→ Nombre d'itérations = 10.000.000, Burn-in = 50%, 10 réplicats par  $K$ , incertitudes coord. spatiales = 5km)

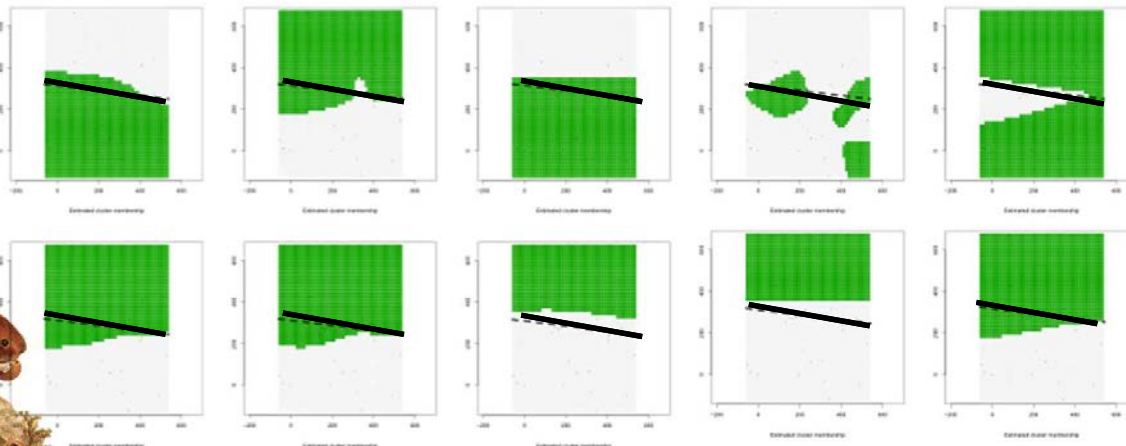
$K$  varie de 1 à 4:  $K = 1$  &  $K = 4$

**$K = 4$**

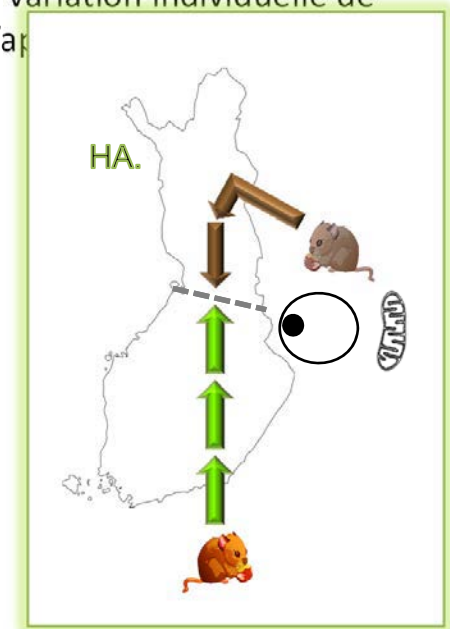


$K$  varie de 1 à 2:  $K = 2$

**$K = 2$**



Délimitation spatiale irrégulière des différents clusters  
+  
Variation du nombre de clusters (i.e. 1, 2 ou 4)  
+  
Variation individuelle de l'ap



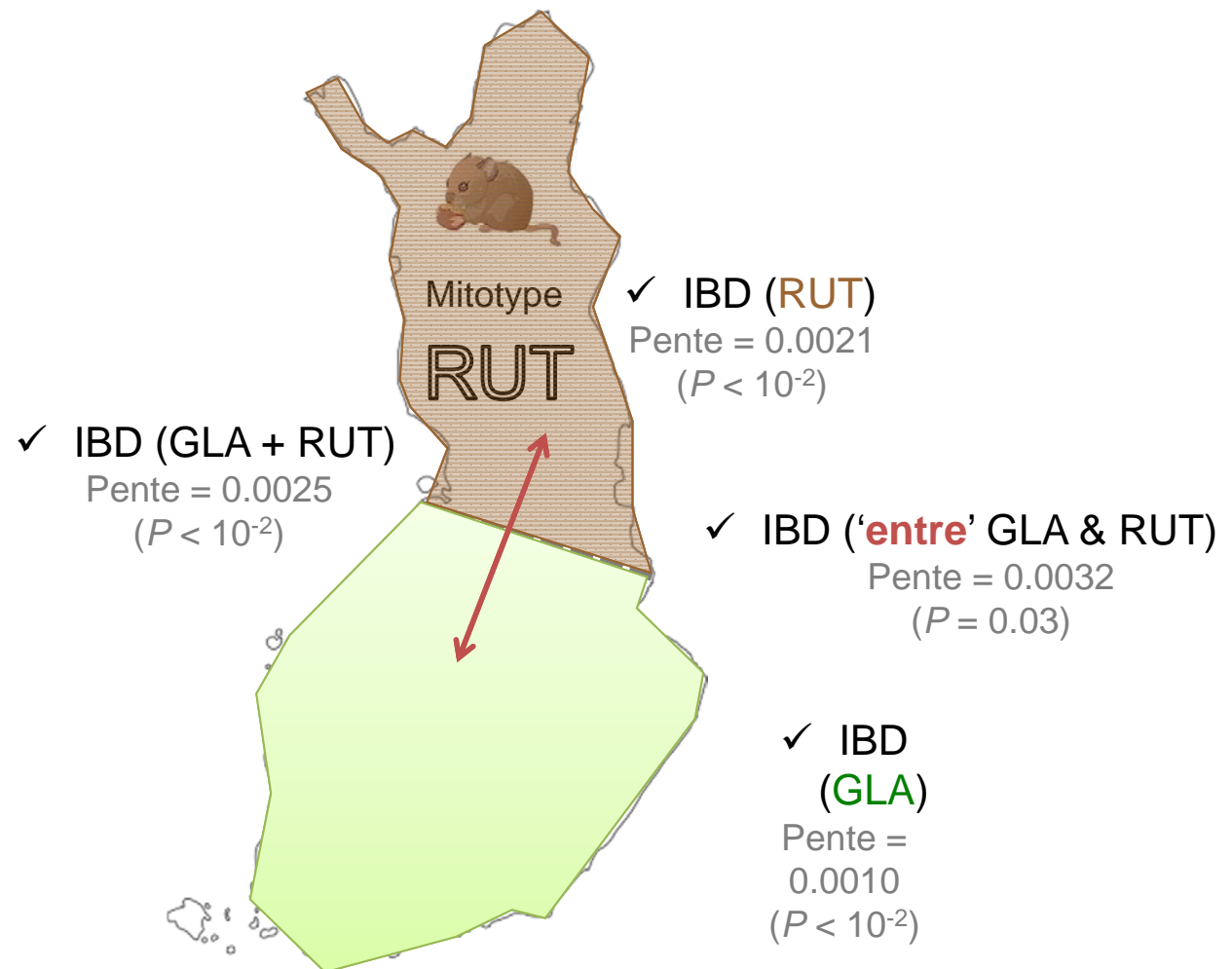
### 3. Isolement par la Distance (IBD)

→ BUT : Tester la corrélation entre la distance géographique et la différenciation génétique

- La différenciation génétique augmente-t-elle avec la distance géographique à cause d'une dispersion limitée dans l'espace?

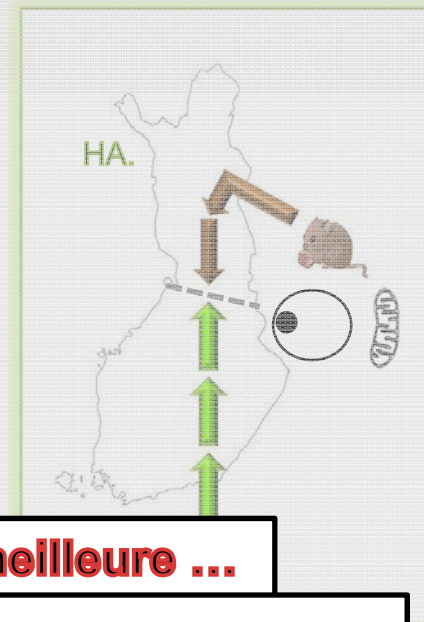
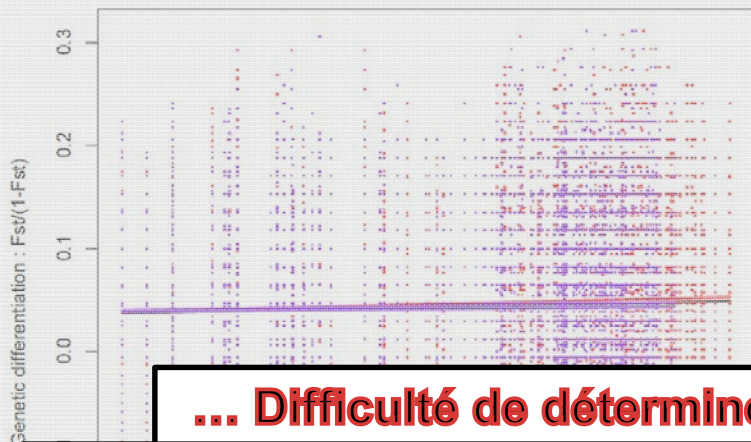
#### PARAMETRES (GENEPOP):

- Test Mantel : 10.000 permutations
- Analyses:
  - Intra-groupes :
    - Mitotype GLA & RUT
    - Mitotype GLA
    - Mitotype RUT
  - Inter-groupe :
    - Exclusivement entre des ind. des mitotypes GLA et RUT





3. Isolement par la Distance (IBD)



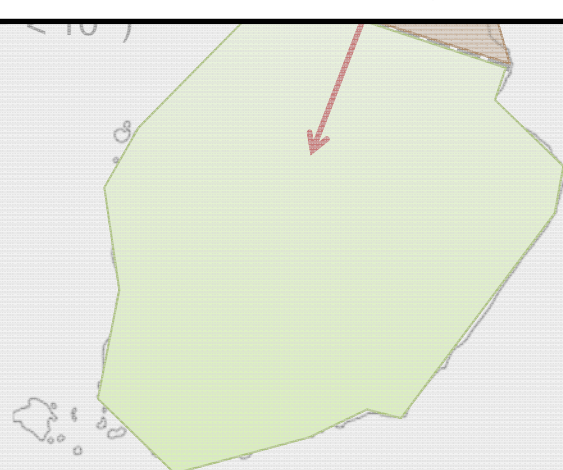
... Difficulté de déterminer quelle hypothèse est la meilleure ...

- Solution -

Pour détecter des discontinuités génétiques lorsque la différenciation génétique entre populations est faible



APPROCHE DE CLINES SUR LA BASE DE MARQUEURS NEUTRES



IBD (GLA) (P < 10<sup>-2</sup>)  
 Pente = 0.0032  
 (P = 0.03)

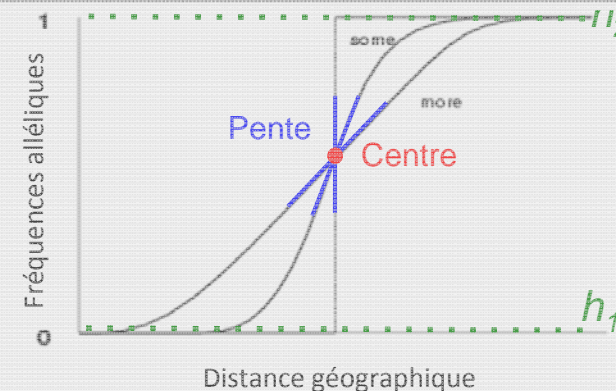
✓ IBD  
 (GLA)  
 Pente = 0.0010  
 (P < 10<sup>-2</sup>)



Marker	Model	Number of parameters	Maximum Log likelihood	% of Deviance	AICc	$\Delta AICc$	Centre $c$	Slope $b$
Cg10A11	Null	1	-434.386		442.064			
	Cline	4	-412.103	35.536	425.489		499.800	0.005
	Saturated	22	-394.335					
Cg15F7	Null	1	-472.685		517.698			
	Cline	4	-462.509	32.997	512.596		356.203	0.038
Cg1F11	Null	1	-380.219		486.231			
	Cline	4	-458.449	34.655	484.236	1.995	/	/
	Saturated	22	-441.121				1.992	2.128
Cg6G11	Null	1	-466.146		486.231			
	Cline	4	-458.449	34.655	484.236	1.995	/	/
	Saturated	22	-441.121					

✓ Changements de fréquences alléliques entre GLA et RUT  
 → ZONE DE CONTACT SECONDAIRE

16 des 17 microsats. + le cyt  $b$   
 = signal de clines [ $\Delta AIC_c$  (cline-nulle) > 2]  
 ➤ Changements des fréquences alléliques entre GLA et RUT

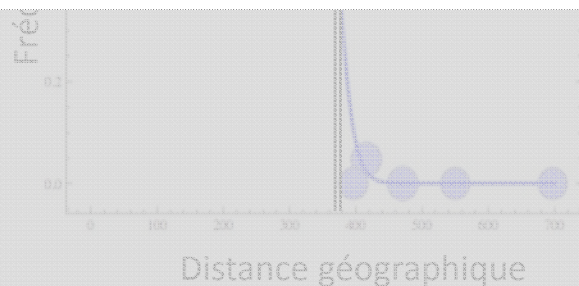
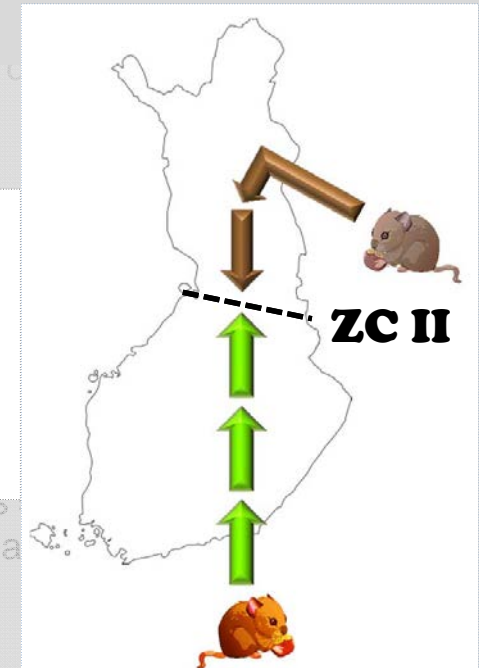




# CONCLUSION

✓ **Objectifs 3 – Zone de contact finlandaise entre les mitotypes GLA & RUT**

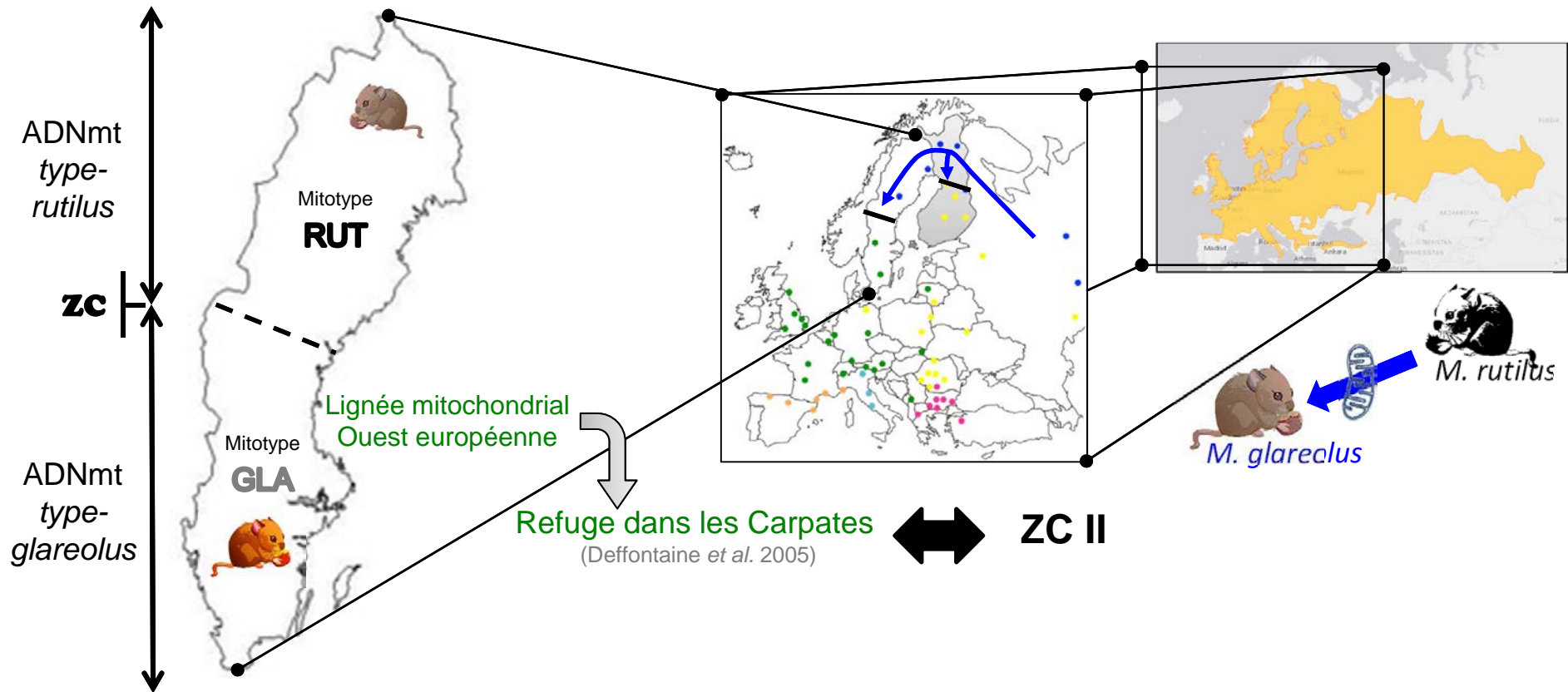
Confirmation de la **ZONE DE CONTACT SECONDAIRE** entre les mitotypes GLA & RUT en Finlande





# PERSPECTIVES – Approche microévolutive

## Etude de la zone de contact entre deux mitotypes GLA & RUT → EN SUEDE



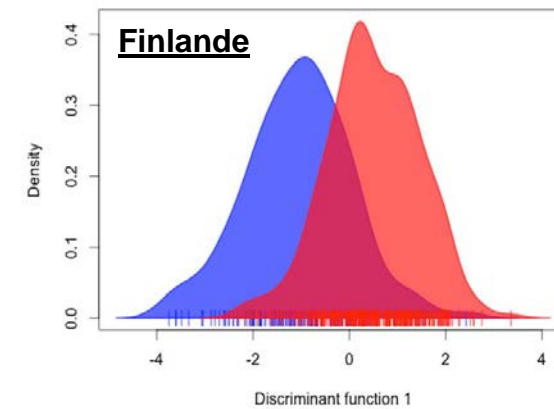
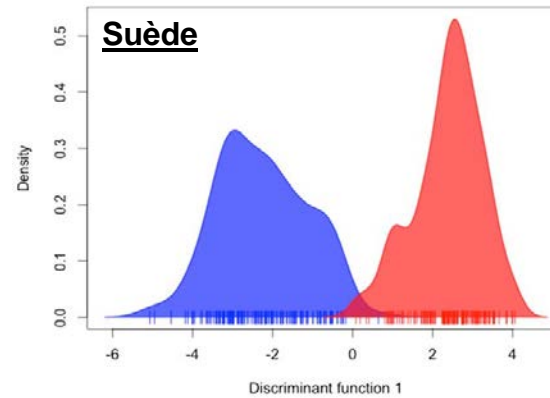
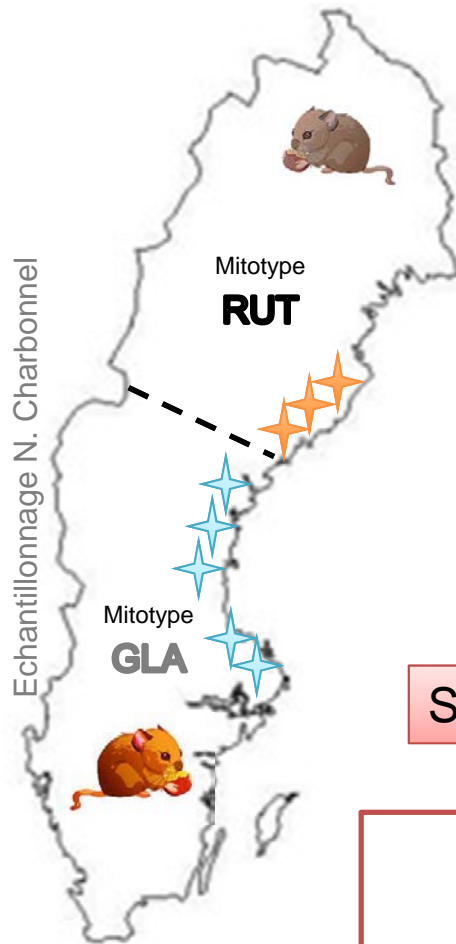
# PERSPECTIVES – Approche microévolutive

## ETUDE PRÉLIMINAIRE DE LA ZC SUÉDOISE

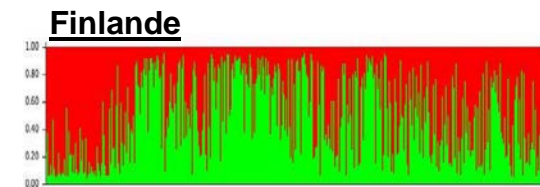
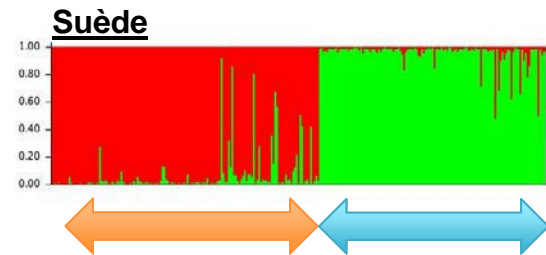
### 1. Méthodes d'analyses statistique multivariée :

Estimation de la différenciation entre les mitotypes GLA et RUT

- 8 Populations (277 ind.)
- 14 marqueurs microsat.



### 2. STRUCTURE :



Suède → Différenciation génétique plus marquée qu'en Finlande

**OBJECTIF → sur la base de 14 microsat. (même protocole)**

Comparer la différenciation génétique de ces deux zones de contact

# CONCLUSION

Approches macroévolutives & microévolutives



Regard large sur la manière avec laquelle les espèces, les populations et leur génome évoluent

Se préoccuper de la préservation de la biodiversité actuelle n'est pas chose facile

**CAUSE :** Nombreux facteurs et forces évolutives peuvent impacter l'évolution de la biodiversité





# REMERCIEMENTS



- Le Jury
- Marie Pagès
- Les collègues finlandais: H. Henttonen, O. Huitu
- Les collègues russes: V. Lebedev, G. Shenbrot
- Les rodontologues: J-P Quéré, F. Catzeflis
- Le groupe EDENext
  
- Johan Michaux
- Fabien Condamine
- Nathalie Charbonnel
- Raphaël Leblois
- Carine Brouat
- Les directeurs & collègues du CBGP
- Les amis: Victor, Audrey, Mathilde
- Julie & Pierre
- Ma famille
- Lorenzo



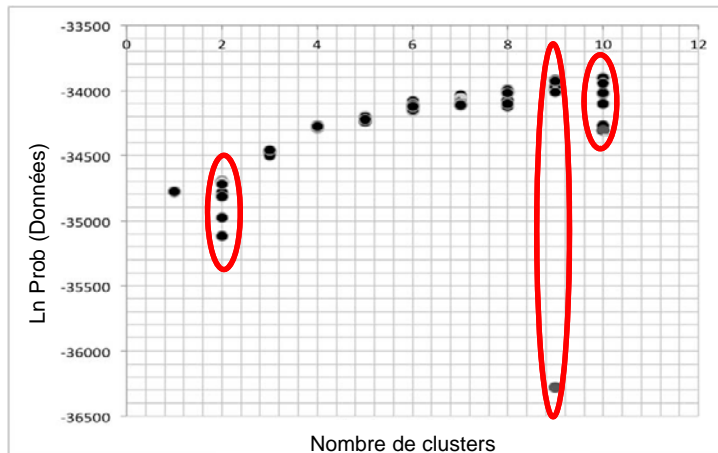
Merci à tous pour votre attention



# Analyses de la structure génétique

## 2. Méthodes bayésienne de 'clustering' :

a) **STRUCTURE** :-> BUT : Estimer le nombre de clusters (=  $K$  : groupe génétiquement homogène) à partir des données moléculaires



### PARAMETRES:

- Modèle 'admixture' → chaque individu tire une portion de son génome de différentes populations  $K$
- Modèle des fréquences alléliques corrélées
- $K$  varie de 1 à 10
- 10 répétitions / valeur de  $K$
- Burn-in = 500.000 itérations → 1.000.000 itérations

### Identification du nombre optimal de clusters à partir des valeurs de Ln

#### Prob (Données):

→ Problème de convergence des chaînes de Markov :

- Différenciation entre les populations trop faibles ( $\pm 70\%$  des  $F_{ST} < 0.03$ ) pour utiliser STRUCTURE

➤ Incapacité de déterminer le nombre de clusters dans notre jeu de données

