

Histoire évolutive du campagnol roussâtre (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*) en Eurasie



Valérie Deffontaine Deurbroeck

 	<p>Thèse présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences</p> <p>Année académique 2007-2008</p>
--	--

Composition du jury:

Pr Jean-Marie Cordy. Université de Liège, Belgique

Pr Michel Georges. Université de Liège, Belgique

Pr Heikki Henttonen. The Finnish Forest Research Institute, Finlande

Dr Roland Libois. Université de Liège, Belgique (Promoteur, Secrétaire)

Dr Johan Michaux. Université de Liège, Belgique & CBGP-INRA, France (Co-promoteur)

Dr Caroline Nieberding. Université de Liège, Belgique & Université de Leiden, Pays-Bas

Dr Olga Osipova. A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution, Russie

Pr Pascal Poncin. Université de Liège, Belgique (Président)

Remerciements

Je ne serais jamais sortie des méandres de la phylogéographie du campagnol roussâtre sans l'aide de nombreuses personnes et institutions que je voudrais d'emblée remercier.

Je remercie tout d'abord mon promoteur, le Dr Roland Libois, de m'avoir accueillie dans l'Unité de zoogéographie de l'Université de Liège pour réaliser mes travaux de thèse. Ma passion pour la zoogéographie (et le campagnol roussâtre) ne serait pas née sans le Dr Libois qui, tout au long de mon parcours académique, m'a soutenue dans mes différents travaux et démarches. Le Dr Libois a cette merveilleuse faculté de saisir les intérêts et les besoins tant des étudiants que des jeunes chercheurs, tout en leur accordant sa confiance et en leur laissant un libre choix. Merci de m'avoir soutenue moralement durant ma thèse, d'avoir été présent et réactif dans les moments les plus durs. Merci pour ton regard vif et critique sur mes résultats.

Je remercie également mon co-promoteur, le Dr Johan Michaux, d'avoir accepté la co-direction de cette thèse et de m'avoir accueillie à Montpellier pour que je puisse travailler dans les meilleures conditions possibles. Je le remercie également d'avoir financé une partie de mes travaux via son implication dans les projets IFB (Institut Français pour la Biodiversité) et EDEN (*Emerging Diseases in a Changing European Environment*). Merci pour les discussions réalisées aux étapes importantes de ma thèse et la confiance qu'il m'a accordée pour l'organisation de mes travaux.

Je remercie le FRIA et le Fonds National de la Recherche Scientifique Belge de m'avoir accordé des bourses de thèse, des financements pour mes séjours scientifiques et un crédit de fonctionnement conséquent qui m'a bien aidé à avancer durant les deux dernières années de ma thèse. Je remercie également ces deux institutions d'avoir accepté que je réalise une grande partie de ma thèse au Centre de Biologie et de Gestion des Populations de Montpellier.

Je remercie le Dr Serge Morand et le Dr Denis Bourguet d'avoir accepté que je réalise un stage de recherche long terme au CBGP. Mon arrivée à Montpellier a véritablement permis de booster ma thèse, me procurant un environnement scientifique et technique idéal. Merci pour les conseils éclairés que vous m'avez prodigués. Merci également au Dr Morand d'avoir apporté son soutien financier dans l'avancement de mes différents projets via son implication dans le projet européen EDEN.

Je voudrais à présent remercier les différentes personnes qui, à un moment ou à un autre, ont fortement enrichi cette thèse par leur aide et/ou leur avis éclairé :

- Merci à Michaël Fontaine qui a véritablement supporté ma formation et les différentes analyses de génétique des populations. Merci aussi pour toutes les fascinantes discussions que nous avons eues et pour ta relecture pertinente de mes travaux.

- Merci au Dr Sabrina Renaud et à Ronan Ledevin d'avoir mis à ma disposition de nombreux résultats morphologiques et pour leur aide dans l'interprétation des résultats.
- Un grand merci au Dr Olga Osipova pour son aide et son formidable accueil en Russie et aussi pour toutes les discussions passionnantes sur la vie trépidante des campagnols.
- Merci aux Dr Stuart Baird, Pr Jean Chaline, Dr R. Cheddadi, Pr Jean-Marie Cordy, Pr Heikki Henttonen, Dr Petr Kotlík, Pr Craig Moritz, Dr Gert Olsson, Dr Jean-Pierre Quéré, Dr R. Sommer pour leur aide dans l'interprétation des résultats.
- Merci au Dr Caroline Nieberding pour les nombreux échantillons fournis, son aide lors de mon arrivée à Montpellier et les discussions réalisées sur mes résultats.
- Merci à Sylvain Piry pour ses coups de pouce informatiques.
- Merci à Bruno Dumont d'avoir mené, à l'occasion de son mémoire de fin d'étude à l'ULg, une partie de l'étude phylogéographique des populations méditerranéennes.
- Merci à Daphné Pestourie et à Joëlle Goüy de Bellocq pour leur assistance dans mes manipulations de biologie moléculaire au CBGP.

Que serait devenue cette thèse sans les nombreux échantillons fournis par les collaborateurs et sans les nombreuses missions de terrain organisées!

Je remercie toutes les personnes qui m'ont fait parvenir des échantillons :

A. Belancic, V. Bjedov, A. Borkowska, J. Cassaing, F. Catzefflis, L. Choleva, L. Colli, I. Coroiu, P. De Mendonça, J. Farkas, C. Feliu, M.-G. Filippucci, J. Goüy de Bellocq, J. Hausser, H. Henttonen, G. Horvath, P. Kotlík, X. Lambin, R. Libois, E. Magnanou, J. Margaletić, S. Marková, N. Martínková, J. Michaux, P. Miklós, E. Mikolášková, P. Mikulicek, A. Mishta, P. Munclinger, D. Murariu, C. Nieberding, P. Nová, G. Olsson, O. Osipova, D. Peshev, M.-G. Ramalhino, A. Rizzoli, R. Rosoux, M. Šandera, F. Sedláček, F. Spitzenberger, M. Stanko, P. Suchomel, I. Tikhonov, L. Tomović, J. Uhlíková, P. Vogel, V. Vohralík, P. Zupančič.

Je remercie toutes les personnes qui ont pris part à l'organisation des missions d'échantillonnage en Roumanie, en Italie, en Finlande et en Russie :

K.I. Berdyugin, N. Bolshakov, Y. Y. Dgebuadze, B. Dumont, M. Fontaine, V. Ivashkina, Y. Krasnobaev, R. Libois, T. Mikhaylova, J. Michaux, C. Nieberding, J. Niemimaa, O. Osipova, L. Popa, 'Bakka', 'Dima', 'Sasha'.

Je voudrais à présent remercier les personnes qui m'ont par ci par là fourni des informations écologiques, paléontologiques, paléoenvironnementales, génétiques :

Pr J. Chaline, N. Charbonnel, Y. Chaval, J.-L. Grangé, Pr E. Juvigné, Dr P. Kotlík, Pr A. Nadachowski, L. Soldati, Dr R. Sommer, Dr A. Tesakov, Dr V. Vohralík.

Un grand merci aux personnes qui ont pris le temps de relire l'orthographe de mes différents essais en français, en anglais:

J. Britton-Davidian, M. Dao, M. Fontaine, C. Nieberding, R. Libois, S. Zimmerman.

Nous avons été plusieurs à nous lancer en même temps dans l'aventure un peu folle de la thèse de doctorat. Je voudrais remercier mes compagnons de galère pour leur soutien: Paula Ceotto, Julie Deter, Julien Foucaud, Michaël Fontaine, Bertrand Gaufre, Thibault Malausa.

Merci aussi à mes amis du CBGP: Afiwa, Ambroise, Armelle, Astrid J., Astrid C., Benjamin, Caroline, Charlotte, Florence, Frank, Jeff C., Jeff M., Felipe, Gaël, Gauthier, Isabelle, Karine, Laurent, Sand, Manu, Marie-Pierre, Max, Nathalie, PJ, Stu, Sylvain, Taiana...

Je remercie mes parents pour leur immense soutien moral et leur aide dans les derniers mois de cette thèse. Merci à toute ma famille pour leur présence et leur soutien. Un grand merci à Pascal pour son soutien et son amour.

Table des matières

Avant propos	9
Introduction	10
1. Emergence de la biodiversité génétique	10
1.1. Les facteurs stochastiques liés aux changements climatiques	10
1.2. L'adaptation des populations	13
1.3. L'endémisme	14
1.4. Les échanges génétiques ou hybridation	15
2. Phylogéographie des espèces eurasiatiques	16
2.1. Les régions refuges	16
2.2. Les modèles de recolonisation post-glaciaire	18
2.3. Le modèle biologique ' <i>Myodes glareolus</i> ' en phylogéographie	20
3. De l'individu à l'information génétique	21
3.1. Méthodes de capture des micromammifères	22
3.2. La génétique au service de la phylogéographie et de l'analyse des populations	23
3.3. Méthodes d'analyse en phylogéographie et en génétique des populations	24
4. Références	30
Objectifs et plans de la thèse	37
Présentation des publications (<i>in English</i>)	38
<u>Première partie</u> : De l'endémisme méditerranéen au refuge glaciaire nordique: présentation d'un patron phylogéographique complexe et unique	38
Ch. 1: Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	38
<u>Deuxième partie</u> : Etude des lignées méditerranéennes	
Ch. 2: Endemism and different phylogeographic histories of bank voles Mediterranean lineages	52
Ch. 3: A relic bank vole lineage in the French Basque country highlights the biogeographic history in the Pyrenean mountains in Europe	56
Ch. 4: Back to the glacial refugium concept with the bank vole Gargano lineage (<i>Myodes glareolus</i>)	81
<u>Troisième partie</u> : Etude des lignées continentales	
Ch. 5: A northern glacial refugium for bank voles (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	98
Ch. 6: Phylogeography and interspecific hybridization of bank and red voles (<i>Clethrionomys glareolus</i> and <i>rutilus</i>) in the Eurasian region	106
Ch. 7: Comparative phylogeography of forest species in Russia: the common rule of star like expansion	108
Ch 8: The bank vole Ural lineage as an example of successful interspecific hybridization in mammals	122

Synthèse des principaux résultats	141
Discussion et conclusions générales	153
Perspectives	167
Autre publication	170



Histoire évolutive du campagnol roussâtre (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) en Eurasie

Valérie Deffontaine Deurbroeck

L'objectif général de cette thèse était de comprendre l'histoire évolutive du campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) en Eurasie à l'aide de la génétique moléculaire et des méthodes développées en phylogéographie et en génétique des populations mais aussi, par une approche multidisciplinaire impliquant des données morphologiques, paléontologiques, géologiques, paléoenvironnementales, écologiques et éthologiques.

Un patron phylogéographique complexe et unique a été mis en évidence par la découverte de cinq lignées méditerranéennes et quatre lignées continentales pour cette espèce. Chacune de ces lignées présente une histoire évolutive particulière et permet de jeter un éclairage nouveau sur certains concepts et processus phylogéographiques. Le patron phylogéographique d'une espèce peut être perçu comme un système en perpétuelle évolution, les réponses des organismes face aux changements environnementaux pouvant être très variables en termes de contraction, expansion, différenciation et extinction.

La découverte de plusieurs lignées de campagnols roussâtres en péninsule ibérique, italienne et en Europe centrale révèle la complexité phylogéographique rencontrée au niveau de certaines régions refuges. La fragmentation du milieu durant les glaciations aurait conduit à structurer l'espace géographique en îles d'habitat ou îles continentales (les refuges glaciaires) qui ont joué et jouent encore un rôle majeur dans l'émergence et l'évolution de la diversité génétique intraspécifique. Dans cette optique, cette thèse de doctorat révèle que les populations méditerranéennes s'avèrent être les garantes des plus hautes valeurs de diversité et de richesse intraspécifique malgré le fait qu'elles occupent une petite partie de l'aire de distribution de l'espèce.

Les régions méditerranéennes ont vu la contraction et l'expansion de nombreuses populations d'espèces tempérées au fil des refroidissements et réchauffements du Pleistocène. À côté de cette stratégie de survie des populations face aux changements climatiques, notre étude montre que certaines populations situées dans des refuges glaciaires nordiques ont été capables de survivre *in situ* aux glaciations, en recherchant localement les conditions environnementales les plus favorables ou en s'adaptant à un nouvel environnement.

En Russie, les populations de campagnols roussâtres ont subi une diminution drastique de leur diversité génétique et une extinction de plusieurs populations, suite aux changements brutaux des ceintures de végétation dans cette région durant les changements climatiques. Néanmoins, il existe un signal d'expansion post-glaciaire large et rapide pour ces populations ce qui montre leur capacité d'expansion sur de très longues distances dès que l'habitat leur redevient plus favorable.

Finalement, l'étude d'une lignée de campagnol roussâtre introgressée par l'ADN mitochondrial d'une autre espèce, nous a permis d'aborder la question de l'hybridation interspécifique chez les mammifères. La découverte de cette lignée largement étendue géographiquement et, dans certaines régions, très probablement soumise à la sélection naturelle, démontre que l'hybridation interspécifique peut aussi être source de diversité et d'adaptation chez les mammifères.