



HAL
open science

Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation

Jérémy Gauthier, Marianne Bachmann Salvy, Ludovic Orlando, Nadir Alvarez

► To cite this version:

Jérémy Gauthier, Marianne Bachmann Salvy, Ludovic Orlando, Nadir Alvarez. Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation. Castel Jean-Christophe & Boudadi-Maligne Myriam. L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot) : histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur, *Revue de Paléobiologie* (43(2)), Muséum de Genève, pp.517-520, 2024, 0253-6730. 10.5281/zenodo.13861640 . hal-04777081

HAL Id: hal-04777081

<https://hal.science/hal-04777081v1>

Submitted on 12 Nov 2024

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

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

REVUE DE

43(2) – 2024

PALÉOBIOLOGIE



**L'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot):
histoire d'un piège naturel au Pléistocène supérieur**

Sous la direction de J.-C. Castel & M. Boudadi-Maligne

**Une institution
Ville de Genève**

www.museum-geneve.ch



Préface.....	1-2
Préambule	3-4
Remerciements.....	5-8
Castel J.-C., Camus H. & Muth X. - L'Igue du Gral et son contexte	9-23
Castel J.-C., Boudadi-Maligne M. & Mallye J.-B. - Historique et méthodologie des recherches....	25-42
Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. - Eléments de contexte, taphonomie et informations contextualisant l'analyse des corpus osseux de l'Igue du Gral.....	43-59
Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Castel J.-C. avec la collaboration de F. Lacrampe-Cuyaubère F., Muth X. & Luret M. - Les remplissages paléontologiques de l'aven : description, définition des ensembles et cadre chronologique	61-85
Sitzia L. - Etude préliminaire du remplissage sédimentaire de l'Igue du Gral et implications pour l'accumulation des restes fauniques	87-105
Camus H. - Caractérisation morphokarstique de l'Igue du Gral	107-149
Brugal J.-P. - Les grands bovidés de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France) et les bisons de la fin du Pléistocène.....	151-191
Bignon-Lau O. - Spécificités et évolution des chevaux de l'Igue du Gral : analyses morphométriques et inférences comportementales	193-204
Castel J.-C. & Coumont M.-P. - Le cheval de l'Igue du Gral. 2023. Compléments d'analyses.....	205-214
Castel J.-C. Le cerf de l'Igue du Gral	215-233
Castel J.-C. & Kuntz D. - Le renne de l'Igue du Gral	235-300
Castel J.-C. - Les herbivores rares de l'Igue du Gral : du chamois au mammoth.....	301-315
Boudadi-Maligne M. - Les grands carnivores (à l'exception du loup) de l'Igue du Gral	317-327
Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Les loups (<i>Canis lupus</i>) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique	329-352
Mallye J.-B. & Pelletier M. - Les léporidés et les petits carnivores de l'Igue du Gral.....	353-415
Laroulandie V. - Taphonomie des restes aviaires de l'Igue du Gral (Lot). Considérations méthodologiques et paléoenvironnementales.....	417-436
Jeannet M. - La microfaune de l'Igue du Gral.....	437-449
Studer J. - Les poissons de l'Igue du Gral	451-456
Chaix L. & Castel J.-C. - La malacofaune de l'Igue du Gral	457-464
Couture C., Escola M., Desrue A. & Castel J.-C. - Etude anthropologique des vestiges humains protohistoriques de l'Igue du Gral et des pièges naturels de Monclar (Sauliac-sur-Célé).....	465-474
Ducasse S., Renard C., Constans G., Villeneuve Q. & Mourre V. - Des chasseurs en embuscade? Les témoins de la présence humaine autour de l'Igue du Gral : caractérisation des vestiges lithiques «piégés» par l'aven et hypothèses d'introduction	475-488
Castel J.-C. - Archéozoologie du renne en aven: comparaison des profils squelettiques entre accumulation naturelle et sites archéologiques	489-507
Rendu W., Pubert E., Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. - Saisonnalité d'accumulation des carcasses dans l'Igue du Gral: résultats cémentochronologiques	509-516
Gauthier J., Bachmann Salvy M., Orlando L. & Alvarez N. - Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation	517-520
Boudadi-Maligne J., Castel J.-C., Ducasse S. & Mallye J.-B. avec la contribution de Bignon-Lau O., Brugal J.-P., Laroulandie V. & Pelletier M. - Synthèse paléoenvironnementale et biochronologique de l'Igue du Gral (Lot). Entre nature et culture... ..	521-534

Paléogénomique de l'Igue du Gral, ou comment les populations de mégafaune ont traversé la dernière grande Glaciation

Jérémy GAUTHIER¹, Marianne BACHMANN SALVY², Ludovic ORLANDO³ & Nadir ALVAREZ⁴

¹ *Muséum d'histoire naturelle de Genève, Route de Malagnou 1, C.P. 6434, CH-1211 Genève 6, Suisse; Département de Génétique & Evolution, Université de Genève, Boulevard d'Ivoy 4, CH-1205 Genève, Suisse; mr.gauthier.jeremy@gmail.com*

² *Département de Génétique & Evolution, Université de Genève, Boulevard d'Ivoy 4, CH-1205 Genève, Suisse*

³ *Centre for Anthropobiology & Genomics of Toulouse (CAGT) CNRS UMR 5288, Université Paul Sabatier, 37 allées J. Guesde, F-31000 Toulouse, France*

⁴ *Muséum cantonal des sciences naturelles de l'Etat de Vaud, Palais de Rumine, Place de la Riponne 6, CH-1005 Lausanne, Suisse; Département de Génétique & Evolution, Université de Genève, Boulevard d'Ivoy 4, CH-1205 Genève, Suisse*

Résumé

Les changements globaux survenus à la fin du Dernier Maximum Glaciaire ont particulièrement bouleversé la biodiversité y compris la mégafaune européenne. Les réponses des individus et des populations à ces changements environnementaux majeurs sont multiples, impliquant des changements de leur démographie, mais aussi potentiellement des réponses adaptatives et épigénétiques. L'avènement de la paléogénomique a permis, à partir des fossiles, l'accès à un ensemble d'informations génétiques et épigénétiques. Grâce au séquençage de nouvelle génération, mais aussi grâce aux méthodes de capture moléculaire de plus en plus performantes, il est possible de récupérer et de séquencer les très faibles quantités d'ADN extraites des spécimens subfossiles. L'Igue du Gral, de par la richesse de son registre fossile, la période qu'il couvre ainsi que la qualité de préservation des vestiges qu'il renferme, représente un site d'étude exceptionnel pour entreprendre des études de paléogénomique. Les premières extractions d'ADN à partir d'os de pétreux de rennes confirment la qualité des restes fossiles et sont encourageantes pour le développement d'études de paléogénomique. Celles-ci permettront de retracer la dynamique des populations mégafauniques à l'œuvre durant la précédente grande transition climatique.

Mots-clés

Paléogénomique, changements environnementaux, renne, capture ADN, démographie, génétique, épigénétique.

Abstract

Paleogenomics of the Igue du Gral, or how megafauna populations crossed the last great glacial period.-The global changes that occurred at the end of the last glacial maximum have particularly disrupted biodiversity, including the European megafauna. The responses of individuals and populations to these major environmental changes are multiple, involving changes in their demography but also potentially adaptive and epigenetic responses. The advent of paleogenomics has provided access to a wealth of genetic and epigenetic information from the fossil record. Thanks to the recent development of next generation sequencing technologies but also to increasingly efficient methods of hybridization capture, it is yet possible to recover and sequence very small quantities of DNA extracted from subfossil specimens. The Igue du Gral, by the richness of its fossil record, the period it covers as well as its quality of preservation, represents an exceptional study site to undertake paleogenomic studies. The first DNA extractions from reindeer petrous bones confirm the quality of the fossils and are encouraging for the development of paleogenomic studies. These will allow to trace the dynamics of megafaunal populations during the previous great climatic transition.

Keywords

Paleogenomics, environmental changes, reindeer, DNA capture, demography, genetics, epigenetics.

1. L'IGUE DU GRAL, UNE FENÊTRE SUR LES POPULATIONS PASSÉES DE MAMMIFÈRES

Au cours du Pléistocène, la Terre a connu des oscillations climatiques de différentes amplitudes sous l'effet des cycles de Milankovitch (Ellis & Palmer, 2016). Dernière en date, l'oscillation qui a conduit au Dernier Maximum Glaciaire, il y a environ 26 500 à 20 000 ans, et qui fut suivie d'un réchauffement naturel, qui s'accompagna d'une augmentation annuelle de la température de 5 à 10 °C en moyenne (Clark *et al.*, 2009) (Fig. 1B). Les oscillations climatiques du Pléistocène n'ont pas fait qu'impacter les paysages et les environnements; elles ont aussi affecté les espèces animales, en particulier celles que l'on regroupe sous le terme de mégafaune, comme les chevaux, les bisons ou encore les rennes (Sommer *et al.*, 2014; Massilani *et al.*, 2016). La réponse des individus

et des populations qui les constituent aux variations du climat est influencée par des facteurs directs et indirects, tels que l'écologie et l'histoire géoclimatique locale, qui peuvent parfois agir en synergie. Il en résulte des réponses très variables d'une espèce à l'autre et d'une région à l'autre (Hewitt, 1996). Les réponses peuvent être d'ordre épigénétiques (c'est-à-dire impliquant des différences d'expression des gènes sans modification de la séquence d'ADN à proprement parler) en réaction par exemple au stress ou à la famine; elles peuvent être génétiques (liées à des modifications à même la séquence d'ADN) et résulter, via la sélection naturelle, en l'adaptation progressive des espèces aux nouvelles conditions locales ou, au contraire, conduire à leur extinction et leur remplacement par de nouvelles espèces adaptées à ces nouvelles conditions (Stuart, 2005).

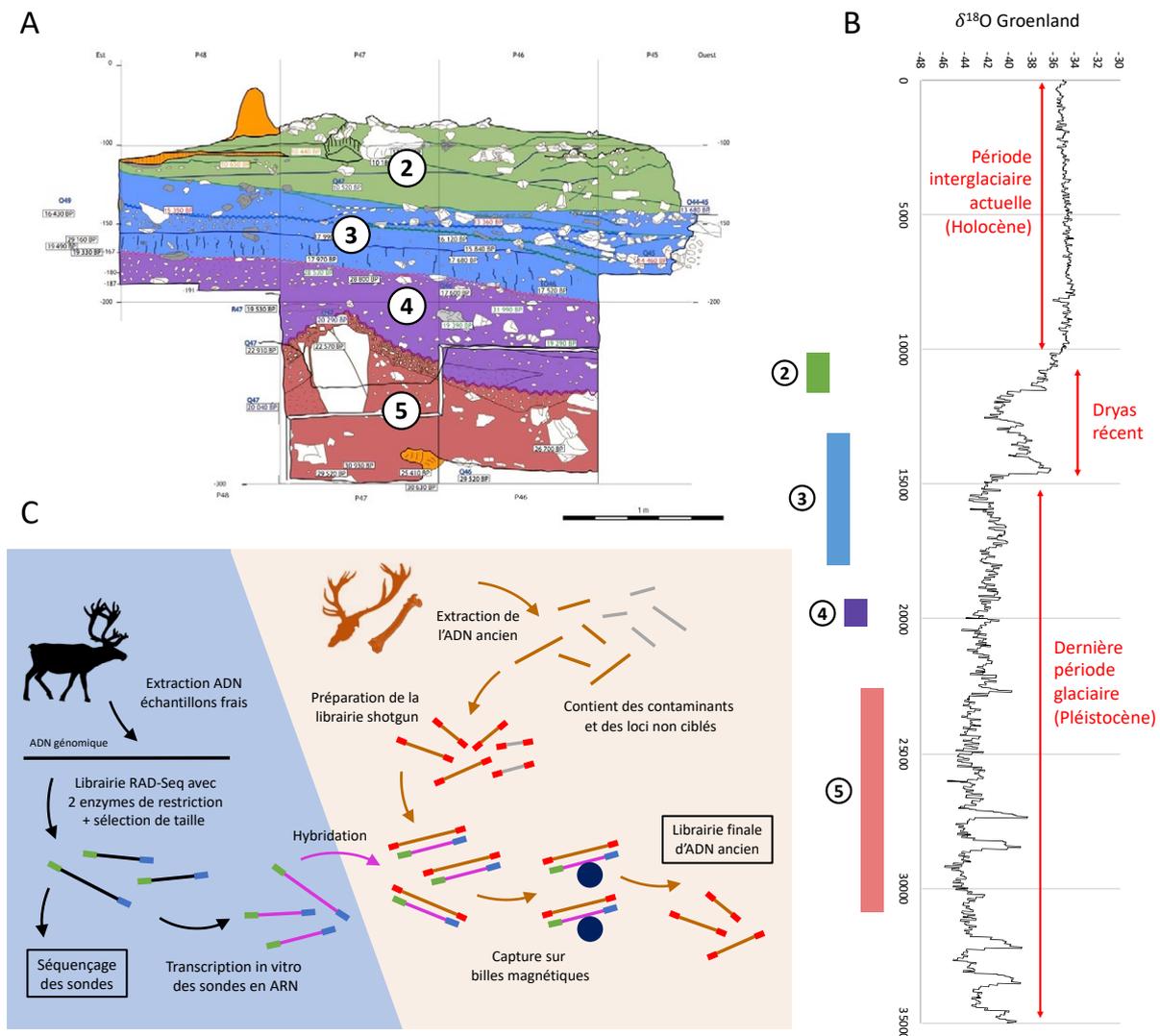


Fig. 1: A: Représentation schématique de la stratigraphie de l'Igue du Gral et son découpage en 4 périodes principales (d'après Camus *in* Castel *et al.*, 2012). B: Variation chronologique des isotopes de l'oxygène au nord du Groenland classiquement utilisés comme indicateur de la température de l'hémisphère Nord (données extraites de Andersen *et al.*, 2004). Les différentes périodes couvertes par le registre fossile de l'Igue du Gral sont indiquées. C: Schéma représentant la méthode HyRAD qui permet de capturer et séquencer de l'ADN ancien.

Bien qu'elles soient au cœur de l'évolution des espèces face aux changements climatiques, y compris celui en cours, les réponses épigénétiques et génétiques aux pressions et perturbations environnementales restent mal comprises. Une manière de les étudier est de remonter le temps, au moment où de telles transitions climatiques ont eu lieu, et de déployer une approche interdisciplinaire fondée sur les apports méthodologiques les plus récents pour mesurer directement leurs effets sur les populations d'espèces de la mégafaune. C'est ce que la série de l'Igüe du Gral, avec ses centaines de fossiles répartis tout au long de la période de transition entre le dernier âge glaciaire et le début du climat interglaciaire actuel, au début de l'Holocène (Fig. 1A, B), va nous permettre de faire : étudier l'histoire des populations passées pour mieux comprendre les mécanismes évolutifs à l'œuvre lors de ces changements globaux.

2. RETRACER L'HISTOIRE DES POPULATIONS

Ces dernières décennies ont vu des développements spectaculaires dans le domaine de l'analyse de l'ADN ancien, et particulièrement en ce qui concerne la dynamique génétique des populations de mammifères (Noonan *et al.*, 2005 ; Orlando *et al.*, 2013 ; Der Sarkissian *et al.*, 2015). Hormis pour les périodes les plus récentes, celles qui accompagnèrent la domestication des espèces (Frantz *et al.*, 2020), ces approches sont généralement basées sur le séquençage massif en parallèle de génomes quasi complets, le plus souvent sur un nombre limité d'échantillons. Les coûts de séquençage du génome sont en effet particulièrement prohibitifs pour des vestiges dont l'ADN extrait provient essentiellement des microbes du sol ayant colonisé les ossements en cours de fossilisation, et non de l'espèce que l'on souhaite étudier. Le développement de nouvelles méthodes de capture d'ADN telles que HyRAD (Suchan *et al.*, 2016 ; Schmid *et al.*, 2017) apporte une solution prometteuse à ce problème (Fig. 1C), dans la mesure où elles ont la capacité de produire des données de séquence à l'échelle du génome pour des centaines d'échantillons anciens. L'analyse bio-informatique de ces séquences promet ainsi d'identifier des variations génétiques et épigénétiques et d'investiguer de multiples aspects tels que l'histoire démographique des populations (Gauthier *et al.*, 2020), les traces que la sélection naturelle laisse dans les génomes ainsi que les modifications épigénétiques induites par des stress que les individus ont subi (Orlando *et al.*, 2015 ; Hanghøj & Orlando, 2019). Les premières expériences d'extraction d'ADN effectuées sur des os de l'Igüe du Gral, à la fois sur le cheval (Librado *et al.*, 2021), le loup (M. Boudadi comm. pers.) et le renne (Fossil[Epi]Gene, projet 310030_188680 octroyé à N. Alvarez par le Fond National Suisse), révèlent que le registre fossile a été particulièrement bien conservé.

Par ailleurs, les résultats préliminaires des extractions sur des os de renne suggèrent que l'ADN endogène est

mieux préservé à l'Igüe du Gral que dans la plupart des autres sites de fouille. Les expériences ont été menées sur des dents, talus et os pétreux provenant de différentes grottes et abris, principalement du Sud-Ouest, mais aussi du nord de la France actuelle. Les résultats sont cohérents avec d'autres études montrant un taux de préservation de l'ADN plus élevé dans la partie interne de l'os temporal ou rocher (Gamba *et al.*, 2014 ; Pinhasi *et al.*, 2015) que dans d'autres restes osseux. Toutefois, une comparaison basée uniquement sur les rochers révèle aussi une différence significative selon la provenance de l'échantillon (Fig. 2). Ainsi sur un total de 21 pétreux analysés, 14 se sont révélés avoir suffisamment d'ADN pour permettre un séquençage du génome complet, et 5 pourront être enrichis en ADN endogène à la suite d'une capture par hybridation, en utilisant la méthode HyRAD.

Le registre fossile de l'Igüe du Gral permet donc d'entreprendre les études génétiques à large échelle nécessaires à la compréhension de la dynamique des populations mégafauniques à l'œuvre durant la précédente grande transition climatique. Par extension, ce travail, qui se développera au cours de la décennie en cours, pourra fournir des informations cruciales sur les conséquences possibles du réchauffement climatique actuel.

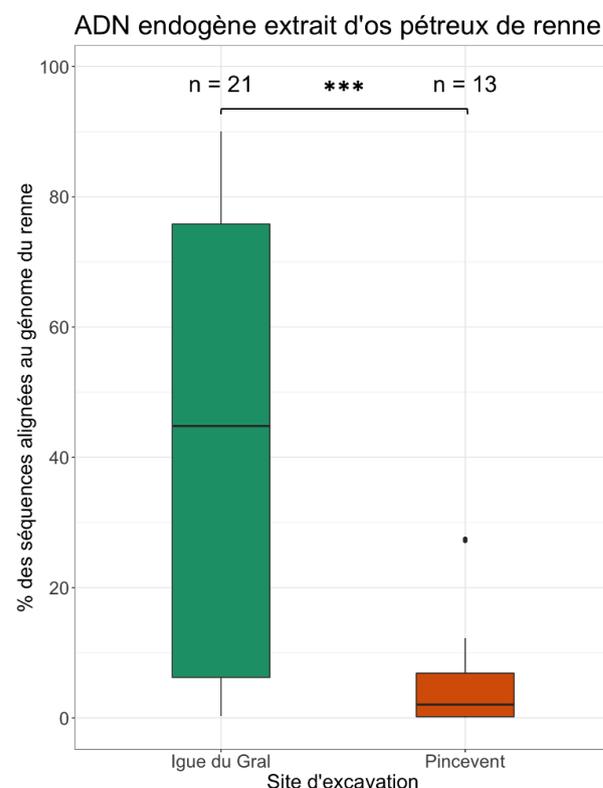


Fig. 2 : Résultats du séquençage préliminaire des rochers indiquant le pourcentage de séquences d'ADN s'alignant au génome du renne, selon l'origine du spécimen (test des rangs signés de Wilcoxon, p-value = 0.00098).

BIBLIOGRAPHIE

- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M. *et al.* 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, 431: 147-151.
- Castel J.-C., Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Camus H., Brugal J.-P., Ferrand J., Guadelli J.-L., Jeannet M., Kuntz D., Laroulandie V. & Muth X. 2012. Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport de fouille programmée 2011. 3^e année d'opération pluriannuelle. Toulouse, Service Régional de l'Archéologie Midi-Pyrénées.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D. *et al.* 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 325: 710-714.
- Der Sarkissian C., Allentoft M.E., Ávila-Arcos M.C. *et al.* 2015. Ancient genomics. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 370: 20130387.
- Ellis R. & Palmer M. 2016. Modulation of ice ages via precession and dust-albedo feedbacks. *Geoscience Frontiers*, 7: 891-909.
- Frantz L.A.F., Bradley D.G., Larson G. & Orlando L. 2020. Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nature reviews. Genetics*, 21: 449-460.
- Gamba C., Jones E.R., Teasdale M.D. *et al.* 2014. Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nature communications*, 5: 1-9.
- Gauthier J., Pajkovic M., Neuenschwander S. *et al.* 2020. Museomics identifies genetic erosion in two butterfly species across the 20th century in Finland. *Molecular ecology resources*.
- Hanghøj K. & Orlando L. 2019. Ancient Epigenomics. In: Lindqvist C. & Rajora O.P. (eds), *Paleogenomics: Genome-Scale Analysis of Ancient DNA*. Springer International Publishing, Cham, pp. 75-111.
- Hewitt G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society, London*, 58: 247-276.
- Librado P., Khan. N., Fages A. *et al.* 2021. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes. *Nature*, 598: 634-640.
- Massilani D., Guimaraes S., Brugal J.-P. *et al.* 2016. Past climate changes, population dynamics and the origin of Bison in Europe. *BMC Biology*, 14: 93.
- Noonan J.P., Hofreiter M., Smith D. *et al.* 2005. Genomic sequencing of Pleistocene cave bears. *Science*, 309: 597-599.
- Orlando L., Ginolhac A., Zhang G. *et al.* 2013. Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*, 499: 74-78.
- Orlando L., Gilbert M.T.P. & Willerslev E. 2015. Reconstructing ancient genomes and epigenomes. *Nature reviews. Genetics*, 16: 395-408.
- Pinhasi R., Fernandes D., Sirak K. *et al.* 2015. Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone. *PLoS one*, 10: e0129102.
- Schmid S., Genevest R., Gobet E. 2017. HyRAD-X, a versatile method combining exome capture and RAD sequencing to extract genomic information from ancient DNA. *Methods in ecology and evolution / British Ecological Society*.
- Sommer R.S., Kalbe J., Ekström J., Benecke N. & Liljegren R. 2014. Range dynamics of the reindeer in Europe during the last 25,000 years. *Journal of Biogeography*, 41: 298-306.
- Stuart A.J. 2005. The extinction of woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and straight-tusked elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) in Europe. *Quaternary international: the journal of the International Union for Quaternary Research*, 126-128: 171-177.
- Suchan T., Pitteloud C., Gerasimova N.S. *et al.* 2016. Hybridization Capture Using RAD Probes (hyRAD), a New Tool for Performing Genomic Analyses on Collection Specimens. *PLoS one*, 11: e0151651.