



**HAL**  
open science

# Systematique et diversification des petits mammifères (rongeurs et musaraignes) en Afrique tropicale

Violaine Nicolas

► **To cite this version:**

Violaine Nicolas. Systematique et diversification des petits mammifères (rongeurs et musaraignes) en Afrique tropicale. Biodiversité. Université Paris Sud, 2015. tel-03922416

**HAL Id: tel-03922416**

**<https://hal.science/tel-03922416>**

Submitted on 4 Jan 2023

**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.



# **HABILITATION À DIRIGER DES RECHERCHES** **De l'Université Paris Sud**

Spécialité :  
**Biologie Végétale, Ecologie, Evolution**

Présentée par

**Violaine NICOLAS - COLIN**

UMR ISYEB 7205 Institut de Systématique Evolution et Biodiversité  
Muséum National d'Histoire Naturelle

## **Systematique et diversification des petits mammifères (rongeurs et musaraignes) en Afrique tropicale**

Soutenance prévue le 03 juillet 2015, devant le jury d'examen :

Jean-François COSSON  
Pierre-Michel FORGET  
Steve GOODMAN  
Claudine MONTGELARD  
Sophie NADOT  
Géraldine VERON

DR, CBGP, INRA, Montpellier – Examineur  
PR, Muséum national d'histoire naturelle, Brunoy – Rapporteur  
PR, Field Museum, Chicago – Examineur  
MC, CEFE EPHE, Montpellier – Rapporteur  
PR, Université Paris Sud, Orsay – Rapporteur  
PR, Muséum national d'histoire naturelle, Paris – Examineur

## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail : Pierre-Michel Forget, Claudine Montgelard et Sophie Nadot en tant que rapporteurs ; Jean-François Cosson, Steve Goodman et Géraldine Véron en tant qu'examineurs.

Le travail de recherche que j'ai mené depuis ma thèse n'aurait pu se faire sans les très nombreux collaborateurs qui ont participé à ces études. Il serait ici bien trop long de tous les citer (177 cosignataires de mes papiers) et je n'en citerais donc que deux qui ont eu une place prépondérante dans mes travaux ces 10 dernières années, à savoir Marc Colyn et Christiane Denys.

Merci à Marc pour m'avoir accueillie dès mon stage de DEA puis en thèse, de m'avoir transmis ta passion pour les petits mammifères afro-tropicaux et pour m'avoir fait confiance tout au long de ces années en me laissant exploiter à ma guise l'extraordinaire collection que tu as rassemblée au cours de ta carrière.

Merci également Christiane Denys pour m'avoir tout de suite intégré à ton équipe et à tes nombreux projets de recherche dès mon recrutement au muséum.

Je remercie également tous les étudiants que j'ai pu encadrer ces dernières années. Chaque encadrement est à la fois une aventure scientifique, mais aussi humaine. J'espère avoir été à la hauteur de vos attentes, et que ces encadrements ont été aussi enrichissants pour vous que pour moi !

Merci à tous les collègues du « labo Mammifères et Oiseaux », du Service de Systématique Moléculaire et du MNHN en général.

Merci à tous les organismes et projets ayant permis de financer mes travaux : les ATM du Muséum, le BQR du département de Systématique et Evolution du Muséum, les projets ANR IFORA et MOHMIE, les PHC Tassili et Volubilis, les projets Génoscope SPEED-ID, Tree of Life et Bibliothèque du Vivant.

Enfin un grand merci à Yann qui partage ma vie depuis toutes ces années. Merci pour ta compréhension et ton soutien indéfectibles.

## Table des matières

Partie 1 : CURRICULUM VITAE DETAILLE .....	3
1. Etat civil .....	3
2. Titres universitaires .....	3
3. Parcours .....	3
4. Enseignements, diffusion des connaissances, expertises et gestion des collections .....	3
5. Activités liées à l'administration .....	4
6. Activités liées à la recherche .....	4
6.1 Evaluation de la recherche .....	4
6.2 Participation à des jurys de thèse ou mémoire EPHE .....	5
6.3 Participation à des comités de thèse .....	5
6.4 Missions de terrain à l'étranger .....	5
6.5 Obtention de financements .....	5
7. Encadrement .....	7
7.1 Co-encadrement de thèses .....	7
7.2 Encadrement de stagiaires (Licence, Master, BTS) .....	8
7.3 Encadrement de courte durée de thésards d'autres universités et chercheurs étrangers .....	9
8. Liste des titres et travaux .....	10
8.1 Revues internationales indexées avec comité de lecture .....	10
8.2 Revues non indexées à comité de lecture .....	14
8.3 Chapitres de livres .....	15
8.4 Autres publications .....	16
8.5 Conférences invitées dans des congrès nationaux ou internationaux .....	16
8.6 Posters, communications orales dans des conférences .....	16
8.7 Articles soumis dans des revues internationales indexées à comité de lecture .....	22
Partie 2 : RESUME DE MES ACTIVITES DE RECHERCHE .....	23
1. Description de la biodiversité : systématique, taxinomie .....	24
1.1 Systématique et taxinomique intégrative .....	24
1.2 Réflexion méthodologique sur les approches de type « barcode ADN » .....	32
2. Ecologie .....	35
2.1 Influence du type d'habitat sur la communauté de musaraignes en forêt de Ziama (Guinée) .....	36
2.2 Diversité des micro-mammifères dans le centre Bénin .....	37
3. Phylogéographie & Biogéographie : identification des facteurs de diversification .....	37
3.1 Principales théories proposées pour expliquer la diversification en milieu tropical ..	38
3.2 Utilisation des données moléculaires pour tester ces théories .....	40
3.3 Les rongeurs et les musaraignes : des modèles biologiques pertinents pour les études de phylogéographie .....	41
3.4 Résultats : mécanismes de diversification des petits mammifères en Afrique subsaharienne .....	42
4. Partie appliquée : pathogènes, espèces invasives, conservation .....	52
Partie 3 : PROJET DE RECHERCHE .....	54
1. Systématique et phylogéographie comparée au temps de la génomique .....	55
1.1 Phylogéographie comparée .....	55
1.2 Résolution phylogénétique .....	57
1.3 Comparaison des résultats mitochondriaux et nucléaires .....	57
2. Rôle de l'environnement et de la phylogénie sur la variabilité phénotypique .....	59

2.1 Identification des structures et/ou modules les plus adaptées pour les études de systématique .....	59
2.2 Relation forme - fonction .....	65
3. Rôle de l'homme : extinction, invasions .....	66
4. Conclusion.....	67
Références bibliographiques .....	69

# **Partie 1 : CURRICULUM VITAE DETAILLE**

## **1. ETAT CIVIL**

Violaine NICOLAS épouse COLIN - née le 30/12/1976, mariée, 2 enfants

Nationalité Française

Maitre de Conférences : Muséum National d'Histoire Naturelle, Département de Systématique et Evolution, ISYEB UMR 7205 MNHN CNRS EPHE UPMC, Sorbonne Université, CP 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris.

Tel: 01 40 79 48 52

e-mail: [vnicolas@mnhn.fr](mailto:vnicolas@mnhn.fr)

## **2. TITRES UNIVERSITAIRES**

- 1995-96 : DEUG Sciences de la vie, option Biologie des Organismes (Université de Poitiers), mention AB.

- 1997 : Licence de Biologie des Organismes (Université de Rennes 1), mention bien.

- 1998 : Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, mention bien,

1<sup>er</sup> semestre : Université de Rennes 1, 2<sup>ème</sup> semestre : Queen's University, Belfast.

Classe internationale : le milieu aquatique (Belfast), mention très bien.

- 1999 : DEA de Biologie des Populations, Génétique et Eco-Ethologie (Université de Rennes 1), mention bien (5<sup>ème</sup>/28), Option: gestion du patrimoine Naturel : Espèces-Espace.

- 2003 : Thèse de Doctorat de l'université Rennes 1 (mention très honorable)

Sujet : "Systématique et écologie des communautés afrotropicales de muridés (Mammalia : Rodentia) et de Soricidés (Mammalia : Insectivora)"

## **3. PARCOURS**

- 1999-2002 : Boursière MENESR pour la thèse. UMR 6552 CNRS, Université de Rennes 1, Station Biologique de Paimpont.

- 2002-2003 : Attaché Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche, UMR 6552, Université de Rennes 1, Station Biologique de Paimpont.

- 2003-2004 : Attaché Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche, Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive (EA 3265), Université du Maine.

- Depuis 2005 : Maître de conférence au sein de l'UMR 5202 puis de l'UMR 7205, Département de Systématique et Evolution, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

## **4. ENSEIGNEMENTS, DIFFUSION DES CONNAISSANCES, EXPERTISES ET GESTION DES COLLECTIONS**

**Chargée de collection** au MNHN (Rongeurs, Soricomorpha, Erinaceomorpha, Afrosoricida),

depuis 2005. Cette activité représente environ 40% de mon temps. La gestion de collections scientifiques est une des originalités du Muséum. Elle comprend des activités diverses telles que l'accueil des visiteurs scientifiques et la gestion des demandes de prêt, l'amélioration de la visibilité de la collection au niveau international (notamment via l'informatisation des spécimens et la mise à disposition des ces bases de données), la conservation (reconditionnement, veille sanitaire) et l'enrichissement de la collection, la mise à jour taxinomique et la veille technologique (quelle méthode de conservation pour quel usage ?).

#### **Enseignements :**

- Enseignements ponctuels dans le cadre de l'Ecole Doctorale du MNHN (2h par an)
- Algérie 2011 : 1 semaine d'enseignements en systématique

#### **Diffusion de connaissances et expertises :**

- Conseiller scientifique pour les livres pour enfants de A.S. Baumann : « Mon tour du monde des animaux » (Ed ; Tourbillon, 2010), « Ouvre les yeux sur la mer » (Actes Sud, 2011), « 1, 2, 3, étoiles ! Je compte dans la nature » (Rue du Monde, 2012).
- Expertises pour la liste rouge de l'IUCN
- Expertises pour l'exposition Nuit du MNHN (2014) et l'atelier « Rapaces Nocturnes : des prédateurs et leurs proies » pour les collèges et cycle 3 (2014)
- Expertises pour des ONG (WWF, PGRR Terra Systems) ou des bureaux d'étude (LAVALIN).

## **5. ACTIVITES LIEES A L'ADMINISTRATION**

- Membre du comité national du CNRS (section 29), depuis 2012
- Membre du comité cuvier d'éthique en matière d'expérimentation animale, depuis 2012 (et membre du bureau depuis 2013)
- Membre du Conseil Scientifique du Département Systématique et Evolution du MNHN, 2008-2013
- Membre du conseil d'Unité de l'UMR 7205, 2008-2013
- Membre du comité de sélection MCM 4085 en 2013
- Membre du comité de sélection d'un PostDoc Labex BCDIV en 2015
- Membre de l'équipe locale de sécurité (guide d'évacuation), depuis 2013.
- Participation à la rédaction du cahier de prospectives « Ecologie Tropicale » du CNRS (coordonnée par P.M. Forget)

## **6. ACTIVITES LIEES A LA RECHERCHE**

### **6.1 Evaluation de la recherche**

- Expertise de projets pour l'agence de financement de la recherche pour la Belgique francophone (depuis 2010)
- Expertise de projets pour la Czech Science Foundation (GACR ; depuis 2011)
- Expertise de projets pour l'ANR (depuis 2011)
- Expertise de projets pour International Foundation for Science (IFS, depuis 2010)
- Expertise de projets pour le programme ECOS-Sud (2014)

- Membre du « reviewer panel » des revues Journal of African Ecology, Mammalia, Biological Journal of the Linnean Society, Belgian Journal of Zoology, Molecular Ecology, Journal of Biogeography, BMC Evolutionary Biology, Heredity....

## 6.2 Participation à des jurys de thèse ou mémoire EPHE

- Arame Ndiaye, Thèse de doctorat. Titre : « Taxinomie intégrative, systématique évolutive et phylogéographie dans le genre *Gerbillus* (Rodentia : Gerbillinae) ». Thèse encadrée par Laurent Granjon & Mbacké Sembene. Soutenue le 20 décembre 2013, Université Cheikh Anta Diop de Dakar.

- Yannick Chaval, Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. Titre : « Taxinomie intégrative de la tribu des Rattini (Muridae, Rodentia) en Asie du Sud-Est ». Travaux encadrés par Mme Claudine Montgelard & M. Julien Claude. Soutenu le 25 avril 2014, Montpellier.

## 6.3 Participation à des comités de thèse

-**2006-2009** : Adam Konecny. Thèse en cotutelle entre l'Université Masaryk de Brno (Tchéquie) et l'Université Montpellier 2. Sujet: « Consequences of Anthropogenic changes on rodent communities and populations: study cases on native and introduced species in Eastern Senegal ».

- **depuis 2012** : Lylia Amarouche. Thèse en cotutelle entre le MNHN et l'université de Tizi Ouzou. Sujet : « Systématique et écologie des musaraignes de Kabylie (Algérie) ».

- **depuis 2013** : Joa mangombi. Thèse en co-tutelle entre le CBGP de Montpellier et l'Université de Franceville (Gabon). Sujet : « Circulation des virus dans des communautés de rongeurs: cas de la mosaïque Forêt-savane-zones urbaines dans l'agglomération de Franceville, Gabon ».

## 6.4 Missions de terrain à l'étranger

1999-2000 : Gabon, Monts Doudou (13 mois)

2003 : Guinée, forêt de Ziama (1 mois)

2005 : Mali, Adrar des Iforas (1 mois)

2006 : Cameroun, Mont Oku (3 semaines)

2007 : Bénin, Forêt de LaLama (5 semaines)

2007 : Cameroun, Parc national de Korup et Bamenda (1 mois)

2010 : Maroc, péninsule Tingitane (3 semaines)

2011 : Guinée forestière et Libéria (3 semaines)

2011 : Maroc, région de Marrakech (3 semaines)

## 6.5 Obtention de financements

*En tant que Porteur :*

- **2007**. Action Transversale du Muséum « Evolution et structure des Ecosystèmes ». Projet : Biogéographie comparée des petits mammifères forestiers de la zone du « Dahomey Gap »: rôle des savanes et des rivières comme barrière à la dispersion des espèces entre les forêts guinéenne et congolaise : 3600 €.

- **2007**. Société des amis du Muséum. Projet : Biogéographie comparée des petits mammifères forestiers de la zone du « Dahomey Gap ». 1500 €.

- **2009.** Action Transversale du Muséum « Taxinomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections ». Projet : Exploration de la biodiversité des petits mammifères africains. 5 292 €.
- **2010.** Action Transversale du Muséum « Taxinomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections ». Projet : Exploration de la biodiversité des petits mammifères africains. 6900 €.
- **2011.** Action Transversale du Muséum « Taxinomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections ». Projet : Exploration de la biodiversité des petits mammifères africains. 6700 €.
- **2012.** Action Transversale du Muséum « Taxinomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections ». Projet : Exploration de la biodiversité des petits mammifères africains. Projet: 4070 €.
- **2013.** Action Transversale du Muséum « Taxinomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections ». Projet : Que mangent les froggies ? Identifications des cuisses de grenouilles en commerce en France par les méthodes génétiques. Projet co-porté avec A Ohler. 1500 €.
- **2013.** BQR du Département de Systématique et évolution. Achat de pièges pour la capture de rongeurs. 1800 €.
- **2014 :** Action Transversale du Muséum « Génomique et collections ». Projet : Diversité génétique des taupes en Europe de l'Ouest : limites d'espèces et histoire biogéographique. 3000 €.
- **2014.** Action Transversale du Muséum « Formes possibles, Formes réalisées – Exploration du vivant ». Projet : Composants environnementaux et génétiques de la variation morphologique : crâne, mandibule et dents chez les petits mammifères afrotropicaux. 2000 €.
- **2015.** Action Transversale du Muséum « Formes possibles, Formes réalisées – Exploration du vivant ». Projet : Etude morpho-fonctionnelle des espèces de musaraignes pygmées en Afrique de l'Ouest. 2616 €.
- **2015.** Action Transversale du Muséum « Génomique et collections ». Projet : Identification spécifique des musaraignes pygmées d'Afrique de l'Ouest par barcoding en vue d'une étude morpho-fonctionnelle. 1200 €.
- **2015.** Action Transversale du Muséum « Génomique et collections ». Projet : Phylogénie du genre *Hylomyscus* à partir de génomes mitochondriaux complets. 2750 €.

*En tant que participant :*

- **2005 :** Action Transversale du Muséum « Etat et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile ». Projet « Biogéographie comparée des mammifères du Sahara ». Porteur : A. Hassanin.
- **2006-2007.** Projet d'Aménagement des Massifs Forestiers d'Agoua, des Monts Kouffé et de Wari- Maro (Bénin). Porteur : M. Colyn
- **2007-2010.** ANR-06-BDIV-0014. ANR Biodiversité (BDIV). Projet IFORA (Les îles forestières africaines : modèles d'une nouvelle approche de la dynamique de structuration de la biodiversité). Porteur: M. Veuille.
- **2009-2010.** Projet Genoscope "A SPEED-ID: Accurate SPECiEs Delimitation and IDentification of Eucaryotic biodiversity using DNA markers ». Porteur : JY Rasplus. Participation au sous-projet « Old World Rodent evolutionary systematics », 60000 séquences.
- **2009-2014.** PHC Tassili project (09mdu755) : Biodiversité des petits vertébrés des régions littorales d'Algérie et du Maroc : implications environnementales. Porteur : C. Denys.
- **2010.** Action Transversale du Muséum « Formes possibles, Formes réalisées ». Projet : Disparité et évolution des formes des crânes et dents de musaraignes des genres *Crocidura* et

*Suncus* (ordre des Soricomorpha, Mammalia) en Afrique du Nord et de l'Ouest. Porteur : C. Denys.

- **2010.** Action Transversale du Muséum « Biodiversité actuelle et fossile. Crises, stress, restaurations et panchronisme : le message systématique ». Projet « Biodiversité des Mammifères de la Cordillère annamitique ». Porteur : F. Richard.

- **2010-2014.** ANR-2009-PEXT004 – ANR 6eme extinction. Projet MOHMIE (Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres). Porteur: C. Denys. J'étais co-responsable du WP1 « Biodiversité et Biogéographie ».

- **2011-2012.** Projet Genoscope « Bibliothèque du Vivant ». Porteur : JY Rasplus. J'étais responsable du projet « Petits vertébrés africains » (29 plaques) et j'ai participé au projet « Amphibia: Phylogénie et espèces invasives » (10 plaques).

- **2012.** Action Transversale du Muséum « Formes possibles, Formes réalisées ». Projet « Evolution insulaire chez les musaraignes et les rongeurs tropicaux : le cas des îles du golfe de Guinée ». Porteur : C. Denys.

- **2013.** Action Transversale du Muséum « Biodiversité fossile et actuelle ». Projet : Variation intra- et interspécifique et structuration biogéographique des espèces de grenouilles des genres *Fejervarya*, *Hoplobatrachus* et *Limnonectes* (Amphibia, Dicroglossidae). Porteur : A Ohler. 2800 euros.

- **2014.** Labex BCDiv, PostdDoc. Projet: MOUSETRACK: Tracking the house mouse, a bioproxy to infer Neolithic mobility in eastern Mediterranean. Porteur: T. Cucchi.

- **2014-2016.** PHC Volubilis. Projet : Origine, structure, biogéographie des populations de petits vertébrés du Maroc : Implications sociétales. Porteur : C. Denys.

- **2015 :** Labex BCDiv, Mission de terrain. Projet : Inventaire de la biodiversité des petits mammifères d'Ethiopie Orientale. Porteur : C. Denys. 17 342 €.

- **2015 :** Labex BCDiv, Frais de publication. Approche intégrative de la 6ème extinction. Porteur : C. Denys. 4000 €.

## 7. ENCADREMENT

### 7.1 Co-encadrement de thèses

- **2003-2007 :** Jean-François Mboumba. Université de Rennes 1. Sujet : « Histoire des savanes incluses du Mayombe. Phylogéographie comparée de trois Muridés africains (Rodentia, Muroidea) : Le cas du Gabon ». J'ai co-encadré la thèse de Jean-François avec M. Colyn et P. Deleporte (Université de Rennes 1). Mon encadrement a principalement concerné l'aide à l'analyse des données moléculaires et la rédaction des articles. Je l'évalue à 20%. Nous avons co-publié quatre articles. Actuellement Jean-François est chargé de cours à l'université de Franceville (Gabon).

- **2003-2009 :** Bertin Akpatou. Université de Cocody (Côte d'Ivoire). Sujet : « Systématique et phylogéographie des muridae (Mammalia, Rodentia) africains: cas de *Praomys tullbergi* Thomas, 1894 et de *Praomys rostratus* Miller, 1900 à travers les forêts de la Haute Guinée ». J'ai co-encadré cette thèse avec E. N'Goran (Université de Cocody, Côte d'Ivoire) et M. Colyn (Université de Rennes 1). J'ai participé à l'ensemble de la thèse de Bertin, depuis la mise en place de son protocole d'échantillonnage jusqu'à l'aide à l'analyse des résultats et la rédaction des articles scientifiques. J'évalue mon encadrement à 35%. Nous avons co-publié quatre articles sur ses travaux de thèse. Actuellement Bertin est chargé de cours à l'Université de Cocody (Côte d'Ivoire).

- **2007-2010** : Alain-Didier Missoup. Co-Tutelle Université de Yaoundé 1 (Cameroun)-Muséum National d'Histoire Naturelle. Sujet : « Systématique et biogéographie des rongeurs dans les forêts de la ligne volcanique du Cameroun (Afrique ouest centrale) ». J'ai co-encadré avec C. Denys (MNHN) et CF Bilong Bilong (Université de Yaoundé 1, Cameroun) l'ensemble de la thèse d'Alain Didier, depuis la mise en place du protocole d'échantillonnage, la collecte sur le terrain, les manipulations au labo, l'analyse des données, la rédaction du manuscrit de thèse et des articles. J'évalue mon encadrement à 50%. Nous avons co-publié 13 articles. Alain Didier est actuellement chargé de cours à l'université de Douala (Cameroun).
- **2009-2012** : François Jacquet. Thèse au MNHN. Sujet « Phylogéographie et évolution morphologique de trois complexes d'espèces de musaraignes du genre *Crocidura* (Mammalia, Soricomorpha) en Afrique subsaharienne ». J'ai co-encadré cette thèse avec C. Denys (50%). Mon implication concerne essentiellement l'échantillonnage, les méthodes d'analyses des données moléculaires et la supervision de la rédaction du manuscrit de thèse et des articles. Nous avons co-publié 5 articles.
- **depuis 2012** : Kouakou Hilaire Bohoussou. Université de Cocody (Côte d'Ivoire). Sujet : «Diversité génétique et morphologique au sein du genre *Malacomys* (Rongeur, Muridae) ». Je co-encadre cette thèse avec B. Akpatou et E. N'Goran (Université de Cocody, Côte d'Ivoire). J'ai participé à la définition de son sujet de thèse, puis Hilaire est venu passer un an au MNHN (Bourse de l'Agence Universitaire de la Francophonie) afin d'analyser ses données et de rédiger son manuscrit et ses premiers articles. Pendant toute cette année j'ai participé à son encadrement à 70% (avec comme co-encadrant Raphael Cornette). Deux publications sont acceptées.
- **depuis 2013** : Malahat Dianat. Ferdowsi University of Mashhad (Iran). Sujet : «Taxinomic revision of the genus *Meriones* by integrative molecular and morphological approach». Je co-encadre cette thèse avec J. Darvish (Ferdowsi University of Mashhad). J'ai participé à la définition de son sujet de thèse et la méthodologie à employer. Malahat a obtenu une bourse de recherche pour venir passer 2 fois 6 mois en France en 2014-2015 et 2015-2016. Pendant cette période je l'encadre à 100%.
- **depuis 2013** : Lauriane Cacheux. Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris). Sujet : «Rôle des séquences d'ADN centromérique dans les phénomènes de diversification et spéciation chromosomiques chez les cercopithèques ». Dans le cadre de sa thèse Lauriane sera notamment amenée à produire une phylogénie des cercopithèques. J'encadre Lauriane sur cette partie (choix des gènes, manip, analyse des données, rédaction de la publication). Cela représente environ 15% de son travail de thèse.

## **7.2 Encadrement de stagiaires (Licence, Master, BTS)**

- **2006** : Pierre Lherminier. Master 2 SVT, mention Environnement et Gestion de la Biodiversité, Ecole Pratique des Hautes Etudes : Sujet : « Etude phylogéographique d'une souris épineuse d'Afrique de l'Ouest: *Acomys airensis* (Rodentia, Muridae) ».
- **2007** : Nicolas Nési. Master 2 Systématique et Evolution, Muséum National d'Histoire Naturelle. Sujet : « Phylogéographie comparée de trois espèces de gerbilles inféodées aux zones sableuses du Sahara ».
- **2009** : Charles Elgoyhen. Licence SVT, mention biologie cellulaire et moléculaire et physiologie à l'université de Paris 12. Sujet : « Phylogéographie du genre *Malacomys* en Afrique Tropicale ».
- **2010** : Eleonore Okpitz. Master 2 Génétique et Gestion de la Biodiversité, Paris VI. Sujet : « Barcoding de la tribu des Praomyini: Comparaison du degré de variabilité des gènes 16S, Cytochrome b et CO1 ».

- **2010** : Charles Munoz. Master 1 « Environnement, Patrimoine Naturel et Sociétés Spécialité : Systématique, Evolution et Paléontologie : connaissance et gestion durable de la biodiversité », Muséum National d'Histoire Naturelle. Sujet : « Etude de la variabilité morphométrique au sein du genre *Malacomys* (Rongeur, Muridae) en Afrique tropicale ».
- **2011** : Charles Munoz. Master 2 : Mention « Evolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Spécialité : « Systématique, Evolution », Muséum National d'Histoire Naturelle. Sujet : « Variabilité génétique et morphométrique au sein du genre *Malacomys* en Afrique tropicale ».
- **2011** : Tesceline Tremaud BTS bioanalyses et contrôles, lycée Jean-Baptiste Poquelin à Saint-Germain-en-Laye. « Variation génétique chez les amphibiens africains des genres *Hyla*, *Amietophrynus*, *Pseudepidalea* et *Pelophylax* ».
- **2013** : Meriem Ouriachi. BTS Biotechnologie du Lycée des métiers de la chimie et de la plasturgie Galilé de Gennevilliers. Identification spécifique des cuisses de grenouilles vendues dans le commerce via le séquençage ADN. Co-encadrement avec A. Ohler (10%).
- **2014**. Anne Fréville. Master 2 : Mention « Evolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Spécialité : « Systématique, Evolution et Paléontologie », Muséum National d'Histoire Naturelle. Sujet : Composants environnementaux et génétiques de la variation morphologique : crâne, mandibule et dents chez le rongeur africain *Praomys misonnei*. Co-encadrement avec R. Cornette (60%).
- **2015**. Arnault Chanteloup. Master 2 : Mention « Biologie Moléculaire et Cellulaire - spécialité Génétique et Gestion de la Biodiversité (GGB) », Paris VI. « Etude morpho-fonctionnelle des espèces de musaraignes pygmées en Afrique de l'Ouest ». Co-encadrement avec R. Cornette (30%) et A. Herrel (30%).

### **7.3 Encadrement de courte durée de thésards d'autres universités et chercheurs étrangers**

- **2007**. Stéphane Kan Kouassi (thésard à l'université de Cocody). 3 mois. Formation aux techniques de barcoding et à l'analyse de données phylogéographiques. Nous avons co-publié 3 articles.
- **2007**. Seth Eseib (thésard à l'université de Venda, Afrique du Sud). 1 mois. Formation aux techniques de barcoding et à l'analyse de données phylogénétiques.
- **2007**. Malika Adamou-Djerbaoui (thésarde à l'université Ibn Khaldoun, Algérie). 1 mois. Analyse de données écologiques. Nous avons co-publié un article.
- **2010**. Prince Kaleme (thésard à Stellenbosch University). 2 semaines. Formation à l'identification spécifique de ses rongeurs et à l'analyse de données de type barcoding.
- **2010**. Mourad Khaldi (thésard à l'Université de M'sila, Algérie). 1 mois. Formation aux techniques d'extraction, amplification et séquençage d'ADN et à l'interprétation des données moléculaires.
- **2010**. Adel Hamani (thésard à l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Algérie). 1 mois. Formation aux techniques de barcoding. Nous avons co-publié 1 article.
- **2011**. Jan Kennis (Thésard à l'Université d'Anvers, Belgique). 1 mois. Formation à l'identification des rongeurs et aide à l'analyse et l'interprétation des données génétiques et morphométriques. Ce travail a donné lieu à la publication de 2 articles. De plus nous avons par la suite co-publié 2 autres articles.
- **2012**. Alain-Didier Missoup (Enseignant-Chercheur à l'Université de Douala, Cameroun). 2 mois. Valorisation des travaux de thèse (rédaction d'un article qui est actuellement en cours de révision).

- **2012.** Adel Hamani (thésard à l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Algérie). 1 mois. Formation à l'analyse de données phylogéographique. Nous avons co-publié 1 article.
- **2014.** Mourad Khaldi (Enseignant-Chercheur à l'Université de M'sila, Algérie). 1 mois. Valorisation des travaux de thèse (rédaction d'un article qui est actuellement soumis) et formation aux méthodes de morphométrie.
- **2014.** Alain-Didier Missoup (Enseignant-Chercheur à l'Université de Douala, Cameroun). 2 mois. Valorisation des travaux de thèse (rédaction d'un article) et analyses génétiques.

## 8. LISTE DES TITRES ET TRAVAUX

Mon nom est indiqué en gras et les noms des étudiants que j'ai encadrés ou co-encadrés sont soulignés.

### 8.1 Revues internationales indexées avec comité de lecture

- A1- **Nicolas V.** & Colyn M. (2003). Seasonal variations in population and community structure of small rodents in a tropical forest of Gabon. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1034-1046.
- A2- **Nicolas V.**, Barrière P. & Colyn M. (2003). Impact of removal pitfall trapping on the community of shrews (Mammalia: Soricidae) in African forests. *Mammalia* 67: 133-138.
- A3- **Nicolas V.**, Wendelen W., Verheyen W. & Colyn M. (2003). Geographical distribution and morphometry of *Heimyscus fumosus* (Muridae, Brosset *et al.* 1965). *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 58: 197-208.
- A4- **Nicolas V.**, Wendelen W., Verheyen W. & Colyn M. (2003). Population structure and reproduction of *Heimyscus fumosus* (Muridae, Brosset *et al.* 1965). *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 58: 209-216.
- A5- **Nicolas V.**, Barrière P. & Colyn M. (2005). Seasonal variation in population and community structure of shrews in a tropical forest of Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 21: 161-169.
- A6- Lecompte E., **Nicolas V.**, Colyn M., Denys C. & Volobouev V. (2005). Description of the karyotype of *Heimyscus fumosus* and several other murids from the Mount Doudou area (Gabon). *Belgian Journal of Zoology* 135: 19-24.
- A7- **Nicolas V.**, Verheyen E., Verheyen W., Hulselmans J., Dillen M., Akpatou B., Dudu A., Wendelen W. & Colyn M. (2005). Systematics of African lowland rainforest *Praomys* (Rodentia, Muridae) based on molecular and craniometrical data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145:549-553
- A8- Barrière P., Hutterer H., **Nicolas V.**, Quérrouil S. & Colyn M. (2005). Investigating the role of historically isolated gallery forests outside the Congolese forest block as a refuge for African forest shrews. *Belgian Journal of Zoology* 135: 27-35.
- A9- **Nicolas V.** & Colyn M. (2006). Relative efficiency of three types of small mammal traps in an African rainforest. *Belgian Journal of Zoology* 136(1): 107-112.
- A10- **Nicolas V.**, Quérrouil S., Verheyen E., Verheyen W., Mboumba J.F., Dillen M. & Colyn M. (2006). Mitochondrial phylogeny of African wood mice, genus *Hylomyscus* (Rodentia, Muridae): implications for their taxonomy and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 779-793.
- A11- Casse N., Bui Q.T., **Nicolas V.**, Renault S., Bigot Y. & Laulier M. (2006). Species sympatry and horizontal transfers of *Mariner* transposons in marine crustacean

- genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40(2): 609-619.
- A12- **Nicolas V.** & Colyn M. (2006). Swimming ability in six species of rainforest African murid rodents in relation to their habitat preferences. *Zoological studies* 45(2) : 264-268.
- A13- Denys C., Colyn M. & **Nicolas V.** (2006). First record of the Dollman's tree mouse (*Prionomys batesi* Mammalia: Neosomyidae) in Republic of Congo and additional description of this rare Central African species. *Zootaxa* 1318: 59-68.
- A14- **Nicolas V.** & Colyn M. (2007). Efficiency of fluorescent powder tracking for studying use of space by small mammals in an African rainforest. *African Journal of Ecology* 45: 577-580.
- A15- Bui Q.T., Delaurière L., Casse N., **Nicolas V.**, Laulier M. & Chénais B. (2007). Molecular characterization and phylogenetic position of a new *mariner*-like element in the coastal crab, *Pachygrapsus marmoratus*. *Gene* 396: 248-256.
- A16- Akpatou B., **Nicolas V.**, Pires D., N'Goran E & Colyn M. (2007). Morphometric differentiation between two murid rodents, *Praomys tullbergi* (Thomas, 1894) and *Praomys rostratus* (Miller, 1900), in West Africa. *Zootaxa* 1607: 21-34.
- A17- **Nicolas V.**, Wendelen W., Barrière P., Dudu A. & Colyn M. (2008). Morphometrical variation in *Hylomyscus alleni* and *Hylomyscus stella* (Rodentia, Muridae), and description of a new species. *Journal of Mammalogy* 89(1): 222-231.
- A18- Bui Q.T., Casse N., Leignel V., **Nicolas V.** & Chénais B. (2008). Widespread occurrence of mariner transposons in coastal crabs. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47(3): 1181-1189.
- A19- **Nicolas V.**, Mboumba J.F., Verheyen E., Denys C., Lecompte E., Olayemi A. & Colyn M. (2008). Phylogeographical structure and regional history of *Lemniscomys striatus* (Rodentia: Muridae) in tropical Africa. *Journal of Biogeography* 35: 2074-2089.
- A20- Kan Kouassi S., **Nicolas V.**, Aniskine V., Lalis A., Cruaud C., Couloux A., Colyn M., Dosso M., Koivogui L., Verheyen E., Akoua-Koffi C., Denys C. (2008). Taxonomy and biogeography of the African Pygmy Mice, Subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, *Mus*) in Ivory Coast and Guinea (West Africa). *Mammalia* 72: 237-252.
- A21- Katuala P.G.B., Kennis J., **Nicolas V.**, Wendelen W., Hulselmans J., Verheyen E., Van Houtte N., Dierckx T., Dudu A.M., Leirs H. (2008). The presence of *Praomys*, *Lophuromys*, and *Deomys* species (Muridae, Mammalia) in the forest blocks separated by the Congo River and its tributaries (Kisangani region, Democratic Republic of Congo). *Mammalia* 72: 223-228.
- A22- **Nicolas V.**, Bryja J., Akpatou B., Konecny A., Lecompte E., Colyn M., Lalis A., Couloux A., Denys C. & Granjon L. (2008). Comparative phylogeography of two sibling species of forest-dwelling rodent (*Praomys rostratus* and *P. tullbergi*) in West Africa: Differential reactions to past forest fragmentation. *Molecular Ecology* 17: 5118-5134.
- A23- Missoup A.D., **Nicolas V.**, Wendelen W., Bilong Bilong C.F., Cruaud C. & Denys C. (2009). First record of *Hylomyscus walterverheyeni* on the north-western side of the Sanaga River (western Cameroon). *Zootaxa* 2004: 46-60.
- A24- **Nicolas V.**, Barriere B., Tapiero A. & Colyn M. (2009). Shrew species diversity and abundance in Ziama Biosphere Reserve (Guinea): comparison between primary forest, degraded forest and restoration plots. *Biodiversity and Conservation* 18: 2043-2061.
- A25- **Nicolas V.**, Granjon L., Duplantier J.M., Cruaud C., Dobigny G. (2009). Phylogeography of spiny mice (genus *Acomys*, Rodentia: Muridae), from the Southwestern margin of the Sahara, with taxonomic implications. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 29-46.
- A26- Fichet-Calvet E., Lecompte E., Veyrunes F., Barrière P., **Nicolas V.** & Koulémou K.

- (2009). Diversity and dynamics in a community of small mammals in coastal guinea, West Africa. *Belgian Journal of Zoology* 139 (2): 93-102.
- A27- Adamou-Djerbaoui M., Djelaila Y., Adamou M. S., Baziz B., **Nicolas V.** & Denys C. (2010). Préférence édaphique et pullulation chez *Meriones shawii* (Mammalia, Rodentia) dans la région de Tiaret (Algérie). *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 65 : 63-72.
- A28- **Nicolas V.**, Akpatou B., Wendelen W., Kerbis Peterhans J., Olayemi A., Decher J., Missouf A.D., Denys C., Barrière P., Cruaud C. & Colyn M. (2010). Molecular and morphometric variation in two sibling species of the genus *Praomys* (Rodentia: Muridae): implications for biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162: 397-419.
- A29- **Nicolas V.**, Olayemi A., Wendelen W. & Colyn M. (2010). Mitochondrial DNA and morphometrical identification of a new species of *Hylomyscus* (Rodentia: Muridae) from West Africa. *Zootaxa* 2579: 30-44.
- A30- Durnez L., Suykerbuyk P., **Nicolas V.**, Barrière P., Verheyen E., Johnson C. R., Leirs H. & Portaels F. (2010) The role of terrestrial small mammals as reservoir of *Mycobacterium ulcerans* in Benin. *Applied and Environmental Microbiology* 76 (13): 4574-4577.
- A31- **Nicolas V.**, Natta A., Barrière P., Delapre A. & Colyn M. (2010) Terrestrial small mammal diversity and abundance in central Benin: comparison between habitats, with conservation implications. *African Journal of Ecology* 48: 1092-1104.
- A32- **Nicolas V.**, Missouf A.D., Denys C., Kerbis Peterhans J., Katuala P., Couloux A. & Colyn M. (2010). The roles of rivers and Pleistocene refugia in shaping genetic diversity in *Praomys misonnei* in tropical Africa. *Journal of Biogeography* 38:191-216.
- A33- Bryja J., Granjon L., Dobigny G., Patzenhauerová H., Konečný A., Duplantier J.M., Gauthier P., Colyn M., Durnez L., Lalis A. & **Nicolas V.** (2010) Plio-Pleistocene history of West African Sudanian savanna and the phylogeography of the *Praomys daltoni* complex (Rodentia): The environment / geography / genetic interplay. *Molecular Ecology* 19(21):4783-4799.
- A34- Mboumba J.F., Deleporte P., Colyn M. & **Nicolas V.** (2011). Phylogeography of *Mus (Nannomys) minutoides* (Rodentia, Muridae) in West Central African savannahs: singular vicariance in neighbouring populations. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49(1): 77-85.
- A35- Evin A., **Nicolas V.**, Beuneux G., Toffoli R., Cruaud C., Couloux A. & Pons J.-M. (2011). Geographical origin and endemism of Corsican Kuhl's pipistrelles assessed from mitochondrial DNA. *Journal of Zoology* 284(1): 31-39.
- A36- Kennis J., **Nicolas V.**, Hulselmans J., Katuala P.G.B., Wendelen W., Verheyen E., Dudu A.M. & Leirs H. (2011). The impact of the Congo River and its tributaries on the rodent genus *Praomys*: speciation origin or range expansion limit? *Zoological Journal of the Linnean Society* 163(3): 983-1002.
- A37- Denys C., Lalis A., Kourouma F., Kan Kouassi S., **Nicolas V.**, Aniskine V. & Koivogui L. (2011). Discrimination morphologique, génétique et écologique de deux espèces sympatriques de *Mastomys* (Mammalia : Rodentia) en Guinée maritime (Conakry) : implications pour la santé et l'agriculture. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie* 67 : 193-211.
- A38- Bitam I., Rolain J.M., **Nicolas V.**, Tsai Y.L., Parola P., Gundi Vjak A.K.B., Chomel B., Raoult D. (2012). A multi-gene analysis of diversity of *Bartonella* detected in fleas from Algeria. *Comparative Immunology, Microbiology and Infections Diseases* 35(1): 71-76.

- A39- **Nicolas V.**, Schaeffer B., Missoup A.D., Kennis J., Colyn M., Denys C., Tatar C., Cruaud C., Laredo C. (2012). Assessment of three mitochondrial genes (16S, Cytb, CO1) for identifying species in the Praomyini tribe (Rodentia: Muridae). *PlosOne* 7(5): E36586.
- A40- Missoup A.D., **Nicolas V.**, Wendelen W., Keming E., Bilong Bilong C.F., Couloux A., Atanga E., Hutterer R. & Denys C. (2012). Systematics and diversification of *Praomys* species (Mammalia: Muridae) endemic to the Cameroon Volcanic Line (West Central Africa). *Zoologica Scripta* 41(4): 327-345.
- A41- Olayemi A., **Nicolas V.**, Hulselmans J., Missoup A. D., Fichet-Calvet E., Amundala D., Dudu A., Dierckx T. Wendelen W., Leirs H., Verheyen E. (2012). Taxonomy of the African Giant Pouched Rats (Nesomyidae: *Cricetomys*): molecular and craniometric evidence support an unexpected high species diversity. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165: 700-719
- A42- Granjon L., Colangelo P., Tatar C., Colyn M., Dobigny G. & **Nicolas V.** (2012). Intrageneric relationships within *Gerbilliscus* (Rodentia, Muridae, Gerbillinae), with characterization of an additional West African species. *Zootaxa* 3325: 1-25.
- A43- **Nicolas V.**, Missoup A.D., Colyn M., Cruaud C. & Denys C. (2012). West Central African Pleistocene lowland forest evolution revealed by the phylogeography of Misonne's Soft-furred Mouse. *African Journal of Zoology* 47(1): 100-112.
- A44- Jacquet F., **Nicolas V.**, Bonillo C., Cruaud C. & Denys C. (2012). Barcoding, molecular taxonomy and exploration of the diversity of shrews (Soricomorpha: Soricidae) on Mount Nimba (Guinea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166 (3): 672-687.
- A45- **Nicolas V.**, Herbretreau V., Couloux A., keovichit K., Douangbouppha B. & Hugot J.P. (2012). A remarkable case of micro-endemism in *Laonastes aenigmamus* (Diatomyidae, Rodentia) revealed by nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *PLoS ONE* 7(11): e48145.
- A46- Mboumba J.F., **Nicolas V.**, Colyn M. & Deleporte P. (2012). The phylogeography of *Lemniscomys striatus* (Rodentia, Muridae) confirms a remarkable vicariance event in neighbouring savannah populations in Central Gabon. *African Journal of Zoology* 47 (2): 285-293.
- A47- Jacquet F., Hutterer R., **Nicolas V.**, Decher J., Colyn M., Couloux A. & Denys C. (2013). A new status for two African giant forest shrew *Crocidura goliath goliath* and *Crocidura goliath nimbasilvanus* (Mammalia: Soricomorpha), based on molecular and geometric morphometric analyses. *African Zoology* 48(1): 13-29.
- A48- Olteanu M., **Nicolas V.**, Schaeffer B., Denys C., Kennis J., Missoup A.D. & Larédo C. (2013). Non-linear projection methods for visualizing Barcode data and application on two data sets. *Molecular Ecology Resources* 13(6): 976-990.
- A49- Gu S. H., **Nicolas V.**, Lalis A., Sathirapongsasuti N. & Yanagihara R. (2013). Complete genome sequence and molecular phylogeny of a new found hantavirus harbored by the Doucet's musk shrew (*Crocidura douceti*) in Guinea. *Infection, Genetics and Evolution* 20: 118-123.
- A50- **Nicolas V.**, Ndiaye A., Benazzou T., Souttou K., Delapre A. & Denys C. (2014). Phylogeography of the North African dipodil (Rodentia: Muridae) based on cytochrome-b sequences. *Journal of Mammalogy* 95(2): 241-253.
- A51- **Nicolas V.**, Hamani A., Amrouche L., Bensidhoum M., Boukhemza M., Doumandji S. & Denys C. (2014). First molecular evidence for the presence of *Crocidura pachyura* (Mammalia, Soricidae) in Kabylie (Algeria). *Mammalia* 78(2): 245-249.
- A52- Jacquet F., **Nicolas V.**, Colyn M., Kadjo B., Hutterer R., Akpatou B., Cruaud C. & Denys C. (2014). Forest refugia and riverine barriers promote diversification in the

- West African pygmy shrew (*Crocidura obscurior* complex, Soricomorpha). *Zoologica Scripta* 43(2): 131-148.
- A53- **Nicolas V.**, Souttou K., Gouisssem K., Doumandji S. & Denys C. (2014). First molecular evidence for the presence of *Gerbillus latastei* (Rodentia, Muridae) in Algeria. *Mammalia* 78(2): 267-271.
- A54- Gu S. H., Lim B. K., Kadjo B., Arai S., Kim J.-A., **Nicolas V.**, Lalis A., Denys C., Cook J. A., Dominguez S. R., Holmes K. V., Urushadze L., Sidamonidze K., Putkaradze D., Kuzmin I. V., Kosoy M. Y., Song J. W., Yanagihara R. (2014). Molecular phylogeny of hantaviruses harbored by insectivorous bats in Côte d'Ivoire and Vietnam. *Viruses* 6: 1897-1910.
- A55- Taylor P.J., Maree S., Cotterill F. P. D., Missoup A. D., **Nicolas V.** & Denys. C. (2014). Molecular and morphological evidence for a Pleistocene radiation of laminate-toothed rats (*Otomys*: Rodentia) across a volcanic archipelago in equatorial Africa. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 320–344
- A56- Vences M., de Pous P., **Nicolas V.**, Díaz-Rodríguez J., Donaire D., Hugemann K., Hauswaldt, J. S., Amat F., Barnestein J. A. M., Bogaerts S., Bouazza A., Carranza S., Galán P., de la Vega J. P. G., Joger U., Lansari A., El Mouden E. H., Ohler A., Sanuy D., Slimani T., Tejedo M. (2014). New insights on phylogeography and distribution of Painted frogs (*Discoglossus*) in northern Africa and the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia* 35: 305-320.
- A57- Denys C., Missoup A. D., **Nicolas V.**, Fülling O., Delapré A., Bilong Bilong C. F., Taylor P. J. J., Hutterer R. (2014). African highlands as mammal diversity hotspots: New records of *Lamottemys okuensis* (Rodentia: Muridae) and other endemic rodents from Mt Oku, Cameroon. *Zoosystema* 36(3): 647-690.
- A58- **Nicolas V.**, Mataame A., Crochet P.A., Geniez P., Ohler A.M. (sous presse). Phylogeographic patterns in North African water frog *Pelophylax saharicus* (Anura: Ranidae). *Zoological Journal of Systematics and Evolutionary Research*.
- A59- **Nicolas V.**, Grandcolas P., Braux F., Jourdan H., Malau A., Couloux A. & Ohler A (2015). Recent species in old Islands: the origin of introduced populations of *Litoria aurea* (Anura: Hylidae) in New Caledonia and Wallis. *Amphibia-Reptilia* 36: 65-81.
- A60- Ceriaco L., Marques M., Jacquet F., **Nicolas V.**, Colyn M., Denys C., Sardinha P., Bastos-Silveira C. (sous presse). Description of *Crocidura fingu*, a new endemic species of shrew (Mammalia, Soricomorpha) from Príncipe Island (Gulf of Guinea). *Mammalia*.
- A61- Jacquet F., Denys C., Verheyen E., Bryja J., Hutterer R., Kerbis Peterhans J.C., Stanley, W.T., Goodman S., Couloux A., Colyn M., **Nicolas V.** (2015). Phylogeography and evolutionary history of the *Crocidura olivieri* complex (Mammalia, Soricomorpha): from a forest origin to broad ecological expansion across Africa. *BMC Evolutionary Biology* 15 : 71.
- A62- Bohoussou K.H., Cornette R., Akpatou B., Colyn M., Kerbis Peterhans J., Kennis J., Šumbera R., Verheyen E., N'Goran E., Katuala P., **Nicolas V.** (sous presse). The phylogeography of the rodent genus *Malacomys* suggests multiple Afrotropical Pleistocene lowland forest refugia. *Journal of Biogeography*.

## 8.2 Revues non indexées à comité de lecture

- B1- Asakawa M. & **Nicolas V.** (2003). A new host and locality records of a Spirurid nematode species, *Protospirura muricola*, from Gabonese wild murids. *Biogeography* 5: 67-70.
- B2- Missoup A.D., Bilong Bilong C.F., **Nicolas V.**, Ngwane T., Derrick M., Barrière P.

- Rivière F., Achoundong G., Tchiengue B., Ekobo A., Oka & Denys C. (2006). Biodiversité des petits mammifères de la ligne volcanique du Cameroun: nouvelles perspectives. *Biosciences Proceedings* 12: 165-177.
- B3- Denys C., Lecompte E., Lalis A., Aniskine V., Fichet-Calvet E., Missoup A.D., Kourouma F., Kouassi Kan S., Soropogui B., Kekoura K., Doré A., Sylla O., Bala Z., Sylla M., Volobouev V., Camara A., Camara C., Allali K.B., **Nicolas V.**, Akiua Koffi C., ter Meulen J. & Koivogui L. (2007). Diversité cryptique et importance de la systématique pour les implications en agriculture et santé. *Cameroon Journal of Biological and Biochemical Sciences* 15: 14-26.
- B4- Denys C., Missoup A.D., Tchiengue B., Achoundong G., Ekobo A., Bilong Bilong C.F., Lembe D.M. & **Nicolas V.** (2009). Altitudinal distribution of and anthropogenic influence on small mammal assemblages on Mount Kupe, SW Cameroon. *Bonner Zoologische Beiträge* 56: 159-173.
- B5- Cap H., Deleporte P., Joachim J., Aulagnier S., **Nicolas V.**, Legal P. & Reby D. (2010). Comportements vocaux et phylogénie des cervidés. *Biosystema* 27: 27-44.
- B6- Keovichit K., **Nicolas V.** & Hugot J.P. (2011). *Laonastes aenigmamus*, rongeur énigmatique récemment découvert au Laos. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 164 (2) : 135-140.
- B7- Stoetzel E., Ohler A., Delapre A., **Nicolas V.**, Jacquet F., Rihane A., Mataame A., Fekhaoui M., Benazzou T. & Denys C. (2012). Inventaire des petits vertébrés terrestres du Maroc Central. *Bulletin de l'Institut Scientifique du Maroc, section Sciences de la Vie* 34(1) : 45-56.
- B8- Hugot J.-P., Gu S. H., Feliu C., Ventura J., Ribas A., Dormion J., Yanagihara R. & **Nicolas V.** (2014). Genetic diversity of *Talpa europea* and nova hantavirus (NVAV) in France. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 167(3) : 1-8.
- B9- Bohoussou H. K., Akpatou B. K., Kadjo B., Souleman O., N'Goran E. K., **Nicolas V.** (2014). Morphometric variation in the forest rodent *Malacomys edwardsi* (Rodentia: Muridae) in Côte d'Ivoire. *Journal of Applied Biosciences* 80: 7014-7023.
- B10- Denys C., Stoetzel E., Lalis A., **Nicolas V.**, Delapre A., Mataame A., Rihane A., El Brini H., Liefried S., Fahd S., Ouarour A., Chekhaoui A., Fekhaoui M., Benhoussa A., Tifraouine L., El Hassani A. & Benazzou T. (Sous presse). Inventaire des petits mammifères des régions anthropisées et naturelles du Maroc central et côtier. *Bulletin de l'Institut Scientifique du Maroc, section Sciences de la Vie*.
- B11- **Nicolas V.**, Jacquet F., Stoetzel E., Lalis A., Delapre A., El Brini H., Mataame A., Rihane A., Liefried S., Ouarour A. & Denys C. (Sous presse). Identification moléculaire et histoire phylogéographique et démographique des musaraignes du Maroc septentrional. *Bulletin de l'Institut Scientifique du Maroc, section Sciences de la Vie*.

### 8.3 Chapitres de livres

- C1- **Nicolas V.**, Barrière P., Guimondou S. & Colyn M. (2004). Structure et dynamique des peuplements de Muridae et de Soricidae des Monts Doudou. Pp. 107-127. In: *a floral and faunal inventory of Monts Doudou : Gabon with reference to elevation variation*. Ed. Brian Fisher. California Academy of Sciences.
- C2- Olayemi A., **Nicolas V.**, Gaubert P., Leirs H., Verheyen E. (2010). Small Mammals, Morphology and Molecules: Tale-Bearing Tenants of the Nigerian Southwestern Forest Block. *Advances in Environmental Research Volume 8*. Justin A., Daniels J.A. (Ed.). Nova Science Publishers, Hauppauge.

## 8.4 Autres publications

- D1- Herbreteau V., **Nicolas V.**, Cornette R. & Hugot J.P. (2006). Une découverte récente au Laos: le kha-nyou, rongeur énigmatique. *Le courrier de la Nature* 230: 28-33.
- D2- Barrière P., **Nicolas V.** & Kwaku Oduro L. (2008). Rapid Survey of the Small Mammals of Ajenjua Bepo and Mamang River Forest Reserves, Ghana. In "*Rapid Biological Assessment of the Ajenjua Bepo and Mamang River Forest Reserves, Eastern Region, Ghana*". Edited by Jennifer McCullough, Peter Hoke, Piotr Naskrecki and Yaw Osei-Owusu. RAP Bulletin of Biological Assessment # 50. pp 54-57.
- D3- Allenbach M., Bambridge T., Boëtsch G., Brémond L., Brétagnolle F., Buisson E., Carrière S., Céréghino R., Charpentier M., Chevallier D., Claudet J., Chave J., Couteron P., Davy D., Dubuisson J.-Y., Elias M., Favier C., Fontaine C., Fritz H., Forget P.-M., Fromard F., Gardel A., Garine E., Gignoux J., Gourlet-Fleury S., Grison C., Henry P.-Y., Hilmi N., Hossaert M., Le Corre M., Le Port G., Le Stradic S., Marchand C., Meziane T., McKey D., Marcon E., Moizo B., Morand S., Murienne J., **Nicolas V.**, Pascal N., Planes S., Prugnolle F., Réjou-Méchain M., Strasberg D., Riéra B., Taberlet P., Thébaud C., Traissac S., Thomas Y., Vigne-Lebbe R. (2014). Prospective-Ecologie Tropicale. Les cahiers Prospectives, Centre National de la Recherche Scientifique - Institut Ecologie et Environnement (CNRS-INEE). Editor: Pierre-Michel Forget. 102 pp.

## 8.5 Conférences invitées dans des congrès nationaux ou internationaux

- **Nicolas V.** (2014). The importance of spatial scale for taxonomic and systematic studies. Indo-French Workshop "Strengthening capacity for inventory of fauna in biodiversity hotspots in India and its neighbouring countries". Hyderabad, Inde (présentation orale).

## 8.6 Posters, communications orales dans des conférences

### *Congrès internationaux*

- Bohoussou K. H., Cornette R., Akpatou B., Colyn M., Kerbis Peterhans J., Kennis J., Šumbera R., Verheyen E., N'Goran E., Katuala P., **Nicolas V.** (2015). The phylogeography of the rodent genus *Malacomys* suggests multiple Afrotropical Pleistocene lowland forest refugia. 12<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium. Mantasoa, Madagascar. (présentation orale).
- Denys, C., Lalis, A., **Nicolas, V.**, Aniskine V., Decher J. (2015). A taxonomic update of the rodent biodiversity of the Republic of Guinea : Its importance for conservation issues. 12<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium. Mantasoa, Madagascar. (poster).
- Missoup A. D., Yemchui G., Denys C., **Nicolas V.** (2014). An improved phylogeny of the Arvicanthini tribe suggests the paraphyly of the Guineo-Congolese forest dwelling genus *Hybomys* (Rodentia: muridae). 1st International conference on biodiversity in the Congo basin, Kisangani (DRC). (poster).
- Missoup A. D., **Nicolas V.**, Colyn M., Hutterer R., Denys C. (2014). Role of forest refugia and rivers in structuring patterns of genetic diversity within the genus *Hybomys* (Rodentia, Muridae) in the northwest Congo Basin. (présentation orale).
- Gu S. H., Lalis A., **Nicolas V.**, Sathirapongsasuti, N. Denys C., Yanagihara R. (2013) Molecular Phylogeny of Bowé Virus, A New found Hantavirus Harbored by the Doucet's Shrew (*Crocidura douceti*) in Guinea. IX International Conference on HFRS, HPS and Hantaviruses, Beijing, China. (présentation orale).
- Gu S. H., Lim B. K., Kadjo B., Arai S., Song J. W., **Nicolas V.**, Denys C., Cook J. A., Dominguez S. R., Holmes K. V., Yanagihara R. (2013). Phylogenetically Divergent

Hantaviruses Harbored by Insectivorous Bats in Côte d'Ivoire and Vietnam. IX International Conference on HFRS, HPS and Hantaviruses, Beijing, China. (présentation orale).

- Bryja, J., Patzenhauerová H., **Nicolas V.**, Šumbera R., Verheyen, E. (2012). Revision of African murids of the genus *Grammomys* based on DNA sequences. 13<sup>th</sup> Rodens et Spatium, International Conference on Rodent Biology. Rovaniemi, Finland (présentation orale).
- Missoup A. D., **Nicolas V.**, Colyn M., Hutterer R., Denys C. (2012). Phylogeography of forest dwelling rodents of the *Hybomys univittatus* species complex (Muridae: Murinae) from West Central Africa with taxonomic implications. Symposium of Paris Science Academy on The impact of a major environmental crisis on species, populations and communities: the fragmentation of African forests at the end of the Holocene. Paris, France (Poster).
- Denys C., Missoup A. D., Hutterer R., **Nicolas V.** (2012) The mountain forest of Oku (CVL, Cameroon): a biodiversity hotspot for small mammals. Symposium of Paris Science Academy on The impact of a major environmental crisis on species, populations and communities: the fragmentation of African forests at the end of the Holocene. France (Présentation Orale).
- Chabé M., **Nicolas V.**, Barriel V., Keovichit K., Douangboupha B., Janthakhin Y., Gantois N., Dei-Cas E., Hugot J.P. (2012). *Pneumocystis* (Fungi: Ascomycota) in *Laonastes aenigmamus* (Mammalia: Rodentia): how a pulmonary fungus could help to clarify both host taxonomy and phylogeography. International Society for Human and Animal Mycology, Berlin, Allemagne. (poster).
- Lalis A., **Nicolas V.** (2012). Diversité génétique et structuration phylogéographique de *Meriones shawii* au Maroc et en Algérie. 3<sup>ème</sup> Congrès Franco-Maghrébin de Zoologie et d'Ichtyologie, Marrakech, Maroc.
- Ohler A.M., **Nicolas V.** (2012). Définition taxinomique des Bufonidae du Maroc : variation ontogénétique et spatiale des espèces. 3<sup>ème</sup> Congrès Franco-Maghrébin de Zoologie et d'Ichtyologie, Marrakech, Maroc.
- Olteanu M., **Nicolas V.**, Schaeffer B., Laredo C. (2011). On the use of self-organizing maps for the representation of Barcoding data: an application to *Hylomyscus* data. *Fourth International Barcode of Life Conference*, Adelaide, Australie (poster).
- Laredo C., Schaeffer B., Denys C., **Nicolas V.** (2011). Assessment of three mitochondrial genes for barcoding the Praomyini tribe. *Fourth International Barcode of Life Conference*, Adelaide, Australie (poster).
- **Nicolas V.**, Munoz C., Akpatou B., Julian Kerbis Peterhans J., Kennis J., Bohoussou K. H., Katuala P., Kadjo B., Sumbera R. and Colyn M (2011). Combining molecular and morphometrical data to solve species limits within the genus *Malacomys* (Rodentia, Muridae). African Small Mammal Symposium, Kwaluseni, Swaziland (présentation orale).
- Jacquet F., Colyn M., **Nicolas V.**, Decher J., Hutterer R., Kadjo B., Denys C. (2011). Unexpected genetic diversity among the *Crocidura obscurior*, West African Pygmy Shrew complex (Soricomorpha, Soricidae): phylogeny, phylogeography and systematics. African Small Mammal Symposium, Kwaluseni, Swaziland (poster).
- Cosson J.F., Ben Faleh A., N. Nési N., C. Tatarde C., Duplantier M., Dobigny G., **Nicolas V.**, Granjon L. (2011). Phylogeography of Saharian rodents. African Small Mammal Symposium, Kwaluseni, Swaziland (présentation orale).
- Eiseb S.J., Zeller U., Taylor P.J., **Nicolas V.**, Denys, C. (2011). Systematics and biogeography of the genus *Mastomys* in Namibia and adjacent countries. African Small Mammal Symposium, Kwaluseni, Swaziland (poster).

- Kennis J., Katuala P.G.B., **Nicolas V.**, Hulselmans J., Wendelen W., Gambalemboke M., Dudu A., Leirs H., Verheyen E. (2010) Rodent biogeography using dated phylogenies: do rivers in the congo basin act as barriers or as speciation hotspots? 4th International Conference on Rodent Biology and Management, Bloemfontein, Afrique du Sud (présentation orale).
- Eseib S. J., Zeller U., Taylor P. J., denys C., **Nicolas V.** (2010). Delimitation of species of *Mastomys* in Namibia. 4th International Conference on Rodent Biology and Management, Bloemfontein, Afrique du Sud (présentation orale).
- Kennis J., **Nicolas V.**, Hulselmans J., Wendelen W., Katuala P.G.B., Leirs H., Verheyen E., Dudu A.M. (2010). A new species within a taxinomically complex African rodent genus: *Praomys kikwit* n.sp. 4th International Conference on Rodent Biology and Management, Bloemfontein, Afrique du Sud (poster).
- **Nicolas V.**, V. Herbreteau V., A. Couloux A., C. Cruaud C., K. Keovichit K., B. Douangbough B., J-P. Hugot J.P. (2011). Divergent clades in *Laonastes aenigmamus* (Diatomyidae, Rodent): implications for taxonomy, biogeography and conservation. European Congress of Mammalogy, Paris, France (présentation orale).
- Jacquet F., Colyn M., **Nicolas V.**, Decher J. , Hutterer R., Kadjo B. , Denys C. (2011). Unexpected genetic diversity among the *Crociodura obscurior* west african pygmy shrew complex (soricomorpha, soricidae): Phylogeny and phylogeography. European Congress of Mammalogy, Paris, France (présentation orale).
- **Nicolas V.**, Bryja J., Akpatou B., Konecny A., Lecompte E., Colyn M., Lalis A., Couloux A., Denys C., Granjon L. (2009). Comparative phylogeography of two sibling species of forest-dwelling rodent (*Praomys rostratus* and *P. tullbergi*) in West Africa: Different reactions to past forest fragmentation. Tropical Vertebrates in a changing world, Koenig Museum, Bonn, Allemagne (présentation orale).
- Denys, C., Missoup A.D., **Nicolas V.**, Bilong Bilong C.F., Fuelling O., Hutterer R. (2009). New records of *Lamottemys okuensis* (Rodentia: Muridae) and other small mammals from Mount Oku, Cameroon. Tropical Vertebrates in a changing world, Koenig Museum, Bonn, Allemagne (présentation orale).
- Kennis J., **Nicolas V.**, Hulselmans J., Katuala P.G.B., Wendelen W., Verheyen E., Dudu A.M., Leirs H. (2009) Taxonomy and biogeography of *Praomys* species (Rodentia: Muridae) occurring in the rainforest region of Kisangani (Democratic Republic of Congo). Tropical Vertebrates in a changing world, Koenig Museum, Bonn (présentation orale).
- Missoup A., **Nicolas V.**, Wendelen W., Bilong Bilong C.F., Atanga E., Hutterer R., Denys C. (2009) Molecular and morphological characterization of the species of the *Praomys tullbergi* species complex endemic to the Cameroon Volcanic Line. Tropical Vertebrates in a changing world, Koenig Museum, Bonn (Poster).
- Bui Q.T , Casse N., Leignel V., **Nicolas V.**, Chénais B. (2008). Widespread occurrence of *Mariner* transposons in coastal crabs. International Congress on Transposable Elements, Saint-Malo, France (Poster).
- Olayemi A., **Nicolas V.**, Colyn M., Leirs H. & Verheyen E. (2007). Various murid rodents from Nigeria represent cryptic, previously undescribed taxa: preliminary DNA evidence . 10<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, International Institute of Tropical Agriculture, Abomey-Calavi, Benin (Poster).
- **Nicolas V.**, Akpatou B., KerbisPeterhans J., Olayemi A., Decher J., Isaquou D., Missoup A.D., Denys C., Barriere P. & Colyn M. (2007). Combining molecular and morphometrical data to solve species limits and species' geographical distribution: a case study in subtropical Africa. 10<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, International Institute of Tropical Agriculture, Abomey-Calavi, Benin (Oral Communication).

- Missoup A.D., **Nicolas V.**, Massoma D., Bilong Bilong C.F. & Denys C. (2007). Small mammals diversity from Mount Kupe in Southwest Cameroon. 10<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, International Institute of Tropical Agriculture, Abomey-Calavi, Benin (Oral Communication).
- Kouassi S., Allali B., Akua-Koffi C., **Nicolas V.**, Coulibaly G.D., Dosso H., Dosso M., Koivogui L., Aniskine V. & Denys C. (2007). Taxonomy and biogeography of the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, Mus) in Ivory Coast and Guinea. 10<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, International Institute of Tropical Agriculture, Abomey-Calavi, Benin (Oral Communication).
- Katuala P.G.B., Kennis J., **Nicolas V.**, Wendelen W., Huselmans J., Verheyen E., Van Houtte N., Dierckx T., Dudu A. & Leirs H. (2007). Zoogeography of *Praomys*, *Lophuromys* and *Deomys* species in the lowland rainforest around Kisangani and the influence of the Congo River and tributaries on their distribution. . 10<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, International Institute of Tropical Agriculture, Abomey-Calavi, Benin (Oral Communication).
- Bui Q.T., Casse N., Leignel V., **Nicolas V.**, Laulier M. & Chénais B. (2006). Evolution of Mariner Like Elements in *Brachyura* (Decapoda, Crustacea) and Comparison Between the Evolution of these Elements and the phylogenetic evolution of their hosts. "10<sup>th</sup> Evolutionary Biology Meeting", Marseilles, France (Oral Communication).
- Bui Q.T., Casse N., Leignel V., **Nicolas V.**, Laulier M. & Chénais B. (2006). Molecular Evolution of *Mariner Like Elements* in *Brachyura* (Decapoda, Crustacea). "Eléments transposables", Clermont Ferrand, France (Oral Communication).
- Casse N., Bui Q.T., Hardivillier Y., Renault S., Halaimia-Toumi N., **Nicolas V.**, Demattei M-V., Laulier M., Bigot Y. & Chénais B. (2006). Detection of *mariner* transposons in the genome of hydrothermal organisms: evidence for horizontal transfer in marine invertebrate genomes. "11<sup>th</sup> deep-sea Biology Symposium", Southampton, United Kingdom, (Oral Communication).
- **Nicolas V.**, Barrière P. & Colyn M. (2004). Small mammals diversity in Agricultural lands and primary, secondary and replanted forest, in South-East Guinea. "Biodiversity: state, stakes and future", Louvain-la-Neuve, Belgique (Oral Communication).
- **Nicolas V.**, Verheyen E., Verheyen W., Wendelen W., Akpatou B., Dudu A. & Colyn M. (2003). Revision of the genus *Praomys* (Rodentia, Muridae) in lowland tropical rainforest. 9<sup>th</sup> African Small Mammals Symposium, Sokoine University of Agriculture, Morogoro, Tanzania (Oral Communication).
- Barrière P., **Nicolas V.** & Colyn M. (2003). Small mammals diversity within historically-isolated forest galleries north of the Central African Republic. 9<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, Sokoine University of Agriculture, Morogoro, Tanzania (Oral Communication).
- Colyn M., **Nicolas V.** & Verheyen W. (2003). First observation of the genus *Paraxerus* (Sciuridae) on the left bank of Congo River and validation of the species *P. antoniae* (Thomas & Wroughton 1907) 9<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium, Sokoine University of Agriculture, Morogoro, Tanzania (Poster).
- Sakurai T., **Nicolas V.**, Fujiki N., Koide H. & Hasakawa M. (2003). Preliminary report on parasitic nematodes of Gabonese wild murids. 9<sup>th</sup> Meeting of the Japanese Society of Zoo and Wildlife Medecine, Univeristy of Ryukyu, Okinawa, Japan (Oral Communication).
- **Nicolas V.** & Colyn M. (2002). Spatio-temporal variations of the structure of two African rainforest murid communities. 8<sup>th</sup> International Conference Rodens & Spatium, Louvain-La-Neuve, Belgique (Oral communication).

- **Nicolas V.**, Verheyen W., Perpète O. & Colyn M. (1999). A preliminary report on the community structure of Murids in african lowland tropical rain forest. 8<sup>th</sup> International African Small Mammals Symposium. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Oral communication).

#### Congrès nationaux

- Lalis A., **V. Nicolas**, Leblois R. (2014). Inférences démographiques en génétique des populations. Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Lalis A., **Nicolas V.**, Lapointe F.J. (2014) Phylogéographie comparée de neuf espèces de microvertébrés marocains Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Denys C., Stoetzel E., Lalis A., **Nicolas V.**, Delapré A., Mataame A., Rihane A., Brini H. El, Liefried S., Fahd S., Ouarour A., Fekhaoui M., El Hassani A., Bennazou T. (2014) Inventaire des petits mammifères des régions anthropisées et naturelles du Maroc central et côtier Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Amrouche-Larabi L., Cornette R., **Nicolas V.**, Boukhemza M., Hamani A., Stoetzel E., Bensidhoum M., Khifer L., Mamou R., Denys C. (2014) Etude morphométrique des musaraignes d'Algérie et du Maroc Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Lalis A., Leblois R., Liefried S., Ouarour, Beeravolu Reddy A. C., Michaux J., Hamani A., Denys C., **Nicolas V.** (2014) Histoire géographique et démographique du mulot sylvestre en Afrique du Nord : combinaison des données génétiques et fossiles Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Lalis A., Stoetzel E., Leblois R., Benazzou T., Souttou K., Denys C., **Nicolas V.** (2014) Histoire géographique et démographique de l'espèce de rongeur *Meriones shawii* en Afrique du Nord Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- Ohler A., Lalis A., Fahd S., Mataame A., **Nicolas V.** (2014) Variation morphologique et génétique au sein de l'espèce *Amietophrynus mauritanicus* (Bufonidae) au Maroc Colloque Franco-Marocain, Approche Intégrative de la 6ème extinction, Paris, France. (présentation orale).
- **Nicolas V.**, Hamani A. (2014). Barcoding et phylogéographie des petits mammifères Algériens. Journées de restitution du projet Tassili, Alger, Algérie (Présentation Orale).
- Jacquet F., **Nicolas V.**, Colyn M., Denys C. (2012). Size and skull conformation constraints in the African forest shrews *Crocidura goliath goliath*, *C. g. nimbasilvanus* and *C. obscurior* (Mammalia, Soricomorpha). Congrès de l'Action Transversale du Muséum “*Formes possibles, Formes réalisées*”. Paris, France (présentation orale)
- **Nicolas V.** (2011). Variabilité génétique et morphométrique au sein du genre *Malacomys* (rongeur, muridae) en Afrique tropicale. Journées du groupe rongeur. Montpellier, France (présentation orale).
- Denys C., Missoup A. D., **Nicolas V.** (2010) Systématique et diversification des rongeurs endémiques des forêts de montagne du cameroun : exemple du genre *Praomys*. Colloque Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux terrestres et aquatiques continentaux. Montpellier, France (Poster).
- Denys C., Bennazou T., Cornette R., Lalis A., Stoetzel E., Richard F., **Nicolas V.** (2010). Apport de l'approche intégrative de la taxinomie à l'étude de la biodiversité cryptique

- des petits mammifères africains. 6eme journées nationales de la biodiversité. Rabat, Maroc (Présentation Orale).
- Missoup A. D., **Nicolas V.** (2010). Phylogéographie de quelques espèces de muridés en Basse Guinée. Journées de restitution du projet ANR IFORA. Montpellier, France (Présentation Orale).
  - Missoup A. D., **Nicolas V.**, Denys C. (2010). Les rongeurs de la LVC : origine et endémisme. Journées de restitution du projet ANR IFORA. Montpellier, France (Présentation Orale).
  - Missoup A. D., **Nicolas V.**, Hutterer R., Bilong Bilong C. F., Denys C. (2010). Systématique et diversification des *Praomys* (Rodentia : Muridae) endémiques de la LVC. Journées de restitution du projet ANR IFORA. Montpellier, France (Poster).
  - **Nicolas V.**, Okpitz E., Laredo C., Schaeffer B. (2010) Pertinence des gènes 16S, Cytb et CO1 pour le barcoding de la tribu des *Praomyini*. Journées du groupe rongeur. Montpellier, France (présentation orale).
  - **Nicolas V.**, Richard F., Gerbault-Seuraut M., Khamsavath K., Douangboupouha B., Hugot J. P. (2010) Phylogéographie de *Laonastes aenigmanus* : comparaisons de données moléculaires et cytogénétiques. Journées du GDR de Génomique « Spéciation, Evolution chromosomique et Phylogénomique ». Paris, France (Présentation Orale).
  - **Nicolas V.** (2009). Phylogéographie comparée de deux espèces de rongeurs forestiers (*Praomys rostratus* et *P. tullbergi*) en Afrique de l'Ouest. Journées de l'UMR 7205. Paris, France
  - Denys, C., Missoup, A.D., Aniskine, V., **Nicolas, V.**, D. Massoma, Bilong Bilong C. F. (2008) Systématique et évolution des petits mammifères de la ligne volcanique du Cameroun. Réunion de la société de biosciences au Cameroun (Poster).
  - Missoup A.D., Denys C., **Nicolas V.**, Wendelen W., Bilong Bilong C. F. (2008). Présence de *Hylomyscus waltherverheyeni* (Rodentia ; Muridae) sur la rive droite du fleuve Sanaga à l'Ouest du Cameroun. Réunion de la société de biosciences au Cameroun (Poster).
  - Missoup A. D., Bilong Bilong C.F., **Nicolas V.**, Ngwane T., Derrick M., Barrière P. Riviere F., Achoundong G., Tchiengue B., Atanga Ekobo, Denys C. (2006). Biodiversité des petits mammifères de la ligne volcanique du Cameroun : nouvelles approches. Réunion de la société de biosciences au Cameroun (Poster).
  - Denys, C., Lecompte E., Lalis A., Aniskine, V., Missoup A.D., Kourouma F., Kouassi Kan S., **Nicolas V.** (2006). Unexpected biodiversity of rodents revealed by integrated taxonomic approaches: implications for conservation, agriculture and health. Réunion de la société de biosciences au Cameroun (Poster).
  - **Nicolas V.** (2006). Phylogénie et phylogéographie des rongeurs africains: exemple du genre *Hylomyscus*. Journées du Département Systématique et Evolution du MNHN. Paris, France (Présentation Orale).
  - **Nicolas V.**, Granjon L., Dobigny G., Duplantier J. M., Cosson J. F., Gautun J. C., Volobouev V., Lherminier P. (2006). Biogéographie des *Acomys* en Afrique de l'Ouest. Journées du groupe Rongeur. Montpellier, France (Présentation Orale).
  - **Nicolas V.** (2005). Systématique et évolution des micro-mammifères en Afrique. Journée scientifique du MNHN. Paris, France
  - **Nicolas V.** (2005). Systématique et écologie des communautés afrotropicales de muridés (mammalia : Rodentia) et de soriciés (Mammalia : Insectivora). Séminaire du Département Systématique et Evolution du MNHN. Paris, France.

## 8.7 Articles soumis dans des revues internationales indexées à comité de lecture

- Lalis A., Leblois R., Liefried S., Ouarour A., Beeravolu C., Michaux J., Hamani A., Denys C., **Nicolas V.** Geographic and demographic history of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in North Africa: a comparison of fossil and genetic data. *Zoological Journal of Systematic and Evolutionary Research*.
- Schaeffer B., **Nicolas V.**, Austerlitz F., Laredo C. A statistical method to infer relationships between populations from DNA sequence data: application to *Praomys*. *PlosOne*.
- Missoup A.D., **Nicolas V.**, Eseib S., Keming Chung E., Denys C. Phylogenetic position of the enigmatic Mount Oku Rat, *Lamottemys okuensis* (Rodentia: Muridae), based on molecular and morphological data. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Lalis A., Leblois R., Stoetzel E., Benazzou T., Souttou K., Denys C., **Nicolas V.** Phylogeography and demographic history of the Shaw's Jird (*Meriones shawii*), in North Africa: insights from sequence, microsatellite and fossil data. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Khaldi M., Ribas A., Barech G., Hugot J.P., Benyettou M., Albane L., Arrizabalaga A., **Nicolas V.** Molecular evidence reveals recent anthropogenic introduction of the Algerian Hedgehog *Atelerix algirus* in Spain, Balearic Islands and the Canaries from North Africa. *Mammalia*.

## **Partie 2 : RESUME DE MES ACTIVITES DE RECHERCHE**

La prise de conscience, à la fin du XXème siècle, de l'impact de l'homme sur la biodiversité à conduit les gouvernements à rédiger un certain nombre de lettres d'intentions (Sommet planétaire de Rio en 1993, Grenelle de l'environnement 2007) visant à maintenir la diversité des écosystèmes, des espèces, des populations et des gènes. Maintenir cette diversité passe donc par la connaissance de ces entités, leurs dynamiques et les processus évolutifs qui les affectent. Si la notion d'espèce semble intuitive, dans de nombreuses situations la définition de l'espèce demeure très complexe. L'espèce en tant que telle ne doit pas être perçue comme une entité figée, mais elle s'inscrit dans un continuum dont les extrêmes oscillent entre des populations sympatriques présentant des barrières d'hybridation relaxées et des populations allopatriques avec des barrières reproductives complètes. Mes travaux de recherche ont pour objectif principal de mieux comprendre l'origine, la structure et l'évolution de la biodiversité. Je m'intéresse en particulier aux facteurs à l'origine de la diversification au niveau périspécifique (intra-espèce, intra-genre). Dans cette HDR je présenterai essentiellement les travaux issus de mes recherches sur la diversification des rongeurs et des musaraignes en Afrique tropicale, recherches menées depuis ma thèse, même si j'ai récemment eu l'occasion de travailler dans d'autres régions du monde (Afrique du Nord, Asie, Europe) et sur d'autres taxons (ex. amphibiens, hérissons).

Pour répondre à cette question j'emploie une approche multidisciplinaire alliant des études de systématique, d'écologie et de phylogéographie (Fig. 1). Cette triple approche me permet d'une part de décrire la biodiversité (nombre et répartition géographique des espèces), mais aussi de mieux appréhender les préférences écologiques des taxa et de décrire leur histoire dans le temps et l'espace. Ces trois approches se nourrissent les unes les autres, ce qui explique que bon nombre de mes publications relèvent simultanément d'au moins d'eux d'entre elles. Ma recherche, explicitement intégrative, s'inscrit pleinement dans le débat de fond sur l'origine des espèces et les mécanismes de spéciation, mais elle s'inscrit également dans le cadre plus large des questions sociétales (comme la sixième extinction ; le rôle des petits vertébrés comme porteurs ou vecteurs de zoonoses ; le contrôle des espèces ravageuses des cultures) et de la conservation de la biodiversité.

Depuis ma thèse j'ai co-encadré 7 thésards, et tous ont bénéficié de cette approche intégrative en réalisant à la fois des travaux de systématique (combinaison de données morphologiques et génétiques) et de phylogéographie. Pour les stagiaires encadrés sur de plus courtes périodes (1 à 5 mois ; 10 étudiants de master ou de BTS et 11 thésards ou chercheurs étrangers) j'ai généralement préféré me concentrer sur seulement l'un des aspects de ma recherche (systématique, phylogéographie ou écologie).

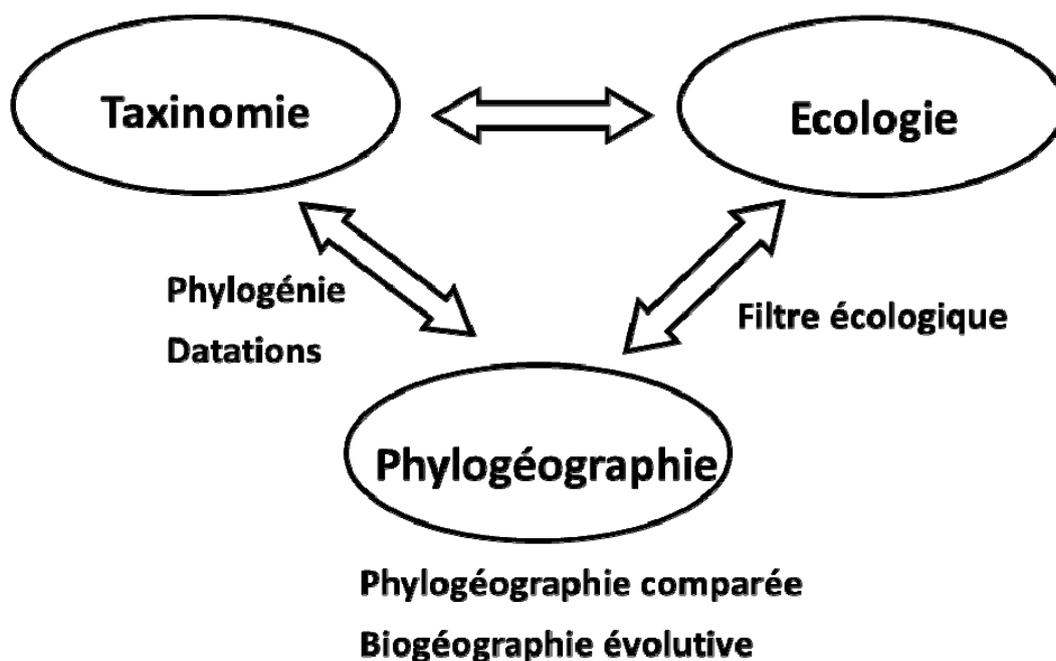


Fig. 1 : Schéma explicitant l'approche multidisciplinaire employée dans le cadre de mes travaux. Des études de systématique, de phylogéographie et d'écologie sont combinées afin de mieux appréhender les facteurs de diversification et de maintien de la biodiversité chez les petits mammifères afrotropicaux.

## 1. DESCRIPTION DE LA BIODIVERSITE : SYSTEMATIQUE, TAXINOMIE

### 1.1 Systématique et taxinomique intégrative

Cette partie de mon travail de recherche est profondément ancrée d'une part dans l'exploitation et l'enrichissement des collections d'histoire naturelle et d'autre part dans la mise en place de nouvelles campagnes d'inventaires sur le terrain. Le but ultime étant de définir les taxons terminaux par une approche de taxinomie intégrative reposant sur les concepts de la biologie évolutive. Même si le développement des techniques moléculaires a permis des avancées incontestables dans le domaine de la taxinomie (Tautz *et al.*, 2003), cette dernière ne peut s'affranchir de méthodes plus classiques qui tentent de décrire et d'étudier le phénotype. La majorité de nos connaissances sur les êtres vivants et les classifications est basée sur l'étude de la morphologie (Scotland *et al.*, 2003). Celle-ci reste toujours la principale voie pour travailler sur les spécimens de collection, notamment les types. Afin de permettre la continuité du corps des connaissances, il faut également attribuer les noms déjà disponibles en utilisant les types. Mon projet de recherche sur les facteurs de diversification nécessite une connaissance précise de la taxinomie et de la systématique au sein des complexes d'espèces. Pour cela je me base sur une approche intégrative (Denys *et al.*, 2003; Dayrat, 2005), combinant un maximum de données (morphologiques, séquences d'ADN, cytogénétique, écologiques ; Fig. 2).

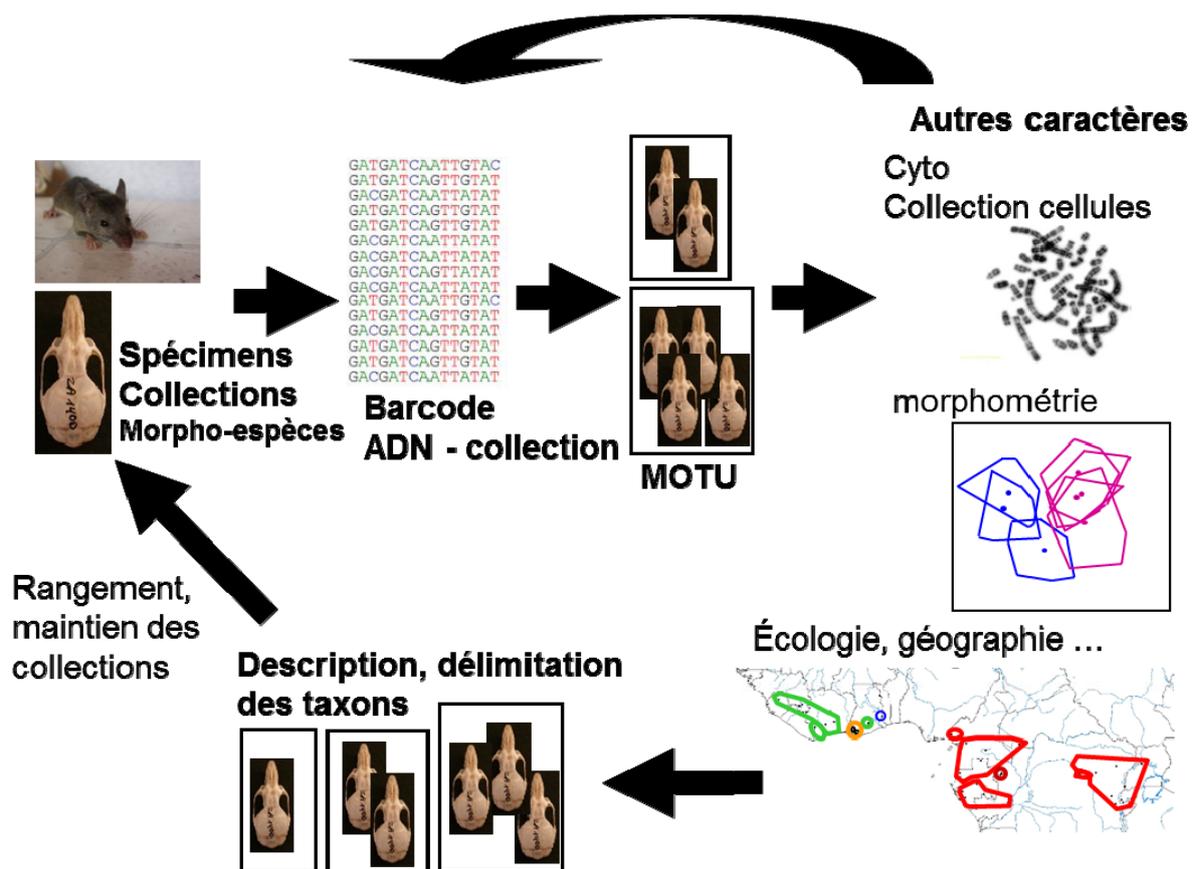


Fig. 2 : Schéma explicatif de la démarche de taxinomie intégrative employée dans mes travaux. Pour plus de détails, voir le texte.

L'analyse morphologique, réalisée à la fois sur le terrain et en laboratoire, constitue la première étape de mon travail. Chez les petits mammifères, les principaux traits morphologiques externes diagnostiques concernent la couleur du pelage et du tégument, la robustesse de la queue, la longueur, la densité et la quantité de vibrisses portées par celle-ci et les mesures externes du corps (Rosevear, 1969; Hutterer & Happold, 1983). Au laboratoire l'examen des crânes et des dents permet également de discriminer bon nombre d'espèces. Toutefois, il existe toujours un certain nombre d'espèces dites « cryptiques », c'est-à-dire morphologiquement similaires. L'examen de la morphologie externe et cranio-dentaire des spécimens me permet donc de créer des morpho-espèces qui sont ensuite testées moléculairement. En cas de désaccord entre les morpho-espèces et les unités moléculaires, un retour à l'étude des caractères morphologiques, complété par d'autres jeux de données (analyses morphométriques multivariées sur les mesures cranio-dentaires, analyses de morphométrie géométrique, analyses cytogénétiques, données écologiques et de répartition géographique...) est alors réalisée. Ces analyses plus poussées permettent alors souvent de mettre en évidence des différences autres que moléculaires entre les groupes (exemples : Fig. 3 et 4). De plus le retour à la morphologie permet alors la comparaison avec les spécimens types, ce qui est une étape primordiale pour la description des espèces.

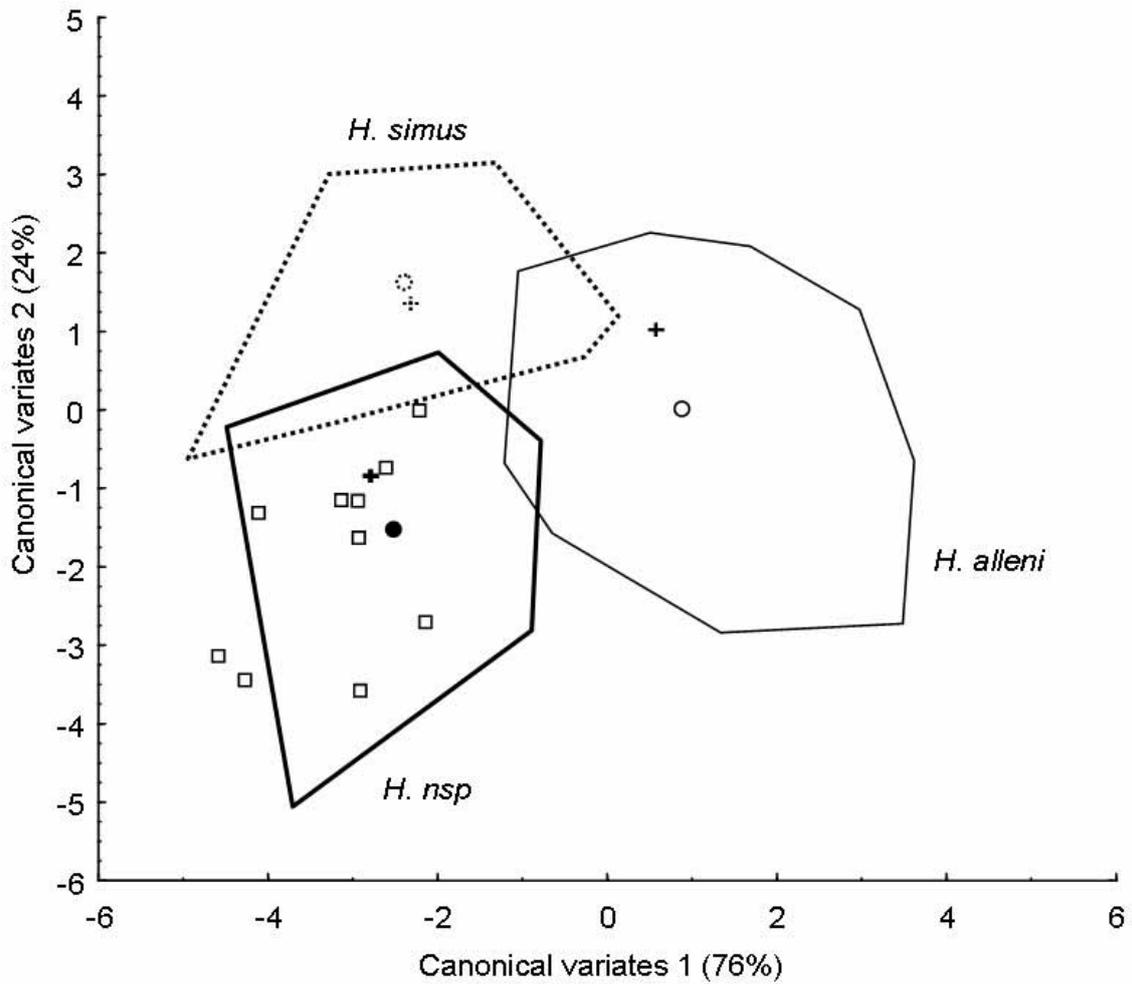


Fig. 3 : résultats de l'analyse discriminante sur 23 mesures cranio-dentaire (axes 1 et 2) réalisées sur 3 MOTU (« Molecular Taxonomic Units ») révélés lors du séquençage de l'ADN mitochondrial (gènes 16S et Cytb). Le centroïde de chaque groupe (points) et les limites de chaque nuage de point sont indiqués. Les spécimens types (croix) et des spécimens additionnels (carrés) issus des collections mais non inclus dans l'analyse moléculaire sont plottés à postériori sur le graphique. Illustration issue de la publication A29.

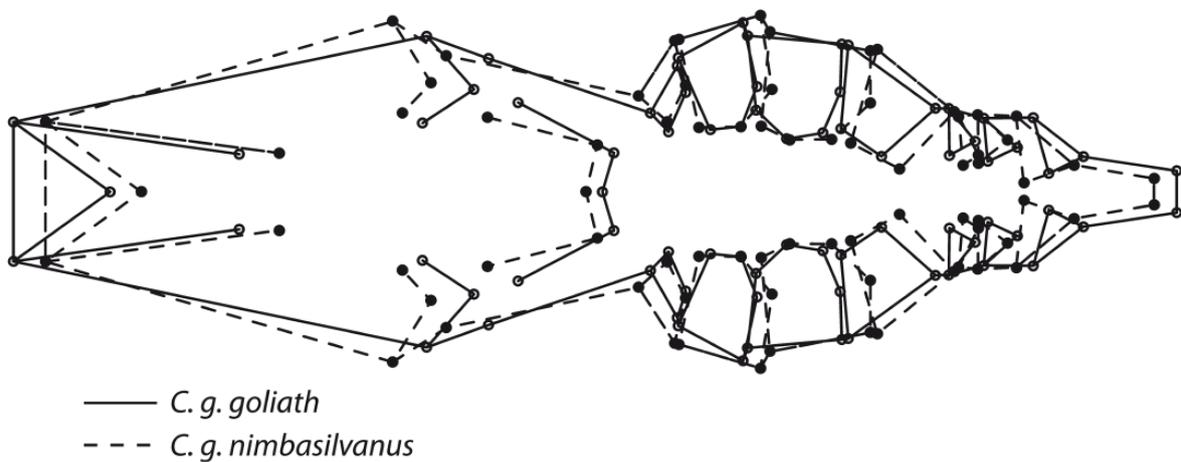


Fig. 4 : Différences de conformation entre les MOTUs « goliath » et « nimbasilvanus ». Analyse de morphométrie géométrique réalisée sur 76 points repères placés sur la face ventrale du crâne chez 112 spécimens. Illustration issue de la publication A47.

L'utilisation seule de marqueurs mitochondriaux pour identifier moléculairement les espèces est critiquée, en particulier parce que l'ADN mitochondrial est à hérédité maternelle et donc : 1) ne permet pas de détecter les hybrides, et 2) peut donner des résultats erronés dans le cas d'anciens phénomènes d'introgression mitochondriale. Ceci nous a été confirmé par notre étude sur les rongeurs du complexe *Praomys daltoni* (A33). La combinaison de différents types de données (ADN mitochondrial -cytb-, ADN nucléaire -microsatellites-, morphologie – couleur du pelage-, écologie -type d'habitat-) nous a en effet permis de mettre en évidence un ancien phénomène d'introgression mitochondriale entre les formes « daltoni-like » et « derooi-like » à la suite d'un phénomène d'hybridation suivi pas des back-cross avec la lignée paternelle. Dans la mesure du possible j'essaie donc toujours aujourd'hui de combiner des données mitochondriales et nucléaires dans mes études, que ce soit pour la taxinomie ou la phylogéographie. De plus l'utilisation de plusieurs marqueurs indépendant permet de renforcer la robustesse et la fiabilité des conclusions taxinomiques (Savolainen *et al.*, 2005; Austerlitz *et al.*, 2009).

L'utilisation de cette approche intégrative m'a permis de mettre en évidence ces dernières années de nombreuses espèces cryptiques, de décrire ou de réhabiliter plusieurs espèces de rongeurs et de musaraignes, et de mieux appréhender la distribution géographique de bon nombre d'entre elles (A3, A6, A7, A10, A13, A16, A17, A20, A23, A25, A28, A29, A33, A36, A37, A39, A40, A41, A42, A44, A47, A51, A52, A53, A55, A57, A60). Je ne détaillerai pas ci-dessous l'ensemble de ces travaux mais résumerai simplement ceux où mon implication et/ou celle de mes étudiants a été majeure et sur lesquels je continue à travailler.

Par exemple :

- Une part importante de mon travail de recherche concerne le complexe *Praomys tullbergi*. Entamés durant ma thèse (A7), ces travaux ont été poursuivis par la suite par trois thésards que j'ai co-encadrés : B. Akpatou (A16, A22, A28), A.-D. Missoup (A32, A39, A40, A43, A48) et J. Kennis (A21, A36, A39). A l'issue de ces travaux, la vision (Fig. 5) que nous avons de ce complexe d'espèces diffère ainsi complètement de la vision que nous en avons en 2005, lors de la dernière synthèse taxinomique de Musser & Carleton (2005). Ces travaux, combinant des données moléculaires (gènes mitochondriaux : 16S et Cytb, gènes nucléaires : exon 10 du GHR et exon 1 de l'IRBP) et cranio-dentaires (23 mesures cranio-dentaires et 5 mesures corporelles externes), ont été réalisés avec de nombreux collaborateurs ce qui nous a permis d'obtenir un échantillonnage géographique et numérique pertinent. Nous avons ainsi pu valider un certain nombre d'espèces et redéfinir leurs aires de distribution. C'est le cas des espèces *P. tullbergi* (présente du sud-est de la Guinée jusqu'à la rivière Volta), *P. rostratus* (depuis l'ouest de la Guinée et le sud Sénégal jusqu'à l'est de la Côte d'Ivoire), *P. misonnei* (depuis la rivière Volta jusqu'en Afrique de l'est) et *P. petteri* (du sud du Cameroun au Gabon ; Fig. 5). Nous confirmons également la validité de l'espèce *P. morio*, présente au Cameroun et sur l'île de Bioko. Selon nos derniers travaux *P. obscurus* pourrait être considérée comme une sous-espèce de *P. hartwigi*, mais des analyses complémentaires seraient nécessaires pour le confirmer (en particulier en incluant des spécimens de l'ensemble de son aire de distribution (Monts Oku, Manenguba, Bambutos, Lefo et Bambili). Nos travaux moléculaires ont mis en évidence la présence probable d'une espèce nouvelle au Bénin, mais en raison du faible nombre de spécimens (2) disponibles nous ne l'avons pas encore décrite. Indépendamment de nos travaux une nouvelle espèce de ce complexe, *P. coetzei*, a été décrite d'Angola (Van der Straeten, 2008).

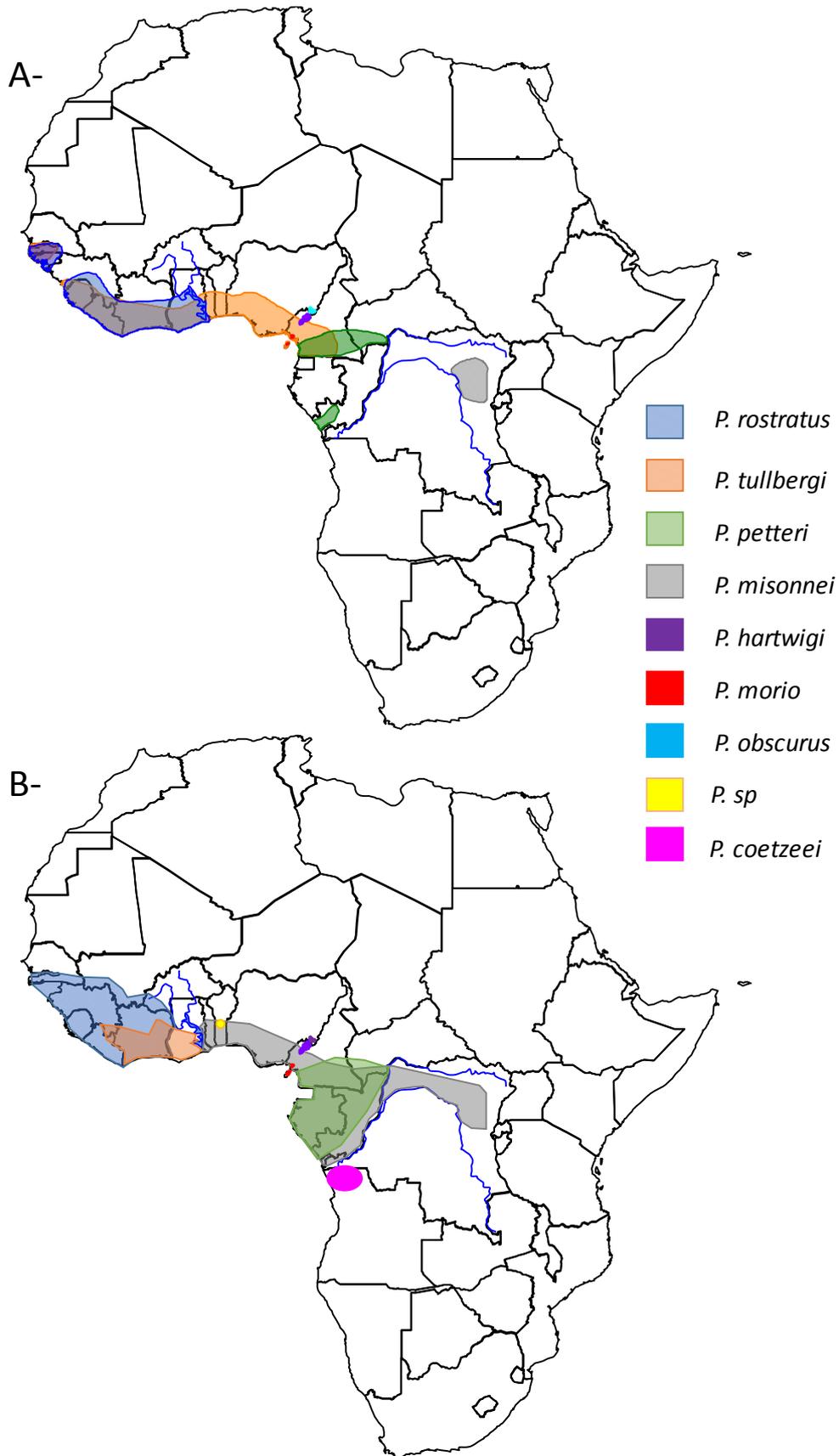


Fig. 5 : Distribution géographique des espèces du complexe *Praomys tullbergi* telles que définies A- en 2005, B- actuellement.

- Grâce aux nombreuses collectes sur le terrain réalisés notamment dans le cadre de la thèse J. Kennis, nous avons pu améliorer notre connaissance de la systématique et la biogéographie du complexe *Praomys jacksoni* (A36, A39). Nous avons ainsi validé l'espèce *P. minor* (qui n'avait jamais été re-capturée depuis sa description par Hatt en 1934, de la localité de Lukolea, et était parfois considérée comme une sous-espèce de *P. jacksoni*) et étendu son aire de distribution d'environ 750 km à l'est (Fig. 6). Suite à nos travaux, et à la mise à disposition de séquences de référence pour cette espèce, Bryja et al. (2012) ont montré que cette espèce est également présente au nord de la Zambie. Nous avons également étendu l'aire de distribution de *P. mutoni*, qui est présente sur les deux rives du fleuve Congo dans la région de Kisangani. Enfin, nous avons montré que l'espèce *P. jacksoni* renferme une diversité cryptique, avec au moins trois espèces à décrire. Cinq noms sont disponibles (quatre ayant été mis en synonymie avec *jacksoni*) dans la littérature, mais ils proviennent de régions pour lesquelles il existe relativement peu de matériel dans les musées et pour lesquelles nous n'avons pas de tissus pour les analyses moléculaires (Entebbe en Ouganda, Njoro o Nyiro au Kenya, forêt de Lotti au Soudan et Panyam au Nigéria). Il conviendrait donc maintenant de séquencer les spécimens types et/ou d'échantillonner ces zones, et d'augmenter la couverture géographique en République démocratique du Congo pour pouvoir terminer la clarification taxinomique de ce groupe.

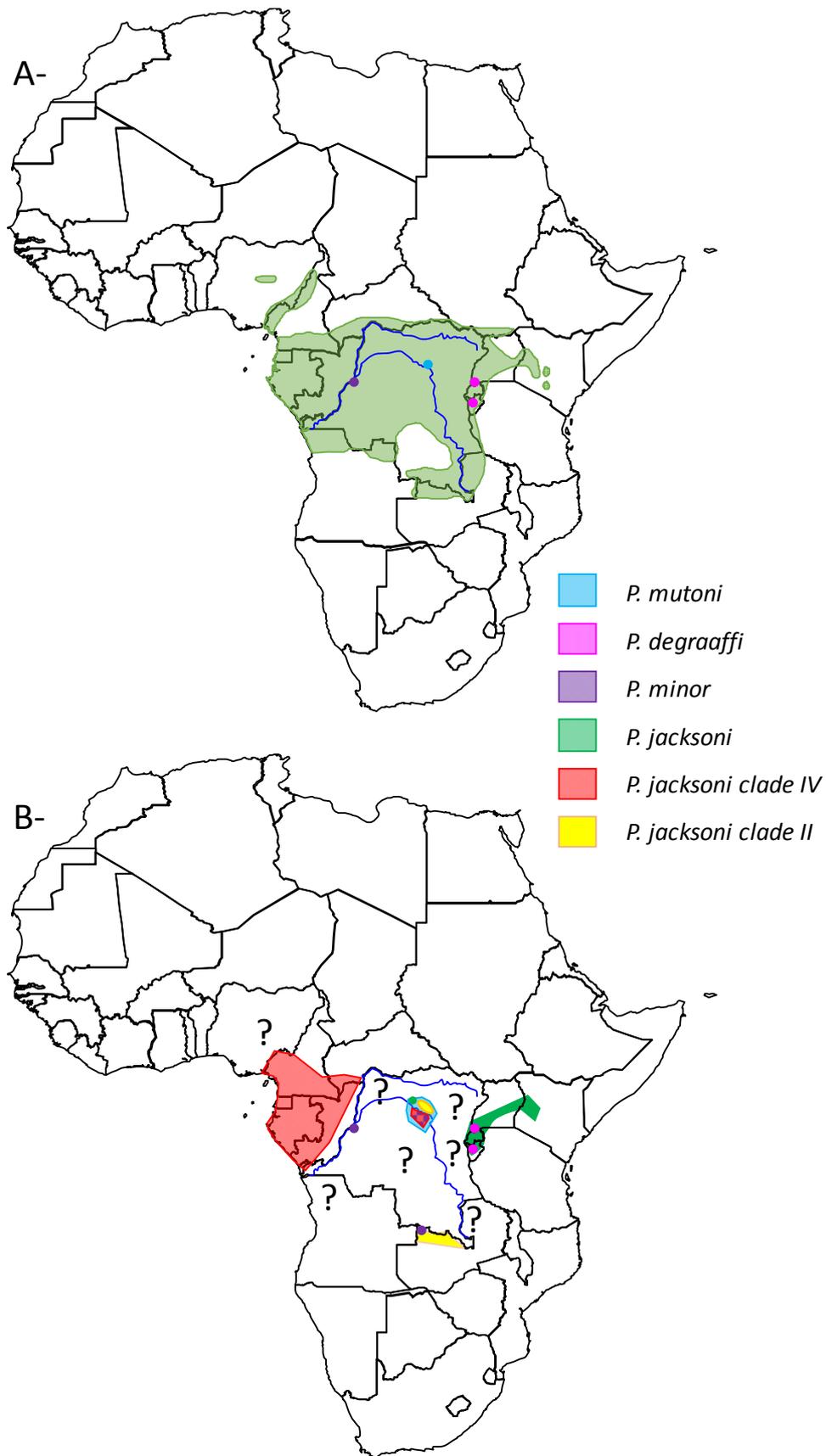


Fig. 6 : Distribution géographique des espèces du complexe *Praomys jacksoni* telles que définies A- en 2005, B- actuellement.

- Au sein du complexe *Praomys daltoni*, deux espèces sont traditionnellement reconnues (*P. daltoni* et *P. derooi*), mais la combinaison de données mitochondriales (Cytb), nucléaires (microsatellites) et cytologiques (karyotype) suggère l'existence d'au moins 3 lignées représentant des espèces distinctes (A33). Des analyses morphométriques visant à inclure les spécimens types sont en cours.

- Au sein du genre *Hylomyscus* mes travaux, combinant des données moléculaires (gène mitochondrial Cytb et 16S) et morphométriques (23 mesures cranio-dentaires et 5 mesures corporelles externes) ont notamment permis la description de deux espèces, *H. walterverheyeni* (A17) et *H. pamfi* (A29) (Nicolas *et al.*, 2010b), et la validation au rang d'espèce de *H. simus* et *H. kaimosae* (A10). De plus, plusieurs espèces nouvelles ont été mises en évidence au sein des complexes *H. aeta* et *H. alleni*, qui restent à décrire mais n'ont pas encore pu l'être en raison du faible nombre d'individus capturés (A10, 39). Enfin les nouvelles missions de collectes effectuées dans le cadre de la thèse d'AD Missoup ont permis d'élargir l'aire de distribution de *H. walterverheyeni* (A23).

- Les travaux de thèse de F. Jacquet ont permis de montrer que les musaraignes *Crociodura goliath nimbasilvanus* d'Afrique de l'Ouest (Guinée, Libéria, Côte d'Ivoire) et *C. goliath goliath* d'Afrique centrale (Cameroun, République Centrafricaine, Gabon, République du Congo, République Démocratique du Congo), qui sont souvent considérés comme conspécifiques (Hutterer, 2005), sont en fait des espèces distinctes (A47). Grâce à une analyse phylogénétique fondée sur trois marqueurs mitochondriaux (16S, cytb et COI) et un nucléaire (BRCA), nous avons montré que *C. g. nimbasilvanus* est le taxon frère de *C. nimbae*, et que *C. g. goliath* est un membre du complexe *C. olivieri* et est étroitement liée à *C. olivieri*, *C. viaria* et *C. fulvastra*. Une analyse de géométrie morphométrique réalisée sur la face ventrale de 112 spécimens a permis de mettre en évidence des différences importantes de forme entre les deux taxa (Fig. 4). Malgré une grande ressemblance morphologique, nous avons montré la présence de caractères diagnostiques externes et cranio-dentaire entre ces deux formes. A la suite de cette étude nous avons donc proposé de considérer *C. nimbasilvanus* et *C. goliath* comme des espèces valides. La ressemblance phénotypique entre ces deux musaraignes géantes des forêts africaines est sûrement de nature homoplasique et liée à l'existence de pressions évolutives convergentes. A la suite de cette étude nous avons proposé de donner le statut IUCN « presque menacée » à l'espèce *C. nimbasilvanus* car elle est endémique de la haute Guinée, où elle n'est connue que de quelques localités. De plus, dans ces localités elle est peu abondante, et ces localités font actuellement l'objet d'une activité minière importante et très destructrice pour l'environnement.

- Lors de sa thèse F. Jacquet a également exploré la diversité génétique et morphométrique du complexe *C. obscurior* (étude basée sur 239 spécimens provenant de 17 localités et couvrant ainsi une grande partie de son aire géographique). Ce complexe rassemble les musaraignes pygmées d'Afrique de l'Ouest, et est endémique des forêts du Sud-Est de la Guinée, du Libéria, de la Côte d'Ivoire et de l'Ouest du Ghana. Grâce aux données de trois marqueurs mitochondriaux (16S, cytb et COI) et de quatre marqueurs nucléaires (BRCA1, STAT5A, HDAC2 et RIOK3), des analyses de morphométrie géométrique sur le crâne et des analyses de morphométrie sur les mesures externes du corps, nous avons montré que ce complexe est composé de deux espèces cryptiques et sympatriques : *C. obscurior* et *C. eburnae* (A52).

## 1.2 Réflexion méthodologique sur les approches de type « barcode ADN »

En raison des progrès considérables des techniques d'extraction, d'amplification et de séquençage d'ADN ces 20 dernières années, et de la diminution importante de leur coût, les méthodes moléculaires d'identification spécifique sont actuellement en plein essor. C'est dans ce cadre que Hebert et son équipe ont proposé depuis le début des années 2000 une méthode d'identification appelée « barcoding ». Ils définissent un code-barre ADN comme une courte séquence d'ADN permettant de déterminer l'appartenance d'un individu à une espèce donnée (Hebert *et al.*, 2003; Hebert *et al.*, 2004). En effet, cette séquence d'ADN est censée être quasiment identique chez tous les individus appartenant à une même espèce et différente entre espèces. Le Barcoding repose donc sur un principe simple: la variabilité intraspécifique est plus faible que la variabilité interspécifique. Dans un cas idéal, il existerait donc un « Barcoding Gap » entre la variabilité génétique intraspécifique et la variabilité interspécifique. Le but de cet outil est double : il doit permettre d'assigner de manière fiable un spécimen non identifié à une espèce déjà décrite, ou si tel n'est pas le cas, de détecter la présence d'une nouvelle espèce jusqu'alors non décrite (Meyer & Paulay, 2005). La facilité et la rapidité de mise en œuvre sont également deux aspects essentiels (Hebert & Gregory, 2005; Hajibabaei *et al.*, 2007). Le code-barre moléculaire le plus développé à l'heure actuelle se fonde sur une région standard de la moitié 5' du gène mitochondrial codant pour la cytochrome oxydase I (COI) (Hebert *et al.*, 2003). Si le gène COI s'est déjà avéré comme étant un bon marqueur pour le barcoding chez de nombreux groupes animaux, son efficacité dans d'autres fait l'objet de débats (Vences *et al.*, 2005; Rubinoff *et al.*, 2006). J'ai conduit plusieurs études visant à tester l'efficacité de différents marqueurs moléculaires comme codes-barres ADN.

Selon Dasmahapatra & Mallet (2006) la plupart des études menées sur les codes-barres ADN sont biaisées car la diversité intraspécifique est sous-estimée (petit nombre de spécimens séquencés par espèce provenant d'une région géographique donnée), tandis que la diversité interspécifique est surestimée (espèces sœurs non considérées). Afin de prendre en compte ces biais j'ai inclus dans mon étude sur la tribu des Praomyini (A39) la quasi-totalité des espèces connues et des spécimens provenant de toute l'aire de distribution de chaque espèce. Ainsi j'ai pu montrer chez cette tribu de rongeurs (426 spécimens et 40 espèces considérées), que malgré l'absence de « barcoding gap », les gènes Cytb et COI sont très efficaces pour l'identification spécifique (99% à 100% de bonne classification), et que leur taux de discrimination est supérieur au gène 16S (97% de bonne classification).

Chez les musaraignes, j'ai co-encadré les travaux de thèse de F. Jacquet (A44, A47, A52, A61) visant à tester l'efficacité de plusieurs gènes mitochondriaux (16S, Cytb et COI) et nucléaires (exon BRCA1, introns TAT5A, HDAC2, RIOK3) en tant qu'outil taxinomique permettant de discriminer et d'identifier les espèces de musaraignes. Ces travaux ont permis de montrer que le COI : 1) permet d'assigner un spécimen non identifié à une espèce déjà décrite et offre un pouvoir de discrimination élevé, même entre espèces très proches ayant divergé récemment (présence d'un « barcoding gap ») ; 2) permet également de détecter la présence d'espèces cryptiques jusqu'alors non décrites. D'autre part, la facilité d'utilisation de ce marqueur lors des travaux de laboratoire (amplification et séquençage) valide également le code-barres moléculaire COI comme outil taxinomique rapide et simple d'utilisation. L'analyse de l'information apportée par ce marqueur seul nous a permis de mettre en évidence l'existence d'une diversité cryptique importante au sein de l'actuelle espèce *C. obscurior* et de distinguer dans le complexe *C. olivieri* sept espèces potentiellement valides ayant divergé très récemment (lors du dernier million d'années). Dans notre analyse des codes-barres moléculaires, d'autres marqueurs ont également été testés, parmi eux le Cytb. Le

Cytb est un marqueur aussi efficace que le COI comme code-barres moléculaire chez les musaraignes, mais des problèmes d'amplification de pseudogènes ont plusieurs fois été notés. Les autres marqueurs testés (16S, gènes nucléaires) se sont révélés moins efficaces, en particulier pour discriminer les espèces ayant divergé récemment (comme par exemple *C. buettikoferi*, *C. theresae* et *C. grandiceps*).

Seules quelques séquences du marqueur COI étaient disponibles dans les bases de données publiques pour les rongeurs et les musaraignes afrotropicales, et notre travail constitue donc une étape importante en vue de leur enrichissement.

Outre ces études sur la comparaison de l'efficacité de différents gènes comme codes-barre ADN, j'ai également mené en collaboration avec des biostatisticiennes de l'INRA et de Paris VII, et une étudiante de M2, une étude comparative de l'efficacité de différentes méthodes pour assigner une séquence à une espèce (A39). Nous avons ainsi comparé une méthode basée sur les arbres de distance (arbre de NJ), et deux méthodes de classification statistique supervisée : l'une basée sur les distances (Méthode des K plus proches voisins 1-NN, qui prédit l'espèce d'un individu en lui affectant l'espèce majoritaire des individus qui lui sont le plus proches, K étant le nombre d'individus que l'on prend en compte ; ici  $K = 1$ ) et l'autre basée sur un critère d'impureté (Random Forest : méthode d'analyse discriminante par arbre de décision binaire). Nous avons également testé la méthode de Meyer & Paulay (2005) basée sur les seuils. Nos résultats montrent que, même en l'absence de barcoding gap, les approches de type barcoding sont efficaces pour identifier les espèces. La méthode de calcul de distance utilisée a peu d'influence sur les résultats obtenus. Les méthodes 1-NN et Random forest sont très efficaces pour identifier les espèces, et c'est la méthode 1-NN qui donne les meilleurs résultats. Ces méthodes statistiques supervisées sont efficaces pour identifier un spécimen appartenant à une espèce connue, mais elles ne permettent pas de mettre en évidence les potentielles espèces nouvelles. Les arbres de NJ sont appropriés pour cela (nous avons ainsi mis en évidence la présence d'espèces polyphylétiques, comme *H. parvus* et *P. daltoni*, suggérant la présence d'espèces cryptiques). En l'absence de barcoding gap nous avons montré qu'une méthode simple pourrait consister à identifier des groupes de spécimens hétérogènes. Ceci peut être réalisé en regardant les spécimens qui appartiennent à l'alpha quantile (ex.  $\alpha = 0.95$  ou  $0.90$ ) de la distribution des distances entre toutes les séquences prises 2 à 2 en intraspécifique. Faire varier la valeur alpha peut servir de curseur au taxinomiste pour tester différentes hypothèses d'espèces.

Après cette première étude je me suis penchée, avec la même équipe de biostatisticiennes, sur l'utilisation de méthodes non supervisées pour visualiser les données de type Barcode (A48). Nous avons ainsi développé une méthode consistant en quatre étapes : 1) construction d'un nouveau jeu de données ne retenant que les haplotypes distincts, et calcul de la fréquence de chaque haplotype, 2) calcul d'une matrice de dissimilarité entre les haplotypes, 3) traitement des données avec l'algorithme DSOM (version modifiée de SOM « Self-organizing maps » applicable aux matrices de dissimilarité). Les haplotypes sont groupés en cellules homogènes représentant des prototypes, et ces cellules sont projetées dans un plan à deux dimensions ayant une structure donnée (c'est-à-dire avec un nombre de cellules défini par l'opérateur). La fréquence de chaque haplotype est prise en compte dans les calculs. 4) projection des résultats dans un espace à deux dimensions en utilisant la méthode NLM (« Non Linear Mapping »). Le but de l'algorithme est de représenter les données dans un plan en préservant les distances deux à deux entre les données.

Cette méthode a été appliquée à deux jeux de données : un issu de la littérature (Insecte, Lépidoptère : *Astrartes fulgerator*), et un issu de nos travaux (genre *Hylomyscus*). Ces jeux de données différaient par le degré de variabilité intraspécifique et le taux de mutation. Pour ces deux jeux de données notre méthode s'est avérée donner de bons résultats et être robuste face aux données non balancées (plus de séquences pour certaines espèces que pour d'autres). L'utilisation de cette méthode permet de visualiser des groupes distincts pouvant correspondre à des espèces (Fig. 7 et 8).

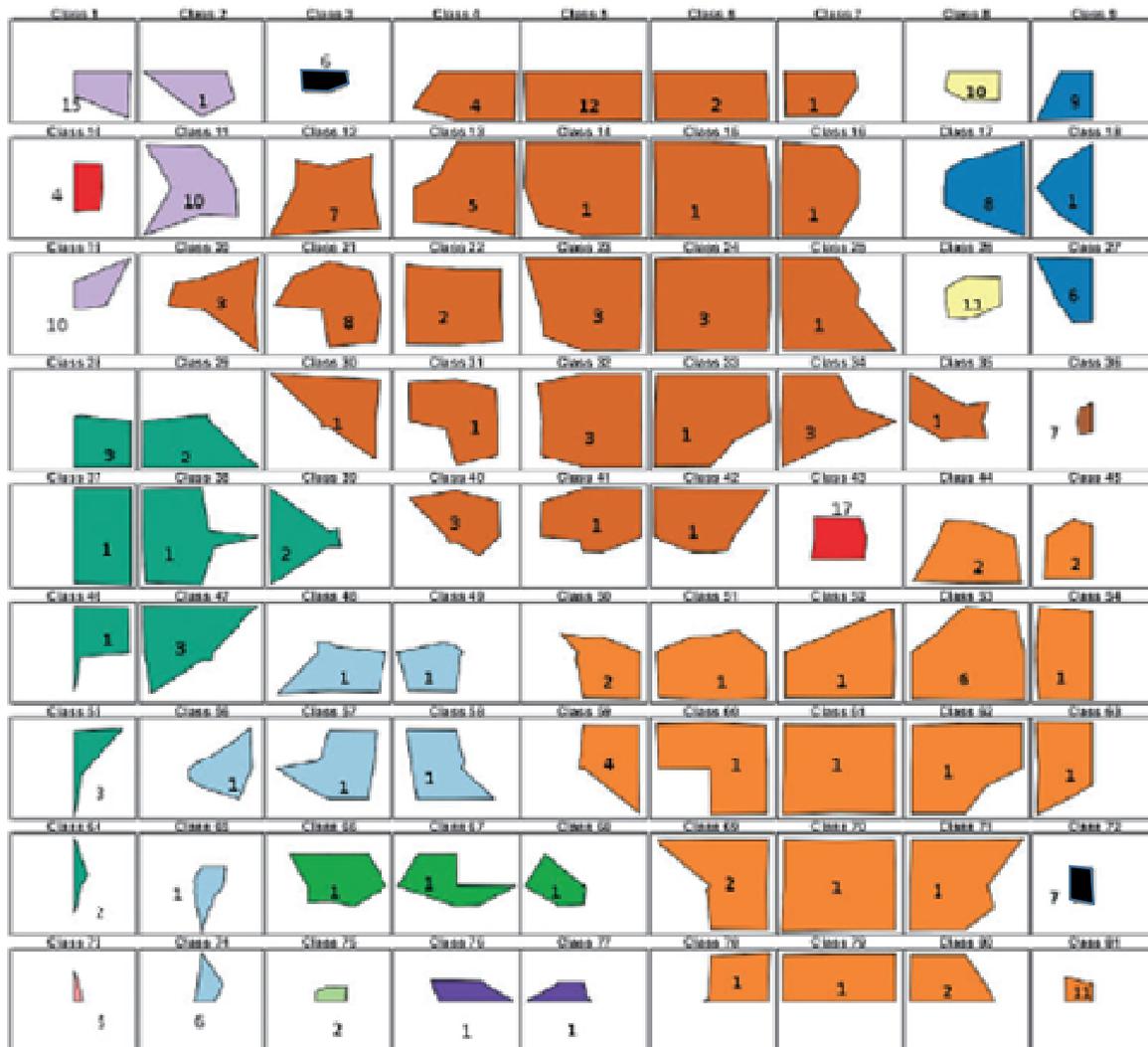


Fig. 7 : Grille 9x9 obtenue avec l'algorithme DSOM pour le jeu de données *Hylomyscus*. Les polygones dans les cellules sont colorés à posteriori avec leur espèce d'appartenance. Les sommets sont proportionnels à la dissimilarité entre cellules voisines, les cellules proches ayant des polygones avec des sommets proches. Nous voyons que la plupart des espèces (représentées par des couleurs distinctes) se répartissent sur une ou plusieurs cellules de la grille et qu'aucune cellule ne contient des spécimens d'espèces différentes. Les espèces avec une forte variabilité intraspécifique (espèces *H. walterverheyeni* en orange clair et *H. simus* en orange foncé, par exemple) se répartissent sur plusieurs cellules. Les espèces *H. parvus* (en noir) ou *H. pamfi* (en rouge) sont présentes chacune dans deux cellules très éloignées.

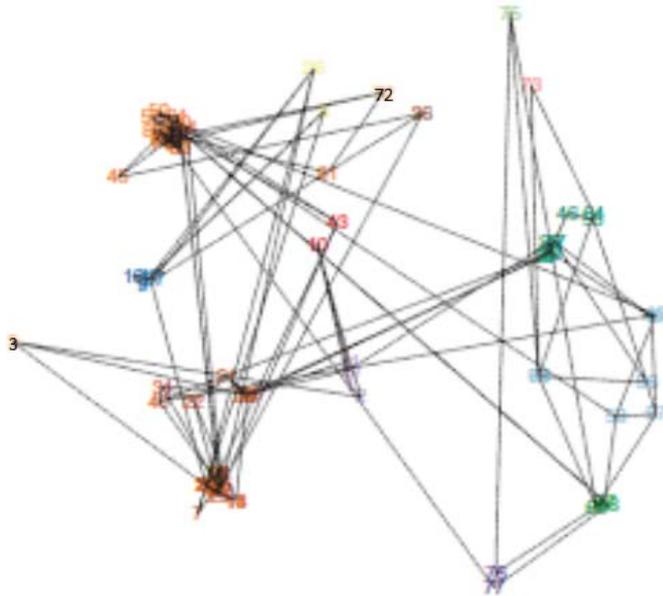


Fig. 8 : Projection NLM (« Non Linear Mapping ») des 81 prototypes résultats de l'analyse DSOM sur le jeu de données *Hylomyscus*. Des connections sont dessinées uniquement entre prototypes qui sont voisins dans l'analyse DSOM.

Les différents prototypes des espèces à forte variabilité (espèces *H. walterverheyeni* en orange clair et *H. simus* en orange foncé, par exemple) sont proches les uns des autres confirmant qu'il s'agit à chaque fois de bonnes espèces, même si la variabilité intraspécifique n'est pas négligeable. Les deux prototypes correspondant à l'espèce *H. pamfi* (en rouge, prototypes 10 et 43) sont très proches (alors qu'ils n'occupaient pas des cellules adjacentes dans la Fig. 7) suggérant qu'il s'agit d'une seule et même espèce. Les deux prototypes correspondant à l'espèce *H. parvus* (en noir, prototypes 3 et 72) sont très distants, suggérant une discontinuité génétique entre eux. Des analyses morphométriques ont par la suite montré que ces deux entités sont également différentes morphologiquement. De plus elles occupent des aires géographiques différentes (Gabon + Congo, versus République Démocratique du Congo). Ceci suggère l'existence d'une diversité cryptique au sein de *H. parvus*.

## 2. ECOLOGIE

Mes travaux d'écologie visent à mieux appréhender les variations de structure des communautés dans l'espace (entre d'habitats : A8, A24, A26, A27, A31, A36, B2, B4, B7, D2) et le temps (cycle annuel : A1, A4, A5, A26). De plus j'ai également mené une étude comparative sur les capacités de nage de différentes espèces (A12). Ces différentes études m'ont permis de mieux appréhender les préférences écologiques des espèces (espèces plus ou moins inféodées à un type de forêt particulier), leurs capacités à traverser un certain nombre de barrières biogéographiques (fleuves, type d'habitat différent) et leurs paramètres démographiques (période de reproduction, nombre de jeunes par portée...). Ce type d'information est crucial pour les études de phylogéographie.

Dans le cadre de ces études d'écologie, j'ai également mené une réflexion méthodologique sur l'efficacité relative de différents types de pièges pour capturer les rongeurs et les musaraignes (A9) et sur l'efficacité des poudres fluorescentes pour suivre leurs mouvements,

et en particulier étudier leur utilisation verticale de l'habitat (A14).

Je ne détaillerai pas ici l'ensemble des résultats obtenus, mais donnerai seulement à titre d'exemple les résultats de deux études de comparaisons d'habitats publiées récemment.

## 2.1 Influence du type d'habitat sur la communauté de musaraignes en forêt de Ziama (Guinée)

En forêt de Ziama (Guinée), j'ai comparé la diversité et la structure de la communauté de musaraignes dans un gradient d'habitat forestier plus ou moins dégradé (A24). Six habitats (forêt primaire, forêt secondaire, champs cultivés, champs en jachère depuis 13 ans, plantations forestières de 10-12 ans, plantations forestières de 34 ans) ont été retenus et quatre stations d'études dans chacun de ces types d'habitat ont été échantillonnées. Au total nous avons capturé 2509 musaraignes appartenant à 11 espèces. La richesse et la composition spécifique de la communauté de musaraigne s'est révélée identique dans les six habitats, mais leur abondance variait entre habitats. L'abondance relative de la plupart des espèces de musaraignes était similaire entre les forêts en régénération (jachères et plantations forestières) et la forêt primaire (Fig. 9). Nous avons comparé un certain nombre de caractéristiques environnementales dans chacun des sites étudié (nombre de tiges de plus de 2 cm de diamètre au niveau de la poitrine (dbh), nombre d'arbres de plus de 10 cm dbh, nombre de débris au sol, nombre de lianes, hauteur maximale de la canopée, pourcentage de recouvrement de la canopée, nombre de termitières, couvert rocheux, densité du sous-bois, épaisseur de la litière). La hauteur et le recouvrement de la canopée, la densité des arbres et du sous-bois sont les paramètres qui semblent influencer le plus l'abondance des espèces de musaraignes. Après une coupe à blanc, la restauration d'attributs clés de la structure de la végétation forestière est possible en 10-34 ans, soit par régénération naturelle, soit par la plantation d'arbres.

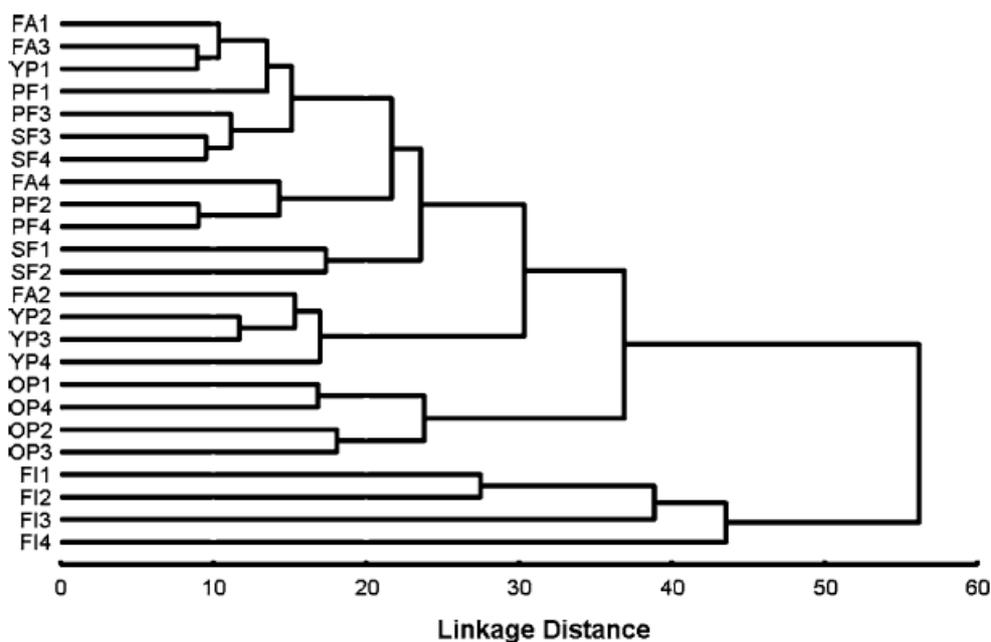


Fig. 9 : degré de similarité entre les communautés de musaraignes de 24 sites d'étude (6 habitats et 4 sites par habitat : FA = jachère de 13 ans, PF = forêt primaire, SF = forêt secondaire, YP : plantation forestière de 10-12

ans, OP = plantation forestière de 34 ans, FI = champs cultivés ; 4 sites d'étude par habitat –numéros 1 à 4-). Phénogramme obtenu avec la méthode UPGMA sur les valeurs de similarité de Renkonen.

## 2.2 Diversité des micro-mammifères dans le centre Bénin

Nous avons réalisé le premier inventaire complet des petits mammifères de centre du Bénin en inventoriant les Réserves forestières d'Agoua et de Wari-Marô (A31). Nous avons échantillonné quatre localités (Terou, Wannou, Lougba et Gotcha) et, dans chacune, nous avons étudié trois habitats (forêt dense, forêt claire ou savane arborée, et savane arbustive). Nous avons capturé 794 petits mammifères, représentant vingt espèces (six espèces de musaraignes, 14 espèces de rongeurs). Les résultats obtenus nous ont permis d'observer un mélange de quelques espèces typiquement forestières et de nombreuses espèces adaptées à une gamme d'habitats plus diverse allant de la savane aux clairières forestières. La capacité de la plupart de ces espèces à survivre dans une large gamme d'habitat explique probablement le fait que nous n'avons pas observé de variation significative d'abondance des espèces entre habitats. Notre étude a permis d'affiner nos connaissances des préférences pour l'habitat de certaines espèces. Par exemple, alors que les musaraignes *C. nanilla* et *C. lamottei* sont généralement considérées comme strictement savaniques, nous les avons également capturées en forêt dense ou ouverte. Nous avons observé plus de différence (indice de Renkonen, qui considère l'abondance relative des espèces) entre les communautés de petits mammifères correspondant à des réserves forestières distinctes (Agoua versus Wari-Marô) qu'entre habitats pour une réserve donnée. L'espèce soudanienne *C. cf. foxi* était plus abondante à Wari-Marô que dans la forêt d'Agoua, alors que les espèces guinéo-congolaises *P. misonnei* et *H. pamfi* n'ont été capturées que dans la forêt d'Agoua. Ces résultats confirment le fait que ces deux forêts appartiennent à deux zones chorologiques distinctes.

## 3. PHYLOGEOGRAPHIE & BIOGEOGRAPHIE : IDENTIFICATION DES FACTEURS DE DIVERSIFICATION

La **biogéographie** et la **phylogéographie** sont des disciplines intégratives s'intéressant aux rôles respectifs de l'histoire, de la géographie et de l'écologie dans l'évolution de la biodiversité (Avisé, 2000). Les oscillations climatiques passées ont façonné la biodiversité actuelle. Particulièrement importantes au Plio-Pléistocène, devenant même cycliques, elles ont modifié les habitats ainsi que le niveau des mers, et ont eu un impact sur les connexions physiques entre différentes régions. Ces changements ont entraîné des épisodes répétés de contraction et d'expansion de l'aire de répartition des espèces et ont affecté les effectifs, la diversité et la structure génétique des populations, générant des événements de dispersion ou de vicariance. La caractérisation génétique des lignées, comparée aux données paléo-environnementales, permet d'identifier des zones refuges pour certaines espèces ainsi que les voies de colonisation ou de recolonisation des aires de répartition au cours des périodes favorables. L'impact des oscillations climatiques et des barrières géographiques sur une espèce sera plus ou moins prononcé en fonction de ses caractéristiques écologiques (niche écologique, capacité de dispersion) et également de la compétition interspécifique. La phylogéographie permet de faire ressortir des patrons communs ou contrastés pour des organismes occupant actuellement la même région géographique, de dater les événements de divergence des lignées, et de les relier aux modifications paléo-environnementales. A terme, ces études permettent donc de mieux appréhender la diversité des mécanismes qui sont à

l'origine de la diversité intra- et inter-spécifique. De plus, la connaissance de l'histoire des lignées, l'évaluation de leur originalité et de leur endémisme constituent des éléments précieux pour la systématique et la conservation en permettant la définition de taxons ou d'unités de conservation pertinentes au regard de l'évolution.

### 3.1 Principales théories proposées pour expliquer la diversification en milieu tropical

De nombreuses hypothèses ont été proposées pour expliquer la diversification dans les forêts tropicales (Haffer, 1997, 2008). Les modèles de spéciation allopatrique, comme les incursions marines, la théorie des refuges forestiers du Pleistocène et la théorie des barrières fluviales, sont celles qui ont fait l'objet du plus grand nombre de publications. Alors que la plupart des études se sont focalisées sur le bassin amazonien et les tropiques Australiens (Haffer, 1997; Schneider *et al.*, 1999; Gascon *et al.*, 2000; Moritz *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2001; Aleixo, 2004; Haffer, 2008), les données sur les taxons d'Afrique tropicale sont plus rares. Les études paléontologiques et de sédiments marins indiquent que des changements écologiques majeurs ont eu lieu en Afrique tropicale durant les derniers millions d'années, avec des oscillations climatiques entre des périodes sèches et humides (deMenocal, 2004; Trauth *et al.*, 2009). Ces fluctuations climatiques ont conduit à des modifications périodiques des assemblages fauniques (deMenocal, 1995) et de profonds changements dans les réseaux hydrographiques (John, 1986; Rognon, 1989).

Selon la **théorie des incursions marines** la diversification serait causée par les fluctuations du niveau marin (Bates, 2001): les inondations importantes des zones de basse altitude du bassin Amazonien, consécutives à la montée du niveau marin, ont conduit à l'isolement de plusieurs blocs à différents endroits du bassin. Les populations ancestrales isolées dans ces blocs ont commencé à diverger les unes des autres, pouvant éventuellement conduire à la spéciation. Cette hypothèse a reçu un support important pour l'Amazonie (Aleixo, 2004; Aleixo & de Fátima Rossetti, 2007; Pereira & Wajnta, 2008). Plusieurs incursions marines ont eu lieu dans le bassin du Congo au Mésozoïque (Kimmeridgien, Cenomanien et fin de Crétacé), mais depuis le Cénozoïque l'élévation modérée des bords de la cuvette ont rendu toute possibilité d'incursion marine improbable (Giresse, 2005).

Selon la **théorie des refuges forestiers**, la fragmentation des forêts au cours des maxima glaciaires, correspondant à des pics d'aridité en milieu tropical, a conduit à l'isolement de populations chez les taxa inféodés à un habitat forestier (Haffer, 1982, 1997; Plana, 2004). Ces populations vicariantes ont pu être isolées suffisamment longtemps pour que des différences morphologiques et/ou moléculaires soient fixées, à la fois en raison de la dérive génétique et de la sujétion à des pressions environnementales différentes. Ce processus est ainsi promoteur de diversification pouvant aller jusqu'à la spéciation allopatrique en cas de barrière à la reproduction, qu'elle soit pré- ou post-zygotique (Haffer, 1982). Pendant les périodes plus chaudes et plus humides, une phase d'expansion des forêts a eu lieu, rendant possible un contact secondaire entre populations précédemment isolées dans des refuges voisins. Plusieurs études moléculaires récentes invoquent cette théorie des refuges pour expliquer la répartition actuelle et la diversité des espèces de mammifères africains (Arctander *et al.*, 1999; Van Hooft *et al.*, 2000; Flagstad *et al.*, 2001; Girman *et al.*, 2001; Nersting & Arctander, 2001; Pitra *et al.*, 2002; Muwanika *et al.*, 2003; Rohland *et al.*, 2005; Moodley & Bruford, 2007; Brouat *et al.*, 2009). Cependant la plupart de ces études discutent le cas d'espèces de milieu ouvert en Afrique de l'est ou du sud, et très peu d'études ont été réalisées sur les espèces forestières (Quérouil *et al.*, 2003; Anthony *et al.*, 2007; Huhndorf *et al.*, 2007).

En compilant les données d'endémisme et les données paléo-environnementales, Maley (Maley, 1987, 1996) a proposé une carte des refuges forestiers lors du dernier maximum glaciaire (LGM ; Fig. 10). Au contraire, la reconstruction pour le LGM de Anhuf *et al.* (2006) suggère que la forêt tropicale africaine était moins fragmentée que selon l'hypothèse de Maley (Fig. 11). La question de la taille et de la localisation des refuges lors des cycles glaciaires successifs doit également être posée. Selon Dupont *et al.* (2000) la localisation des refuges forestiers lors du dernier maximum glaciaire (stade 2, 12,000-29,000 BP) coïncide avec celle du maximum glaciaire précédent (stade 6, 140-135 ka). Il n'existe pas de carte disponible pour les cycles glaciaires précédents.

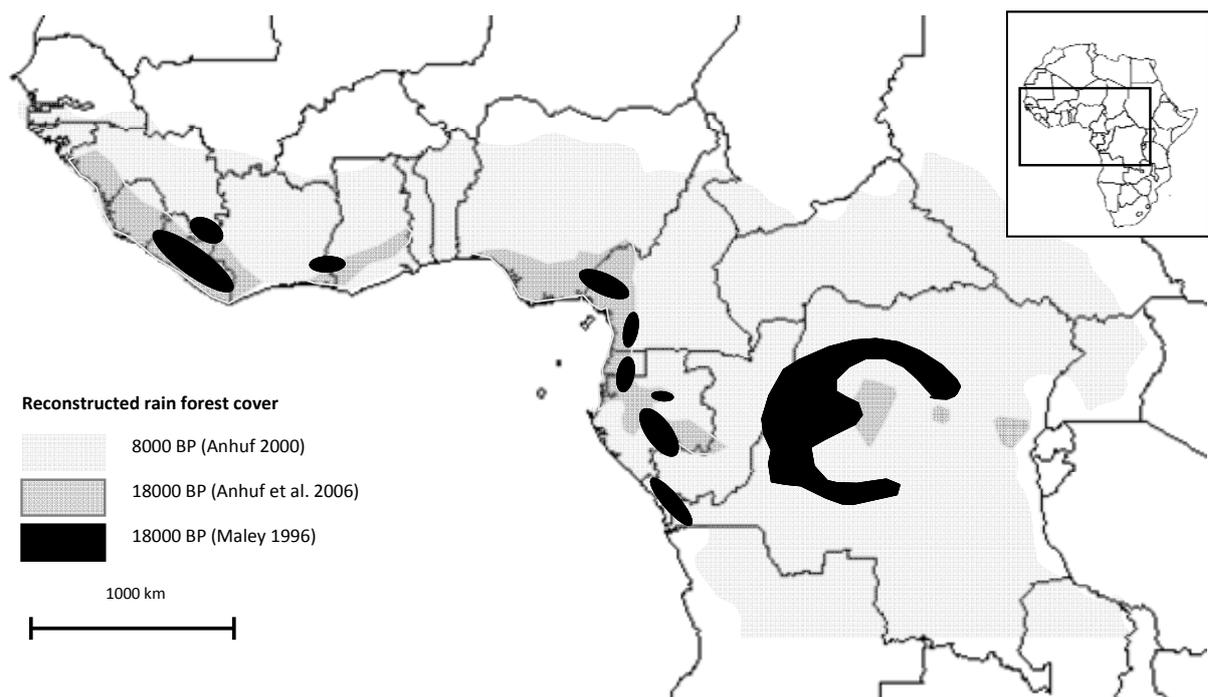


Fig. 10 : Localisation des refuges forestiers de plaine lors du dernier maximum glaciaire (18000 ans BP) selon Maley (1996) et Anhuf *et al.* (2006). L'extension maximale de la forêt à 8000 ans BP est également représentée.

Selon la **théorie des barrières fluviales**, les rivières tropicales limitent la distribution des taxa et contribuent à modérer leur diversification (Wallace, 1852; Gascon *et al.*, 2000). En effet, certaines rivières peuvent constituer des barrières imperméables aux flux de gènes et mener ainsi à des phénomènes de spéciation allopatrique, en particulier durant les phases humides (Robbins, 1978). D'autre part, elles ont également pu conserver une largeur suffisante lors des périodes plus sèches, stoppant ainsi la ré-expansion de taxa (Colyn *et al.*, 1991). Cette théorie est souvent invoquée en Afrique afin de comprendre la distribution actuelle de différentes espèces de mammifères (Booth, 1958; Robbins, 1978; Grubb, 1990; Happold, 1996; Bergmans, 1997; Deleporte & Colyn, 1999; Eriksson *et al.*, 2004; Guillen *et al.*, 2005). Des études montrent également que les rivières peuvent contribuer à maintenir une différenciation génétique intraspécifique (Quérouil *et al.*, 2003; Telfer *et al.*, 2003; Anthony *et al.*, 2007).

La **théorie des gradients environnementaux** ou théorie des écotones a également été proposée comme modèle de diversification. Elle suggère que des gradients environnementaux importants peuvent entraîner des divergences adaptatives entre populations parapatriques d'une même espèce et mener à terme à la spéciation (Smith *et al.*, 1997; Schneider *et al.*, 1999; Moritz *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2001; Schluter, 2009). Contrairement aux modèles allopatriques (incursions marines, refuges forestiers et barrières fluviales), la théorie des gradients n'implique pas de barrière aux flux de gènes mais une sélection naturelle dans les zones d'écotones. En accord avec cette hypothèse, des études moléculaires récentes ont démontré une corrélation entre divergence génomique et divergence phénotypique pour des traits soumis à sélection (Mullen & Hoekstra, 2008; Freedman *et al.*, 2010; Michel *et al.*, 2010). Cette théorie ne peut être invoquée que pour des taxa qui tolèrent une vaste gamme d'habitats et semble peu probable pour les taxa inféodés à un milieu particulier.

### 3.2 Utilisation des données moléculaires pour tester ces théories

Les avancées récentes en biologie moléculaire ont permis de mettre à disposition des outils pour retracer l'histoire évolutive des espèces et de faire des hypothèses sur l'influence des processus environnementaux passés sur leur structure génétique. Les données moléculaires peuvent être utilisées pour tester un certain nombre de prédictions issues de ces théories.

**Quatre prédictions issues de la théorie des refuges** peuvent être testées (Haffer, 1982; Hewitt, 1996):

- (1) deux populations ayant été séparées par ce processus forment des clades frères. La fragmentation allopatrique des populations coïncide avec l'emplacement probable des refuges forestiers (Diamond & Hamilton, 1980) et les zones de contact entre espèces les occupant se situent quelque part entre ces refuges (Mayr & O'Hara, 1986).
- (2) les zones avec une forte diversité génétique correspondent aux zones de refuge ;
- (3) les populations sont démographiquement stables dans les zones refuges, alors que des signatures génétiques d'expansion démographique sont le plus souvent détectées dans les populations qui en sont issues; et
- (4) la datation des événements de divergence coïncide avec les changements paléoclimatiques majeurs.

**Les prédictions de la théorie des barrières fluviales** sont que la variabilité génétique est structurée sur chaque berge et que la différenciation génétique décroît depuis l'embouchure jusqu'à la source d'une rivière donnée (Anthony *et al.*, 2007). D'autre part, si deux clades observés de part et d'autre d'une rivière donnée sont des clades frères, cela suggère que celle-ci a pu servir de moteur à la diversification, alors que si ces clades ne sont pas frères, cette rivière a simplement limité la remise en contact de clades que se sont diversifiés par un autre processus. Cependant, le test de ces hypothèses est très dépendant de l'écologie et des capacités de dispersion des taxa étudiés. D'autre part, certaines rivières peuvent n'être que des barrières temporaires en raison de variations importantes de niveau selon les saisons (Anthony *et al.*, 2007)

**Une prédiction de la théorie des gradients environnementaux** est l'occupation par des espèces sœurs d'habitats adjacents mais distincts (Moritz *et al.*, 2000).

Si les données moléculaires permettent de tester un certain nombre de prédictions issues de ces différentes théories il faut toutefois rester très prudent sur les dates de divergence obtenues. Nous sommes pour le moment incapables de relier un événement de divergence

donné à un cycle glaciaire particulier. En l'absence de données fossiles pour la plupart des taxons étudiés (en particulier les taxons forestiers tropicaux dont les restes se conservent très mal), nous sommes souvent obligé d'utiliser des points de calibration externes. Un biais souvent rapporté avec ce genre d'estimation tient au fait que les taxa utilisés pour la calibration ont divergé il y a beaucoup plus longtemps que les taxa étudiés. Un phénomène de saturation peut ainsi mener à une sous-estimation des taux de substitutions, et ce d'autant plus que les fossiles sont anciens (Ho *et al.*, 2005). De plus la question se pose pour certains fossiles utilisés pour calibrer les horloges moléculaires de leur place dans l'arbre phylogénétique (Schenk *et al.*, 2013). Une importante incertitude est liée à l'estimation de ces temps à l'ancêtre commun le plus récent grâce aux données moléculaires. Les valeurs obtenues, associées à de larges intervalles de confiance, doivent être considérées comme de simples hypothèses qui seront soumises à d'autres tests à venir (Martínez-Solano *et al.*, 2006). Cependant, si elles sont utilisées avec précautions, ces valeurs peuvent fournir une information très utile (Hewitt, 1996).

### **3.3 Les rongeurs et les musaraignes : des modèles biologiques pertinents pour les études de phylogéographie**

Mon approche est originale car relativement peu d'études sont publiées sur la biogéographie des rongeurs et des musaraignes à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest et de l'Afrique centrale. En effet, les études à large échelle concernent essentiellement des espèces de mammifères de grande taille tels que les primates (Anthony *et al.*, 2007; Zinner *et al.*, 2009), les ongulés (Arctander *et al.*, 1999; Flagstad *et al.*, 2001; Van Hooft *et al.*, 2002; Alpers *et al.*, 2004; Okello *et al.*, 2005; Heller *et al.*, 2008; Lorenzen *et al.*, 2010; Lorenzen *et al.*, 2012) et les carnivores (Dubach *et al.*, 2005; Dehghani *et al.*, 2008; Barnett *et al.*, 2009). Les études phylogéographiques consacrées aux petits mammifères africains sont relativement rares et concernent souvent des espèces présentant une distribution géographique restreinte (Quérroul *et al.*, 2003; Herron *et al.*, 2005; Stanley & Olson, 2005; Mouline *et al.*, 2008; Brouat *et al.*, 2009; Stanley & Esselstyn, 2010). D'autre part, bien que la manière la plus fiable et la plus robuste de retracer les événements historiques soit de comparer les patrons de variabilité chez plusieurs taxa sympatriques (Zink, 1996; Bernatchez & Wilson, 1998), cela n'a pas été fait pour ces taxons et cette région du monde.

Les rongeurs et les musaraignes présentent de nombreuses caractéristiques intéressantes en vue d'études biogéographiques : 1) Ils présentent une grande sensibilité au biotope et de nombreuses espèces sont inféodées au milieu forestier ou aux zones de savanes. Leur histoire a ainsi vraisemblablement été très marquée par les modifications du milieu (Fedorov *et al.*, 2008). 2) Ils présentent un temps de génération court. 3) Pour nos taxons d'intérêt, de nombreux événements de divergence entre espèces ont eu lieu lors du Plio-Pléistocène (Lecompte *et al.*, 2002; Nicolas *et al.*, 2006; Dubey *et al.*, 2008). 4) Leurs capacités de dispersion sont limitées et ne perturbent que très peu les signatures biogéographiques héritées du passé. 5) La distribution des espèces non anthropophiles n'est pas (ou peu) impactée par la chasse. 6) Enfin, les rongeurs et les musaraignes sont abondants dans leurs milieux naturels et relativement faciles à capturer.

Lors de mes travaux j'ai choisit de m'intéresser à des taxa avec des préférences écologiques variées :

- des espèces strictement forestières : *Praomys tullbergi* (A22), *P. rostratus* (A22), *P. misonnei* (A32, A43), genre *Malacomys* (A62), complexe *Crocidura poensis* (Thèse F. Jacquet 2012), complexe *C. obscurior* (A52)

- des espèces savanicoles : *Lemniscomys striatus* (A19, A46), *Mus Nannomys minutoides* (A34)

- des complexes d'espèces ou des genres comprenant des espèces avec des préférences écologiques variées ; comme par exemple à la fois des espèces savanicoles et des espèces forestières (genre *Cricetomys* (A41), complexe *Crocidura olivieri* (A61)), ou des espèces de forêt de montagne et de plaine (complexe *Praomys tullbergi*, A40).

Ces travaux ont été en partie réalisés par des thésards que j'ai co-encadré (JF Mboumba sur les rongeurs *Lemniscomys striatus* et *Mus Nannomys minutoides*, AD Missoup sur les rongeurs du complexe *Praomys tullbergi*, F. Jacquet sur les musaraignes des complexes *Crocidura olivieri*, *C. obscurior* et *C. poensis*, KH Bohoussou sur le genre de rongeur *Malacomys*). Ces travaux n'auraient pu avoir lieu sans les collaborations développées ces 10 dernières années avec de nombreux chercheurs, en France et à l'étranger, ayant permis d'obtenir un échantillonnage pertinent, tant quantitativement que qualitativement (bonne couverture géographique).

### **3.4 Résultats : mécanismes de diversification des petits mammifères en Afrique subsaharienne**

#### **Théorie des refuges et des barrières fluviales**

L'histoire évolutive des rongeurs et musaraignes africains a été fortement influencée par les changements climatiques qui ont marqué le Plio-Pléistocène jusqu'à nos jours. Nos études de phylogéographie sur le genre *Malacomys* (Thèse H. Bohoussou en cours, A62), sur les complexes *P. tullbergi* (thèse AD Missoup, A40), *C. obscurior* (Thèse F. Jacquet, A52) et *C. poensis* (Thèse F. Jacquet), et sur les espèces *P. misonnei* (A32, A43), *P. rostratus* et *P. tullbergi* (A22) (tous fortement liés aux forêts du bloc Guinéo-Congolais), mais également sur le complexe *C. olivieri* (Thèse F. Jacquet, A61) (ubiquiste et largement distribué dans tout le continent africain) montrent que les petits mammifères africains se sont diversifiés au rythme des alternances entre phases arides et phases plus humides qui ont profondément modifié les écosystèmes au cours du Plio-Pleistocène. Les théories des refuges forestiers et des barrières fluviales permettent d'expliquer un grand nombre d'événements de divergence observés au sein des différents taxa forestiers et à plusieurs échelles.

#### Histoire évolutive à l'échelle du bloc de forêt Guinéo-Congolais

A l'échelle du bloc Guinéo-Congolais dans son ensemble, les deux modèles allopatriques (théories des refuges et des barrières fluviales) permettent d'expliquer l'existence au sein du complexe *C. poensis* (thèse F. jacquet 2012) de deux clades, l'un regroupant les espèces d'Afrique de l'Ouest (*C. buettikoferi*, *C. theresae*, *C. grandiceps*, *C. wimmeri*, *C. n.sp2* et *C. foxi*) et l'autre celles d'Afrique centrale (*C. poensis* et *C. turba.*). Cette divergence s'est produite il y a environ 2,7 Ma et correspond à un pic d'aridité (2,8 Ma) en Afrique tropicale (deMenocal, 2004). Elle coïncide avec l'ouverture du couloir Bénino-Togolais, estimée à 3 Ma (Robert & Chamley, 1987).

Les fleuves Volta et/ou Niger, qui forment les limites respectivement occidentale et orientale du couloir Bénino- Togolais, pourraient constituer les véritables barrières à la dispersion selon certains auteurs (Booth, 1958; Robbins, 1978; Nicolas *et al.*, 2010a; Olayemi *et al.*, 2012), et seraient à l'origine d'évènements de diversification intra-spécifique au sein des espèces de rongeurs *M. edwardsi* (A62) et *L. striatus* (A19).

#### Histoire évolutive en Afrique centrale

En Afrique centrale, nous avons pu comparer les patrons biogéographiques de différentes espèces forestières occupant des aires de répartitions chevauchantes (Fig. 11 et 12): *P.*

*misonnei* (A32, A43), *M. longipes* (A62), *C. poensis* (Thèse F. Jacquet 2012) et *C. goliath* (A61). Pour toutes les espèces étudiées nous avons observé plusieurs clades en Afrique centrale avec des distributions le plus souvent allopatriques, ou parapatriques. Dans tous les cas la diversification entre ces clades est récente et a eu lieu à la fin du Pleistocène (moins de 1 Ma). Dans de nombreux cas la distribution de ces clades coïncide avec les refuges forestiers proposés par Maley (1996) et/ou Anhuf (2006).

Les résultats obtenus pour *M. longipes* suggèrent l'existence de deux refuges (sud central et est central) à l'est du fleuve Oubangui-Congo. Ce résultat est en accord avec Anhuf (2006) qui a proposé l'existence de plusieurs refuges forestiers dans le bassin du Congo. L'espèce *P. misonnei* n'est pas présente sur la rive gauche du fleuve Congo, mais nous avons retrouvé, comme pour *M. longipes*, des clades distincts de part et d'autre du fleuve Oubangui-Congo. Plusieurs clades ont été identifiés dans la région Ouest Centrale, en accord avec l'hypothèse de Maley (1996) selon laquelle plusieurs refuges forestiers ont existés dans cette région. L'existence de deux refuges forestiers, au Sud et au Nord de la rivière Ogooué est corroborée par la structuration génétique observée au sein des espèces *M. longipes*, *P. misonnei*, *C. poensis* et *C. goliath*. Chez *C. poensis*, cinq clades (D, E, F, G et H) sont sympatriques dans le Sud du Gabon. Cette diversité implique l'existence de barrières extrinsèques anciennes ayant persisté suffisamment longtemps pour que des différences génétiques pérennes puissent être fixées. Maley (1996) avait proposé l'existence de deux refuges au Sud du fleuve Ogooué. Nos résultats suggèrent l'existence d'une mosaïque de petits refuges isolés, dont la localisation exacte reste difficile à définir. Cette observation montre que la théorie des « refuges dans les refuges » (Gómez & Lunt, 2007; Weiss & Ferrand, 2007; Centeno-Cuadros *et al.*, 2009) est applicable aux forêts du bassin du Congo. Les résultats obtenus pour *P. misonnei* et *M. longipes* confirment la présence de deux refuges forestiers de part et d'autre de la Sanaga (Maley, 1996). Enfin, les résultats obtenus pour *M. longipes*, *C. poensis* et *C. goliath* suggèrent l'existence de plusieurs refuges entre les fleuves Ogooué et Sanaga (« refuges dans les refuges »).

Les résultats de nos études moléculaires montrent que les rivières Sanaga, Ogooué, Oubangui et Congo ont joué un rôle important dans le maintien ou la mise en place de la diversité génétique chez de nombreuses espèces ou complexes d'espèces. Des clades frères de *M. longipes* sont situés de part et d'autre de la rivière Sanaga (D3 et D4), de la rivière Oubangui-Congo (D2+B et D1) et du fleuve Congo (C et D3+D4+D2+B+D1). Des clades frères de *C. goliath* sont également observés de part et d'autre du fleuve Oubangui-Congo (clades A+B versus C). Ceci suggère que dans ces cas la théorie des barrières fluviales s'applique. Dans d'autres cas, ces mêmes fleuves Sanaga, Ogooué et/ou Oubangui-Congo limitent les aires de distribution des clades génétiques, mais ce ne sont pas des clades frères qui sont retrouvés de part et d'autre (ou les relations phylogénétiques sont mal résolues ; ex. du complexe *C. goliath* pour le fleuve Ogooué, et de l'espèce *P. misonnei* pour le fleuve Oubangui-Congo). Ceci suggère que dans ces cas les rivières ne constituent pas la cause primaire de diversification, mais qu'elles ont probablement empêché la ré-expansion depuis les zones de refuges forestiers. En ce qui concerne le fleuve Congo, nous avons montré que ce fleuve limite les aires de distribution de nombreuses espèces, et qu'il a ainsi joué un rôle majeur de barrière à la dispersion au cours du temps (A21, A36, A41).

A41)

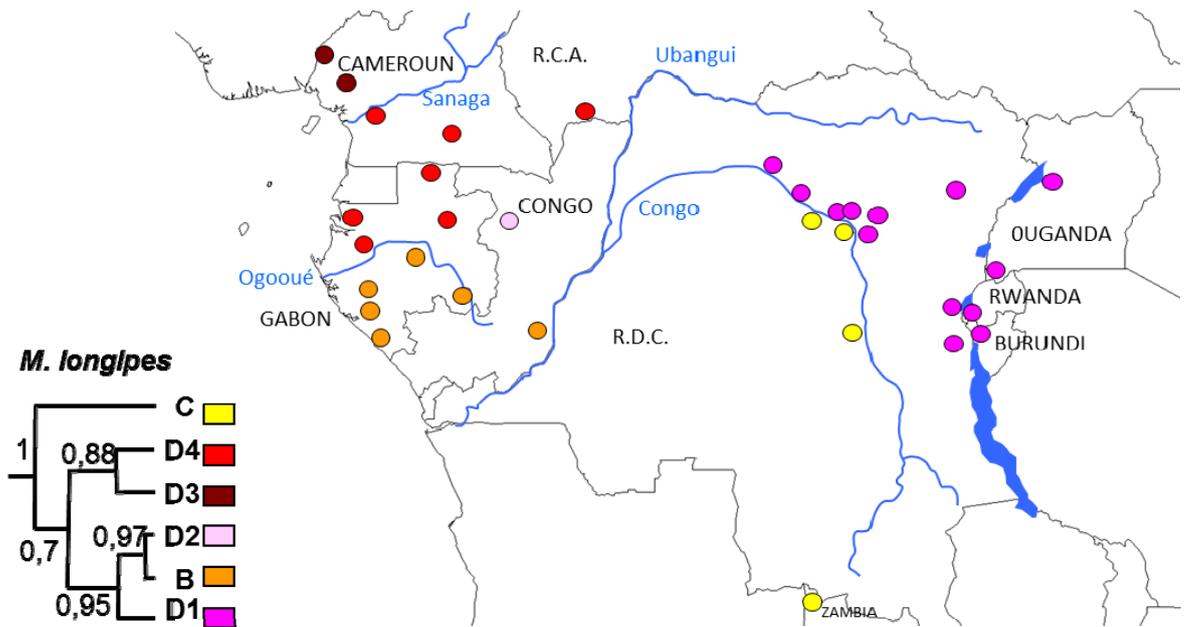
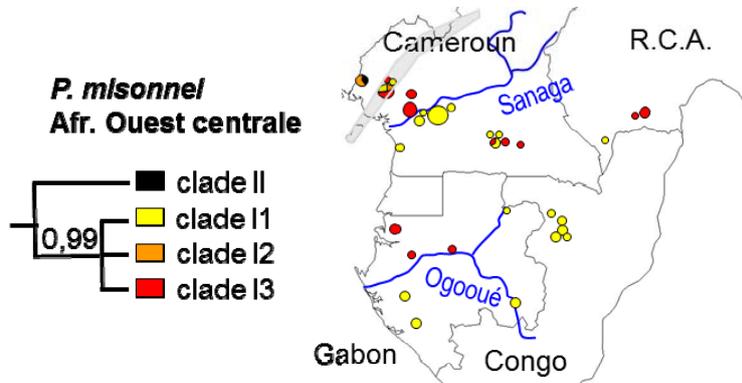
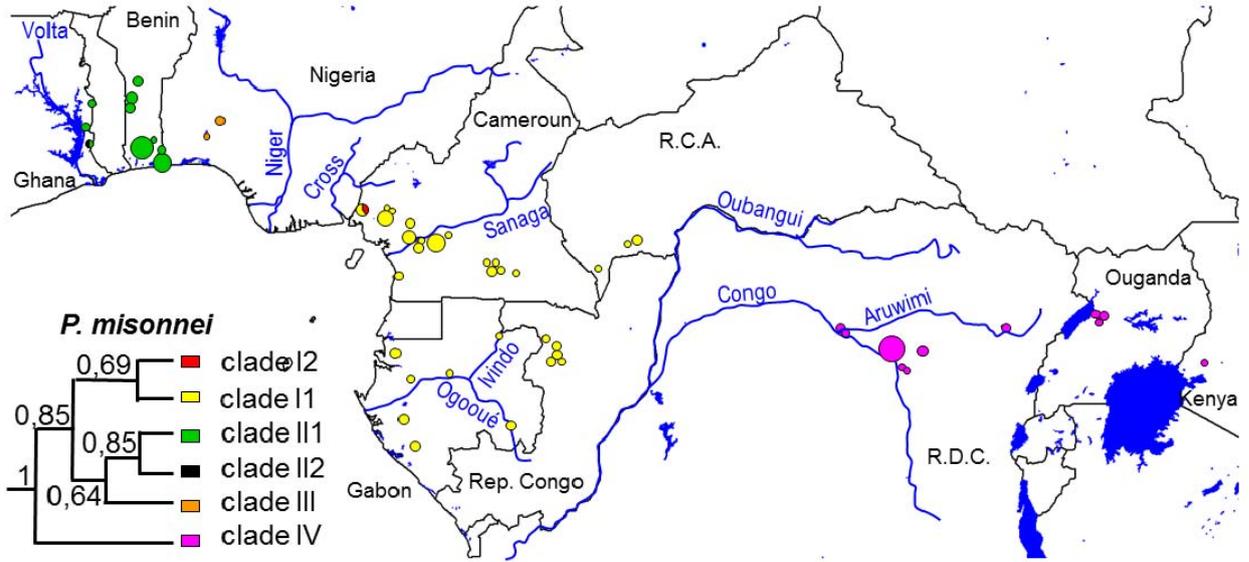


Fig. 11 : Distribution géographique et relations phylogénétiques entre les principaux clades génétiques obtenus pour les rongeurs *P. misonnei* (A32, A43) à l'échelle de toute l'aire de distribution de l'espèce (en haut ; Cytb) et à l'échelle de l'Afrique ouest centrale (au milieu, Cytb + COA), et pour *M. longipes* (A62).

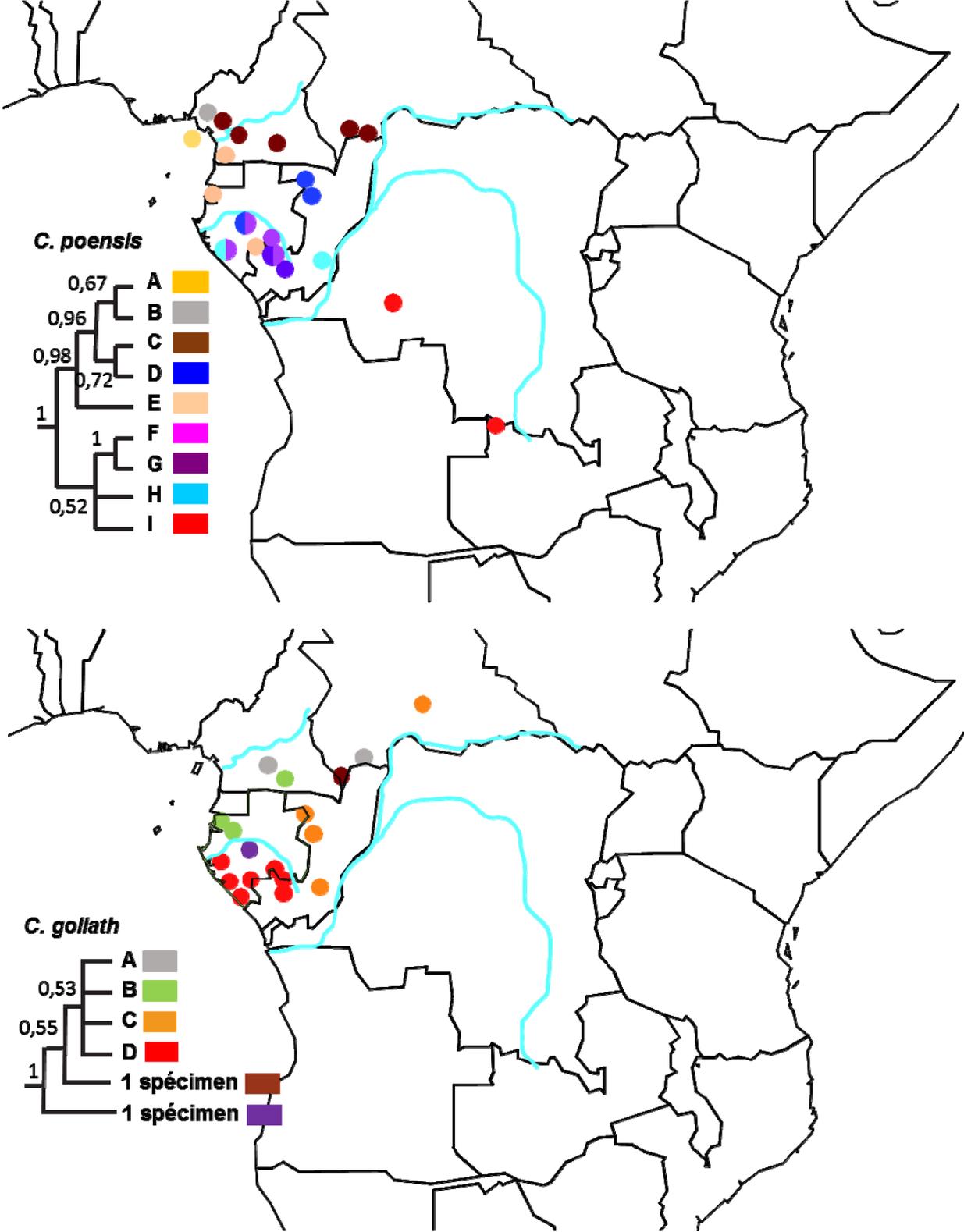


Fig. 12 : Distribution géographique et relations phylogénétiques entre les principaux clades génétiques obtenus pour les musaraignes *C. poensis* (thèse F. Jacquet 2012) et *C. goliath* (A61).

De plus, pour l'Afrique Ouest centrale nous avons mené, dans le cadre de la thèse de J. F. Mboumba, deux études de phylogéographie sur deux espèces savaniques : *L. striatus* (A46) et *M. N. minutoides* (A34). Les résultats obtenus pour ces deux espèces montrent : 1) que la rivière Ogooué ne représente pas une barrière au flux de gène, et 2) la persistance de zones forestières depuis la fin du Pleistocène dans la région de la Lopé-Mokekou (rive droite du fleuve Ogooué), y compris pendant les périodes les plus arides. De ce fait, des savanes actuellement géographiquement proches peuvent présenter des lignées génétiques distinctes. Ce résultat est tout fait inédit et n'avait jamais été mis en évidence par les études paléoclimatiques et paléoenvironnementales antérieures, pourtant relativement abondantes pour cette région et pour les derniers 150 000 ans (Elenga & Vincens, 1990; Maley, 1990; Elenga *et al.*, 1992; Maley, 2001; Elenga *et al.*, 2004). Cela montre bien à quel point les études de phylogéographie comparée peuvent être utiles pour retracer l'histoire paléoenvironnementale d'une région.

### Histoire évolutive en Afrique de l'Ouest

En Afrique de l'Ouest, les patrons de diversifications entre les espèces forestières *Praomys rostratus* (A22), *P. tullbergi* (A22), *Malacomys edwardsi* (A62), *Crocidura obscurior* (A52), *C. eburnae* (A52) et *C. buettikoferi* (Jacquet, 2012) peuvent être comparés (Fig. 13 et 14).

Bien que les événements de divergence au sein de ces espèces ne soient pas toujours synchrones (entre 2,2 et 0,5 Ma pour le complexe *C. obscurior*, moins de 1.2 Ma pour *M. edwardsi*, et après 0,5 Ma pour *C. buettikoferi* et les espèces de *Praomys*), des similitudes existent dans la structuration de la variabilité génétique.

Selon Anhof (2006) et Dupont *et al.* (2000) deux refuges forestiers (un Ghanéen et un Libérien) ont persisté en Afrique de l'Ouest durant les maxima glaciaires. Les résultats obtenus sur les espèces *P. rostratus*, *M. edwardsi*, *C. obscurior*, *C. eburnae* et *C. buettikoferi* confirment cette hypothèse dans la mesure où des lignées allopatriques sont retrouvées dans chacune de ces régions. La forte diversité génétique observée au sein du refuge Libérien chez les espèces *M. edwardsi* et *P. rostratus* est en accord avec l'hypothèse de Maley (1996) selon laquelle plusieurs refuges forestiers auraient existé au sein du refuge Libérien : un dans la région du Mt Nimba, et un sur la côte Libérienne. De plus, nos résultats indiquent aussi la possibilité qu'un troisième refuge ait pu exister entre les rivières Sassandra et Comoé en Côte d'Ivoire. De plus les résultats obtenus sur ces deux espèces, ainsi que chez les espèces de musaraignes, indiquent tous une diversité génétique importante dans le Sud-Est de la Guinée et l'Est du Libéria, avec de nombreux clades sympatriques ou parapatriques. Cette diversité aurait pu être générée au cours des cycles glaciaires successifs et/ou pourrait illustrer un autre exemple de « refuge dans les refuges » (Martínez-Solano *et al.*, 2006), ces refuges ne devaient probablement pas être continus mais former d'une mosaïque d'îlots forestiers.

La présence du V Baoulé, formation de savanes guinéennes pénétrant en une pointe au sein du bloc forestier en Côte d'Ivoire, pourrait expliquer les patrons vicariants observés chez *P. tullbergi*, *C. obscurior* et *C. buettikoferi*. Ce triangle du V Baoulé représente une zone de savane qui pénètre dans le bloc forestier Guinéen sur approximativement 200 km. Peltre (1977) a montré que cette extension de la savane a une origine paléoclimatique : elle correspond à une relique de la dernière oscillation paléoclimatique et elle disparaît petit à petit. Comme cette zone n'a été que récemment recolonisée par la forêt, il n'est pas surprenant qu'elle ait limité le contact secondaire entre clades.

Au sein de la région Ghanéenne nous avons identifié deux lignées de *M. edwardsi*, ce qui pourrait suggérer la présence de plusieurs refuges forestiers distincts.

Le rôle de barrière à la dispersion joué par les différents fleuves Ouest-Africains a pu être appréhendé. Dans de nombreux cas nous avons retrouvé des clades différents de part et

d'autre des grands fleuves. Cependant les clades frères ne sont généralement pas distribués de part et d'autre d'un fleuve ; ce qui suggère que les rivières ne constitue pas la cause primaire de diversification. Chez l'ensemble des espèces étudiées, le fleuve Sassandra constitue une barrière importante, bien qu'elle ne soit pas complète chez *M. edwardsi* et *C. buettikoferi* (Fig. 13 et 14). Bien que le fleuve Comoé ait montré un rôle de barrière pour les rongeurs *M. edwardsi*, *P. tullbergi* et *P. rostratus*, ce fleuve ne semble pas constituer un obstacle à la dispersion pour les espèces de musaraignes que nous avons étudiées. Le fleuve Cavally semble limiter les flux de gènes, mais ne constitue pas une barrière complète, chez *C. eburnae*. Le fleuve Volta serait à l'origine de la diversification allopatrique entre les clades F1 et F2 de *M. edwardsi* (Fig. 13).

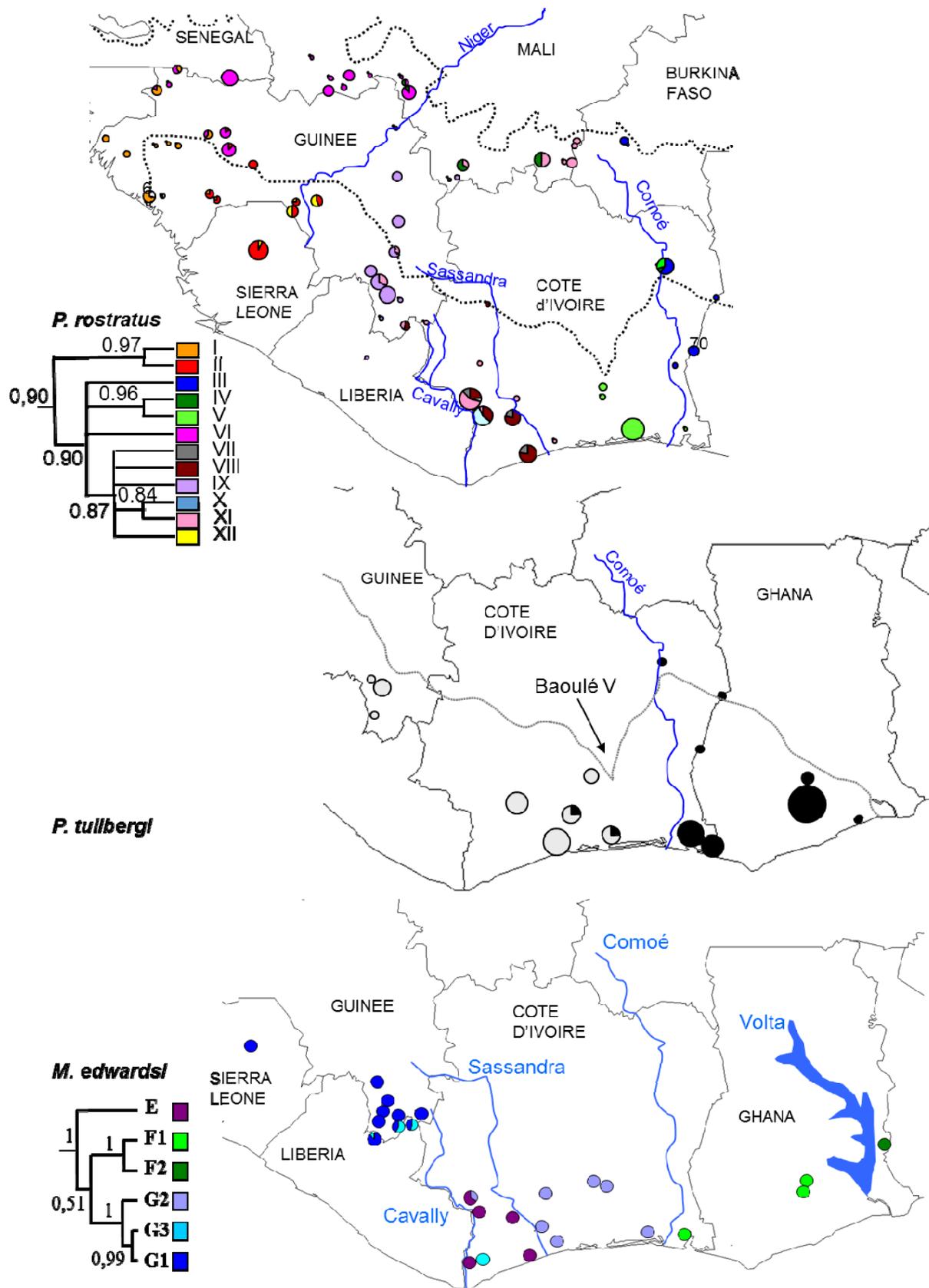


Fig. 13 : Distribution géographique et relations phylogénétiques entre les principaux clades génétiques obtenus pour les rongeurs *Praomys rostratus* (A22), *P. tullbergi* (A22) et *Malacomys edwardsi* (A62).

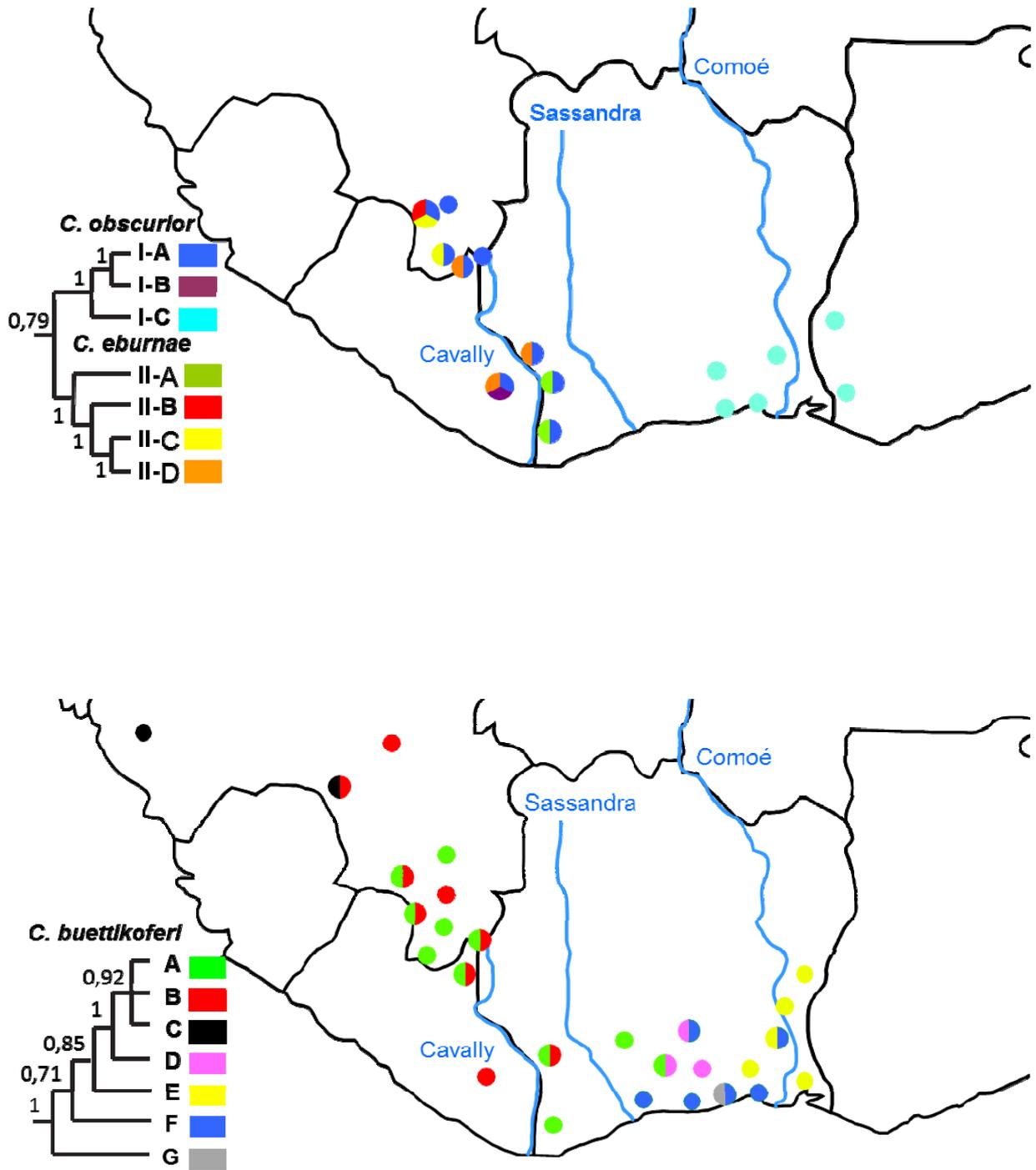


Fig. 14 : Distribution géographique et relations phylogénétiques entre les principaux clades génétiques obtenus pour les musaraignes *Crocidura obscurior*, *C. eburnae* (A52), et *C. buettikoferi* (Thèse F. Jacquet 2012).

## La théorie des gradients environnementaux

Au cours de nos différents travaux, nous avons mis en évidence l'existence d'un autre processus de spéciation que celui décrit par les modèles allopatriques. La théorie des gradients environnementaux nous a ainsi permis de comprendre certains événements de spéciation au sein du genre *Cricetomys* (A41), et des complexes *P. tullbergi* (A40), *C. olivieri* (A61) et *C. poensis* (Thèse F. Jacquet) regroupant des espèces occupant des habitats différents. L'histoire évolutive de ces taxa a été marquée par les fluctuations climatiques du Pléistocène.

L'alternance entre phases humides et phases plus arides a en effet entraîné des mouvements d'expansion et de rétraction des forêts de plaine et de montagne, mais a également vu se déplacer les différentes zones de végétation (savanes soudaniennes, sahéliennes et Sahara) (Rognon, 1989). Le mouvement des zones d'écotone a ainsi favorisé des déplacements de niche écologique aboutissant à terme à une spécialisation à un nouvel habitat et un processus de spéciation le long d'un gradient écologique. Ce modèle de spéciation implique que des espèces sœurs se rencontrent au sein d'habitats différents mais adjacents, comme c'est le cas entre *Cricetomys ansorgei* (savane) et *C. sp2* (forêt), entre *Praomys hartwigi+obscurus* (forêt de montagne) et *P. petteri* (forêt de plaine ; Fig. 15), entre *P. morio* (forêt de montagne) et *Praomys sp1* (forêt de plaine, Fig. 16), entre *Crocidura giffardi* (essentiellement forestière) et *C. manni* (savanicole) ou entre *C. grandiceps* (forestière) et *C. n.sp2* (savanicole).

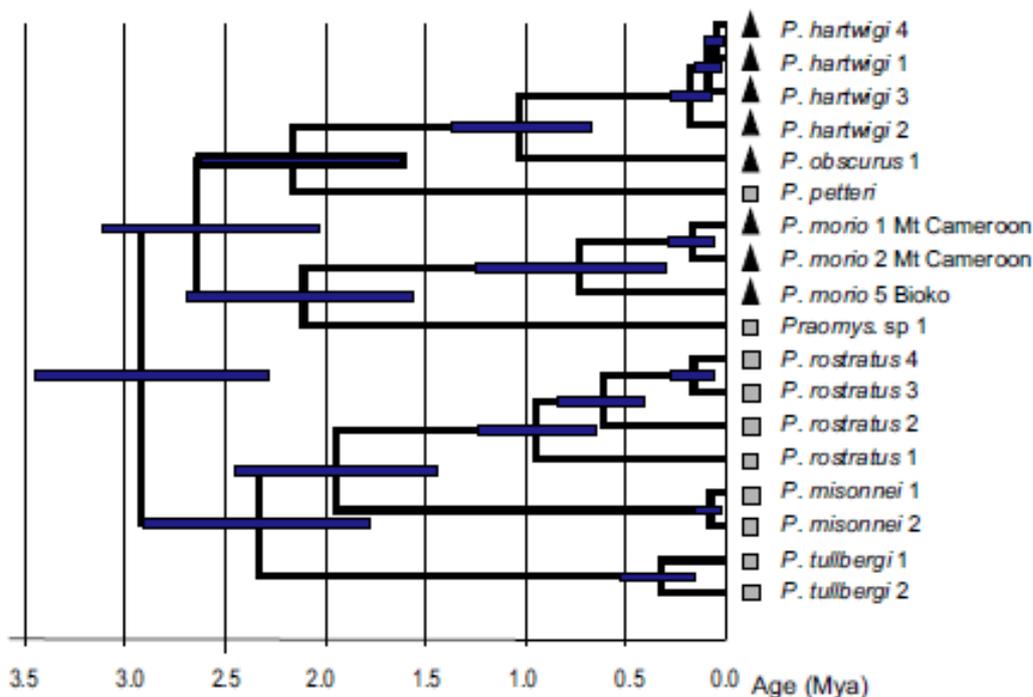


Fig. 15 : Chronogramme obtenu pour le complexe *Praomys tullbergi* à partir d'une analyse sous Beast utilisant une horloge moléculaire relâchée (A40). Les barres au niveau des nœuds indiquent les intervalles de confiance à 95%. Les carrés gris indiquent les espèces de forêt de plaine et les triangles noirs les espèces de montagne.

Cette théorie peut également être invoquée pour expliquer certains événements de diversification intraspécifique. Ainsi, chez *C. poensis*, les deux clades A+B et -C+D sont clades frères et fréquentent des habitats différents (Fig. 12). Le premier regroupe des spécimens typiquement montagnards endémiques de la Ligne Volcanique du Cameroun, le second des spécimens des forêts de plaine. Il est reconnu que durant les phases de refroidissement climatique du Plio-Pléistocène, les forêts de montagne se sont étendues vers les plaines (Maley, 1996; Plana, 2004), déplaçant ainsi la zone d'écotone entre biotopes montagnard et de plaine. Une spéciation le long de ce gradient écologique a ainsi pu se

produire, des spécimens de plaine s'adaptant à un milieu forestier montagnard. Une phase de réchauffement climatique subséquente a vu une régression des habitats montagnards et l'isolement d'une population inféodée à ce milieu.

### **Notion de filtre écologique**

La phylogeographie comparée peut être définie comme l'étude de l'effet de l'histoire évolutive et biogéographique sur la distribution de la variation génétique chez plusieurs espèces codistribuées (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2011). Le but étant de tester la congruence entre les histoires évolutives et de distribution de ces espèces. Cela inclut aussi l'évaluation des hypothèses géographiques, écologiques et biologiques qui expliquent ces histoires. Et-ce que les histoires évolutives de toutes ces espèces montrent la même réponse à un même événement historique ? Pour les études de phylogéographie comparée les espèces sœurs sympatriques avec des préférences écologiques similaires sont particulièrement pertinentes. Un autre apport important de nos travaux est la mise en évidence du fait que de petites différences au niveau des préférences écologiques des espèces peuvent conduire à des patrons phylogéographiques très différents. C'est par exemple le cas entre les espèces *P. tullbergi* et *P. rostratus* (A22), ou entre *M. edwardsi* et *M. cansdalei* (A62).

Pendant longtemps *P. tullbergi* et *P. rostratus* ont été considérées comme des espèces avec des aires de distribution et des préférences écologiques très similaires (Happold, 2013). Cependant nos travaux ont permis de montrer que *P. tullbergi* ne peut survivre qu'en forêt dense, alors que *P. rostratus* est plus résilient à la perturbation forestière et peut survivre dans de petites galeries forestières, par exemple le long des cours d'eau, isolée en milieu savanicole. Ainsi, alors que *P. tullbergi* n'aurait été capable de survivre que dans quelques refuges forestiers de grande taille lors des périodes arides du Pléistocène, *P. rostratus* aurait été capable de survivre dans un plus grand nombre de refuges. De ce fait leur diversité génétique (faible chez *P. tullbergi*, forte chez *P. rostratus*) et les patrons phylogéographiques obtenus pour ces deux espèces sont très différents.

De même, nous avons observé une faible diversité génétique et une faible structuration phylogéographique chez *M. cansdalei*, comparé à *M. edwardsi*. Ceci pourrait s'expliquer par la préférence de *M. cansdalei* pour des habitats plus humides (Happold, 2013), ce qui aurait empêché cette espèce de survivre dans un grand nombre de refuges forestiers pendant les périodes arides.

Cette notion de filtre écologique est importante, non seulement pour expliquer à posteriori les résultats obtenus, mais aussi à priori lors du choix des taxons pour les études de phylogéographie. Les hypothèses sur les refuges forestiers négligent souvent l'hétérogénéité des forêts et l'écologie des espèces. Ainsi la question se pose des caractéristiques que doit présenter une forêt donnée pour pouvoir constituer un refuge forestier pour une espèce donnée.

## **4. PARTIE APPLIQUEE : PATHOGENES, ESPECES INVASIVES, CONSERVATION**

Les forêts tropicales humides d'Afrique constituent d'extraordinaires pourvoyeurs de nouveaux virus (Saluzzo *et al.*, 2004). De même, la désertification, la déforestation, la sécheresse et la salinisation des sols sont des causes courantes de la migration humaine vers les villes entraînant une destruction de l'écosystème naturel et l'introduction d'espèces invasives commensales (ex genres *Mus*, *Rattus*, *Mastomys*) ou nuisibles pour les cultures (ex genres *Mastomys*, *Meriones*, *Dipodillus*, *Mus*). Le développement de pratiques agricoles

intensives et l'apparition de conflits pour les ressources (réfugiés économiques) contribuent à l'émergence et à la propagation d'agents infectieux. En effet, l'empiétement de l'homme sur les habitats fauniques a élargi l'interface entre la faune et les humains, entraînant des possibilités accrues de transmission de zoonoses à l'homme, comme la peste (Morelli *et al.*, 2010), la leishmaniose (Kuhls *et al.*, 2011), la fièvre de Lassa (Lalis *et al.*, 2012) ou Ebola (Leroy *et al.*, 2005). Ainsi depuis quelques années, une partie de mes travaux, réalisée en collaboration avec des virologues ou des médecins, a permis de mettre en évidence de nouveaux hantavirus (A49), et des bactéries potentiellement pathogènes (A30, A38) chez des petits mammifères ou leurs ectoparasites. Les collaborations menées avec ces chercheurs s'avèrent prometteuses et seront amplifiées dans les années à venir. Afin de mieux prédire l'émergence de maladies liée aux modifications des écosystèmes, et donc de prendre des décisions pertinentes en politique de santé publique et en conservation de l'habitat, nous avons besoin de beaucoup plus de connaissances sur les relations hôtes/virus/habitat. Mon expertise dans le domaine de la connaissance des hôtes (position systématique, distribution géographique, histoire évolutive, diversité génétique) est donc importante. Une bonne connaissance des espèces, de leur distribution géographique et de leurs préférences écologiques est nécessaire pour évaluer les risques en terme de santé publique (A37, B3). Les outils de la phylogénie nous permettent d'établir des phylogéographies comparées hôtes-virus et de proposer des hypothèses concernant leur évolution (Coulibaly-N'Golo *et al.*, 2011). De plus, les outils de la génétique des populations permettent une approche démographique des relations hôte-virus et de proposer de nouveaux scénarios évolutifs concernant l'émergence des maladies (Lalis *et al.*, 2012).

Une partie de mes études est également orientée vers des travaux de conservation et d'évaluation de l'impact des activités humaines sur la biodiversité. Ceci est essentiellement réalisé dans le cadre d'expertises, mais donne aussi lieu à des publications (A24, A31, A57, B4). Il me semble important ici de souligner que des études de systématique poussées sont indispensables pour répondre à ces enjeux de conservation car elles permettent de mettre en évidence la présence de taxons cryptiques et de lignées endémiques. Il est également important de réévaluer les risques potentiels d'extinction à la lumière des résultats sur les facteurs affectant la répartition des espèces.

## **Partie 3 : PROJET DE RECHERCHE**

Mon projet de recherche est en continuité avec mes travaux antérieurs et vise à mieux comprendre les processus de diversification dans la nature, à travers une approche empirique sur des groupes espèces non-modèles où les différents taxons sont à des étapes différentes des processus de spéciation. Pour cela j'étudierai de façon conjointe sur les mêmes taxons leur variabilité génétique et morphologique. Comme auparavant, mes études continueront à être pluridisciplinaires en intégrant des études de systématique intégrative, de phylogéographie et d'écologie. Bien qu'en continuité avec mes travaux antérieurs ce projet s'en distingue car :

- Je compte renforcer mon approche de phylogéographie comparée afin de mieux comprendre comment de petites différences au niveau des préférences écologiques des espèces peuvent conduire à des patrons phylogéographiques complètement différents. Cela est primordial pour mieux appréhender comment les espèces ont réagi par le passé et comment elles risquent de réagir aux changements environnementaux à venir.
- Je compte également développer d'avantage le rôle respectif de la phylogénie et de l'adaptation récente à l'environnement local sur la morphologie cranio-dentaire. Il me semble en effet important de ne pas laisser de côté l'étude de la variation morphologique car la taxinomie de nombreux groupes est basée sur ces traits morphologiques et les traits morphologiques sont la cible de la sélection ; leur étude est donc essentielle pour évaluer la force et l'impact de la sélection dans les processus de différenciation.
- De plus je compte développer un peu plus mes travaux sur le rôle de l'homme dans les extinctions et les invasions d'espèces.
- Enfin, ce projet va bénéficier des avancées méthodologiques actuelles dans les domaines de la métagénomique et de la morphométrie géométrique.

En raison des risques géopolitiques et sanitaires récurrents, mais qui ont tendance à s'amplifier ces dernières années (daesh, ebola...), la question se pose de la poursuite de mes travaux sur les petits mammifères africains ou sur le fait de changer de modèle biologique et/ou de région du monde. Je pense avoir accumulé assez de matériel biologique ces dernières années pour pouvoir continuer à travailler sur les petits mammifères africains au moins à l'échelle des 4-5 prochaines années. Toutefois ces deux dernières années j'ai aussi commencé à travailler sur les mêmes questionnements scientifiques dans d'autres régions du monde (Laos, Iran, Europe, discussions en cours avec des partenaires Indiens) et sur d'autres taxons (amphibiens, taupes) au cas où un changement s'avèrerait nécessaire.

Outre ces problèmes géopolitiques et sanitaires, il devient de plus en plus difficile de réaliser de nouvelles collectes sur le terrain, aussi bien à l'étranger (protocole de Nagoya) qu'en Europe (Directive européenne 2010/63/UE et décret français 2013-118 relatifs à la protection des animaux utilisés à des fins scientifiques, qui réglementent notamment les méthodes d'euthanasie à utiliser –et qui ne sont pas toujours en adéquation avec ce qui peut être réalisé sur le terrain-, la nécessité pour toute personne faisant de la recherche sur les vertébrés de suivre une formation à l'expérimentation animale, la nécessité d'obtenir une autorisation de projet par un comité d'éthique en expérimentation animale, la nécessité d'appartenir à un « établissement utilisateur »). Ceci risque d'avoir un impact majeur sur la recherche scientifique sur la biodiversité dans les années à venir dans la mesure où il va être de plus en plus difficile de capturer des animaux sur le terrain. De ce fait, les collections présentes dans les musées sont amenées à jouer un rôle grandissant dans les travaux de systématique et de biogéographie. Heureusement les développements technologiques, aussi bien dans les domaines de la biologie moléculaire que de l'imagerie (CT scan) permettent de plus en plus

d'utiliser ces collections sans les endommager.

Mon projet de recherche est divisé en trois volets :

- 1) Le premier objectif est de mieux appréhender les facteurs de diversification. Pour cela je poursuivrai mes travaux de systématique et de phylogéographie comparée, tout en bénéficiant de l'apport des NGS.
- 2) Le deuxième objectif vise à mieux appréhender le rôle respectif de la phylogénie et de l'adaptation récente à l'environnement local sur la morphologie cranio-dentaire. Pour cela je bénéficierai des développements récents en morphométrie géométrique.
- 3) Le troisième objectif vise à évaluer les rôles respectifs de l'homme et des changements climatiques sur les populations animales (extinctions, changements démographiques, invasions).

## 1. SYSTEMATIQUE ET PHYLOGEOGRAPHIE COMPAREE AU TEMPS DE LA GENOMIQUE

### 1.1 Phylogéographie comparée

Les études de phylogéographie comparée menées ces dernières années nous ont permis de mettre en évidence un certain nombre de patrons communs entre espèces, comme par exemple le rôle de barrière au flux de gènes joué par les fleuves Congo, Oubangui et Ogooué, ou bien la présence de plusieurs refuges forestiers lors des cycles glaciaires du Pleistocène en Afrique Ouest Centrale (Sud et Nord Ogooué par exemple) et en Afrique de l'Ouest (un Libérien et un Ghanéen). Cette approche nous a également permis de confirmer que pour les études de phylogéographie comparée il est non seulement intéressant de comparer des espèces sœurs avec des préférences écologiques similaires, mais aussi des espèces phylogénétiquement éloignées occupant des aires géographiques chevauchantes (Dawson, 2011; Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2011).

Lors de ces études de phylogéographie comparée nous avons parfois obtenu des patrons phylogéographiques contrastés pour des espèces qui à priori présentaient des préférences écologiques relativement similaires. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour l'expliquer (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2011):

- 1) Des différences au niveau de l'écologie et des traits d'histoire de vie des espèces. Nous avons ainsi montré que de petites différences au niveau des préférences écologiques des espèces peuvent conduire à des patrons phylogéographiques complètement différents (exemple des espèces *P. rostratus* et *P. tullbergi*, ou des espèces *M. edwardsi* et *M. cansdalei*). Il me semble important de poursuivre ce type d'études comparatives afin de répondre aux questions suivantes : quelles caractéristiques doit présenter une forêt donnée pour pouvoir constituer un refuge forestier pour une espèce donnée ? pourquoi certaines rivières semblent constituer des barrières à la dispersion chez certaines espèces et pas d'autres ? Pour cela il nous faut améliorer nos connaissances des préférences écologiques, de la capacité de dispersion et de la plasticité écologique des espèces. En effet les résultats phylogéographiques obtenus sont parfois contre-intuitifs par rapport à ce que l'on connaît de ces espèces. Ainsi chez *M. longipes* nous avons montré que les rivières constituent des barrières importantes au flux de gènes (A61) alors que cette espèce est connue pour être une très bonne nageuse, capable de nager à la fois à la surface et sous l'eau (A12), et pour habiter préférentiellement les zones marécageuses et le bord des rivières (Happold, 2013). Chez cette espèce nous avons noté des différences génétiques et morphologiques entre populations situées de part et d'autre des principaux cours d'eau, et en particulier du fleuve Congo (A61). A l'inverse chez *P. mutoni*, qui est elle aussi connue pour être particulièrement abondante le

long des cours d'eau et dans les zones marécageuses, nous n'avons pas trouvé de différenciation génétique entre les populations situées de part et d'autre du fleuve Congo (A36). Il convient maintenant d'analyser plus en détail les réelles préférences écologiques de ces espèces en termes d'habitat (analyse fine des résultats de piégeage), leurs capacités de dispersion et leurs capacités de nage en conditions semi-naturelles. Pour cela les collaborations développées ces dernières années avec les partenaires africains est un atout majeur, puisqu'ils sont sur le terrain et peuvent assurer les suivis écologiques nécessaires, suivis qui sont souvent très chronophages.

2) Il est également important de mieux prendre en compte l'aspect temporel dans les études de phylogéographie. Des espèces actuellement co-distribuées peuvent avoir des réponses différentes aux changements environnementaux car leur distribution géographique chevauchante est le résultat d'un événement récent, ou parce que les mêmes événements géologiques ou paléo-environnementaux ont eut lieu à plusieurs reprises au même endroit (cas des refuges forestiers qui ont eu lieu à chaque cycle glaciaire). Le problème est que les estimations des temps de divergence (TMRCA des principaux clades) ou des événements démographiques (goulots d'étranglements, expansion démographiques) sont très souvent imprécises, avec de larges intervalles de confiance. Il est donc généralement impossible de relier un événement donné avec un cycle glaciaire précis.

3) Les gènes étudiés peuvent avoir des taux d'évolution différents d'une espèce à l'autre. Jusqu'à encore très récemment, les études de phylogéographie et de phylogénie étaient basées sur quelques marqueurs mitochondriaux et/ou nucléaires. Cette situation est en train de changer suite à l'irruption en biologie évolutive des techniques de séquençage haut débit (NGS pour « Next Generation Sequencing »). Nous sommes maintenant en mesure de produire, avec des coûts et dans des délais raisonnables, des données sur le génome mitochondrial complet (mitogénomes) et une portion significative du génome nucléaire sur des tailles d'échantillon compatibles avec les approches de la génétique des populations. On est passé en quelques années d'une situation où les théoriciens de la génétique des populations recommandaient des nombres de locus que les empiristes ne pouvaient obtenir à une situation où les empiristes peuvent disposer d'un nombre de locus que les théoriciens ne savent pas encore traiter... Ce passage de la génétique des populations à la génomique des populations ouvre des perspectives extrêmement excitantes pour les études sur la spéciation. Une des études récentes les plus remarquables me semble être celle qu'Ellegren et al. (2012) ont consacré aux gobemouches noir et à collier. Ces auteurs ont séquencé la totalité du génome chez 10 individus de chaque espèce et ont identifié des régions caractérisées par une différenciation et une divergence beaucoup plus forte que la moyenne du génome. En montrant que la spéciation repose chez ces oiseaux non pas sur la différenciation de l'ensemble du génome, mais de certaines régions du génome, Ellegren et al. (2012) ont réalisé une des premières études de génomique de la spéciation. L'utilisation des données de NGS dans le domaine de la phylogénie et de la phylogéographie a connu un certain retard par rapport à d'autres champs disciplinaires tels que la métagénomique ou l'étude des maladies génétiques. Ceci s'explique par plusieurs facteurs (McCormack *et al.*, 2011): 1) le fait que les études de phylogénie et de phylogéographie concernent des organismes non-modèles, 2) le fait que pour ce type d'étude on a besoin de séquencer un grand nombre d'individus par espèce, 3) le manque de consensus sur les protocoles à utiliser pour répondre à des questions de recherches données, et 4) l'état de transition technologique nécessaire pour l'analyse des données. Toutefois cela est entrain de changer. Je souhaite donc profiter du développement des NGS afin d'améliorer la résolution de mes inférences phylogénétiques et de comparer les résultats mitochondriaux et nucléaires.

## 1.2 Résolution phylogénétique

Pour un certain nombre de taxons nous avons obtenu plusieurs clades génétiques bien soutenus, mais la résolution entre ces clades était faible, rendant les interprétations phylogéographiques impossibles. Par exemple, le rôle de certaines rivières comme moteur de la diversification versus frein à la dispersion n'avait pas pu être établi faute de résolution phylogénétique. Le fait d'avoir accès à un nombre beaucoup plus important de marqueurs devrait considérablement améliorer le degré de résolution de nos inférences phylogénétiques et permettre de bien meilleures estimations des paramètres démographiques (Pool *et al.*, 2010; Pabijan *et al.*, 2013; Pozzi *et al.*, 2014). A ce jour il me semble que je peux utiliser les NGS pour améliorer mes reconstructions phylogéographiques et démographiques à l'échelle qui m'intéresse (intra-spécifique ou intra-générique) de trois façons :

- Tout d'abord par l'approche Radseq (« Restriction site Associated DNA sequencing »). Cette technique est bien adaptée car elle peut générer des séquences pour de nombreuses régions éparpillées un peu partout dans le génome, pour un nombre élevé de spécimens et sans connaissance a priori sur les taxons d'études (Davey & Blaxter, 2011; McCormack *et al.*, 2011; Rubin *et al.*, 2012; Cariou *et al.*, 2013). Ce type d'approche peut également être utile pour délimiter les espèces (Pante *et al.*, 2015).
- Par le séquençage de mitogénomes complets. Des techniques de multiplexage sont maintenant possibles permettant d'obtenir simultanément pour un grand nombre de spécimens différents leur mitogénome complet pour un coût raisonnable (Dettai *et al.*, 2012).
- Par la technique d'enrichissement par capture d'hybrides (Mertes *et al.*, 2011) qui permet de séquencer des séquences d'ADN précises pour des spécimens dont l'ADN est dégradé (comme les spécimens de collection). Cette technique permet ainsi d'amplifier et de séquencer des gènes définis pour les espèces pour lesquelles nous ne pouvons obtenir de tissus frais. Ceci est particulièrement intéressant dans le cadre des études de phylogénie comprenant des espèces rares, disparues ou difficiles à échantillonner pour lesquelles on doit recourir aux spécimens de collection.

## 1.3 Comparaison des résultats mitochondriaux et nucléaires

Il me semble également important de vérifier si les résultats obtenus précédemment sur base d'un gène mitochondrial se confirment à l'échelle du génome. Malgré les réserves que j'ai exprimées concernant l'utilisation de l'ADN mitochondrial pour caractériser la biodiversité (cf problèmes d'introgession), il reste extrêmement pratique. Le temps de coalescence plus rapide de l'ADN mitochondrial par rapport aux locus autosomiaux lui permet d'atteindre la monophylie réciproque plus rapidement en cas de rupture des flux géniques entre populations. En outre, la recombinaison rend particulièrement délicate l'utilisation des méthodes basées sur la coalescence pour les séquences nucléaires, un problème que ne présente pas l'ADN mitochondrial. Enfin, qu'on le regrette ou non, l'utilisation de l'ADN mitochondrial pour caractériser la biodiversité s'est imposée à travers les programmes de barcoding. Pour toutes ces raisons, les processus qui génèrent et structurent la diversité génétique de l'ADN mitochondrial ont d'importantes conséquences pratiques quand on cherche à décrire la biodiversité. En effet, si des lignées mitochondriales profondes peuvent être générées par des processus populationnels indépendants des processus de spéciation, tels que l'isolement par la distance, on n'aura ni isolement reproducteur systématique entre lignées mitochondriales divergentes ni concordance des patrons phylogéographiques entre locus. La diversité mitochondriale ne renseignera alors pas sur la biodiversité des complexes d'espèces dont la systématique est encore mal connue.

Un des patrons récurrents qui émergent de nos études sur la phylogéographie des petits mammifères africains, c'est que la plupart des espèces présentent une structure

mitochondriale très marquée : elles sont composées de lignées mitochondriales divergentes, chacune ayant une distribution géographique restreinte. Ce type de patron de diversité soulève deux questions:

1) quels sont les processus historiques qui génèrent ce type de structuration mitochondriale ? L'interprétation classique est que ces structurations mitochondriales traduisent la structure des populations, avec des fragmentations d'aire de distribution à l'origine de chaque lignée divergente. J'ai également montré (genre *Malacomys*) que des phénomènes de dispersion peuvent être à l'origine d'une telle structuration. Irwin (Irwin, 2012) a aussi montré que de l'adaptation locale peut générer des structures phylogéographiques marquées en population continue, mais il n'a simulé la généalogie que d'un seul marqueur. Il semble intuitif que si la structuration des allèles à un locus donné (par exemple mitochondrial) est due à de l'isolement par la distance ou de l'adaptation locale, on ne devrait pas observer de concordance avec la structuration d'autres locus du génome. Cette hypothèse demande néanmoins à être évaluée de manière rigoureuse.

2) quel est le lien entre divergence mitochondriale et spéciation ? De fait, si ces lignées mitochondriales correspondent à des espèces différentes, alors cela signifie que le nombre d'espèces est très supérieur au nombre d'espèces actuellement décrites. Cela a non seulement des conséquences sur notre évaluation des temps de spéciation, mais cela implique également que le nombre d'espèces endémiques, la distribution des zones d'endémismes, et le nombre d'espèces menacées sont à revoir. L'utilisation de données de génotypage multilocus devrait nous permettre de répondre à ces questions. D'une part, nous pourrions les utiliser pour établir la structuration des populations sur la base de marqueurs indépendants de l'ADN mitochondrial et vérifier si la structuration mitochondriale est conforme ou non à la structure réelle des populations. D'autre part, nous pourrions utiliser ces marqueurs pour étudier l'isolement reproductif des lignées mitochondriales divergentes au niveau des zones de contact entre elles.

Pour mener à bien ces études je me baserai sur le large échantillonnage constitué au cours des 10 dernières années (notamment pour les genres *Praomys*, *Hylomyscus* et *Malacomys*). Pour l'instant ces taxons n'ont fait l'objet de génotypage que pour des marqueurs mitochondriaux et au maximum quelques locus nucléaires. La première étape est donc de génotyper les échantillons disponibles pour une série de marqueurs nucléaires (Rad-Seq) et éventuellement leur mitogénome. Cette étape nous permettra de vérifier si la structuration mitochondriale précédemment obtenue se confirme et si elle est concordante ou non avec la structuration des populations telle que révélée par les marqueurs nucléaires. Si la première étape révèle des divergences du génome nucléaire entre les lignées mitochondriales, il conviendra alors de collecter un grand nombre d'échantillons le long de transects à travers les zones de transition d'une lignée mitochondriale à l'autre. Le degré d'isolement reproducteur sera ensuite évalué en mesurant le niveau d'introgression et de flux génique entre lignées.

Cette partie de mon projet de recherche va nécessiter que je me forme à l'obtention et l'analyse de ce type de données. Pour le moment j'ai obtenu un financement de l'ATM Génomique (MNHN, 2015) pour réaliser la phylogénie du genre *Hylomyscus* basée sur le mitogénome complet et quelques marqueurs nucléaires. Les analyses de type Rad-Seq sont prévues dans un second temps.

## 2. ROLE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE LA PHYLOGENIE SUR LA VARIABILITE PHENOTYPIQUE

### 2.1 Identification des structures et/ou modules les plus adaptées pour les études de systématique

Comme explicité précédemment, les études que j'ai menées ces 10 dernières années m'ont permis de mieux appréhender les limites d'espèces chez les petits mammifères, et de publier pour plusieurs genres et espèces des études phylogéographiques sur l'ensemble de leur aire de distribution. Je souhaiterai maintenant étudier de façon plus approfondie la variabilité morphologique chez ces espèces, afin de tester le rôle respectif de la phylogénie et de l'adaptation récente à l'environnement local sur la morphologie crânienne, mandibulaire et dentaire. L'intérêt de ce type d'étude s'est imposé à moi depuis que nous avons montré (A41) qu'au sein du genre *Cricetomys* le phénotype crânien est d'avantage corrélé au type d'habitat dans lequel les animaux sont capturés (forêt *versus* savane), qu'aux relations phylogénétiques entre les espèces (Fig. 16) : ainsi les deux espèces savanicoles *C. ansorgei* et *C. gambianus*, bien qu'éloignées phylogénétiquement, sont très similaires du point de vue cranio-dentaire.

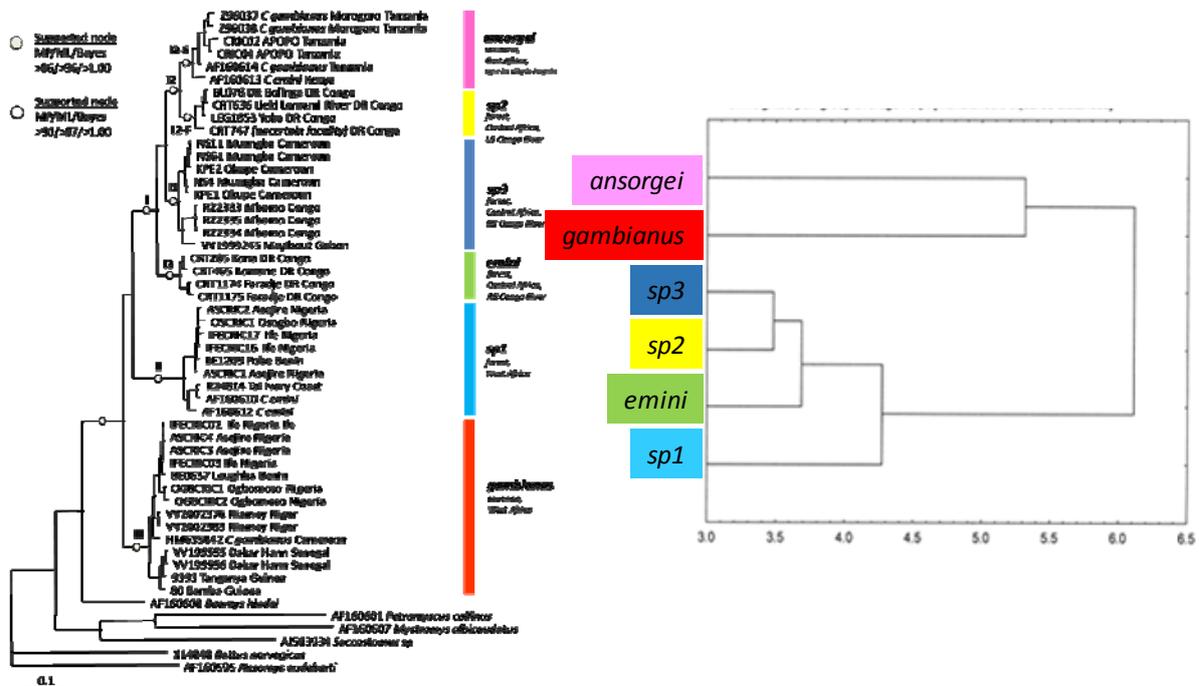


Fig. 16 : Comparaison de l'arbre bayésien (consensus de 2 runs, 5 000 000 générations chaque) basé sur 735 bp du gène du Cytochrome b et du phénogramme obtenu par la méthode UPGMA sur les distances de Mahalanobis à partir des mesures cranio-dentaires. Illustrations issues de la publication A41.

L'importance relative de ces deux facteurs (phylogénie et adaptation locale) afin d'expliquer la variation morphologique est encore sujet à débat : certaines études ont conclu que la morphologie n'est pas un indicateur fiable des relations phylogénétiques à cause d'une homoplasie trop importante liée à de l'adaptation ou à cause d'un manque de différenciation entre populations génétiquement distinctes (Graur *et al.*, 1997; Collard & Wood, 2001; Mayer & von Helversen, 2001; Ruedi & Mayer, 2001; Stone & Cook, 2002). En revanche d'autres études ont montré des différences morphologiques en lien avec la structuration

phylogénétique (Polly, 2001; Caumul & Polly, 2005). Selon Caumul & Polly (2005) ces différences de résultats seraient, au moins en partie, liées à des divergences quant à l'ancienneté de l'ancêtre commun. Dans les études montrant un lien entre variabilité phylogénétique et variabilité morphologique, les taxons considérés étaient des populations de la même espèce ou d'espèces proches (moins de 5-10% de divergence mitochondriale); tandis que dans les études dans lesquelles le signal phylogénétique n'était pas apparent dans les données morphologiques les espèces avaient divergé il y a plus longtemps. Toutefois cela ne semble pas si simple, puisque un signal phylogénétique significatif dans la conformation crânienne a été retrouvé à l'échelle des oiseaux (160 espèces appartenant à tous les ordres), même s'il y a aussi des cas où des espèces sœurs ont des conformations très différentes (Klingenberg & Marugan-Lobon, 2013).

Il me semble donc important d'approfondir les recherches sur le lien entre variabilité génétique et phénotypique. Cela est intéressant d'un point de vue pratique, par exemple pour déterminer quelles structures sont les mieux à même de refléter la phylogénie des taxons et doivent donc être retenues lors des analyses de systématique, ou pour déterminer dans quelle mesure il est possible de replacer un taxon fossile dans une phylogénie sur base de ses caractéristiques morphologiques. Cela est également intéressant du point de vue évolutif afin de mieux comprendre comment la forme d'un organisme évolue et notamment d'établir les modes et rythmes d'évolution des traits au regard d'une phylogénie (Marcolini *et al.*, 2011; Piras *et al.*, 2012).

Un aspect supplémentaire de l'étude des processus limitant et structurant la variation phénotypique concerne le degré de dépendance (ou d'indépendance) des différentes parties d'une structure morphologique complexe. La morphologie d'un organisme est le résultat de systèmes de développement qui permettent à la fois une grande flexibilité (le phénotype doit être capable de répondre aux conditions environnementales) mais également une grande constance (le phénotype "final" doit être intégré et fonctionnel) (Klingenberg, 2004). Un argument fréquemment avancé pour expliquer cette double propriété des organismes est celui de leur architecture modulaire. Brièvement, la morphologie des organismes (taille et conformation) est le fruit du développement coordonné de ses différentes parties ou modules. Un module peut être défini comme une unité, plus ou moins individualisée, issue des interactions fortes coordonnant le développement de ses différents composants, et peut constituer une unité d'évolution relativement indépendante (Klingenberg, 2004; Klingenberg *et al.*, 2004; Klingenberg, 2013; Klingenberg & Marugan-Lobon, 2013; Klingenberg, 2014). Cependant, même si les interactions entre modules sont par définition moins nombreuses et/ou plus faibles qu'au sein même des modules, c'est la coordination entre ces derniers qui assure un développement intégré et fonctionnel des organismes. C'est cette double échelle d'intégration qui permettrait aux phénotypes des organismes d'être à la fois flexibles et constants.

Les données génétiques préalablement obtenues sur plusieurs modèles de rongeurs et de musaraignes habitant la même zone géographique, mais ayant des patrons de différenciation génétique plus ou moins anciens, me paraissent constituer un cadre idéal pour étudier la force du signal phylogénétique retenu dans diverses structures et/ou modules. Je m'intéresserai à la morphologie crânienne, mandibulaire et dentaire. Cette triple approche me permettra d'approfondir l'étude des covariations, puisque ces structures n'évoluent pas de la même façon (Caumul & Polly, 2005) : la morphologie crânienne serait la plus contrainte, celle des dents changerait sur le long terme et celle de la mandibule pourrait changer plus rapidement. Pour mener à bien ces études de relation entre phénotype et phylogénie je baserai mon approche morphologique sur la morphométrie géométrique, ce qui me permettra de décrire les

trois structures et de quantifier précisément leurs différences. La morphométrie géométrique offre aujourd'hui les moyens de définir les composantes de taille et de forme, qu'il s'agisse de conformations définies par des points homologues (méthodes Procrustes), des points échantillonnés sur des contours (Analyses de contour et sliding semi landmarks), ou bien encore sur des surfaces 3D (sliding semi landmarks 3D). En morphométrie géométrique, la forme d'un objet peut être définie comme ces caractéristiques topologiques invariantes par rapport à l'orientation, la position ou la taille de l'objet, tandis que la taille correspond à un scalaire (Dryden & Mardia, 1998). La morphométrie géométrique offre de nombreuses méthodes permettant de quantifier des variations de morphologie, et peut permettre de détecter des variations de forme même à de faibles niveaux taxinomiques (Alibert, 2006). Les méthodes de morphométrie permettent d'envisager le phénotype de manière multivariée et intégrée (covariance entre les traits) ; elles permettent aussi de définir une composante de taille et plusieurs composantes de formes pour des morphologies bi ou tri-dimensionnelles, et enfin elles permettent de visualiser la variation des conformations de manière didactique plutôt que d'analyser des tableaux de valeurs.

Lors de ces études de morphométrie géométrique sur le crâne, la mandibule et les dents je devrais être en mesure de tester :

- l'effet de la latitude, de l'altitude, du type d'habitat (patches de forêt isolés en savane versus forêt continue) et de différents facteurs environnementaux (pluviométrie, saisonnalité, température moyenne) sur la morphologie de différentes pièces anatomiques ;
- l'effet de la présence de compétiteurs potentiels (exemple présence/absence d'espèces cryptiques) ;
- de tester si les niveaux de différenciation génétique et morphologique sur ces trois structures sont corrélés. Diverses méthodes ont été développées pour tester la force du signal phylogénétique présent dans les données morphométriques (Klingenberg & Gidaszewski, 2010).

La confrontation des résultats obtenus pour plusieurs genres et espèces devrait nous permettre de tester dans quelle mesure les résultats obtenus sont généralisables en fonction :

- 1) de l'âge de la divergence génétique,
- 2) du taxon (rongeur versus musaraignes, ie consommateur primaire ou secondaire),
- 3) des préférences écologiques des espèces (forestières versus savanicoles).

De plus ce type d'approche devrait permettre à terme d'identifier les structures et/ou modules les plus adaptés pour les études de systématique (idéalement structures ou modules fortement dépendants de la phylogénie et peu dépendants de caractéristiques environnementales).

Actuellement je développe ce type d'étude en collaboration avec Raphael Cornette (MNHN, UMR 7205) et Ondrej Mikula (Académie des Sciences, République Tchèque), qui sont des spécialistes des analyses morphologiques. Nous co-encadrons plusieurs étudiants de Master ou de thèse. Les modèles biologiques actuellement étudiés sont les espèces *Praomys misonnei* (stage de M2 de A. Vazeille en 2013-2014), *Meriones persicus* (thèse de M. Dianat en cours) *Praomys daltoni* (Synthesis O. Mikula, analyses en cours), et le genre *Malacomys* (thèse de H. Bohoussou en cours).

Les résultats préliminaires obtenus sur *P. misonnei* nous indiquent que les variables environnementales étudiées expliquent une part importante de la variabilité de conformation au sein de cette espèce, mais n'expliquent pas ou peu les variations de la taille. Nous avons, en particulier, montré l'influence des températures et des précipitations sur la conformation du crâne, et celle des variables biotiques (richesse spécifique, présence d'autres espèces de *Praomys*) sur la mandibule et la molaire supérieure. La phylogénie influence la taille et la conformation de toutes les structures étudiées. Des études complémentaires sont en cours pour

évaluer la force du signal phylogénétique pour chacune des structures étudiées. L'étude de l'intégration et de la modularité crânienne a, de plus, révélé divers patrons de covariations entre les structures en montrant des différences marquées entre les clades.

Dans le cadre de la thèse d'Hilaire Bohoussou nous nous sommes intéressés à l'étude de la variabilité morphologique de la face ventrale du crâne au sein du genre *Malacomys*. Ce genre est particulièrement intéressant car il comprend trois espèces. Les deux espèces phylogénétiquement les plus proches (*M. cansdalei* et *M. longipes*) occupent des aires géographiques distinctes (Afrique de l'Ouest versus Afrique centrale et de l'Est). Par contre les espèces *M. cansdalei* et *M. edwardsi*, qui sont phylogénétiquement plus éloignées, sont sympatriques en Afrique de l'Ouest. La conformation de la face ventrale du crâne de *M. cansdalei* est plus similaire aux lignées de *M. edwardsi* qu'aux lignées de *M. longipes* (Fig. 17). Les différences de conformation entre espèces concernent principalement la longueur des foramens plats antérieurs, et les parties du crâne en lien avec le système masticateur (largeur du palais, largeur au niveau du zygomatique depuis le maxillaire jusqu'au squamosal). Ce résultat suggère une convergence adaptative entre les deux espèces d'Afrique de l'Ouest. Malheureusement peu de données sont disponibles sur le régime alimentaire de ces espèces (Happold, 2013). A l'inverse nous avons observé une importante variation de taille (Fig. 18) entre les deux espèces Ouest Africaines (*M. edwardsi* et *M. cansdalei*) qui pourrait être liée à la phylogénie et/ou à un phénomène de compétition (déplacement de caractères). Des analyses complémentaires permettant de comparer des populations de *M. cansdalei* et de *M. edwardsi* vivant en sympatrie et en allopatrie sont nécessaires pour confirmer un éventuel déplacement de caractère et/ou de la convergence adaptative comme forces guidant la variation de taille et de conformation crânienne au sein du genre *Malacomys*. Les analyses de morphométrie géométrique sur les crânes confirment que les clades génétiques diffèrent également du point de vue crânien. Les variations de taille et de conformation sont plus grandes entre les lignées de *M. longipes* qu'entre les lignées de *M. edwardsi*. Au sein de chaque espèce la topologie de l'arbre diffère entre les données moléculaires (Fig. 19) et morphologiques (Fig. 17), suggérant que les différences morphologiques observées ne sont pas seulement liées à leur histoire phylogénétique, mais pourraient aussi être expliquées par l'effet de la dérive génétique (petites populations ayant survécu en allopatrie dans des refuges forestiers lors des périodes glaciaires) ou de l'adaptation locale à différentes conditions environnementales. La dernière hypothèse est supportée par le fait que les différences de conformation concernent des traits liés à la mastication (longueur des molaires), ce qui pourrait être lié à des différences locales de régime alimentaire. Une étude précise du régime alimentaire de ces espèces est nécessaire pour tester cette hypothèse.

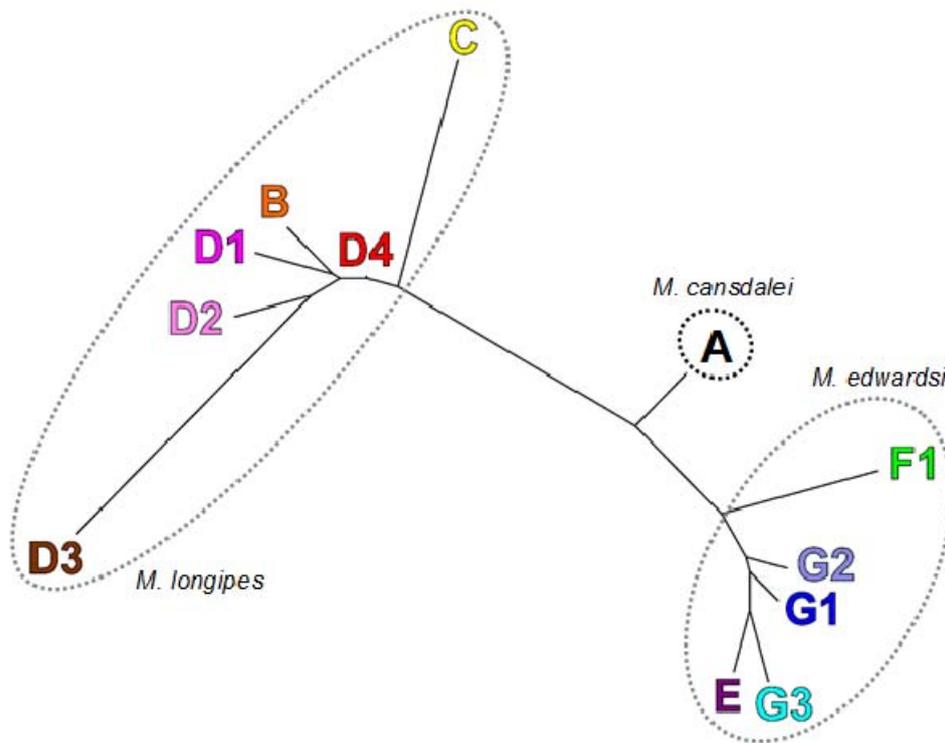


Fig. 17 : Phénogramme de Neighbour-joining généré à partir de la matrice de distances morphométriques de Mahalanobis entre les 12 lignées génétiques de *Malacomys*.

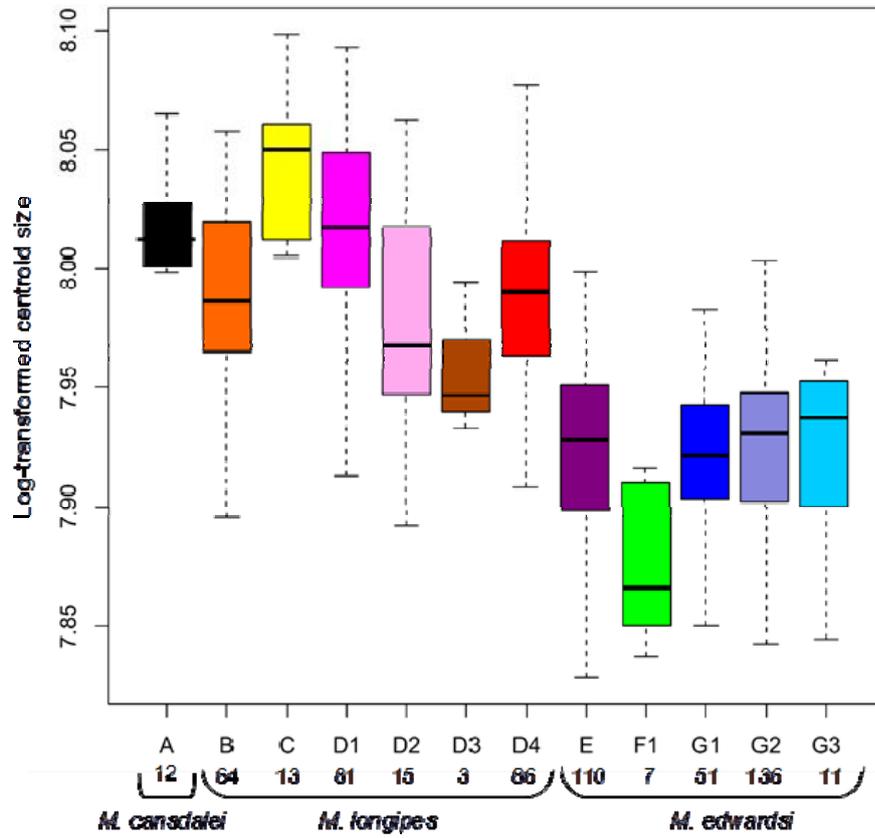


Fig. 18 : Boxplot des tailles centroïde (transformation log) illustrant les variations de taille du crâne entre les 12 lignées génétiques de *Malacomys*. Les chiffres en dessous des noms des clades indiquent le nombre de spécimens considéré.

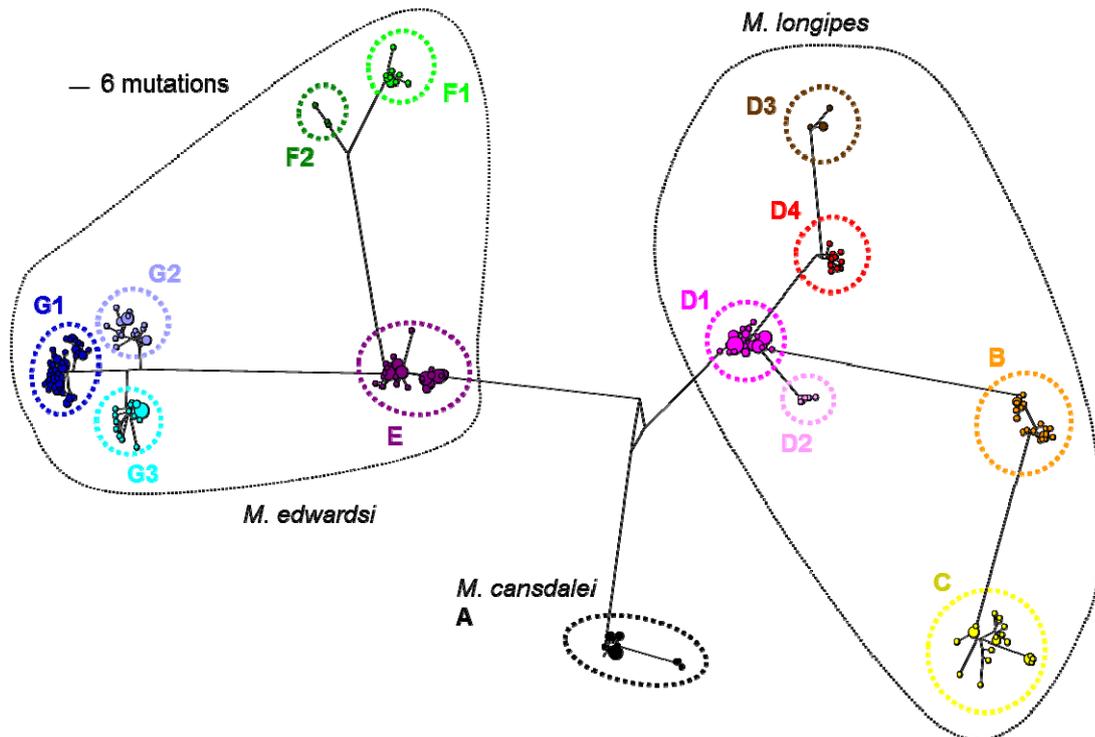


Fig. 19 : Réseau d'haplotypes (méthode « Médian Joining ») obtenu pour le genre *Malacomys* sur base des séquences Cytb. La longueur des branches est proportionnelle au nombre de substitutions le long de cette branche, et la taille des cercles est proportionnelle à la fréquence des haplotypes.

## 2.2 Relation forme - fonction

Outre le fait de décrire des différences phénotypiques entre populations et espèces, il me semble important de pouvoir faire le lien entre les différences observées et les conséquences fonctionnelles de ces variations. En effet, différents patrons morpho-fonctionnels vont conduire à des performances différentes, et avoir des conséquences sur la fitness des individus (Breuker *et al.*, 2006). Les relations forme-fonction sont sous sélection naturelle et mettent en évidence les processus évolutifs qui conduisent à ces variations de fitness. La nature intégrée de nombreux systèmes fonctionnels les rend résistants aux changements puisque la sélection sur l'un des composants du système va avoir des conséquences (positives ou négatives) sur les autres composants du même système (Wake & Roth, 1989). Le crâne est un exemple de système intégré avec de nombreuses fonctions associées incluant, entre autre, l'olfaction, la vision, la protection du cerveau et l'alimentation (Wake & Roth, 1989; Hanken & Hall, 1993). La force de morsure est un composant essentiel dans la prise alimentaire puisqu'elle va déterminer la capacité à capturer, tuer et réduire un item alimentaire (Anderson *et al.*, 2008). Pendant la prise de nourriture, les mouvements des mâchoires sont modulés selon l'action de quatre principaux groupes de muscles : le masséter, le temporal, le ptérygoïdien et le digastrique (Turnbull, 1970). En fonction de l'action différenciée de ces muscles, la force de morsure est modulée, permettant une transformation orale importante de la nourriture chez les mammifères (Ross *et al.*, 2007). La force maximale de morsure générée

est supposée être sous sélection puisqu'elle détermine la taille et la dureté maximales des items alimentaires qui peuvent être consommés (Aguirre *et al.*, 2003). Plusieurs études ont montré une relation entre la forme du crâne et la force de morsure, en particulier chez les musaraignes (Young *et al.*, 2009; Cornette *et al.*, 2012; Cornette *et al.*, 2013; Cornette *et al.*, 2015). J'ai récemment développé une collaboration avec A. Herrel (MNHN, UMR 7179), qui est un spécialiste de la morphologie fonctionnelle, afin d'étudier les covariations entre les muscles, le crâne et la force de morsure. Ceci devrait à terme nous permettre de mieux appréhender les processus conduisant à l'évolution de l'appareil alimentaire. Nous co-encadrons actuellement un stagiaire de M2 (A. Chanteloup) sur ces aspects. Arnault travaille sur deux espèces de musaraignes pygmées *Crocidura obscurior* et *C. eburnae*. Les travaux de thèse de F. Jacquet avaient montré que ces deux espèces sont phylogénétiquement sœurs et auraient divergé il y a moins de 3.4 Ma (A52). Il a été proposé que ces deux espèces aient divergé en allopatrie dans des refuges forestiers différents, avant de connaître une phase d'expansion de populations, ayant permis un contact secondaire entre ces espèces. En effet, elles sont sympatriques dans certaines localités de Guinée et du Libéria, tandis que seule *C. obscurior* est présente en Côte d'Ivoire et dans certaines localités Guinéennes. Une étude de morphométrie géométrique réalisée sur 100 spécimens et 63 points repères placés sur la face ventrale du crâne avait permis de mettre en évidence des différences entre ces deux espèces au niveau de leur rangée dentaire et de leur boîte crânienne. Il a été proposé que ces différences morphologiques puissent limiter la compétition interspécifique entre elles (régime alimentaire différent), cependant cela reste à tester. L'objectif du stage d'Arnault est donc de réaliser une étude morpho-fonctionnelle afin de quantifier plus précisément ces différences, d'un point de vue musculaire et osseux. Nous comparerons des individus des deux espèces provenant de populations sympatriques et allopatriques en quantifiant leurs différences musculaires et osseuses puis en étudiant les co-variations de ces deux composantes. Ces variations et co-variations quantifiées et visualisées permettront de voir si des différences existent entre les populations allopatriques et sympatriques.

### 3. ROLE DE L'HOMME : EXTINCTION, INVASIONS

A l'avenir je souhaiterai continuer à développer mes travaux sur le rôle de l'homme dans les phénomènes d'extinctions (6ème extinction) et d'invasions d'espèces. J'ai déjà commencé à travailler sur ce sujet sans le cadre du projet ANR MOHMIE (« Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres », coordonné par C. Denys et pour lequel j'étais co-responsable de la tâche « Biodiversité et Biogéographie ») et de diverses collaborations plus ponctuelles (notamment avec A. Ohler sur les grenouilles du genre *Litoria*, et avec M. Khaldi sur le hérisson d'Algérie). Via une approche comparative sur plusieurs taxons j'essaierai de mieux appréhender le rôle de l'homme (révolution néolithique, urbanisation, intensification des déplacements géographiques) sur les populations animales. La comparaison de taxons provenant de mêmes régions permettra d'explorer les différents types de réactions au changement climatique et de dater les dernières phases d'expansion-contraction des populations. Nous pourrons alors les mettre en regard avec les variations climatiques, les activités humaines et/ou les perturbations fortes liées à l'invasion d'espèces commensales.

Ces travaux combinent des approches de génétique (identification et datation des goulots d'étranglement ou inversement de phases d'expansion de populations), de morphométrie (comparaison des spécimens fossiles et actuels en vue de s'assurer de leur identification spécifique, et d'identifier dans le temps des variations de forme ou de taille), de paléontologie

(étude des restes fossiles et des variations dans le temps d'abondance et de distribution des taxons) et d'écologie (régime alimentaire, préférences pour l'habitat des espèces).

Plusieurs modèles biologiques sont actuellement en cours d'étude. Par exemple nous étudions la variabilité morphologique et génétique des populations de souris sauvages (*Mus spretus*) et de mériones (*Meriones shawi*) sur le littoral du Maroc et de l'Algérie. Grâce à l'étude de populations de sites fossiles récents nous pourrons comparer avec les derniers outils de la morphométrie géométrique (collaboration avec E. Stoetzel), les modifications de la taille et de la conformation des molaires des actuelles et fossiles des sites archéologiques des grottes d'El Harhoura Temara en fonction des différentes phases climatiques et de la datation de l'arrivée de la souris domestique au Maroc (-3000 BP) (Bonhomme *et al.*, 2010). Nous pourrons alors observer grâce à une collaboration avec les paléontologistes l'effet des changements de cultures humaines et de l'arrivée des espèces européennes (*Apodemus*, *Mus m. domesticus*) sur les espèces natives du Maroc (*Meriones shawi*, *Mus spretus*). Il a été montré qu'une diminution de taille abrupte intervient chez la souris sauvage *M. spretus* entre le néolithique et l'actuel (Stoetzel *et al.*, 2013). Cette évolution morphologique coïncide-t-elle avec l'arrivée de la souris domestique ou avec la révolution néolithique (domestication ou agriculture) ? Est-elle liée à une extinction locale d'une forme sauvage remplacée par une nouvelle migrante ? Est-elle liée à l'arrivée et la compétition avec la souris domestique ? Est-elle liée à un événement démographique détectable à partir des données génétiques ? Pour cela nous allons étudier la morphologie des fossiles et de populations actuelles dont la génétique est connue afin de rechercher les causes de cette diminution de taille et la mettre en relation avec l'histoire phylogéographique des populations de l'espèce au Maghreb. De plus une collaboration est en cours avec des paléogénéticiens qui a permis d'extraire de l'ADN à partir des rongeurs fossiles.

Pour un certain nombre d'espèces (ex *Apodemus sylvaticus*, *Atelerix algirus*, *Litoria aurea*), les données paléontologiques suggèrent qu'elles ont récemment colonisé de nouvelles régions du globe en traversant des mers ou des océans. Plusieurs questions se posent, et notamment quand et comment ces colonisations ont eu lieu. A travers des analyses génétiques nous espérons répondre à ces questions en datant le plus précisément possibles les dates de colonisation. Il sera alors possible, de déterminer si ces colonisations sont d'origine naturelle (en lien par exemple avec les variations climatiques et de niveau marin) ou anthropique (introduction volontaire ou involontaire par les hommes, en lien avec le développement du transport fluvial).

Ce projet s'appuie largement sur les collaborations mises en route lors du projet ANR MOHMIE. Il contribuera donc à renforcer mes collaborations au sein de l'équipe EVÉE, de l'UMR 7205 (R. Cornette), du MNHN (R. Nespoulet & E. Stoetzel: UMR 7194) et d'autres instituts en France (R. Leblois : INRA Montpellier, EM Geigl : UMR 7592 Institut Jacques Monod Paris) et à l'étranger (FJ Lapointe : Université de Montréal, Institut Scientifique de Rabat au Maroc, MAE-INSAP au Maroc, Université de M'Sila en Algérie).

#### **4. CONCLUSION**

En conclusion, il me semble que les avancées technologiques dans le domaine de la biologie moléculaire et de la morphométrie permettent aujourd'hui de mieux appréhender les processus à l'origine de la diversification taxons. De plus ces avancées technologiques

permettent également une meilleure exploitation et valorisation des spécimens de musées, palliant ainsi en partie au problème d'échantillonnage sur le terrain.

Ce projet de recherche ambitieux et multidisciplinaire est bien inséré dans celui mené par l'équipe EVEC de l'UMR 7205. De plus, grâce à mes travaux antérieurs je dispose déjà d'un solide réseau de collaborateurs me permettant non seulement l'accès aux spécimens nécessaires à ce projet, mais aussi à leurs compétences dans des domaines divers, que ce soit la systématique, la biologie moléculaire ou les études morphologiques. De plus je compte continuer à m'investir dans la formation et l'encadrement d'étudiants (masters, thésards) et de post-doctorants. Il me tient en particulier à cœur de leur montrer tout l'intérêt des études multidisciplinaires et intégratives. Le développement technologique rapide dans tous les domaines de la science et l'inflation constante de la production scientifique ont souvent tendance à conduire les chercheurs à devenir hyper-spécialisés dans un domaine de recherche. Il me semble donc primordial de montrer aux étudiants combien il est important de travailler en réseau avec des collaborateurs de champs disciplinaires différents afin de pouvoir garder une vision globale et intégrative des processus évolutifs. Enfin, il me semble important de valoriser auprès des étudiants l'importance de la taxinomie, qui souffre de son image « vieillotte » et de la difficulté de publier ce type de résultats dans des revues à fort facteur d'impact. Pourtant, l'enjeu de la description et du maintien de la biodiversité ou encore la compréhension des mécanismes de l'évolution est impensable sans le travail des taxinomistes et des systématiciens (Wheeler, 2008).

## **Références bibliographiques**

- Aguirre, L.F., Herrel, A., Van Damme, R. & Mathysen, E. (2003) The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, **17**, 201–212
- Aleixo, A. (2004) Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, **58**, 1303–17
- Aleixo, A. & de Fátima Rossetti, D. (2007) Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *Journal of Ornithology*, **148**, S443–S453
- Alibert, P. (2006) De la microévolution à la macroévolution: exemples d'apports de la morphométrie. In, p. 73. Université de Bourgogne, Dijon
- Alpers, D.L., Van Vuuren, B.J., Arctander, P. & Robinson, T.J. (2004) Population genetics of the roan antelope (*Hippotragus equinus*) with suggestions for conservation. *Molecular Ecology*, **13**, 1771–84
- Anderson, R.A., McBrayer, L.D. & Herrel, A. (2008) Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 709–720
- Anhuf, D., P Ledru, M.P., Behling, H., Da Cruz JR, F.W., Cordeiro, R.C., Van Der Hammen, T., Karmann, I., Marengo, J.A., De Oliveira, P.E., Pessenda, L., Siffedine, A., Albuquerque, A.L. & Da Silva Dias, P.L. (2006) Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239**, 510–527
- Anthony, N.M., Johnson-Bawe, M., Jeffery, K., Clifford, S.L., Abernethy, K.A., Tutin, C.E., Lahm, S.A., White, L.J., Utley, J.F., Wickings, E.J. & Bruford, M.W. (2007) The role of Pleistocene refugia and rivers in shaping gorilla genetic diversity in central Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 20432–6
- Arctander, P., Johansen, C. & Coutellec-Vreto, M.A. (1999) Phylogeography of three closely related African bovids (tribe Alcelaphini). *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 1724–1739
- Austerlitz, F., David, O., Schaeffer, B., Bleakley, K., Olteanu, M., Leblois, R., Veuille, M. & Laredo, C. (2009) DNA barcode analysis: a comparison of phylogenetic and statistical classification methods. *BMC bioinformatics*, **10 Suppl 14**, S10
- Avise, J.C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University press, Cambridge.
- Barnett, R., Shapiro, B., Barnes, I., Ho, S.Y., Burger, J., Yamaguchi, N., Higham, T.F., Wheeler, H.T., Rosendahl, W., Sher, A.V., Sotnikova, M., Kuznetsova, T., Baryshnikov, G.F., Martin, L.D., Harington, C.R., Burns, J.A. & Cooper, A. (2009) Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. *Molecular Ecology*, **18**, 1668–77
- Bates, J.M. (2001) Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification. *Diversidade biológica e cultural da Amazonia* (ed. by I. Vieira, M.A. D'incao, J.M.C. Silva and D. Oren), pp. 119–138. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belem.
- Bergmans, W. (1997) Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 5. The genera *Lissonycteris* Andersen, 1912, *Myonycteris* Matschie, 1899 and *Megaloglossus* Pagenstecher, 1885; general remarks and conclusions; annex: key to all species. *Beaufortia*, **47**, 11–90

- Bernatchez, L. & Wilson, C.C. (1998) Comparative phylogeography of nearctic and palearctic fishes. *Molecular Ecology*, **7**, 431–452
- Bonhomme, F., Orth, A., Cucchi, T., Rajabi-Maham, H., Catalan, J., Boursot, P., Auffray, J.C. & Britton-Davidian, J. (2010) Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceedings*
- Booth, A.H. (1958) The Niger, the Volta and the Dahomey Gap as geographic barriers. *Evolution*, **12**, 48–62
- Breuker, C.J., Debat, V. & Klingenberg, C.P. (2006) Functional evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 488–492
- Brouat, C., Tataru, C., Bâ, K., Cosson, J.F., Dobigny, G., Fichet-Calvet, E., Granjon, L., Lecompte, E., Loiseau, A., Mouline, K. & Duplantier, J.M. (2009) Phylogeography of the Guinea multimammate mouse (*Mastomys erythroleucus*): a case study for Sahelian species in West Africa. *Journal of Biogeography*, **36**, 2237–2250
- Bryja, J., Mazoch, V., Patzenhauerova, H., Mateke, C., Zima, J.J., Skliba, J. & Sumbera, R. (2012) Revised occurrence of rodents from the tribe Praomyini (Muridae) in Zambia based on mitochondrial DNA analyses: implications for biogeography and conservation. *Folia Zoologica*, **61**, 268–283
- Cariou, M., Duret, L. & Charlat, S. (2013) Is RAD-seq suitable for phylogenetic inference? An in silico assessment and optimization. *Ecology and evolution*, **3**, 846–52
- Caumul, R. & Polly, P.D. (2005) Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution; international journal of organic evolution*, **59**, 2460–72
- Centeno-Cuadros, A., Delibes, M. & Godoy, J.A. (2009) Phylogeography of Southern Water Vole (*Arvicola sapidus*): evidence for refugia within the Iberian glacial refugium? *Molecular Ecology*, **18**, 3652–67
- Collard, M. & Wood, B. (2001) Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analyses of extant hominoids and papionins. *Journal of human evolution*, **41**, 167–94
- Colyn, M., Gautier-Hion, A. & Verheyen, W. (1991) A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. *Journal of Biogeography*, **18**, 403–407
- Cornette, R., Herrel, A., Cosson, J.-F., Poitevin, F. & Baylac, M. (2012) Rapid morpho-functional changes among insular populations of the greater white-toothed shrew. *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**, 322–331
- Cornette, R., Baylac, M., Souter, T. & Herrel, A. (2013) Does shape co-variation between the skull and the mandible have functional consequences? A 3D approach for a 3D problem. *Journal of anatomy*, **223**, 329–36
- Cornette, R., Tresset, A. & Herrel, A. (2015) The shrew tamed by Wolff's law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? *Journal of Morphology*, **276**, 301–309
- Coulibaly-N'Golo, D., Allali, B., Kouassi, S.K., Fichet-Calvet, E., Becker-Ziaja, B., Rieger, T., Olschlager, S., Dosso, H., Denys, C., Ter Meulen, J., Akoua-Koffi, C. & Gunther, S. (2011) Novel arenavirus sequences in *Hylomyscus* sp. and *Mus* (*Nannomys*) *setulosus* from Cote d'Ivoire: implications for evolution of arenaviruses in Africa. *PLoS ONE*, **6**, e20893
- Dasmahapatra, K.K. & Mallet, J. (2006) Taxonomy: DNA barcodes: recent successes and future prospects. *Heredity*, **97**, 254–5
- Davey, J.W. & Blaxter, M.L. (2011) RADSeq: next-generation population genetics. *Briefings in functional genomics*, **9**, 416–23

- Dawson, M.N. (2011) Parallel phylogeographic structure in ecologically similar sympatric sister taxa. *21*, 987-1004
- Dayrat, B. (2005) Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 407-415
- Dehghani, R., Wanntorp, L., Pagani, P., Källersjö, M., Werdelin, L. & Veron, G. (2008) Phylogeography of the white-tailed mongoose (Herpestidae, Carnivora, Mammalia) based on partial sequences of the mtDNA control region. *Journal of Zoology*, **276**, 385-393
- Deleporte, P. & Colyn, M. (1999) Biogéographie et dynamique de la biodiversité: application de la PAE aux forêts planitiaires d'Afrique centrale. *Biosystema*, **17**, 37-43
- deMenocal, P. (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, **220**, 3-24
- deMenocal, P.B. (1995) Plio-Pleistocene African climate. *Science*, **270**, 53-59
- Denys, C., Lecompte, E., Granjon, L., Baylac, M., Cordeiro, P., Cornette, R., Dobigny, G., Fichet-Calvet, E., Hugot, J.P. & et al. (2003) Integrative systematics: The importance of combining techniques, for increasing knowledge in African Murinae. *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. (ed. by G.R. Singleton, H.L. A., K.C. J. and S.D. M.), pp. 499-506. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Canberra.
- Dettai, A., Gallut, C., Brouillet, S., Pothier, J., Lecointre, G. & Debruyne, R. (2012) Conveniently pre-tagged and pre-packaged: extended molecular identification and metagenomics using complete metazoan mitochondrial genomes. *PLoS ONE*, **7**, e51263
- Diamond, A.W. & Hamilton, A.C. (1980) The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in Africa. *Journal of Zoology (London)*, **191**, 379-402
- Dryden, I.E. & Mardia, K.V. (1998) *Statistical Shape Analysis*. Wiley, Chichester.
- Dubach, J., Patterson, B.D., Briggs, M.B., Venzke, K., Flamand, J., Stander, P., Scheepers, L. & Kays, R.W. (2005) Molecular genetic variation across the southern and eastern geographic ranges of the African lion, *Panthera leo*. *Conservation Genetics*, **6**, 15-24
- Dubey, S., Salamin, N., Ruedi, M., Barriere, P., Colyn, M. & Vogel, P. (2008) Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 953-963
- Dupont, L.M., Jahns, S., Marret, F. & Ning, S. (2000) Vegetation change in equatorial West Africa: time-slices for the last 150 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **155**, 95-122
- Elena, H. & Vincens, A. (1990) Paléoenvironnements quaternaires récents des plateaux Bateke (Congo): étude palynologique des dépôts de la dépression du bois de Bilanko. *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. (ed. by R. Lanfranchi and D. Schwartz), pp. 271-281. ORSTOM, Paris.
- Elena, H., Schwartz, D. & Vincens, A. (1992) Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'holocène. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **163**, 83-90
- Elena, H., Maley, J., Vincens, A. & Farrera, I., . (2004) Palaeoenvironments, Palaeoclimates and Landscape development in Central Equatorial Africa. A review of major terrestrial keys sites covering the last 25 kyrs. *Past climate variability through Europe and Africa* (ed. by R.W. Battarbee, F. Gasse and C.E. Stickley), pp. 181-198. Springer.
- Ellegren, H., Smeds, L., Burri, R., Olason, P.I., Backstrom, N., Kawakami, T., Kunstner, A., Makinen, H., Nadachowska-Brzyska, K., Qvarnstrom, A., Uebbing, S. & Wolf, J.B.

- (2012) The genomic landscape of species divergence in *Ficedula flycatchers*. *Nature*, **491**, 756-60
- Eriksson, J., Hohmann, G., Boesch, C. & Vigilant, L. (2004) Rivers influence the population genetic structure of bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology*, **13**, 3425-35
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V., Boeskorov, G.G. & Cook, J.A. (2008) Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia. *Molecular Ecology*, **17**, 598-610
- Flagstad, O., Syvertsen, P.O., Stenseth, N.C. & Jakobsen, K.S. (2001) Environmental change and rates of evolution: the phylogeographic pattern within the hartebeest complex as related to climatic variation. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*, **268**, 667-77
- Freedman, A.H., Thomassen, H.A., Buermann, W. & Smith, T.B. (2010) Genomic signals of diversification along ecological gradients in a tropical lizard. *Molecular Ecology*, **19**, 3773-88
- Gascon, C., Malcolm, J.R., Patton, J.L., da Silva, M.N.F., Bogart, J.P., Loughheed, S.C., Peres, C.A., Neckel, S. & Boag, P.T. (2000) Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 13672–13677
- Giresse, P. (2005) Mesozoic–Cenozoic history of the Congo Basin. *Journal of African Earth Sciences*, **43**, 301-315
- Girman, D.J., Vila, C., Geffen, E., Creel, S., Mills, M.G.L., McNutt, J.W., Ginsberg, J., Kat, P.W., Mamiya, K.H. & Wayne, R.K. (2001) Patterns of population subdivision, gene flow and genetic variability in the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Molecular Ecology*, **10**, 1703-1723
- Gómez, A. & Lunt, D.H. (2007) Refugia within Refugia: patterns of Phylogeographic Concordance in the Iberian Peninsula. *Phylogeography of Southern European Refugia* (ed. by N. Weiss and N. Ferrand), pp. 155–188. Springer, Dordrecht.
- Graur, D., Gouy, M. & Duret, L. (1997) Evolutionary affinities of the order Perissodactyla and the phylogenetic status of the superordinal taxa Ungulata and Altungulata. *Molecular phylogenetics and evolution*, **7**, 195-200
- Grubb, P. (1990) Primate geography in the Afro-tropical forest biome. *Vertebrates in the tropics* (ed. by G. Peters and R. Hutterer), pp. 187-214. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Guillen, A.K.Z., Barrett, G.M. & Takenaka, O. (2005) Genetic diversity among African great apes based on mitochondrial DNA sequences. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2221-2233
- Gutiérrez-García, T.A. & Vázquez-Domínguez, E. (2011) Comparative Phylogeography: designing studies while surviving the process. *BioScience*
- Haffer, J. (1982) General aspects of the refuge theory. *Biological diversification in the tropics* (ed. by G.T. Prance), pp. 6-24. Columbia University Press, New York.
- Haffer, J. (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 451-476
- Haffer, J. (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian journal of biology*, **68**, 917-47
- Hajibabaei, M., Singer, G.A., Hebert, P.D. & Hickey, D.A. (2007) DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends in Genetics*, **23**, 167-172
- Hanken, J. & Hall, B.K. (1993) *The Skull, Vol. 3: Functional and Evolutionary Mechanisms*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.

- Happold, D. (2013) *Mammals of Africa, Volume III: Rodents, Hares and Rabbits*. Bloomsbury Publishing, London.
- Happold, D.C.D. (1996) Mammals of the Guinea-Congo rainforest. *Essays on the ecology of the Guinea-Congo rain forest* (ed. by I.J. Alexander, M.D. Swaine and R. Watling), pp. 243-284. Royal Society of Edinburgh, Edinburgh.
- Hebert, P.D., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences*, **270**, 313-321
- Hebert, P.D., Stoeckle, M.Y., Zemplak, T.S. & Francis, C.M. (2004) Identification of birds through DNA Barcodes. *PLoS Biology*, **2**, e312
- Hebert, P.D. & Gregory, T.R. (2005) The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology*, **54**, 852-859
- Heller, R., Lorenzen, E.D., Okello, J.B., Masembe, C. & Siegismund, H.R. (2008) Mid-Holocene decline in African buffaloes inferred from Bayesian coalescent-based analyses of microsatellites and mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, **17**, 4845-58
- Herron, M.D., Waterman, J.M. & Parkinson, C.L. (2005) Phylogeny and historical biogeography of African ground squirrels: the role of climate change in the evolution of *Xerus*. *Molecular Ecology*, **14**, 2773-2788
- Hewitt, G.M. (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of Linnean Society*, **58**, 247-276
- Ho, S.Y.w., Phillips, M.J., Cooper, A. & Drummond, A.J. (2005) Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 1561-1568
- Huhndorf, M.H., Kerbis Peterhans, J.C. & Loew, S.S. (2007) Comparative phylogeography of three endemic rodents from the Albertine Rift, east central Africa. *Molecular Ecology*, **16**, 663-74
- Hutterer, R. & Happold, D.C.D. (1983) The shrews of Nigeria (Mammalia: soricidae). *Bonner Zoologische Monographien*, **18**, 5-79
- Hutterer, R. (2005) Order Soricomorpha. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, third ed.* (ed. by D.E. Wilson and D.M. Reeder), pp. 220-311. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Irwin, D.E. (2012) Local adaptation along smooth ecological gradients causes phylogeographic breaks and phenotypic clustering. *The American Naturalist*, **180**, 35-49
- Jacquet, F. (2012) Phylogéographie, taxonomie et évolution morphologique de trois complexes d'espèces de musaraignes du genre *Crocidura* (Mammalia, Soricomorpha) en Afrique subsaharienne. In, p. 290. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- John, D.M. (1986) *The inland waters of tropical West Africa: an introduction and botanical review*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Klingenberg, C.P. (2004) Integration, modules and development: molecules to morphology to evolution. *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes* (ed. by M. Pigliucci and K. Preston), pp. 213-230. Oxford University Press, New York.
- Klingenberg, C.P., Leamy, L.J. & Cheverud, J.M. (2004) Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. *Genetics*, **166**, 1909-21
- Klingenberg, C.P. & Gidaszewski, N.A. (2010) Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, **59**, 245-261
- Klingenberg, C.P. (2013) Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *Hystrix*, **24**, 43-58

- Klingenberg, C.P. & Marugan-Lobon, J. (2013) Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, **62**, 591-610
- Klingenberg, C.P. (2014) Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, **369**, 20130249
- Kuhls, K., Alam, M.Z., Cupolillo, E., Ferreira, G.E., Mauricio, I.L., Oddone, R., Feliciangeli, M.D., Wirth, T., Miles, M.A. & Schonian, G. (2011) Comparative microsatellite typing of new world *leishmania infantum* reveals low heterogeneity among populations and its recent old world origin. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, **5**, e1155
- Lalis, A., Leblois, R., Lecompte, E., Denys, C., Ter Meulen, J. & Wirth, T. (2012) The impact of human conflict on the genetics of *Mastomys natalensis* and Lassa virus in West Africa. *PLoS ONE*, **7**, e37068
- Lecompte, E., Granjon, L., Peterhans, J.K. & Denys, C. (2002) Cytochrome b-based phylogeny of the *Praomys* group (Rodentia, Murinae): a new African radiation? *Comptes Rendus Biologies*, **325**, 827-40
- Leroy, E.M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., Delicat, A., Paweska, J.T., Gonzalez, J.P. & Swanepoel, R. (2005) Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature*, **438**, 575-6
- Lorenzen, E.D., Masembe, C., Arctander, P. & Siegismund, H.R. (2010) A long-standing Pleistocene refugium in southern Africa and a mosaic of refugia in East Africa: insights from mtDNA and the common eland antelope. *Journal of Biogeography*, **37**, 571-581
- Lorenzen, E.D., Heller, R. & Siegismund, H.R. (2012) Comparative phylogeography of African savannah ungulates. *Molecular Ecology*, **21**, 3656–3670
- Maley, J. (1987) Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*, **18**, 307-334
- Maley, J. (1990) Conclusions de la quatrième partie: synthèse sur le domaine forestier africain au quaternaire récent. *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. (ed. by R. Lanfranchi and D. Schwartz), pp. 383-389. ORSTOM, Paris.
- Maley, J. (1996) The African rain forest - main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **104B**, 31-73
- Maley, J. (2001) La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il y a environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Systematics and Geography of Plants*, **71**, 777-796
- Marcolini, F., Piras, P., Kotsakis, T., Claude, J., Michaux, J., Ventura, J. & Cubo, J. (2011) Phylogenetic signal and functional significance of incisor enamel microstructure in *Arvicola* (Rodentia, Arvicolinae). *Comptes Rendus Palevol*, **10**, 479-487
- Martínez-Solano, I., Teixeira, J., Buckley, D. & García-París, M. (2006) Mitochondrial DNA phylogeography of *Lissotriton boscai* (Caudata, Salamandridae): evidence for old, multiple refugia in an Iberian endemic. *Molecular Ecology*, **15**, 3375-88
- Mayer, F. & von Helversen, O. (2001) Cryptic diversity in European bats. *Proceedings of the Royal Society, Serie B Biological Sciences*, **268**, 1825-32
- Mayr, E. & O'Hara, E.J. (1986) The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, **40**, 55–67

- McCormack, J.E., Hird, S.M., Zellmer, A.J., Carstens, B.C. & Brumfield, R.T. (2011) Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. *Molecular phylogenetics and evolution*
- Mertes, F., Elsharawy, A., Sauer, S., van Helvoort, J.M., van der Zaag, P.J., Franke, A., Nilsson, M., Lehrach, H. & Brookes, A.J. (2011) Targeted enrichment of genomic DNA regions for next-generation sequencing. *Briefings in functional genomics*, **10**, 374-86
- Meyer, C.P. & Paulay, G. (2005) DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS biology*, **3**, e422
- Michel, A.P., Sim, S., Powell, T.H., Taylor, M.S., Nosil, P. & Feder, J.L. (2010) Widespread genomic divergence during sympatric speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 9724-0729
- Moodley, Y. & Bruford, M.W. (2007) Molecular biogeography: towards an integrated framework for conserving pan-African biodiversity. *PLoS ONE*, **2**, e454
- Morelli, G., Song, Y., Mazzoni, C.J., *et al.* (2010) *Yersinia pestis* genome sequencing identifies patterns of global phylogenetic diversity. *Nature Genetics*, **42**, 1140-1143
- Moritz, C., Patton, J.L., Schneider, C.J. & Smith, T.B. (2000) Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 533-563
- Mouline, K., Granjon, L., Galan, M., Tatar, C., Abdoullaye, D., Ag Atteyine, S., Duplantier, J.M. & Cosson, J.F. (2008) Phylogeography of a Sahelian rodent species *Mastomys huberti*: a Plio-Pleistocene story of emergence and colonization of humid habitats. *Molecular Ecology*, **17**, 1036-53
- Mullen, L.M. & Hoekstra, H.E. (2008) Natural selection along an environmental gradient: a classic cline in mouse pigmentation. *Evolution; international journal of organic evolution*, **62**, 1555-1570
- Musser, G.G. & Carleton, M.D. (2005) Superfamily Muroidea. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (ed. by D.E. Wilson and D.M. Reeder), pp. 894-1531. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Muwanika, V.B., Nyakaana, S., Siegismund, H.R. & Arctander, P. (2003) Phylogeography and population structure of the common warthog (*Phacochoerus africanus*) inferred from variation in mitochondrial DNA sequences and microsatellite loci. *Heredity*, **91**, 361-72
- Nersting, L.G. & Arctander, P. (2001) Phylogeography and conservation of impala and greater kudu. *Molecular Ecology*, **10**, 711-719
- Nicolas, V., Quéroutil, S., Verheyen, E., Verheyen, W., Mboumba, J.F., Dillen, M. & Colyn, M. (2006) Mitochondrial phylogeny of African wood mice, genus *Hylomyscus* (Rodentia, Muridae): implications for their taxonomy and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**, 779-93
- Nicolas, V., Akpatou, B., Wendelen, W., Kerbis Peterhans, J., Olayemi, A., Decher, J., Missoup, A.D., Denys, C., Barrière, P., Cruaud, C. & Colyn, M. (2010a) Molecular and morphometric variation in two sibling species of the genus *Praomys* (Rodentia: Muridae): implications for biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **160**, 397-419
- Nicolas, V., Olayemi, A., Wendelen, W. & Colyn, M. (2010b) Mitochondrial DNA and morphometrical identification of a new species of *Hylomyscus* (Rodentia: Muridae) from West Africa. *Zootaxa*, **2579**, 30-44
- Okello, J.B., Nyakaana, S., Masembe, C., Siegismund, H.R. & Arctander, P. (2005) Mitochondrial DNA variation of the common hippopotamus: evidence for a recent population expansion. *Heredity*, **95**, 206-15

- Olayemi, A., Nicolas, V., Hulselmans, J., Missoup, A.D., Fichet-Calvet, E., Amundala, D., Dudu, A., Dierckx, T., Wendelen, W., Leirs, H. & Verheyen, E. (2012) Taxonomy of the African Giant Pouched Rats (Nesomyidae: *Cricetomys*): molecular and craniometric evidence support an unexpected high species diversity. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **165**, 700–719
- Pabijan, M., Wandycz, A., Hofman, S., Wecek, K., Piwczynski, M. & Szymura, J.M. (2013) Complete mitochondrial genomes resolve phylogenetic relationships within *Bombina* (Anura: Bombinatoridae). *Molecular phylogenetics and evolution*, **69**, 63-74
- Pante, E., Abdelkrim, J., Viricel, A., Gey, D., France, S.C., Boisselier, M.C. & Samadi, S. (2015) Use of RAD sequencing for delimiting species. *Heredity*, **114**, 450-459
- Peltre, P. (1977) Le "V Baoulé" (Côte d'Ivoire centrale): héritage géomorphologique et paléoclimatique dans le tracé du contact forêt-savane. In, p. 198. Paris IV, Paris
- Pereira, S.L. & Wajnta, A. (2008) The historical biogeography of *Pteroglossus aracariss* (Aves, Piciformes, Ramphastidae) based on Bayesian analysis of mitochondrial DNA sequences. *Genetics and Molecular Biology*, **31**, 964-973
- Piras, P., Marcolini, F., Claude, J., Ventura, J., Kotsakis, T. & Cubo, J. (2012) Ecological and functional correlates of molar shape variation in European populations of *Arvicola* (Arvicolinae, Rodentia). **251**, 335-343
- Pitra, C., Hansen, A.J., Lieckfeldt, D. & Arctander, P. (2002) An exceptional case of historical outbreeding in African sable antelope populations. *Molecular Ecology*, **11**, 1197-208
- Plana, V. (2004) Mechanisms and tempo of evolution in the African Guineo–Congolian rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **359**, 1585-1594
- Polly, P.D. (2001) On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones. *Genetica*, **112**, 339-357
- Pool, J.E., Hellmann, I., Jensen, J.D. & Nielsen, R. (2010) Population genetic inference from genomic sequence variation. *Genome Research*, **20**, 291-300
- Pozzi, L., Hodgson, J.A., Burrell, A.S., Sterner, K.N., Raaum, R.L. & Disotell, T.R. (2014) Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular phylogenetics and evolution*, **75**, 165-83
- Quérrouil, S., Verheyen, E., Dillen, M. & Colyn, M. (2003) Patterns of diversification in two African forest shrews: *Sylvisorex johnstoni* and *Sylvisorex ollula* (Soricidae, Insectivora) in relation to paleo-environmental changes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **28**, 24-37
- obbins, C.B. (1978) The Dahomey Gap. A reevaluation of its significance as a faunal barrier to West African high forest mammals. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, **6**, 168-174
- Robert, C. & Chamley, H. (1987) Cenozoic evolution of continental humidity and paleoenvironment, deduced from kaolinite content of oceanic sediments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, **60**, 171-187
- Rognon, P.P. (1989) *Biogéographie d'un désert*. Plon, Paris.
- Rohland, N., Pollack, J.L., Nagel, D., Beauval, C., Airvaux, J., Pääbo, S. & Hofreiter, M. (2005) The population history of extant and extinct hyenas. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 2435-2443
- Rosevear, D. (1969) *The Rodents of West Africa*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Ross, C.F., Eckhardt, A., Herrel, A., Hylander, W.L., Metzger, K.A., Schaerlaeken, V., Washington, R.L. & Williams, S.H. (2007) Modulation of intra-oral processing in mammals and lepidosaurs. *Integrative and Comparative Biology*, **47**, 118–136

- Rubin, B.E., Ree, R.H. & Moreau, C.S. (2012) Inferring phylogenies from RAD sequence data. *PLoS ONE*, **7**, e33394
- Rubinoff, D., Cameron, S. & Will, K. (2006) Are plant DNA barcodes a search for the Holy Grail? *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 1-2
- Ruedi, M. & Mayer, F. (2001) Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **21**, 436-448
- Saluzzo, J.-F., Vidal, L. & Gonzalez, J.-P. (2004) *Les virus émergents*, IRD édition
- Savolainen, V., Cowan, R.S., Vogler, A.P., Roderick, G.K. & Lane, R. (2005) Towards writing the encyclopedia of life: an introduction to DNA barcoding. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, **360**, 1805-11
- Schenk, J.J., Rowe, K.C. & Steppan, S.J. (2013) Ecological Opportunity and Incumbency in the Diversification of Repeated Continental Colonizations by Muroid Rodents. *Systematic Biology*, **62**, 837-864
- Schluter, D. (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, **323**, 737-41
- Schneider, C.J., Smith, T.B., Larison, B. & Moritz, C. (1999) A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: ecological gradients vs. rain forest refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 13869-873
- Scotland, R.W., Olmstead, R.G. & Bennett, J.R. (2003) Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic biology*, **52**, 539-48
- Smith, T.B., Wayne, R.K., Girman, D.J. & Bruford, M.W. (1997) A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, **276**, 1855-1857
- Smith, T.B., Schneider, C.J. & Holder, K. (2001) Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica*, **112**, 383-398
- Stanley, W.T. & Olson, L.E. (2005) Phylogeny, phylogeography, and geographic variation of *Sylvisorex howelli* (Soricidae), an endemic shrew of the Eastern Arc Mountains, Tanzania. *Journal of Zoology*, **266**, 341-354
- Stanley, W.T. & Esselstyn, J.A. (2010) Biogeography and diversity among montane populations of mouse shrew (Soricidae: *Myosorex*) in Tanzania. *Biological Journal of the Linnaean Society*, **100**, 669-680
- Stoetzel, E., Denys, C., Michaux, J. & Renaud, S. (2013) *Mus* in Morocco: a Quaternary sequence of intraspecific evolution. *Biological Journal of the Linnaean Society*
- Stone, K.D. & Cook, J.A. (2002) Molecular evolution of Holarctic martens (genus *Martes*, Mammalia: Carnivora: Mustelidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, **24**, 169-79
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H. & Vogler, A.P. (2003) A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 70-74
- Telfer, P.T., Souquiere, S., Clifford, S.L., Abernethy, K.A., Bruford, M.W., Disotell, T.R., Sterner, K.N., Roques, P., Marx, P.A. & Wickings, E.J. (2003) Molecular evidence for deep phylogenetic divergence in *Mandrillus sphinx*. *Molecular Ecology*, **12**, 2019-24
- Trauth, M.H., Larrasoana, J.C. & Mudelsee, M. (2009) Trends, rhythms and events in Plio-Pleistocene African climate. *Quaternary Science Reviews*, **28**, 399-411
- Turnbull, W.D. (1970) Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology*, **18**, 149-356
- Van der Straeten, E. (2008) Notes on the *Praomys* of Angola with the description of a new species (Mammalia: Rodentia: Muridae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie*, **1**, 121-131

- Van Hooft, W.F., Groen, A.F. & Prins, H.H.T. (2000) Microsatellite analysis of genetic diversity in African buffalo (*Syncerus caffer*) populations throughout Africa. *Molecular Ecology*, **9**, 2017-2025
- Van Hooft, W.F., Groen, A.F. & Prins, H.H.T. (2002) Phylogeography of the African buffalo based on mitochondrial and Y-chromosomal loci: Pleistocene origin and population expansion of the Cape buffalo subspecies. *Molecular Ecology*, **11**, 267-279
- Vences, M., Thomas, M., van der Meijden, A., Chiari, Y. & Vieites, D.R. (2005) Comparative performance of the 16S rRNA gene in DNA barcoding of amphibians. *Frontiers in zoology*, **2**, 5
- Wake, D.B. & Roth, G. (1989) *Complex organismal functions: Integration and evolution in vertebrates*. John Wiley & Sons, New York.
- Wallace, A.R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **20**, 451-454
- Weiss, S. & Ferrand, N. (2007) *Phylogeography of Southern European Refugia. Evolutionary Perspectives on the Origins and Conservation of European Biodiversity*. Springer, Amsterdam.
- Wheeler, Q.D. (2008) Introductory: toward the new taxonomy. *The New Taxonomy* (ed. by Q.D. Wheeler), pp. 1–17. CRC Press, London.
- Young, R.L., Sweeney, M.J. & Badyaev, A.V. (2009) Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews. *Functional Ecology*, **24**, 556–565
- Zink, R.M. (1996) Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution*, **50**, 308-317
- Zinner, D., Groeneveld, L.F., Keller, C. & Roos, C. (2009) Mitochondrial phylogeography of baboons (*Papio* spp.): indication for introgressive hybridization? *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 83