



HAL
open science

Diversification des oiseaux de l’Ancien Monde : des communautés aux gènes

Jérôme Fuchs

► **To cite this version:**

Jérôme Fuchs. Diversification des oiseaux de l’Ancien Monde : des communautés aux gènes. Evolution [q-bio.PE]. Muséum national d’Histoire Naturelle Paris, 2022. tel-04035591

HAL Id: tel-04035591

<https://hal.science/tel-04035591v1>

Submitted on 18 Mar 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

Muséum national d'Histoire naturelle

Diversification des oiseaux de l'Ancien Monde : des communautés aux gènes

Présentée par Jérôme Fuchs

Maître de conférences du Muséum national d'Histoire naturelle

Soutenance prévue le 13 juin 2022 devant le jury composé de :

Pierre-André CROCHET	Directeur de Recherche, CEFÉ, CNRS, Montpellier - Rapporteur
Bruno FAIVRE	Professeur, Biogéosciences, Université de Bourgogne, Dijon - Rapporteur
Alexandra HOUSSAYE	Directrice de Recherche, MECADEV, CNRS, Paris - Rapporteur
Christine LEFÈVRE	Professeure, AASPE, MNHN, Paris - Examinatrice
Violaine LLAURENS	Directrice de Recherche, ISYEB, CNRS, Paris - Examinatrice
Christophe THÉBAUD	Professeur, EDB, Université Paul Sabatier, Toulouse - Examineur

Ce dossier contient :

- un curriculum vitae
- un résumé des projets de recherche menés jusqu'ici
- mes perspectives de recherches dans les années à venir
- une synthèse les autres activités du Muséum national d'Histoire naturelle (enseignement, diffusion, expertise)

Remerciements

Je souhaite d'abord remercier chaleureusement les membres de mon jury, Pierre-André Crochet, Bruno Faivre, Alexandra Houssaye, Christine Lefèvre, Violaine Llaurens et Christophe Thébaud d'avoir accepté de consacrer du temps à l'évaluation de cette habilitation à diriger des recherches.

Tout impétrant à l'HDR a un jour été doctorant et post-doctorant, je suis donc particulièrement redevables à mes encadrants : Eric Pasquet, Rauri Bowie, Timothy Crowe, Jack Dumbacher et David Mindell pour m'avoir fait confiance et bien entendu permis d'élargir le champ de mes connaissances et approches.

Mon travail repose sur des nombreuses collaborations avec des collègues en France ou à l'étranger, il serait bien trop long de tous les citer dans ces remerciements mais qu'ils sachent que cette présente habilitation n'a été possible que via leur collaboration et/ou leur aide sur le terrain. Je tiens cependant à remercier plus particulièrement Jean-Marc Pons qui au cours de ces dernières m'a intégré à de nombreux projets en cours sur l'évolution des oiseaux du Paléarctique, Frédéric Jiguet pour des collaborations plus étroites avec le CRBPO et Guillaume Achaz pour m'avoir intégré à son programme Redcode.

Je tiens également à remercier les membres actuels et passés de toute l'équipe SPEC pour leurs soutien et collaboration dans de nombreux projets. Bertrand Bed'Hom, Violaine Nicolas, Jean-Marc Pons et Géraldine Veron ont pris de leur temps pour relire les premières versions de ce document. Qu'ils en soient remerciés.

Je suis également reconnaissant aux étudiants et étudiantes que j'ai jusque là encadré ; leur enthousiasme et regard neuf sur certaines problématiques ont clairement contribué au fait que les interactions étaient mutuellement enrichissantes. J'ai également eu la chance de participer à la formation d'étudiants sur les méthodes d'inventaire dans un cadre muséale au cours des différentes missions de terrain que j'ai effectué à l'étranger (Afrique du Sud, Guatemala, Mozambique). Ces moments restent privilégiés pour la composante scientifique mais aussi culturelle. J'ai une pensée particulière pour Rodolfo Lima, que j'ai encadré lors de missions au Guatemala, qui nous a quitté de manière tragique.

Je tiens particulièrement à remercier la Direction des collections et son personnel (Abdelmajid Abchar; Catherine di Covella, Jacques Cuisin, Laurent Defenfini, Christophe Douillard, Michel Guiraud, Christine Lefèvre, Valérie Rey, Géraldine Veron) pour l'aide et le soutien aux missions de rapatriement de spécimens d'oiseaux dans les différents centres de réhabilitation et au personnel administratif de l'ISYEB (Sabrina Permall, Guzide Selcuk-Sahin, Anuradha Sungum, Sylvianne Babin) pour leur aide à l'organisation des missions et de cette HDR.

Une part important des manip de biologie moléculaire a été faite au Service de Systématique de l'UMS 2700, pour lesquels le staff technique actuel ou passé a apporté une aide conséquente. Je suis plus particulièrement redevable à Céline Bonillo, Delphine Gey pour leur apport.

Le travail effectué depuis mon recrutement a été en partie possible via des financements de la part des Actions Thématiques du Muséum, du Labex BcDiv, du Département Origines et Evolution, du LIA de la Société des Amis du Muséum et de la Fondation François Sommer.

La majeure partie de mes activités d'accroissement des collections n'est possible que grâce à la collaboration des différents centres de réhabilitation : je suis donc particulièrement reconnaissant à l'Ecole Vétérinaire de Maisons-Alfort, aux centres de soins de la faune sauvage d'Audenge, Buoux, Clermont-Ferrand, Clermont-l'Hérault, Corte, Ile-Grande, Rosenwiller et Ustaritz. L'accroissement de la collection de tissus bénéficie également de la collaboration active de Ludovic Besson (Musée d'Histoire Naturelle de Bourges).

Je tiens également à remercier les membres du Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (Pierre-Yves Henry, Frédéric Jiguet, Olivier Dehorter, Pierre Fiquet, Romain Provost) pour leur aide et support concernant plusieurs projets initiés au cours de ces dernières années, ainsi que pour la possibilité de rapatrier les oiseaux morts en opérations de baguage.

Table des matières

PARTIE 1 : CURRICULUM VITAE DÉTAILLÉ.....	1
Situation actuelle.....	1
Expérience professionnelle.....	1
Cursus Universitaire.....	1
Formations complémentaires.....	2
Responsabilités administratives.....	2
Publications scientifiques (revues indexées à comité de relecture).....	2
Chapitres d'ouvrages.....	8
Point de vue.....	8
Manuscrits soumis ou en révision.....	9
Revue non indexée avec comité de lecture.....	9
Actes de congrès.....	9
Communication orales (congrès, séminaires).....	9
Organisation de conférences/congrès.....	11
Diffusion des connaissances Grand Public.....	11
Enseignement.....	12
Encadrement.....	12
Expérience de terrain.....	14
Financements obtenus.....	16
Plans d'action Européens.....	18
Expertise faunistique.....	18
Évaluation de manuscrits pour des journaux à comité de relecture.....	18
PARTIE 2 : ACTIVITÉS DE RECHERCHE.....	20
1. Travaux de recherche précédents et actuels.....	22
a) <i>Phylogénie et dynamique de diversification des taxons au rang famille</i>	22
b) <i>Phylogéographie, spéciation, structuration génétique et limites d'espèces</i>	29
Contexte général.....	29
Méthodologies.....	31
Cas d'études.....	39
La région afrotropicale.....	39
Madagascar et les îles de l'Océan Indien.....	52
La région indo-malaise.....	56
Le Paléarctique.....	61
Les Néotropiques.....	70
Processus de spéciation à travers les biomes.....	71
c) <i>Données de types -omiques (Génomique des populations, Gènes candidats pour des caractères éco-éthologiques et adaptation, Démographie, Evolution moléculaire)</i>	72
La structuration génétique et l'estimation des flux de gènes entre lignées/taxons.....	73
L'identification des régions du génomes impliqués dans l'évolution de certains caractères éco-éthologiques.....	74
L'estimation des statuts de conservation par une approche quantitative.....	76
d) <i>Projets annexes</i>	78

2. Perspectives de recherches dans les dix prochaines années.....	79
a) <i>Génomique de la spéciation et de l'adaptation</i>	79
b) <i>Conservation et Génomique</i>	82
c) <i>Génomique du paysage</i>	82
d) <i>Microbiote des oiseaux</i>	83
PARTIE 3. IMPLICATIONS DANS LES AUTRES ACTIVITÉS DU MUSÉUM NATIONAL	
D'HISTOIRE NATURELLE	84
1. Enrichissement, valorisation et conservation des collections.....	84
a) <i>Enrichissement des collections existantes</i>	84
b) <i>Diversification des collections et des métadonnées associées aux spécimens</i>	86
c) <i>Valorisation</i>	89
d) <i>Conservation des collections</i>	90
e) <i>Inventaire/Récolement</i>	91
2. Expertise.....	91
3. Diffusion.....	92
4. Enseignement.....	92
RÉFÉRENCES CITÉES	93

PARTIE 1 : CURRICULUM VITAE DÉTAILLÉ

Jérôme FUCHS

Muséum National d'Histoire Naturelle

Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, UMR 7205

Case Postale 51, 55 rue Buffon, F-75005 Paris, FRANCE

courriel : fuchs@mnhn.fr

webpage: <http://isyeb.mnhn.fr/fr/annuaire/jerome-fuchs-441>

https://www.researchgate.net/profile/Jerome_Fuchs



Problématique de recherche: biogéographie évolutive, phylogénie moléculaire, phylogéographie et génétique des populations, spéciation, évolution moléculaire, évolution des caractères éco-éthologiques et morphologiques, taux de diversification.

Situation actuelle

Maître de Conférences MNHN/Chargé de conservation des collections d'oiseaux (depuis Janvier 2013). UMR7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Systématique et Evolution.

Expérience professionnelle

Post-doctorant (2010-Juin 2012). California Academy of Sciences, San Francisco, California. En collaboration avec le Dr. David P. Mindell (California Academy of Sciences) et le Dr. John P. Dumbacher (California Academy of Sciences).

Post-doctorant (2007-2009). Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology-DST-NRF Centre of Excellence. Department of Zoology, University of Cape Town, South Africa et Museum of Vertebrate Zoology-University of California, Berkeley. En collaboration avec le Prof. Timothy M. Crowe (University of Cape Town) et le Prof. Rauri C.K. Bowie (Museum of Vertebrate Zoology-University of California, Berkeley).

Cursus Universitaire

Thèse de doctorat, Univ. Pierre and Marie Curie, Paris 6 Mention Très Honorable 2003-2006
UMR5202 « Origine, Structure et Evolution de la Biodiversité », Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France, MNHN).

Thèse: Biogéographie comparée des oiseaux forestiers de l'Ancien Monde: phylogénie et datation moléculaire.
Directeur de thèse: Prof. Eric Pasquet (MNHN).

D.E.A. Systématique Animale et Végétale Mention Très Bien 2002-2003
UMR5202 « Origine, Structure et Evolution de la Biodiversité », Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
Mémoire: Phylogénie moléculaire des *Malaconotinae* Swainson, 1824 et position de la sous-famille au sein des « Corvoidea » (Aves : Passériformes). Encadrant: Prof. Eric Pasquet (MNHN).

Université de Bourgogne, Dijon.

Mémoire: Analyse comparative entre le taux de divorce et le taux de paternité hors-couple chez les oiseaux monogames. Encadrant: Prof. Frank Cézilly (Université de Bourgogne).

Formations complémentaires

Juin 2017. Utilisation d'Animaux de la Faune Sauvage Non-Hébergée à Fins Scientifiques, niveau Concepteur.

Responsabilités administratives

2017-2021. Membre élu du Conseil du Département Origines et Evolution (MNHN)

2022-en cours. Membre élu du Conseil du Département Origines et Evolution (MNHN)

Publications scientifiques (revues indexées à comité de relecture)

Les étudiants pour lesquels j'étais encadrant ou co-encadrant sont indiqués en gras et soulignés. Les premier auteurs, étudiants au moment de la soumission du manuscrit, avec lesquels j'ai collaboré sur la publication (mais sans être encadrant) sont indiqués en gras avec un astérisque.

73. Tobias, J.A., et al. [**Fuchs, J.** parmi 105 autres auteurs], 2022. AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*

72. Sánchez-Nivicela, M., Avendaño J.E., Sánchez-Nivicela J.C., Torres A., **Fuchs J.**, Bird B., Bonacorso E., 2021. A taxonomic assessment of *Chlorospingus flavopectus phaeocephalus* and *Chlorospingus semifuscus* (Passeriformes: Passerellidae), including the description of a new subspecies. *Zootaxa* 5057:151-180.

71. Sangster G., Kirwan G.M., **Fuchs J.**, Dickinson E.C., Elliott A., Gregory S.M.S., 2021. A new genus for the Tiny Hawk *Accipiter superciliosus* and Semicollared Hawk *A. collaris* (Aves: Accipitridae), with comments on the generic name for the Crested Goshawk *A. trivirgatus* and Sulawesi Goshawk *A. griseiceps*. *Vertebrate Zoology* 71 : 419-424.

70. Jiguet F., Duby D., Bourgeois A., Robin F., Rousseau P., Nijs G., **Fuchs J.**, Lorilliere R., Bocher P., 2021. Investigation into the illegal killing of a tagged Eurasian Curlew. *Forensic Science International: Animals and Environments* 1: 100005.

69. **Shams B.**, Pons J.-M., Abdelkrim J., **Fuchs J.**, 2021. Phylogeography and diversification of the Dead Sea Sparrow (*Passer moabiticus*) in Iran: insights from a multilocus approach. *Ibis* 163: 1355-1368.

68. **Leroy T.***, Rousselle M., Tilak M.-K., Caizergues A., Scornavacca C., Recuerda Carrasco M., **Fuchs J.**, Illera J.C., de Swardt D., Thébaud C., Milà B., Nabholz B., 2021. Island songbirds as windows into evolution in small populations. *Current Biology* 31: 1303-1310.

67. Pons J.-M., Campi3n D., Chiozzi G., Ettwein A., Grang3 J.-L., Kajtoch Ł., Mazgajski T.D., Rakovic M., Winkler H., **Fuchs J.**, 2021. Phylogeography of a widespread Palaearctic forest bird species: the White-backed Woodpecker (Aves, Picidae). *Zoologica Scripta* 50: 155-172.
66. **Fuchs J.**, Bowie R.C.K., Melo M., Boano G., Pavia M., Fjelds3 J., 2021. Phylogeographical history of the Olive Woodpecker *Dendropicos griseocephalus*, a species widely distributed across Africa. *Ibis* 163: 417-428.
65. Barros R., Medrano F., Silva R., Schmitt F., Malinarich V., Ter3n D., Peredo R., Pinto C., Vallverd3 A., **Fuchs J.**, Norambuena H.V. 2020. Breeding sites, distribution and conservation status of the White-vented Storm-petrel *Oceanites gracilis* in the Atacama Desert. *Ardea* 108: 203–212.
64. Feng et al. (139 auteurs incluant **Fuchs J.**) 2020. Dense sampling of bird diversity increases power of comparative genomics. *Nature* 587: 252-257.
63. **Bola3os-Sittler P.***, Sueur J., **Fuchs J.**, Aubin T., 2020. Vocalizations of the rare and flagship species *Pharomachrus mocinno* (Aves: Trogonidae): implications for its taxonomy, evolution and conservation. *Bioacoustics* 29: 654-669.
62. Garcia M., Theunissen F., S3be F., Clavel J., Ravignani A., Marin-Cudraz T., **Fuchs J.**, Mathevon N., 2020. Evolution of communication signals and information during species radiation. *Nature Communications* 11 : 4970.
61. Kessler S., Heenemann K., Krause T., Twietmeyer S., **Fuchs J.**, Lierz M., Corman V.M., Vahlenkamp T.M., Rubbenstroth D., 2020. Monitoring of free-ranging and captive Psittacula populations in Western Europe for avian bornaviruses, circoviruses and polyomaviruses. *Avian Pathology* 49: 119-130.
60. Cho Y.S., Jun J.F., Kim J.A., Kim H.-M., Chung O., Kang S.-G., Park J.-Y., Kim H.J., Kim S., Kim H.-J., Jang J., Na K.-J., Kim J., Park S.G., Lee H.-Y., Manica A., Mindell D.P., **Fuchs J.**, Edwards J.S., Weber J.A., Witt C.C., Yeo J.-H., Kim S., Bhak J., 2019. Raptor genomes reveal evolutionary signatures of predatory and nocturnal lifestyles. *Genome Biology* 20: 181.
59. **Fuchs J.**, Alstr3m P., Yosef R., Olsson U., 2019 Miocene diversification of an open-habitat predatorial passerine radiation, the shrikes (Aves: Passeriformes: Laniidae). *Zoologica Scripta* 48: 571-588.
58. Pons J.-M., **Masson C.**, Olioso G., **Fuchs J.**, 2019. Gene flow and genetic admixture across a secondary contact zone between two divergent lineages of the European Green woodpecker *Picus viridis*. *Journal of Ornithology* 160: 935-949.
57. Dickinson E.C., Lee M., Cibois A., Bouss3s P., **Fuchs J.**, 2019. Clarifying the nomenclature of *Pomarea* species (Monarchidae) from the Society Islands. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 139: 65-74.
56. Gerbault-Seureau M., **Fuchs J.**, Dutrillaux B., 2019. High BrdU-sensitivity of Passeriformes chromosomes: presence of BrdU-sensitive fragile sites on their Z chromosomes conserved during evolution. *Cytogenetics and Chromosome Research* 157:158-165

55. Villard P., Duval T., Papineau C., Cassan J.-J., **Fuchs J.**, 2019. Notes on the biology of the threatened island thrush *Turdus poliocephalus xanthopus* in New Caledonia. *Bird Conservation International* 29: 616-626.
54. Jansen JFJ, **Fuchs J.**, 2019. The Baudin expedition to Tenerife, St Thomas, St Croix and Puerto Rico in 1796-98. *Journal of Caribbean Ornithology* 32: 39-48
53. Pons J.-M., Cibois A., Fournier J., **Fuchs J.**, Olivoso G, Thibault J.C., 2019. Gene flow and genetic divergence among mainland and insular populations of the Eurasian treecreeper (*Certhia familiaris*) across its south-western range. *Biological Journal of the Linnean Society* 126: 447-461.
52. **Fuchs J.**, Zuccon D., 2018. On the genetic distinctiveness of tailorbirds (Cisticolidae: *Orthotomus*) from the South-East Asian mainland with the description of a new subspecies. *Avian Research* 9: 31.
51. **Fuchs J.**, Douno M., Bowie R.C.K., Fjeldså J., 2018. Taxonomic revision of the Square-tailed Drongo species complex (Passeriformes: Dicruridae) with description of a new species from western Africa. *Zootaxa* 4438: 105-127.
50. **Fuchs J.**, Pasquet E., Stuart B.L., Woxvold. I, Duckworth J.W., Bowie R.C.K., 2018. Phylogenetic affinities of the enigmatic Bare-faced Bulbul *Pycnonotus hualon* with description of a new genus. *Ibis* 160: 659-665.
49. **Fuchs J.**, De Swardt D.H., Oatley G., Fjeldså J., Bowie R.C.K., 2018. Habitat driven diversification, hybridization and cryptic diversity in the Fork-tailed Drongo (Passeriformes: Dicruridae: *Dicrurus adsimilis*). *Zoologica Scripta* 47: 266-284.
48. **Hanna Z.R.***, Henderson J.B., Sellas A.B., **Fuchs J.**, Bowie R.C.K., Dumbacher J.P., 2017. Complete mitochondrial genome sequences of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*) and the barred owl (*Strix varia*; Aves: Strigiformes: Strigidae) confirm the presence of a duplicated control region. *PeerJ* 5, e3901.
47. **Shakya S.***, **Fuchs J.**, Pons J.-M., Sheldon F.H., 2017. Tapping the woodpecker tree for evolutionary insight. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 116: 182-191.
46. **Hanna Z.R.***, Henderson J.B., Wall J.D., Emerling C.A., **Fuchs J.**, Runckel C., Mindell D.P., Bowie R.C.K., DeRisi J.L., Dumbacher J.P., 2017. Northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*) genome: divergence with the barred owl (*Strix varia*) and characterization of light-associated genes. *Genome Biology and Evolution* 9: 2522-2545.
45. **Fuchs J.**, Pons J.M., Bowie, R.C.K., 2017. Biogeography and diversification dynamics of the African woodpeckers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 88-100.
44. **Fuchs J.**, Fjeldså J., Bowie R.C.K., 2017. Diversification across major biogeographic breaks in the African Shining/Square-tailed Drongos complex (Passeriformes: Dicruridae). *Zoologica Scripta* 46: 27-41.
43. Nabholz B., Lanfear R., **Fuchs J.**, 2016. Body mass-corrected molecular rate for bird mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 25: 4438-4449.

42. **Fuchs J., Lemoine D.**, Parra J.L., Pons J.-M., Raherilalao M.J., Prys-Jones, R.P., Thébaud C., Warren B., Goodman, S.M., 2016. Long-distance dispersal and inter-island colonization across the western Malagasy Region explain diversification in brush-warblers (Passeriformes: *Nesillas*). *Biological Journal of the Linnean Society* 119: 873-889.
41. Johnson J.A., Brown J.W., **Fuchs J.**, Mindell D.P., 2016. Multi-locus phylogenetic inference among New World Vultures (Aves: Cathartidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 193-199.
40. **Fuchs J.**, Pons J.-M., Pasquet E., Bonillo C., 2016. Complete mitochondrial genomes of the White-browed Piculet (*Sasia ochracea*, Picidae) and Pale-billed Woodpecker (*Campephilus guatemalensis*, Picidae). *Mitochondrial DNA* 27: 3640-3641.
39. Pons J.-M., Thibault J.-C., Aymí R., Grussu M., Muntaner J., Oliosio G., Sunyer J.R., Tourihi M., **Fuchs J.**, 2016. The role of western Mediterranean islands in the evolutionary diversification of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*), a long-distance migratory passerine species. *Journal of Avian Biology* 47: 386-398.
38. **Hanna Z.R.***, Runckel C., **Fuchs J.**, DeRisi J.L., Mindell D.P., Van Hemert C., Handel C.M., Dumbacher J.P., 2015. Isolation of a complete circular virus genome from an Alaskan Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*) gastrointestinal tract sample. *Genome Announcements* 3: e01081-15.
37. **Fuchs J.**, Ericson P.G.P., Bonillo C., Couloux A., Pasquet E., 2015. The complex phylogeography of the Indo-Malayan *Alophoixus* bulbuls with the description of a putative new ring species. *Molecular Ecology* 24: 5460-5474.
36. **Fuchs J.**, Bowie R.C.K., 2015. Concordant genetic structure in two species of woodpecker distributed across the primary West African biogeographic barriers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 88: 64-74.
35. Pons J.-M., Thibault J.-C., Fournier J., Oliosio G., Rakovic M., Tellini Florenzano G., **Fuchs J.**, 2015. Genetic variation among Corsican and continental populations of the Eurasian treecreeper (Aves, *Certhia familiaris*) reveals the existence of a palaeoendemic mitochondrial lineage. *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 134-153.
34. **Fuchs J.**, Pons J.-M., 2015. A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (Dendropicini, Picidae) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 88: 28-37.
33. Oatley G., Simmons R.E., **Fuchs J.**, 2015. A molecular phylogeny of the harriers (*Circus*, Accipitridae) indicates the role of long distance dispersal and migration in diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 150-160-439.
32. Véron G., Patou M.-L., Debruyne R. Couloux A., Fernandez D.A.P., Wong S.T., **Fuchs J.**, Jennings A.P. 2015. Systematics of the Southeast Asian mongooses (Herpestidae, Carnivora) – Solving the mystery of the elusive collared mongoose and Palawan mongoose. *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 236-248.
31. **Fuchs J.**, Johnson J.A., Mindell D.P., 2015. Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 166-182.

30. Rocha L. et al. [**Fuchs J.**] (122 authors total), 2014. Collecting biological specimens is essential for science and conservation. *Science* 344: 814-815.
29. **Fuchs J.**, Simmons R.E, Mindell D.P., Bowie R.C.K., Oatley G., 2014. Lack of mtDNA genetic diversity in the Black Harrier (*Circus maurus*), a Southern African endemic. *Ibis* 156: 227-230.
28. Pons J.-M., Kirwan G.M., Porter R.F., **Fuchs, J.**, 2013. A reappraisal of the systematic affinities of Socotran, Arabian and East African scops-owls (*Otus*, Strigidae) using a combination of molecular, biometric and acoustic data. *Ibis* 155: 518-533.
27. **Fuchs J.**, Pons J.-M., Liu L., Ericson P.G.P., Couloux A., Pasquet E. 2013. A multi-locus phylogeny suggests an ancient hybridization event between *Campephilus* and melanerpine woodpeckers (Aves: Picidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67: 578-588.
26. **Fuchs J.**, Parra J.L., Goodman S.M., Raherilalao M.J., VanDerWal J., Bowie R.C.K., 2013. Extending ecological niche models to the past 120000 years corroborates the lack of strong phylogeographic structure in the Crested Drongo (*Dicrurus forficatus*) on Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 658-676.
25. **Fuchs J.**, Johnson J.A., Mindell D.P., 2012. Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Ibis* 154: 520-532.
24. **Fuchs J.**, Irestedt M., Fjeldså J., Couloux A., Pasquet E., Bowie R.C.K., 2012. Molecular phylogeny of African bush-shrikes and allies: tracing the biogeographic history of an explosive radiation of corvoid birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 93-105.
23. **Fuchs J.**, Crowe T.M., Bowie R.C.K., 2011. Phylogeography of the Fiscal Shrike (*Lanius collaris*): A novel pattern of genetic structure across the arid zones and savannas of Africa. *Journal of Biogeography* 38: 2210-2222.
22. **Fuchs J.**, **Chen S.**, Johnson J.A., Mindell D.P., 2011. Pliocene diversification within the South American forest-falcons (Falconidae: Micrastur). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 398-407.
21. **Fuchs J.**, Fjeldså J., Bowie R.C.K., 2011. Diversification across an altitudinal gradient in the Tiny Greenbul (*Phyllastrephus debilis*) from the Eastern Arc Mountains of Africa. *BMC Evolutionary Biology* 11: 117. (Highly accessed)
20. Pons J.-M., Oliosio G., Cruaud C., **Fuchs J.**, 2011. Phylogeography of the Eurasian Green woodpecker (*Picus viridis*). *Journal of Biogeography* 38: 311-325.
19. Benedict L., Bowie R.C.K., **Fuchs J.**, McManes M., 2010. When non-coding is non-neutral: the role of CHD1 gene polymorphism in sexing, phylogenetics and as a correlate of fitness in birds. *Ibis* 152: 223-225.
18. **Fuchs J.**, Pasquet E., Couloux A., Fjeldså J., Bowie R.C.K., 2009. A new Indo-Malayan member of the Stenostiridae (Aves: Passeriformes) revealed by multi-locus sequence data: Biogeographical implications for a morphologically diverse clade of Old World flycatchers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 384-393.

17. **Fuchs J.**, Pons J.-M., Goodman S.M., Bretagnolle V., Melo M., Bowie R.C.K., Currie D., Safford R., Virani M.Z., Thomsett S., Hija A., Cruaud C., Pasquet E., 2008. Tracing the colonization history of the Indian Ocean scops-owls (Strigiformes: *Otus*) with further insights into the spatio-temporal origin of the Malagasy avifauna. *BMC Evolutionary Biology* 8: 197.
16. Melo M., **Fuchs J.**, 2008. Phylogenetic relationships of the Gulf of Guinea *Alcedo* kingfishers. *Ibis* 150: 633-639.
15. Irestedt M., **Fuchs J.**, Jønsson K.A., Ohlson J.I., Pasquet E., Ericson P.G.P., 2008. The systematic affinity of the enigmatic *Lamprolia victoriae* (Aves: Passeriformes) - An example of avian dispersal between New Guinea and Fiji over Miocene intermittent land bridges? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1218-1222.
14. **Fuchs J.**, Pons J.-M., Ericson P.G.P., Bonillo C., Couloux A., Pasquet E., 2008. Molecular support for a rapid cladogenesis of the woodpecker clade Malarpicini, with further insights into the genus *Picus* (Piciformes: Picinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 34-46.
13. Jønsson K.A., Irestedt M., **Fuchs J.**, Ericson P.G.P., Christidis L., Bowie R.C.K., Norman J., Pasquet E., Fjeldså J., 2008. Explosive avian radiations and multi-directional dispersal across Wallacea: Evidence from the Campephagidae and other Crown Corvida. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 221-236.
12. **Fuchs J.**, Ericson P.G.P., Pasquet E., 2008. Mitochondrial phylogeographic structure of the white-browed piculet (*Sasia ochracea*): cryptic genetic differentiation and endemism in Indochina. *Journal of Biogeography* 35: 565-575.
11. **Fuchs J.**, Cibois A., Duckworth W.J., Eve R., Robichaud W.G., Tizard T., Van Gansberghe D., 2007. Birds of Phongsaly province and the Nam Ou river (Laos). *Forktail* 23: 22-86.
10. Pasquet E., Pons J.-M., **Fuchs J.**, Cruaud C., Bretagnolle V., 2007. Evolutionary history and biogeography of the drongos (Dicuridae), a tropical Old World clade of corvid passerines. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 158-167.
9. **Fuchs J.**, Cruaud C., Couloux A., Pasquet E., 2007. Complex biogeographic history of the cuckoo-shrikes and allies (Passeriformes: Campephagidae) revealed by mitochondrial and nuclear sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 138-153.
8. Moyle R.G., **Fuchs J.**, Pasquet E., Marks B., 2007. Feeding behavior, toe count and the phylogenetic relationships among alcedinine kingfishers (Alcedininae). *Journal of Avian Biology* 38: 317-326.
7. **Fuchs J.**, Pons J.-M., Pasquet E., Raherilalao M.J., Goodman S.M., 2007. Geographical structure of genetic variation in the Malagasy Scops-Owl inferred from mitochondrial sequence data. *Condor* 109: 408-418.
6. **Fuchs J.**, Ohlson J.I., Ericson P.G.P., Pasquet E., 2007. Synchronous intercontinental splits between assemblages of woodpeckers suggested by molecular data. *Zoologica Scripta* 36: 11-25.
5. **Fuchs J.**, Ohlson J.I., Ericson P.G.P., Pasquet E., 2006. Molecular phylogeny and biogeographic history of the piculets (Piciformes: Picumninae). *Journal of Avian Biology* 37: 487-496.

4. **Fuchs J.**, Fjeldså J., Pasquet E., 2006. An ancient African radiation of corvid birds (Aves: Passeriformes) detected by mitochondrial and nuclear sequence data. *Zoologica Scripta* 35:375-385.
3. **Fuchs J.**, Fjeldså J., Bowie R.C.K., Voelker G., Pasquet E., 2006. The African warbler genus *Hyliota* as a lost lineage in the Oscine songbird tree: Molecular support for an African origin of the Passerida. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 186-197.
2. **Fuchs J.**, Fjeldså J., Pasquet E., 2005. The use of mitochondrial and nuclear sequence data in assessing the taxonomic status of the Endangered Uluguru Bush Shrike (*Malaconotus alius*). *Ibis* 147: 717-724.
1. **Fuchs J.**, Bowie R.C.K., Fjeldså J., Pasquet E., 2004. Phylogenetic relationships of the African bush-shrikes and helmet-shrikes (Passeriformes: Malaconotidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 428-439.

Chapitres d'ouvrages

Alström P, Cibois A, Fjeldså J, **Fuchs J**, 2020. The Worldwide expansion of 'higher' passerines, and some ancient relictual lineages. (in Christidis L, Marki PZ, Fjeldså J, 2020 Chapter 9. Infraorder Passerides and the 'higher' songbirds). Pp 177-183 in Fjeldså J, Christidis L & Ericson PGP (eds) (2020) *The largest Avian Radiation. The Evolution of Perching Birds, or the Order Passeriformes*. Barcelona: Lynx Edicions.

Fuchs J., Cibois A, Jønsson KA, Fjeldså J, 2020. Chapter 4. Research methods used for interpreting passerine evolution. Pp 39-44 in Fjeldså J, Christidis L & Ericson PGP (eds) (2020) *The largest Avian Radiation. The Evolution of Perching Birds, or the Order Passeriformes*. Barcelona: Lynx Edicions.

Jønsson KA, Christidis L, Cibois A., **Fuchs J**, Irestedt M, Kennedy JD, Fjeldså J2, 2020. Chapter 8. Cohort Corvides: the crow-like passerines. Pp 131-168 in Fjeldså J, Christidis L & Ericson PGP (eds) (2020) *The largest Avian Radiation. The Evolution of Perching Birds, or the Order Passeriformes*. Barcelona: Lynx Edicions.

Mindell D., **Fuchs J**, Johnson JA, 2018. Chapter 1. Phylogeny, Taxonomy, and Geographic Diversity of Diurnal Raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes (Pages 3-32). *Birds of Prey. Biology and conservation in the XXI century* (Eds: Sarasola JH, Grande JM, Negro JJ (Eds.)). Springer International Publishing.

Point de vue

Ripple et al. ([**Fuchs J.**] among 15371 co-authors), 2017. World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. *BioScience* 67: 1026-1028.

Ripple et al. ([**Fuchs J.**] among 11263 co-authors), 2020. World Scientists' Warning of Climate Emergency. *BioScience* 70: 8-12.

Manuscrits soumis ou en révision

Melo M., Freitas B., Verbelen P., da Costa S.R., Pereira H., **Fuchs J.**, Sangster G., Correia M., de Lima R.F., Crottini A. A new species of scops-owl (Strigidae: *Otus*) from Principe Island (Gulf of Guinea, Africa) and novel insights into the systematic affinities within *Otus*.

Revue non indexée avec comité de lecture

Fuchs J., Erard C., Boussès P., Previato A., 2019. Les collections scientifiques d'oiseaux au 21^{ème} siècle : Leur importance, leur finalité, leur valorisation. *Alauda* 87 : 225-242.

Erard C., **Fuchs J.**, Pons J.-M., 2019. Commentaires sur la phylogénie des Platysteiridae. *Alauda* 87 :166 -171.

Dickinson E.D. Stopiglia R., **Fuchs J.**, Boussès P, Trimble J., Gouraud C, 2019. A study of d'Orbigny's "Voyage dans l'Amerique Meridionale" VI. Type specimens based on plate captions: bibliographic evidence applied. *Zoological Bibliography* 5: 293-388.

Cibois A., **Fuchs J.**, 2015. Un aperçu de la phylogénie des oiseaux. *Biosystema* 30: 69-80.

Actes de congrès

Besson L., **Fuchs J.**, 2019. Les collections ornithologiques conservées en France: bilan de l'enquête nationale 2017. *Alauda* 87 (Hors-série): 3-32. (Actes du 10^{ème} congrès européen des chargés de conservation des collections d'oiseaux)

Dickinson E.C., Stopiglia R., **Fuchs J.**, Trimble J., Previato A., Boussès P., 2019. Spécimens types de d'Orbigny "Voyage dans l'Amérique méridionale" basés sur les légendes des planches. *Alauda*: 87 (Hors-série):45-52. (Actes du 10^{ème} congrès européen des chargés de conservation des collections d'oiseaux)

Communication orales (congrès, séminaires)

L'orateur est souligné

Fuchs J., *La recherche et les collections scientifiques d'oiseaux au 21ème siècle*. Présentation à l'assemblée générale des bagueurs agréés par le CRBPO. 13 Mars 2021

Fuchs J., *Diversification dynamics and speciation in woodpeckers*. Plénière à la « 8th International Woodpecker Conference ». Bialowieza, 17-19 Mars 2019.

Fuchs J., *Stratégies d'accroissement des collections d'oiseaux au MNHN*. Rencontres professionnelles nationales : Optimisation et valorisation des collections ornithologiques et mammalogiques. Bourges, 6-7 Novembre 2018

Fuchs J., Lalis A, Duval L. *Transition faunistique et identification des communautés d'hémoparasites chez les vertébrés homéothermes dans un gradient forêt-savane en Côte d'Ivoire*. 4ème rencontres du Labex BCDIV, MNHN Paris, 7-8 Décembre 2017

Fuchs J. *Diversification dynamics and speciation in woodpeckers*. Journée de l'UMR7205, Paris, Novembre 2017.

Dickinson, E.D. Stopiglia R., **Fuchs, J.**, Trimble, J., Préviateo, A., Boussès P. *Study of d'Orbigny's "Voyage dans l'Amérique Méridionale": type specimens based on plate captions*. Présentation au 10^{ème} congrès européen des chargés de conservation des collections d'oiseaux, Paris, Octobre 2017.

Pons J.-M., Thibault J.-C, Aymí R., Grussu M., Muntaner J., Olioso G., Sunyer J.R., Tourihi M., **Fuchs J.** *The role of western Mediterranean islands in the evolutionary diversification of the Spotted Flycatcher (Muscicapa striata), a long-distance migratory passerine species*. Poster présenté au 10^{ème} congrès de l'European Ornithologist's Union, Août 2015.

Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P. *Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene*. Poster présenté au 11^{ème} colloque annuel de la Raptor Research Foundation, USA, Septembre 2014.

Fuchs J., Johnson J.A., Mindell D.P. *Diversification dynamics of falcons and allies*. Séminaire de l'UMR7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Septembre 2013.

Fuchs J. *Unravelling the diversification patterns of African birds*. Séminaire effectué à la California Academy of Sciences, San Francisco, September 2010.

Fuchs J. *Unravelling the diversification patterns of African birds*. Séminaire effectué au Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, May 2010.

Fuchs J., Pons J.-M., Goodman S.M., Bretagnolle V., Melo M., Bowie R.C.K., Currie D., Safford R., Virani M.Z., Thomsett S., Hija A., Cruaud C., Pasquet E., *Tracing the colonisation history of the Indian Ocean Scops-owls (Strigiformes: Otus)*. Présentation effectuée au 12^{ème} Congrès Pan-Africain d'Ornithologie, Afrique du Sud, Septembre 2008.

Fuchs J., Pasquet E., Pons J.-M. Cruaud C., Bretagnolle V., *Biogeography and evolutionary relationships among Indian Ocean drongos (Passeriformes: Dicruridae)*. Présentation effectuée au 12^{ème} Congrès Pan-Africain d'Ornithologie, Afrique du Sud, Septembre 2008.

Bowie R.C.K., Lokugalappatti S., **Fuchs J.**, Thomasset M., Fjeldså J., *Comparative phylogeography of East and Southern African coastal forest birds*. Présentation effectuée au 126^{ème} colloque annuel de l'American Ornithologists' Union, USA, Août 2008.

Fuchs J. *Comparative biogeography of Old World forest birds: phylogeny and molecular dating*. Séminaire effectué au Museum of Vertebrate Zoology, Université de Californie, Berkeley, Septembre 2007.

Fuchs J., Ericson P.G.P., Cruaud C., Pasquet E., *Geographic structure of the genetic variation within an Indo-Malayan lineage, the *Alophoixus bulbuls**. Poster présenté au 125^{ème} colloque annuel de l'American Ornithologists' Union, USA, Août 2007.

Fuchs J., Bowie R.C.K., Irestedt M., Fjeldså J., Couloux A., Pasquet E., *Molecular phylogeny of African bush-shrikes and allies: tracking the colonisation history and evolution of foraging behaviour*. Présentation effectuée au 125^{ème} colloque annuel de l'American Ornithologists' Union, USA, Août 2007.

Moyle R.G., Fuchs J., Pasquet E., Marks B.D., *Molecular systematics of pygmy kingfishers (Alcedininae)*. Présentation effectuée au 125^{ème} colloque annuel de l'American Ornithologists' Union, USA, Août 2007.

Fuchs J., *Comparative biogeography of Old World forest birds: phylogeny and molecular dating*. Séminaire effectué au Natural History Museum of Stockholm, Mars 2007.

Jønsson K.A., Irestedt M., Fuchs J., Ericson P.G.P., Christidis L., Norman J., Pasquet E., Fjeldså J., *Phylogenetic relationships of the "Crown Corvidan" families Campephagidae, Pachycephalidae and other related taxa in search of biogeographic dispersal patterns "out of Australia" and across Wallace's Line*. Présentation effectuée au 3^{ème} Congrès Biennuel de l'International Biogeography Society, Canary Islands, Espagne, Janvier 2007.

Fuchs J., *Comparative biogeography of Old-World forest birds: towards an understanding of the timing of formation of the major biogeographic realms*. Séminaire effectué au Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology, Cape Town, South Africa, Septembre 2006.

Fuchs J., *Impact of the Tertiary climatic events on the diversification of Old World forest birds*. Séminaire effectué au Natural History Museum of Stockholm, Septembre 2005.

Fuchs J., Ohlson J.I., Ericson P.G.P., Pasquet E., *Nuclear and mitochondrial sequence data drummed the traditional taxonomy and biogeographic history of the woodpeckers*. Présentation effectuée au 123^{ème} colloque annuel de l'American Ornithologists' Union, USA, Août 2005.

Organisation de conférences/congrès

Octobre 2017. Co-organisateur du 10^{ème} congrès européen des chargés de conservation des collections d'oiseaux, Paris, Octobre 2017.

Diffusion des connaissances Grand Public

Pons J.-M., **Fuchs J.**, 2020. Pourquoi et comment les oiseaux font-ils leurs nids ? *The Conversation* (<https://theconversation.com/pourquoi-et-comment-les-oiseaux-font-ils-leurs-nids-139988>)

Fuchs J., 2018. Participation au programme « Printemps des explorateurs (Parc Zoologique de Paris) ».

Pons J.-M., **Fuchs J.**, Olivos G., Thibault J.-C., 2017. Une nouvelle espèce de gobemouche en Corse. *Le Courrier de la Nature* 302: 18-20.

Fuchs J., Janvier-Février 2014. Les oiseaux en tant que Classe. Dossier « Oiseaux et jardins : je t'aime, moi non plus ». *Revue Française d'Horticulture* 627: 2-3.

Intervention auprès de classes de 3ème du Collège Maurice Ravel Montfort-L'Amaury sur le métier de chercheur et la recherche sur les oiseaux

Réponses à des questions de journalistes sur des articles en relation avec l'évolution des oiseaux (*Le Figaro, Le Monde, Le Parisien, Libération, Science et Avenir, Science et Vie, Science et Vie Junior*)

Participation aux journées 'Science in Action' en 2012 de la California Academy of Sciences (questions/réponses avec le grand public sur les thématiques de recherche dans un musée d'histoire naturelle).

Enseignement

2019-2020 : *Patrons et processus de diversification des oiseaux en Afrique sub-saharienne*. Module « La phylogénie: support à l'analyse de l'évolution» de l'ED227.

2014-2020: Rapporteur occasionnel pour les mémoires de M1/2 du Master « Evolution, Patrimoines Naturels et Sociétés » Option Systématique, Evolution, Paléontologie

2015-2016, 2016-2017, 2017-2018, 2019-2020, 2020-2021. *De la présomption de découverte à la description : cas d'espèces chez les Oiseaux* (1h). Master « Evolution, Patrimoines Naturels et Sociétés » Option Systématique, Evolution, Paléontologie, Module Exploration et Description de la Biodiversité, SEP33.

2013-2014, 2015-2016, 2017-2018, 2019-2020, 2020-2021. Jury pour le module Tc1b (Sciences de la nature et de l'homme: histoire des idées) du Master du MNHN Evolution, Patrimoines Naturels et Sociétés.

2007-2012 Formation d'étudiants stagiaires niveau Licence en biologie moléculaire et phylogénie moléculaire (Museum of Vertebrate Zoology, University of California; California Academy of Sciences).

2007-2012 Formation d'étudiants aux techniques d'échantillonnage et de préparation de spécimens scientifiques d'oiseaux (Museo de Historia Natural, Universidad de San Carlos, Guatemala et - Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology-DST-NRF Centre of Excellence. Department of Zoology, University of Cape Town, South Africa).

Encadrement

Thèse de doctorat

Thomas Forest (Doctorant, 2021-en cours, Muséum National d'Histoire Naturelle). Quantifier le déclin des espèces à partir de données génomiques et d'occurrences. Directeur de Thèse : Guillaume Achaz (UMR7206, Université Paris); co-encadrants Fuchs Jérôme (UMR7205 ISYEB, MNHN), Amaury Lambert (UMR8001 Collège de France). **Encadrement : 30 %**

Gaspard Baudrin (Doctorant, 2020-en cours, Muséum National d'Histoire Naturelle). Génomique et écologie d'un migrateur transsaharien, le gobemouche gris. Directeur de Thèse: Bertrand Bed'Hom (UMR7205 ISYEB,

MNHN); co-encadrants Fuchs Jérôme, Jean-Marc Pons (UMR7205 ISYEB, MNHN), Frédéric Jiguet (UMR7204 CESCO, MNHN). **Encadrement 40 %**

Bitá Shams (Doctorante, 2018-2020, Université de Teheran, thèse soutenue en octobre 2020). Génétique des populations et conservation du Moineau de la Mer Morte (*Passer moabiticus*). Directeur de Thèse: Mohammad Kaboli (Université de Téhéran); co-encadrants Fuchs Jérôme, Jean-Marc Pons (UMR7205 ISYEB, MNHN). **Publication avec l'étudiante** : 1 (soumise) **Encadrement : 30 %**

Master 2/Msc Etranger

Henri Truchassout (Master 2, Muséum National d'Histoire Naturelle, 2022). Génomique des populations du Microglosse noir. **Encadrement: 100 %**

Dikobe Molepo (Msc-Zoology – School of Molecular and Life Sciences, Faculty of Science and Agriculture, University of Limpopo, Venda, Afrique du Sud, 2019). Phylogeography of a polymorphic southern african endemic species, the Southern Boubou *Laniarius ferrugineus* (Gmelin, 1788). Co-encadrement avec le Dr. T. Mandiwana-Neudani (Université du Limpopo). **Publication avec l'étudiante : 1 (en préparation)**
Encadrement : 40 % (formation et encadrement sur la composante moléculaire de la thèse de master).

Grégoire Proudhom (Master « Biologie Intégrative », Université de Tours, 2018). Migration et évolution de deux passereaux paléarctiques : apport de la modélisation des niches écologiques en reproduction et en hivernage. **Encadrement : 75 %.** (avec Jean-Marc Pons : 25 %)

Nan Su Mon Aung (Master 2 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2018). L'évolution du génome mitochondrial chez les Strigiformes. **Encadrement : 100 %**

Lou Mary (Master 2 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2017). Approche génomique de la spéciation chez les oiseaux : le Pic vert (*Picus viridis*). **Encadrement : 75 %** (avec Jean-Marc Pons : 25 %)

Master 1

Aymeric Plazanet (Master 1 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2022). Les estimations des variations intra et interspécifiques du microbiote intestinal des oiseaux sont elles robustes ? **Encadrement : 100 %**

Henri Truchassout (Master 1 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2021). Relations phylogénétiques des Tringinae (Scolopacidae, Charadriiformes, Aves) et inférence du meilleur marqueur pour la reconstruction phylogénétique. **Encadrement : 100 %**

Nicolas da Rocha (Master 1 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2018). -Etude phylogéographique de bulbuls africains. **Encadrement : 100 %**

Lucas Chapuis (Master 1 « Sciences De l'Univers, Environnement, Ecologie », Sorbonne Universités 2018). Modélisation de la niche écologique de *Eremopterix hova*. **Encadrement : 100 %**

Marion Poupé (Master 1, « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2016). Étude de l'impact de traits d'histoire de vie et de paramètres environnementaux sur les taux d'évolution moléculaire des Passériformes. **Encadrement : 100 %**

Violène Storme (Master 1 « Sciences de la Terre et de l'Environnement-Environnement-Terre-Evolution-Climats », Université de Bourgogne, Dijon, 2016). Caractérisation du type de zone hybride entre deux taxons de pic verts à travers la modélisation de niche écologique. **Encadrement : 100 %**

Emeline Carré (Master 1 « Sciences De l'Univers, Environnement, Ecologie », Sorbonne Universités, 2014). Etude de la corrélation entre la dynamique de diversification et les caractéristiques biométriques chez des Picidae. **Encadrement : 100 %**

Delphine Lemoine (Master 1 « Évolution, Patrimoine Naturel et Sociétés », Muséum National d'Histoire Naturelle, 2014). Systématique et phylogéographie d'un genre de fauvettes (Acrocephalidae, *Nesillas*) endémique de Madagascar et de l'archipel des Comores à travers une approche par ADN mitochondrial. **Encadrement : 100 %**. **Publication avec l'étudiante: 1**

Licence 3

Inès Matrougui (L3, Paris-Saclay, Magistère de Biologie). Estimation de la différenciation entre deux populations de papillons *Zygaena corsica*

Aymeric Plazanet (Licence 3 « Sciences technologie et Santé », Sorbonne Université, Novembre-Décembre 2019). Etude de la répartition et de la diversité génétique mitochondriale de trois lignées de chouettes hulottes (*Strix aluco*) dans le paléarctique ouest. **Encadrement : 100 %**.

Violène Storme (Licence 3, Université de Bourgogne, Dijon, Stage Volontaire Juillet-Août 2015). Informatisations des spécimens de Falconidae, Dicruridae et Malaconotidae du MNHN. Séquençage de génomes mitochondriaux complets de Falconidae. **Encadrement : 100 %**.

Steven Chen (Systematic Student Internship, California Academy of Sciences, San Francisco, Juillet 2010). Phylogeny and biogéography of Forest-falcons (Falconidae: *Micrastur*). **Encadrement : 100 %**. **Publication avec l'étudiant: 1**

Expérience de terrain

2014-en cours. Participations régulières en tant qu'aide-bagueur à divers programmes et opérations (STOC, camps de baguage-suivi de migration, programmes personnels) de baguage menés par le CRBPO

Novembre-Décembre 2016. (trois semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) au Mozambique.

Mars 2016 (trois semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Côte d'Ivoire.

Septembre 2015 (deux semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) au Vietnam.

Février 2015 (quatre semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Afrique du Sud (Eastern Cape/Free State)

Novembre 2014 (quatre semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Afrique du Sud (Eastern Cape)

Mars 2014 (trois semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Guinée.

Octobre 2013 (trois semaines). Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Afrique du Sud (Limpopo)

Juin 2013. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) au Guatemala. Collaboration entre le Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley et le Museo de Historia Natural, Universidad de San Carlos (Guatemala).

Début novembre à mi-novembre 2012. Mission de collecte de spécimens scientifiques en Afrique du Sud (Free State).

Septembre-octobre 2011. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Papouasie Nouvelle-Guinée (Milne Bay Province). Mission organisée par la California Academy of Sciences.

Mi-juin 2011 à mi-juillet 2011. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Indonésie (Nusa Tenggara Barat). Collaboration entre le Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley et le Musée d'Histoire Naturelle de Bogor, Indonésie.

Mi-mai à juin 2011. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) au Guatemala. Collaboration entre le Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley et le Museo de Historia Natural, Universidad de San Carlos (Guatemala).

Novembre 2009. Mission de collecte de spécimens scientifiques au Mozambique (Cabo Delgado Province). Mission d'inventaire (« La planète redécouverte ») co-organisée par Pro Natura et le Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Septembre 2009. Mission de collecte de spécimens scientifiques en Afrique du Sud (Free State, North West Province, Limpopo Province, Kwazulu Natal).

Avril 2009. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux et mammifères) au Guatemala. Collaboration entre le Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley et le Museo de Historia Natural, Universidad de San Carlos (Guatemala).

Septembre 2008. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux et mammifères) en Afrique du Sud (Western Cape, Northern Cape).

Juin 2008: Mission de collecte de tissus sanguins d'oiseaux au Cambodge et Vietnam. Projet financé par le Plan Pluriformation « Etat et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile » et par la « Société des Amis du Muséum » du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Novembre 2007. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux et mammifères) au Cameroun. Project financé par le Plan Pluriformation « Etat et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile » du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Juin 2007. Mission de collecte de spécimens scientifiques (oiseaux) en Afrique du Sud (Western Cape, Eastern Cape, Free State, Northern Cape).

Janvier 2007: Inventaire de l'avifaune sur le bassin versant de la Nam Khan (Luang Prabang Province, Laos) et collecte de spécimens scientifiques d'oiseaux. Projet financé par « La Maison du Patrimoine » (Luang Prabang Province, Lao PDR) pour un projet de Réserve Naturelle UNESCO.

Novembre 2005: Inventaire de l'avifaune au Cambodge et collecte de tissus sanguins. Projet financé par le Plan Pluriformation « Etat et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile » du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Mai 2004 et Mars 2005: Inventaire de l'avifaune des aires de conservation « Nam Lan » et « PhouDendin » (Phongsaly Province, Lao PDR) et collecte de spécimens scientifiques d'oiseaux. Projet financé par le « Phongsaly Forest Conservation and Rural Development Project ».

Financements obtenus

Porteur

2022 . Action Transversale du Muséum. Les estimations des variations intra et interspécifiques du microbiote intestinal des oiseaux sont elles robustes ?

2021. Action Transversale du Muséum. Viridix : Génomique de la spéciation entre deux espèces proches de pics verts.

2019. Action Transversale du Muséum. Migratorix: Génomique de la spéciation d'un migrateur trans-saharien: le gobe-mouche gris (*Muscicapa striata*).

2018. Action Transversale du Muséum. Evolution of the mitochondrial genome in the Strigiformes (owls).

2018. Labex BCDiv Diversités naturelles et culturelles : origines, évolution, interactions, devenir. (Master 2 en collaboration avec Jean-Marc Pons et Frédéric Jiguet UMR 7204 CESCO - porteur). « Migration et évolution de deux passereaux paléarctiques : apport de la modélisation des niches écologiques en reproduction et en hivernage »

2017. Département Origines et Evolution, MNHN. Capture de séquences et valorisation moléculaire des spécimens types et historiques d'oiseaux

2017. Financement Synthesys: SE-TA F-715. Taxonomie, distribution et limites d'espèces chez les drongos africains (Dicruridae). 2-8 Avril 2017

2017 Action Transversale du Muséum. La spéciation chez les oiseaux : approches génomique et cytogénétique chez le Pic vert (*Picus viridis*)

2016. Financement pour effectuer une mission d’inventaire scientifique au Mozambique. Société des Amis du Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris.

2016. Labex BCDiv Diversités naturelles et culturelles : origines, évolution, interactions, devenir. « Transition faunistique et identification des communautés d’hémoparasites chez les vertébrés homéothermes dans un gradient forêt-savane en Côte d’Ivoire ». Mission de terrain en Côte d’Ivoire

2015. Action Transversale du Muséum Génomique et Collection. Séquençage du génome de *Picus viridis*

2014. Action Transversale du Muséum Génomique et Collection. Etude génomique de l’isolement reproducteur entre deux taxa de Pic Vert *Picus viridis* formant une zone de contact secondaire

2014. Action Transversale du Muséum Emergence. Mission de terrain en Afrique du Sud.

2013. Action Transversale du Muséum ATM - Taxonomie moléculaire : DNA Barcode et gestion durable des collections. Séquençage de spécimens de collections pour les Dicruridae du MNHN.

2013. Action Transversale du Muséum Biodiversité actuelle et fossile - Crises, stress, restaurations et panchronismes: le message systématique. Séquençage des génomes mitochondriaux complets pour 60 espèces de Picidae.

2011. British Ornithologist’s Union Small Ornithological Research Grant. Phylogéographie du Busard Maure (*Circus maurus*).

2009 Financement post-doctoral. Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology-DST-NRF Centre of Excellence. Department of Zoology, University of Cape Town, South Africa (Janvier 2009-Décembre 2009).

2008. Financement pour effectuer une mission d’inventaire scientifique au Cambodge et Vietnam. Société des Amis du Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris.

2008. Fond de recherche du Museum of Vertebrate Zoology (UC Berkeley). Phylogéographie de *Lanius collaris*.

2007. Financement post-doctoral Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology-DST-NRF Centre of Excellence. Department of Zoology, University of Cape Town, South Africa (Janvier 2007-Décembre 2008).

2007. Financement Synthesys: Pattern of genetic and morphological endemism in South-East Asia. The bulbuls of the genus *Alophoixus* (*A. pallidus* and *A. flaveolus*) as a case study. Étude et séquençage des spécimens conservés au NRM (Stockholm, Sweden). 4 Février-24 Mars 2007.

2005. Financement Synthesys: Phylogeography of the White-browed Piculet (*Sasia ochracea*) and Speckled Piculet (*Picumnus innominatus*). Étude et séquençage des spécimens conservés au NRM (Stockholm, Sweden). 12 Septembre-12 Octobre 2005.

2005. Marcia Brady Tucker Travel Award (123^{ème} State meeting of the American Ornithologists' Union).

2004. Financement pour effectuer une mission d'inventaire scientifique dans la Province de Phongsaly (Laos PDR). Société des Amis du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

2002. Allocation de recherche pour le DEA (Ministère de la Recherche et de l'Éducation Nationale). DEA Systématique Animale et Végétale (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2002-2003).

Membre du Consortium

Fondation François Sommer (Porteur du projet : Guillaume Achaz); Participation personnelle : membre du consortium, responsable de la composante acquisition des données génomiques). « Estimer les statuts de conservation par une approche quantitative ». Montant : 100 000 Euros.

Plans d'action Européens

COST Association COST Action 2017. "Management Committee member" du projet "European Raptor Biomonitoring Facility CA16224".

Expertise faunistique

Inventaires de l'avifaune en Amérique Centrale (Guatemala), Asie (Cambodge, Laos, Vietnam, Indonésie), Australasie (Papouasie Nouvelle-Guinée) et Afrique (Afrique du Sud, Cameroun, Côte d'Ivoire, Guinée, Mozambique).

Identification d'espèces pour les douanes (Roissy-CDG)

Évaluation de manuscrits pour des journaux à comité de relecture

Evaluateur: *Acta Zoologica Sinica, Alauda, Biological Journal of the Linnean Society, Biology Letters, BMC Evolutionary Biology, Conservation Genetics, DNA and Cell Biology, Ecology and Evolution, Emu, Evolution, Gene, Ibis, Journal of Avian Biology, Journal of Biogeography, Journal of Heredity, Journal of Ornithology, Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, Journal of Zoology, Malimbus, Mitochondrial DNA, Molecular Biology and Evolution, Molecular Ecology, Molecular Phylogenetics and Evolution, Naturae (MNHN), Organisms Diversity and Evolution, Peer J, PLoS ONE, Proceedings of the Royal Society B, Ostrich, South African Journal of Science, The Auk, Zoologica Scripta, Zoological Journal of the Linnean Society, Zootaxa*

Evaluateurs d'agences de financements : *National Research Foundation (South Africa), National Science Centre (Poland)*

Éditeur associé: *Ibis* (Avril 2010-Mars 2014)

Rapporteur de thèse de doctorat.

Taiwo Crosby Omotoriogun, 2015, Université d'Oslo, Norvège

Emilie Sidonie Cros, 2017, National University of Singapore, Singapour.

Emmanuel Nwankwo, 2018. University of Cyprus, Nicosie.

Membre de Comité de thèse

Léa Demay (Université de la Rochelle, 2018-2021). Phylogénie et phylogéographie des pétrels Thèse encadrée par Eric Pante et Vincent Bretagnolle)

Jiajia Dong (Muséum national d'Histoire naturelle, 2014-2017). Systematics and biogeography of the genus *Cardiodactylus* (Orthoptera: Eneopterinae: Lebinthini) in the Southeast Asia. Thèse encadrée par Tony Robillard

Évaluateur pour le Centre National du Livre (demande d'aides aux éditeurs pour la publication d'ouvrage en Français)

PARTIE 2 : ACTIVITÉS DE RECHERCHE

Je m'intéresse à une série de questions fondamentales en biologie de l'évolution liées aux patrons et processus de diversification des oiseaux à différentes échelles spatio-temporelles, allant de la macro-phylogénie à la phylogéographie et la génétique des populations, à l'accumulation des espèces à travers le temps et les biomes, ainsi qu'à l'évolution des caractères éco-éthologiques et des gènes impliqués dans la spéciation et l'adaptation.

Afin de répondre à ces questions, je me focalise principalement sur les avifaunes de l'Eurasie (régions Paléarctique *sensu lato* et Indo-Malaise) et de l'Afrique (incluant Madagascar et les îles de l'Océan Indien) pour lesquelles les affinités faunistiques sont extrêmement fortes (Newton 2003). Au cours de ma thèse de doctorat (2003-2006, Université Pierre et Marie Curie, Directeur de Thèse : Eric Pasquet), je me suis intéressé à la l'origine de l'endémisme des oiseaux forestiers au sein des principaux biomes en me focalisant sur les dates de divergence au sein de plusieurs familles/ordres d'oiseaux. La principale conclusion de la thèse est que la formation des ensembles biogéographiques se concentrent autour de trois dates qui correspondent à des changements climatiques et géologiques majeurs intervenus durant le tertiaire (transition Eocène/Oligocène, transition Oligocène/Miocène, Optimum Climatique du Miocène -15 Ma). Si les dates précises de divergence entre les lignées peuvent être discutées, du fait des incertitudes liées aux méthodes d'estimation des temps de divergences, des points de calibration pour les oiseaux et des différentes horloges moléculaires, la méthodologie employée au cours de la thèse (standardisation des analyses, des points de calibration) permet néanmoins de conclure que, dans un cadre relatif, la formation de l'endémisme au niveau des grandes régions biogéographiques se concentre bien autour de trois dates. Les analyses moléculaires effectuées pendant la thèse ont été possibles grâce à l'utilisation d'échantillons cruciaux collectés lors de plusieurs missions de terrain effectués au Laos. Ces mêmes échantillons m'ont également permis de développer plusieurs projets en parallèle de ma thèse, portant sur la structuration génétique au sein de deux espèces co-distribuées (*Sasia ochracea*, Fuchs et al. 2008 ; *Alophoixus pallidus*, Fuchs et al. 2015).

Après la thèse de doctorat, j'ai effectué un premier post-doctorat (2007-2009), en co-tutelle entre le Percy Fitzpatrick Institute of African Ornithology (Université du Cap, Afrique du Sud) et l'Université de Californie, Berkeley (Etats-Unis) en collaboration avec Timothy M. Crowe (Université du Cap) et Rauri C.K. Bowie (Université de Californie, Berkeley). Les objectifs de mon projet post-doctoral étaient de comprendre les patrons et processus de diversification de plusieurs genres (e.g.

Dendropicos, *Campethera*) ou super-espèces endémiques (*Dicrurus ludwigii sensu lato*, *Dicrurus adsimilis sensu lato*) répartis en Afrique sub-saharienne. Parmi les groupes d'études sélectionnés, plusieurs sont des groupes sur lesquels j'avais déjà travaillé lors de ma thèse, d'autres constituent de nouveaux groupes d'études (par exemple *Lanius collaris sensu lato*, *Phyllastrephus debilis sensu lato*). Ces différents projets ont reposés sur plusieurs missions de terrain que j'ai effectué en Afrique du Sud, au Cameroun et au Mozambique.

J'ai ensuite effectué un deuxième post-doctorat (2009-juin 2012) à la California Academy of Sciences, San Francisco (Etats-Unis) en collaboration avec John P. Dumbacher et David P. Mindell. Ce post-doctorat comportait trois projets distincts : a) comprendre la dynamique de diversification des Falconidae à travers la reconstruction d'une phylogénie exhaustive au niveau spécifique, b) établir un génome de référence pour une espèce iconique (*Strix occidentalis*) avec un statut de conservation défavorable, c) déterminer la charge virale des oiseaux de Papouasie-Nouvelle-Guinée avec l'aide des méthodes de séquençage de seconde génération. Au cours de ce post-doctorat, j'ai encadré un étudiant de Licence (Steven Chen) sur la phylogénie du genre *Micrastur* (Référence CV 22).

J'ai été candidat en juin 2012 pour le poste de maître de conférences que j'occupe actuellement ; ma prise de fonction a eu lieu le 1^{er} janvier 2013. Dans ce laps de temps, j'ai effectué une mission de terrain en Afrique du Sud. Une fois ma prise de fonction effectuée, j'ai pu entamer différents projets de recherche, souvent en lien avec les collections, en me focalisant davantage sur l'évolution de l'avifaune du Paléarctique, tout en continuant des projets sur les avifaunes indo-malaises et africaines. Les opportunités d'encadrement d'étudiants de Licence, Master ou Thèse ont logiquement augmenté dès mon recrutement. Depuis ma prise de fonction j'ai donc encadré ou co-encadré : 3 doctorants, 5 étudiants de Master 2, 8 étudiants de Master 1 et 4 étudiants de Licence dans le cadre de leur cursus, ainsi qu'une étudiante de niveau L3, lors d'un stage d'été.

Dans la présente Habilitation à Diriger des Recherches, je présenterai une partie des résultats portant sur ces différents aspects : la macrophylogénie et la dynamique de diversification des principaux groupes, les patrons et processus de diversification dans les régions paléarctique, indo-malaise, africaine et malgache ainsi que mes travaux en génomique. Je présenterai ensuite brièvement les projets que je souhaite développer dans les prochaines années avant de détailler mon implication dans les autres activités du Muséum national d'Histoire naturelle.

1. Travaux de recherche précédents et actuels

a) Phylogénie et dynamique de diversification des taxons au rang famille

L'extinction ou la spéciation est le devenir de toute espèce. La compréhension de la dynamique de diversification des lignées, et le lien potentiel avec des caractères éco-éthologiques ou climatiques/géologiques, reste une des questions centrales en biologie de l'évolution. Différentes dynamiques de diversification (constante, diversification initiale rapide puis ralentissement ou diversification initiale constante puis accélération) sont révélées par des signatures phylogénétiques différentes (e.g. Figure 1). La formalisation des aspects théoriques permettant de modéliser le processus de diversification et de tester l'adéquation de ces différents modèles à une phylogénie donnée reste un domaine de recherche très actif, y compris en utilisant des phylogénies théoriques pour lesquelles les topologies et longueurs de branches sont connues avec certitude. Un des prérequis pour estimer les taux de diversification d'une lignée est l'obtention d'une phylogénie (ou une distribution de phylogénies) comportant un échantillonnage taxonomique suffisant et non biaisé au sein du groupe d'intérêt ainsi qu'une estimation robuste des relations de parenté (topologie) et des longueurs de branches associées. Les deux derniers aspects méthodologiques ont bénéficié d'avancées majeures dans les 25 dernières années avec le développement des méthodes de séquençage (de la phylogénie reconstruite à partir d'un seul locus, souvent mitochondrial, vers des jeux de données multi-loci (3 à 25 loci nucléaires) puis vers des génomes 'complets'), de méthodes bayésiennes de reconstruction phylogénétique, des algorithmes d'exploration de l'espace des arbres, des modèles de substitution nucléotidique et des modèles d'horloge moléculaire (stricte, et différents modèles d'horloges moléculaires relâchées).

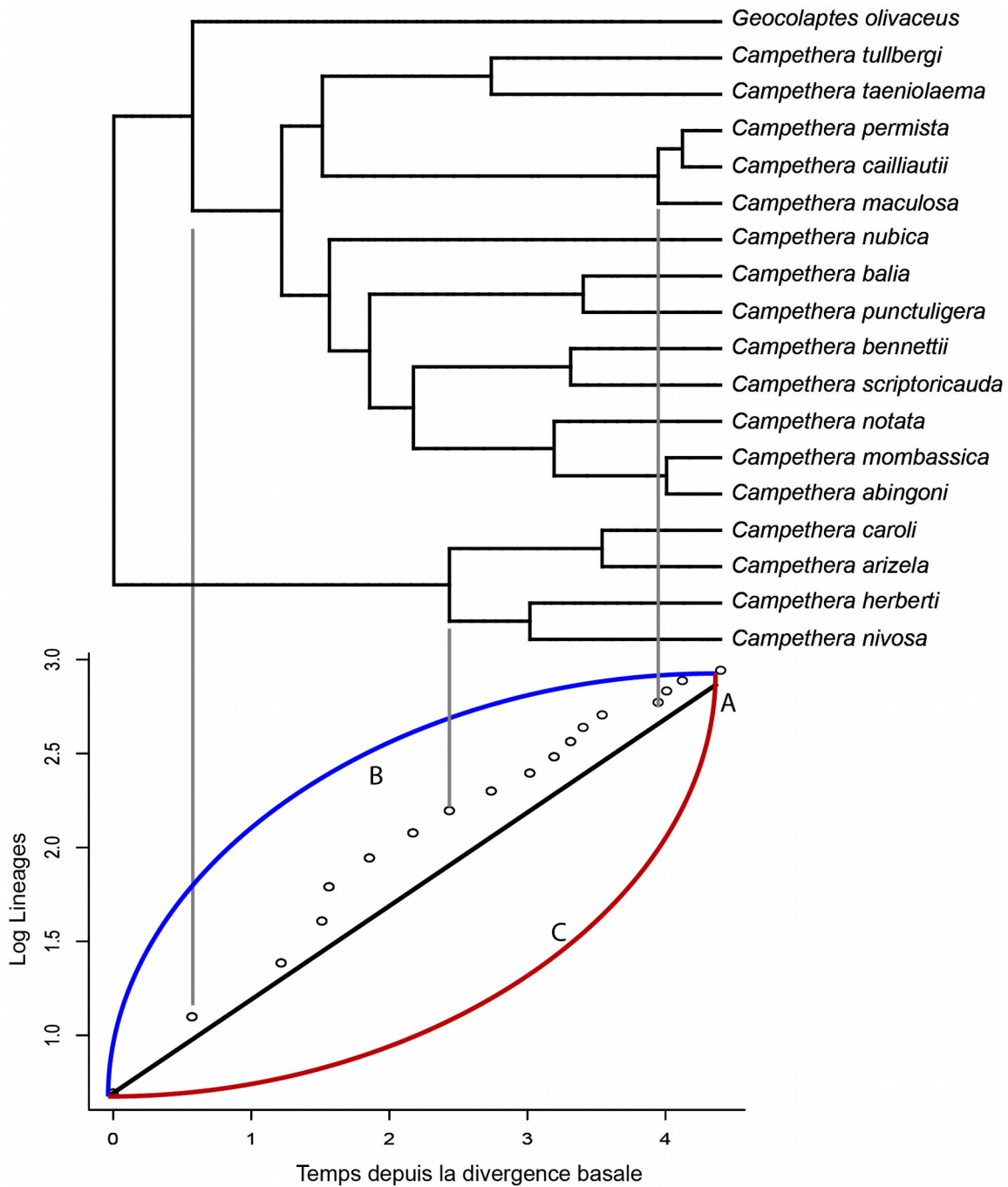


Figure 1 : Relations de parenté au sein du genre *Campethera*. L'arbre a été obtenu en calibrant la divergence basale au sein des *Picinae* à 10 unités de temps (les groupes externes au genre *Campethera* ont été supprimé des analyses de taux de diversification (voir Référence CV [45] pour plus de détails). Le graphe représente la distribution des évènements de cladogénèse au cours du temps. Les distributions théoriques pour une diversification constante (ligne noire A), variable avec une diversification rapide au début suivi d'un ralentissement (ligne bleue B), variable avec une diversification lente au début suivi d'une accélération (ligne rouge C) sont schématiquement indiquées.

Toute volonté d'estimer la dynamique de diversification d'un groupe repose également sur un échantillonnage taxinomique représentatif à tous les niveaux supposés de la phylogénie. Le développement des méthodes de séquençage depuis la fin des années 1980 a grandement modifié notre compréhension de la phylogénie des oiseaux. Plusieurs ordres (par exemple Charadriiformes), familles (par exemple Laniidae, Timaliidae) et genres (par exemple *Garrulax*) 'traditionnels' se sont en effet révélés être para- ou polyphylétiques, suggérant que les caractères éco-éthologiques, auparavant utilisés pour estimer les affinités entre les taxons, sont extrêmement labiles, en particulier au sein de l'ordre des Passériformes, qui comprend approximativement 60 % des espèces d'oiseaux.

Une grande partie de mon programme de recherche a pour objectif de reconstruire les relations de parenté des espèces afin non seulement de comprendre la biogéographie et l'évolution des caractères éco-éthologiques des groupes d'intérêt mais aussi de clarifier leur taxonomie. Trente-deux publications ont résulté dans le cadre de cette problématique de recherche.

J'ai notamment proposé des nouvelles hypothèses phylogénétiques et taxonomiques pour plusieurs taxons de haut-rang d'oiseaux : Accipitriformes, Strigidae, Falconidae, Alcedinidae, Picidae, Campephagidae, Dicruridae, Laniidae, Malaconotidae et alliés, Stenostiridae, Pycnonotidae. Le nombre de loci analysés a varié entre 2 ([Références CV : 2, 3, 8]) et 16 ([Références CV : 27]), avec une moyenne de 5,4 loci (les analyses à l'échelle des génomes complets ou les analyses impliquant uniquement les taux de diversification ne sont pas considérées dans le calcul de la moyenne [Références CV : 60, 62, 64]).

Si la monophylie de certains de ces taxons (Falconidae, Picidae) n'a jamais été remise en question, il n'en est pas de même pour la majorité des familles de Passériformes. Par exemple, l'une de ces familles, les Stenostiridae, a été récemment proposée (2006) et contient actuellement quatre genres (*Elminia*, *Culicicapa*, *Chelidorhynx* et *Stenostira*) auparavant classés dans quatre familles distinctes.

Plusieurs des taxons de rang famille (Falconidae [Références CV 22, 25, 31], Picidae [Références CV 5, 6, 12, 14, 20, 27, 34, 36, 45, 47, 58, 62, 66, 67], Dicruridae [Références CV 10, 26, 44, 49, 51], Malaconotidae [Références CV 1, 2, 4, 24]) ont fait l'objet d'une révision taxonomique en profondeur concernant les limites des différentes sous-familles, tribus et genres qui ont le plus souvent abouti à des changements substantiels concernant la taxonomie aux niveaux du genre et la tribu. Ces

différentes analyses phylogénétiques ont abouti à la description d'un nouveau genre (*Nok* Fuchs et al. 2017).

La famille des Picidae constitue probablement l'exemple impliquant le plus grand nombre de changements par rapport aux entités taxonomiques traditionnelles. La classification 'traditionnelle' (e.g. Winkler et Christie 2002) comprenait trois sous-familles, huit tribus et vingt-huit genres (Tableau 1). Les analyses phylogénétiques auxquelles j'ai contribué ([Références CV 5, 6, 12, 14, 20, 27, 34, 36, 45, 47, 58, 62, 66, 67]) ont indiqué qu'une des deux sous-familles polytypiques (Picumninae), cinq des sept tribus polytypiques (Colaptini, Campephilini, Meiglyptes, Campetherini, Picini) et douze des vingt-trois genres polytypiques, ne sont pas monophylétiques. A noter que sur les onze genres polytypiques et monophylétiques, seul *Campephilus* compte plus de cinq espèces. La monophylie d'une autre tribu (Picumnini : *Sasia* et *Picumnus*) est à ce jour encore incertaine.

Tableau 1. Classification des Picidae (Winkler et Christie 2002). Les taxons en gras sont non-monophylétiques. Les taxons suivis d'un astérisque sont monotypiques. La monophylie des Picumnini n'est à ce jour ni clairement démontrée, ni clairement réfutée.

Sous-famille	Tribu	Genres
Jynginae		<i>Jynx</i>
Picumninae	Nesoctini*	<i>Nesoctites</i> *
	Picumnini	<i>Picumnus</i>
		<i>Sasia</i>
Picinae	Melanerpiini	<i>Melanerpes</i>, <i>Sphyrapicus</i>, <i>Xiphidiopicus</i>*
	Colaptini	<i>Veniliornis</i>, <i>Colaptes</i>, <i>Piculus</i>, <i>Celeus</i>
	Campephilini	<i>Dryoscopus</i>, <i>Campephilus</i>
	Meiglyptini	<i>Meiglyptes</i>, <i>Hemicircus</i>, <i>Mulleripicus</i>
	Campetherini	<i>Campethera</i>, <i>Geocolaptes</i>*, <i>Dendropicos</i>, <i>Dendrocopos</i>, <i>Picoides</i>
	Picini	<i>Picus</i>, <i>Dinopium</i>, <i>Chrysocolaptes</i>, <i>Gecinulus</i>, <i>Sapheopipo</i>*, <i>Blythipicus</i>, <i>Reinwardtipicus</i>*

Trois familles (Falconidae, Picidae, Laniidae), pour lesquelles des échantillonnages exhaustifs (ou quasi-exhaustif) au niveau spécifique ont pu être obtenus, ont fait l'objet d'analyses de taux de diversification [Références CV 31, 47, 59, 62]. Pour ces trois familles, deux similitudes émergent : 1)

elles se sont toutes les trois diversifiées pendant le Miocène et 2) elles possèdent toutes les trois des variations de taux de diversification au cours du temps.

Les Picidae ont commencé à se diversifier au début du Miocène (-23 Ma) avec deux clades ayant subi une accélération des taux de diversification : le genre *Picumnus* il y a 5 Ma, inféodé à l'Amérique Centrale et du Sud, et les Picinae il y a 15 Ma ([Référence CV 47]). Il est fort probable que ces deux radiations soient attribuables à des processus différents : des spéciations rapprochées dans le temps liées à la fragmentation des habitats suite aux oscillations climatiques du Plio-Pleistocène (théorie des refuges, Haffer 1969, 1982) pour le genre *Picumnus*, et probablement une radiation adaptative pour les Picinae avec l'évolution des morphotypes variés et la mise en place des différentes tribus ([Référence CV 47]).

Les analyses des taux de diversification pour les Falconidae (Falconiformes) et les Laniidae (Passériformes) [Références CV 31, 59] ont révélé une accélération du taux de diversification pour les genres *Falco* (Figure 2) et *Lanius* il y a 8-10 Ma. Ces deux genres comportent des espèces prédatrices qui chassent les oiseaux, rongeurs et petits insectes dans les milieux ouverts. Cette même période est marquée par l'expansion des savanes dominées par les plantes C4, particulièrement en Afrique (Cerling et al. 1997, Osborne et Beerling 2006, Edwards et al. 2010) et un changement majeur dans les communautés de mammifères, avec notamment la diversification des rongeurs sub-sahariens (Lecompte et al. 2008). Il est donc très vraisemblable que l'accélération des taux de diversification est due à une radiation liée à des changements environnementaux qui ont provoqué la diversification de nouvelles ressources. De manière intéressante, les Laniidae et Falconidae, dont le dernier ancêtre commun remonte probablement à 60 millions d'années (Prum et al. 2015), avaient initialement été inclus dans le même ordre, les Accipitres (Linnaeus 1758), indiquant une certaine similitude morphologique.

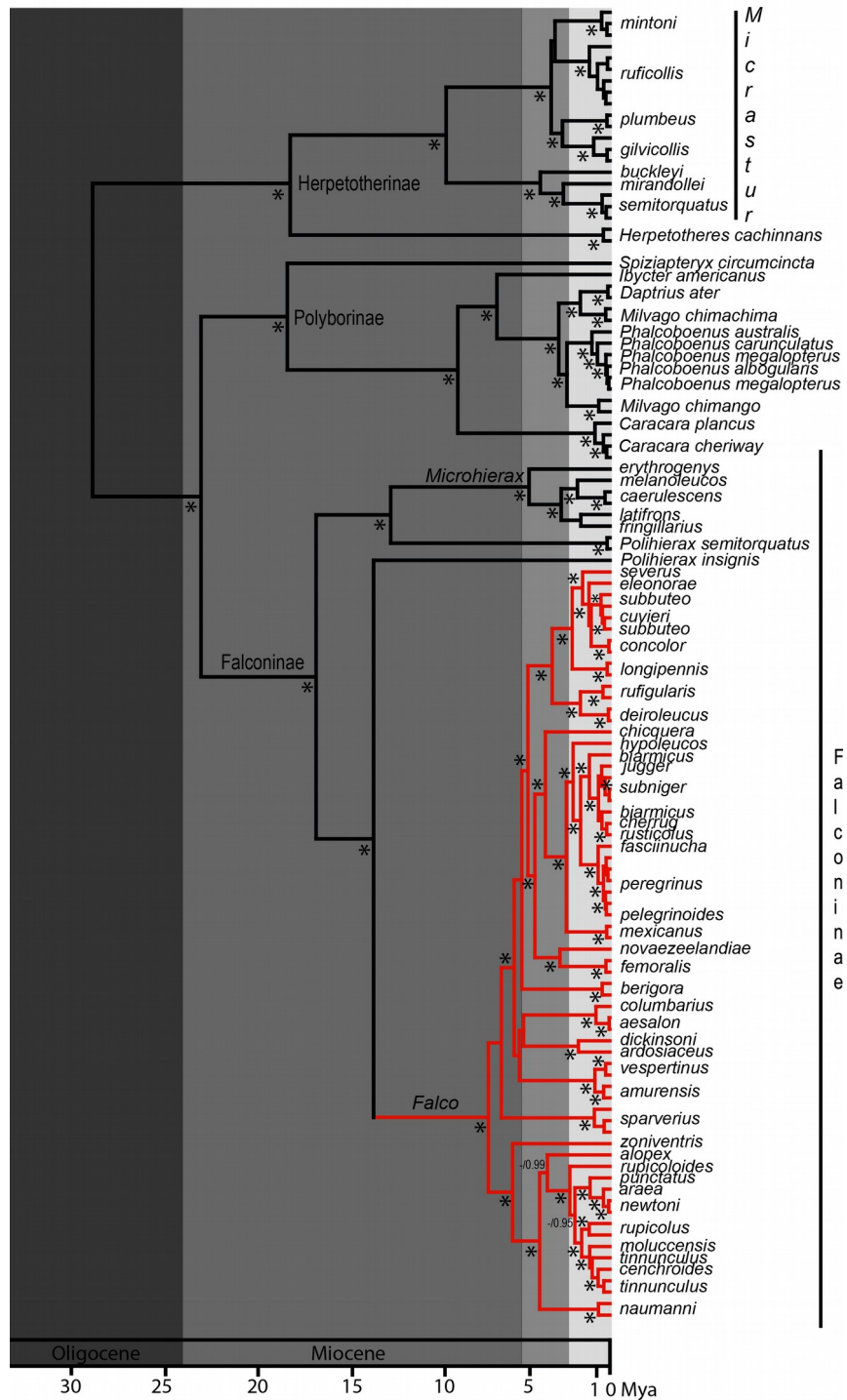


Figure 2. Relations de Parenté au sein des Falconidae. Les branches en rouges indiquent le clade pour lequel une accélération des taux de diversification a été observée (voir Référence CV [31])

J'ai encadré quatre étudiants sur des sujets de recherche liés à ces thématique,

Steven Chen (Licence 3) lors de mon post-doctorat à la California Academy of Sciences. L'objectif du stage était de reconstruire une phylogénie du genre *Micrastur* afin de proposer des hypothèses sur les patrons et processus de diversification pour ce genre. Un article a été publié avec l'étudiant [Référence CV 22]

Emeline Carré (Master 1). L'objectif de ce stage était de tester l'existence d'un lien entre les données biométriques (longueur, largeur et hauteur du bec, longueur de l'aile, longueur du tarse, longueur de la queue) et la dynamique de diversification pour les deux clades de Picinae africains (*Dendropicos* et *Campethera/Geocolaptes*). Pour les deux clades, les caractéristiques biométriques étudiées ne sont pas clairement corrélées avec les taux de diversification.

Henri Truchassout (Master 1). Le stage avait pour objectifs de reconstruire les relations phylogénétiques au sein des Tringinae (Scolopacidae, Charadriiformes, Aves) à partir des génomes mitochondriaux complets déposés dans Genbank (www.ncbi.nlm.nih.gov). Les analyses concaténées ont permis de mettre en évidence une relation phylogénétique surprenante, mais globalement peu soutenues, entre les genres *Xenus* et *Phalaropus*.

Nan Su Mon Aung (Master 2). L'objectif du stage était de comprendre l'origine de la duplication de la région de contrôle chez les Strigiformes. Ce projet reste encore à compléter car des difficultés techniques pour le séquençage des régions de contrôle ont été rencontrées au cours du stage. Le stage a néanmoins permis d'identifier plusieurs erreurs (identification d'espèce, séquences chimériques, insertion de nucléotides non multiples de trois) dans les séquences mitochondriales complètes déposées dans Genbank (www.ncbi.nlm.nih.gov) et de proposer une phylogénie mitochondriale des Strigiformes (Fuchs et Aung, en préparation).

En plus de l'encadrement d'étudiants, j'ai également activement collaboré avec un étudiant (au moment de l'étude) premier auteur de l'article portant sur la phylogénie et la dynamique de diversification des Picidae (**Subir Shakya**, [Référence CV 47]).

b) Phylogéographie, spéciation, structuration génétique et limites d'espèces

Contexte général

La phylogéographie s'intéresse aux rôles respectifs de l'histoire, de la géographie et de l'écologie dans l'évolution de la biodiversité et la répartition des lignées aux échelles taxonomiques intra- et péri-spécifiques (Avice 2000). L'augmentation de fréquence et d'intensité des oscillations climatiques du Plio-Pleistocène (-5.3 Ma à nos jours) a eu un impact important sur la formation de la biodiversité actuelle en provoquant des épisodes répétés de contraction et d'expansion de l'aire de répartition des espèces. Ces contractions/expansions d'aires de répartition ont eu pour conséquences potentielles d'isoler les populations les unes des autres (structuration génétique modulée par des événements de dispersion entre noyaux de populations), entraînant également des variations démographiques, de diversité génétique.

L'étude de la structuration génétique au sein d'une espèce ou d'une super-espèce permet de caractériser les zones où les populations ont pu subsister de manière stable au cours du temps (refuge). La comparaison des patrons phylogéographiques obtenus pour plusieurs espèces d'une même communauté permet de généraliser, ou non, les hypothèses sur les différents refuges (localisation, temporalité) mais également de tester quels traits d'histoire de vie (e.g. taille corporelle, position dans la strate végétale, migrateur/sédentaire, habitat, régime alimentaire) sont les plus prépondérants pour la formation de la structuration génétique. L'intégration des paramètres démographiques, estimés à partir des données génétiques, et de l'importance des flux géniques entre les lignées, permet également de déterminer quels patrons et processus de spéciation/diversification (allopatrie, sympatrie, péripatrie, parapatrie, en anneau) sont impliqués.

Il existe quatre hypothèses principales visant à expliquer les processus de diversification : 1) l'hypothèse des refuges Pléistocène (Haffer 1969, 1997), 2) l'hypothèse des barrières fluviales (Wallace 1852), 3) l'hypothèse des incursions marines (e.g. Lovejoy et al. 2006), et 4) l'hypothèse des gradients écologiques (Endler 1982). Les trois premières hypothèses se déroulent dans un cadre de spéciation principalement allopatrique alors que l'hypothèse du gradient écologique implique des modes de spéciation para- ou péripatrique.

1) La théorie des refuges Pléistocène (Haffer, 1967, 1982, 1997) stipule que les oscillations climatiques du Pléistocène (et par extension les oscillations du Pliocène) ont causé des contractions/expansions des habitats et que les populations ont pu subsister pendant les périodes climatiques les moins favorables dans les refuges d'habitat propices à leur survie et reproduction. Selon cette théorie, les milieux forestiers ont subi, en milieu tropical des contractions d'aire de répartition (et potentiellement de fragmentation) pendant les périodes froides et arides et des expansions des aires de distribution pendant les périodes chaudes et humides. A l'inverse, les milieux ouverts, tels que les savanes, ont subi des contractions d'aire de répartition pendant les périodes chaudes et humides et des expansions pendant les périodes arides et froides. Au cours des périodes de contractions/fragmentation d'aire, les populations peuvent se différencier progressivement par l'effet de l'apparition de nouvelles mutations, de la dérive génétique et des processus de sélection naturelle ou sexuelle. L'intensité et la ou les cibles des sélections naturelle et sexuelle peuvent différer entre les isolats de populations (conditions environnementales différentes, composition des communautés différentes). Au cours des phases d'expansion des habitats, les populations peuvent être à nouveau en contact (zones de contact secondaires). Dans ce cas, les populations peuvent soit 1) échanger des allèles sans contre-sélection, entraînant donc l'homogénéisation des génomes (dé-spéciation), soit 2) ne plus pouvoir échanger des allèles en raison de l'évolution de barrières pré ou post-zygotiques pendant les phases de fragmentation et d'isolement de populations. Cette hypothèse est la plus souvent considérée comme l'hypothèse par défaut en phylogéographie car elle implique des processus relativement simples.

2) L'hypothèse de la barrière fluviale (Wallace 1852) est basée sur l'observation que les fleuves tropicaux, notamment l'Amazone, limitent la distribution de plusieurs taxons et contribuent donc à moduler leur diversification. Dans ce contexte, les cours des fleuves/rivières empêchent les flux de gènes entre populations distribuées de part et d'autre du cours d'eau. Cette hypothèse est souvent évoquée pour expliquer la distribution des taxons en Amérique du Sud (e.g. Wallace 1852, Bates et al. 2004, Pellegrino et al. 2005, Ribas et al. 2012), et en Afrique tropicale (e.g. Voelker et al. 2013, Quérrouil et al., 2003; Telfer et al., 2003; Anthony et al., 2007, Nicolas et al. 2011), où la largeur des cours d'eau aurait pu être à l'origine de spéciation allopatrique ou empêcher la formation de zones de contact secondaire. L'opportunité de spéciation allopatrique semble être liée aux capacités de dispersion des organismes ou de leur position dans la strate végétale (Burney et al. 2009)

3) L'hypothèse des incursions marines au cours du Miocène (-16-21 Ma et -11 Ma Lovejoy et al. 2006) a été proposée pour expliquer les transitions eau salée/eau douce pour certaines lignées de poissons amazoniens. Les données empiriques suggèrent que cette hypothèse n'est mentionnée que pour le système amazonien (Aleixo 2004, Pereira et Wajnta 2008). Cette hypothèse fait appel à un processus de diversification allopatrique.

4) L'hypothèse du gradient écologique (Endler 1982) stipule que les gradients environnementaux peuvent entraîner des divergences adaptatives entre populations parapatriques et aboutir à un isolement reproducteur (Schluter 2009). Dans cette hypothèse, les populations continuent d'échanger des gènes entre elles mais la sélection naturelle agit différemment dans les régions de transition d'habitat (écotone). Dans ce contexte, les combinaisons alléliques non optimales sont progressivement éliminées via le processus de renforcement, aboutissant à terme à l'isolement reproducteur entre populations péri ou parapatriques. Les régions biogéographiques où cette hypothèse est le plus souvent invoquée sont l'Afrique subsaharienne (Smith et al., 1997, 2001, Moodley et Bruford 2007) et l'Australie (Schneider et al. 1999, Moritz et al. 2000).

Dans le contexte actuel de la sixième extinction, les travaux de phylogéographie comparée sont particulièrement importants dans le cadre de la biologie de la conservation car ils permettent non seulement d'identifier les zones d'endémisme aux échelles taxinomiques péri- et subspécifiques (patrons) mais également les régions où les processus évolutifs (e.g. hybridation, diversification) se déroulent.

Vingt-cinq manuscrits publiés (23) ou soumis (2) ont été générés pour cette problématique de recherche.

ii) Méthodologies

Pour tous ces projets de phylogéographie comparée, j'ai essayé autant que possible de garder une méthodologie commune concernant :

- le nombre et l'identité des loci.

Les analyses ont reposé dans la majorité des cas sur 3-5 loci, (minimum 1 locus [Références CV 7, 12, 29, 42, 52, 73], maximum 20 loci [Référence CV 58], moyenne : 4.9 loci), avec *a minima* un locus mitochondrial. A l'exception de deux études où des marqueurs microsatellites ont été analysés

[références CV 53, 69], les loci nucléaires utilisés étaient des introns. Plus récemment, j'ai mené des études incluant des données à l'échelle des génomes : un article basé sur des données de type ddRAD vient d'être soumis (Li et al), et plusieurs projets impliquant des données de type re-séquençage de génome complet (profondeur 6-10X) sont en cours de finalisation (*Picus viridis/sharpei* : Fuchs et al. en progrès, *Muscicapa striata/tyrrhenica*, Baudrin et al. En préparation).

- les méthodes de reconstruction d'arbres/réseaux.

Les analyses phylogéographiques ont reposé dans la très grande majorité des cas sur une combinaison des méthodes phylogénétiques classiques (reconstruction d'arbres phylogénétiques) et de réseaux (relations entre les haplotypes/allèles). Les méthodes phylogénétiques ont été développées pour estimer les relations de parenté entre espèces, impliquant une absence de flux de gènes (pas d'hybridation) et un tri des lignées complètes pour les allèles/haplotypes entre les taxons (pas de rétention du polymorphisme ancestral). Ces deux postulats sont très souvent non respectés dans le cas de complexes d'espèces récents. Dans la mesure où un des objectifs de la plupart des travaux de phylogéographie est également d'estimer le degré des flux de gènes entre populations (et implicitement leur statut taxonomique), une confrontation des résultats obtenus avec les deux types de méthodologie est donc nécessaire. J'ai donc gardé le même flux analytique pour les méthodes de reconstruction phylogénétique (inférences Bayésiennes avec MrBayes, algorithme *Beast – Heled et Drummond 2010- permettant d'incorporer le processus de coalescence de chaque gène dans le processus de reconstruction de l'arbre), y compris de choix du modèle de substitution (Akaike Information Criterion ou Bayesian Information Criterion), et de reconstruction de réseaux d'haplotypes (TCS - Clement et al. 2000, POFAD/SPLITSTREE - Huson et Bryant 2006, Joly et Bruneau 2006), tout en laissant une certaine souplesse sur les développements méthodologiques. Par exemple l'implémentation des méthodes de Monte-Carlo par chaînes de Markov à sauts réversibles dans MrBayes v3.2 (Ronquist et al. 2012) a permis de s'affranchir de l'étape de sélection de modèle de substitution et des critiques associées (e.g. Posada et Buckley 2008 mais voir Abadi et al. 2019), l'algorithme échantillonnant à travers les différentes catégories de modèles de substitution (avec l'option Nst= mixed) et prenant donc en compte l'incertitude liée au choix du modèle de substitution.

- les méthodes d'estimation du nombre de groupes génétiques (cluster)

Les méthodes d'estimation du nombre de groupes génétiques (cluster) ont été utilisées dans les projets où le nombre de loci et leur variabilité étaient suffisants pour estimer de manière pertinente le nombre de groupes. L'algorithme du logiciel utilisé (*Structure* ; Pritchard et al. 2000, Falush et al. 2003) estime la proportion du génotype de chaque individu qui peut être attribuée à un nombre de groupe pré-défini (K). Une valeur de vraisemblance est attribuée à chaque valeur de K pré-définie. Plusieurs méthodes ont été proposées pour estimer la valeur de K 'optimale', c'est à dire le modèle qui ne sous-estime pas ou ne sur-estime pas le nombre de groupes génétiques. La méthode la plus communément utilisée est le delta K d'Evanno (Evanno et al. 2005). Cette méthode n'est pas sans critique (voir Waples et Gaggiotti 2006). En conséquence l'impact du choix du K sur l'étendue de la structuration génétique est estimé en examinant les résultats pour plusieurs valeurs de K autour de la valeur 'optimale'

- les méthodes d'estimation de flux de gènes

Les méthodes d'estimation de flux de gènes ont reposé sur le modèle 'Isolation with Migration'. Ce modèle permet aux populations d'évoluer de manière indépendante tout en autorisant un degré de flux de gènes entre les populations. L'algorithme estime de manière conjointe six paramètres (dans le cas d'une comparaison entre deux populations): les tailles efficaces des populations actuelles et ancestrales, les flux de gènes entre populations et le temps de divergence entre les populations. Des tests de ratio de vraisemblance sont ensuite effectués sur les valeurs de vraisemblance des 24 modèles potentiels (par exemple modèle à six paramètres distincts, modèle à cinq paramètres avec les deux tailles efficaces des deux populations actuelles égales, etc) afin d'exclure les modèles qui sont statistiquement rejetés selon ce critère. Ces méthodes ont été utilisées dans la plupart des publications qui avaient pour objectif de clarifier le statut taxinomique des populations/sous-espèces. Des flux de gènes nuls ou réduits amènent à conclure que les populations/sous-espèces peuvent être considérées comme des espèces (avec comme hypothèse sous-jacente le concept biologique de l'espèce). Les logiciels implémentant cet algorithme ont considérablement évolué depuis le début des années 2000 : MDIV pour d'estimer les flux de gènes entre deux populations avec un locus (souvent mitochondrial) , (Nielsen et Wakeley 2001), IMA pour cette estimation à partir de plusieurs loci (Hey et Nielsen 2004, 2007) puis IMA2 pour analyser simultanément plusieurs populations et plusieurs loci en fournissant

une topologie pour les relations entre des populations prédéfinies (Hey 2010). La dernière version (IMa3 ; Hey et al. 2018) permet d'estimer la topologie entre les populations prédéfinies avec les autres paramètres. Je me suis à ce jour limité à la comparaison entre deux populations (même s'il était possible de comparer simultanément plusieurs populations avec IMa2) afin de garder une capacité de discriminer les différents modèles. En effet, les modèles à plus de deux populations requièrent une quantité d'informations bien plus importante qui n'était pas atteinte avec les jeux de données analysés (un à dix loci en général). Ce modèle reste assez simple car les flux de gènes et les tailles efficaces de populations sont considérés comme constants au cours du temps et sont donc moyennés depuis la divergence entre les deux populations. La majorité des cas ne rentrent pas dans ce modèle théorique, les tailles efficaces de populations peuvent varier au cours du temps et le flux de gènes peut être plus important au début du processus de divergence avant de se réduire. L'adéquation de modèles plus complexes (flux de gènes cessant à un temps t , changements de taille efficace de population au cours du temps, fusion de populations), et probablement plus réalistes, aux données génétiques observées peut être testée avec les méthodes de type 'Approximate Bayesian Computation' (ABC). Dans ce type d'analyses, le nombre et le type de paramètres sont flexibles, laissant à l'utilisateur la souplesse de définir ses propres hypothèses. Cependant, ce type d'analyse doit reposer sur une quantité de données importante permettant de rejeter ou non les différents modèles. Aucun des jeux de données générés dans le cadre de mes travaux n'avait jusque là la puissance nécessaire pour des analyses de type ABC.

- Les méthodes d'estimation des variations démographiques

L'estimation des paramètres démographiques (déclin, expansion ou stabilité de taille efficace de population) est un aspect important dans la reconstruction de l'histoire phylogéographique car elle permet de potentiellement estimer le patron de recolonisation d'une aire géographique à partir d'un refuge. L'estimation des variations démographiques d'une population au cours du temps a pendant longtemps reposé sur le D de Tajima (Tajima 1989) et le F_s de Fu (Fu 1997). Ces deux statistiques descriptives ont initialement été proposées pour tester la neutralité des variations de séquences nucléotidiques. Néanmoins, les analyses de simulations ont montré que ces deux statistiques descriptives sont très sensibles aux fluctuations démographiques : des valeurs significativement inférieures à zéro sont synonymes d'expansion de populations dans le cas de séquences évoluant de manière neutre. Il a pendant longtemps été considéré que l'ADN mitochondrial évoluait de manière

neutre. Dans ce contexte, selon la plupart des auteurs du début des années 2000, des valeurs de D ou F_s , par exemple, statistiquement négatives étaient nécessairement synonymes d'expansion de population. Ces statistiques descriptives peuvent donc fournir une première information sur les paramètres démographiques à partir du moment où des analyses complémentaires sont effectuées pour tester la neutralité des séquences (voir McDonald et Kreitman 1991 pour les séquences codantes, HKA pour les séquences non codantes et multi-loci, Hudson et al. 1987). Néanmoins, l'expérience montre que pour une population prédéfinie, des tendances différentes peuvent être inférées en fonction des loci analysés (mitochondrial *versus* nucléaire). De plus ces méthodes ne permettent pas d'estimer l'ampleur des changements démographiques, ni la période à laquelle le ou les changement(s) démographique(s) au sein de la population ont eu lieu. Dans ce contexte, plusieurs modèles ont été développés vers le milieu des années 2000. Le modèle le plus souvent utilisé dans les études de phylogéographie auxquelles j'ai participé a été le modèle 'Extended Bayesian Skyline Plot' (Heled et Drummond 2009), qui permet de reconstruire l'histoire démographique d'une population au cours du temps, y compris le nombre de changements de taille efficace de population et leur ampleur avec des données multi-loci. Cette méthode repose sur les événements de coalescence pour les différents loci analysés en prenant en compte les différences de taux de mutation et de modalité de transmission entre les loci (Heled et Drummond 2009). D'autres types d'algorithmes (PSMC, Li et Durbin 2011 ; MSMC/MSMC2, Schiffels et Durbin 2014) existent mais reposent sur l'analyse de jeux de données à l'échelle génomique.

- les méthodes d'estimation des temps de divergences (algorithme et points de calibration)

Les analyses d'estimation de temps de divergence ont principalement reposée sur les algorithmes implémentés dans les différentes versions du logiciel Beast publiées au cours des années 2005-2015 (Drummond et al. 2006), en utilisant le modèle d'horloge moléculaire 'stricte', c'est à dire partant du principe que les taux de substitution sont constants au cours du temps, ou 'relâchée' (Drummond et al. 2006), c'est à dire que les taux de substitution peuvent varier au cours du temps et selon les lignées. Plusieurs modèles d'horloge moléculaire relâchée ont été proposés successivement. Le modèle développé par Thorne et Kishino, implémenté dans Multidistribute (Thorne et al. 1998, Thorne et Kishino 2002), part du principe que les taux de substitution sont corrélés entre branches adjacentes avec des changements de taux de mutations autorisés au niveau des nœuds, les changements

aux nœuds étant modélisés par une loi normale. Les développements méthodologiques ultérieurs ont permis de proposer des algorithmes avec des taux d'évolution non corrélés. Ces derniers modèles sont plus réalistes (Drummond et al. 2006) et permettent également de limiter l'impact de l'échantillonnage taxonomique sur l'estimation des temps de divergence. Là aussi, plusieurs distributions existent pour modéliser les changements de taux de substitution aux nœuds : lognormal, exponentiel, etc (Drummond et al. 2006, Ho et Larson 2006). Les analyses sur des jeux de données théoriques indiquent que le modèle le plus robuste est le modèle 'uncorrelated lognormal' (Drummond et al. 2006) ; c'est le modèle d'horloge moléculaire relâchée qui a été utilisé le plus souvent.

Les études phylogéographiques ont pour objectif d'estimer la variation génétique aux échelles péri- et infra-spécifiques en la superposant aux données géographiques. Pour convertir les distances génétiques 'brutes' (nombre de substitutions) en temps, il est nécessaire de calibrer l'arbre en apportant une information supplémentaire, qui peut-être une donnée paléontologique (fossile) ou géographique (âge d'une île volcanique qui a permis la colonisation de l'île par la lignée). Deux points posent problème dans le cadre d'études aux échelles péri- et infra-spécifique. Tout d'abord, les fossiles d'oiseaux sont plutôt rares et dans le cas d'espèces récentes, les fossiles ne peuvent être attribués à une lignée infra-spécifique. Deuxièmement, l'utilisation de l'information liée à l'âge d'une île volcanique pour estimer les temps de divergence au sein d'une espèce peut-être problématique dans la mesure où le raisonnement sera souvent *in fine* circulaire (la date de colonisation est souvent ce que l'on veut estimer). En conséquence, j'ai utilisé dans la majorité des études des taux de substitutions issus de la littérature et provenant d'une donnée indépendante. Ces taux sont :

- les taux de substitutions issus de l'étude de Lerner et al. (2011) sur la diversification des Drepanididae. Les auteurs ont analysé les génomes mitochondriaux complets et plusieurs introns nucléaires et ont calibré leur arbre en utilisant les dates de formations des îles de l'archipel d'Hawaï. Des taux de substitution sont disponibles pour tous les loci mitochondriaux et plusieurs des loci nucléaires que j'ai couramment utilisés (e.g. TGFb2).

- les taux de mutation publiés par Subramanian et al. (2009) dans le cadre de leur étude spatio temporelle (intégration de sub-fossiles) sur les manchots adélie (*Pygoscelis adeliae*). L'avantage de ce taux est qu'il est basé sur les mutations touchant les sites dégénérées de type 4 (c'est à dire que les quatre types de nucléotides sur la même position de codon ne provoquent pas de changement d'acide

aminé ; par exemple TCT, TCA, TCC, TCG codent pour l'acide aminé Sérine chez les vertébrés). Ce taux de substitution est une meilleure approximation du taux de mutation pour les processus infra-spécifiques. Les taux de substitution classiquement utilisés dans les analyses d'estimations de temps de divergence sont le plus souvent obtenus sur des échelles de temps plus longues, à l'échelle inter-spécifique. A ces échelle un part importante de la variabilité a été éliminée soit par la sélection, soit par la dérive génétique. C'est cette différence qui peut aisément expliquer la relation entre taux de substitution et temps pour des échelles de temps courtes (par exemple 0-2 Ma, Ho et Larson 2006).

- les taux de substitution pour les treize gènes mitochondriaux codant pour une protéine et en contrôlant pour la masse moyenne de l'espèce (Nabholz et al. 2015). Les estimations de temps de divergence ont été obtenues en utilisant des données fossiles à l'échelle de la classe des oiseaux.

Les taux de substitution des trois publications sus-citées ont été obtenus sur des jeux de données et postulats indépendants, l'utilisation de ces taux permet donc d'aboutir à des estimations indépendantes des temps de divergence. Ces trois taux ont été utilisés pour estimer la congruence, donc potentiellement la robustesse, entre les différentes estimations quand cela était possible. D'une manière générale, lorsque les trois taux de substitution ont été utilisés dans la même étude, les estimations n'étaient pas toujours congruentes. Les estimations basées sur l'utilisation du taux de substitution corrigée pour la masse aboutissant à des estimations plus anciennes que les estimations basées sur les taux de substitution de Lerner et al. (2011) et Subramanian et al. (2009). Les deux derniers taux de substitutions ont souvent abouti à des estimations extrêmement similaires (e.g. [Références CV 44, 66, 67]).

- les méthodes de délimitation d'espèces

Plusieurs méthodes de délimitation automatique d'espèces ont été proposées au cours de la dernière décennie. Ces modèles ont été majoritairement développés en parallèle du développement du 'Barcode', qui consiste à séquencer un locus (un fragment d'un gène mitochondrial, la cytochrome oxydase 1) pour tous les organismes vivants afin de pouvoir *in fine* assigner un échantillon à une espèce. Ce type de méthode présente l'avantage, en grande partie, de ne pas être sensible à la subjectivité de l'opérateur et permet de détecter des lignées qui représentent potentiellement des espèces biologiques « cryptiques ». Les méthodes implémentées dans bGMYC 1.0 (Reid et Carstens 2012) ou mPTP (Kapli et al. 2017) intègrent le processus de coalescence et estiment une probabilité de

spéciation pour un **individu ou un groupe d'individus** uniquement à partir d'une distribution postérieure de chronogrammes ou d'un phylogramme, le plus souvent obtenus à partir de données mitochondriales.

La méthode implémentée dans le logiciel BPP3.1 (Rannala et Yang 2003, Yang et Rannala 2010, Yang 2015) intègre également le processus de coalescence et permet d'estimer la probabilité de la topologie des relations entre **populations prédéfinies** et la probabilité de spéciation (Yang et Rannala 2014). L'avantage de cette méthode est qu'elle permet de visiter chaque possibilité de nombre d'espèces simultanément (en regroupant ou non les différentes populations pré-définies). Par exemple, une probabilité de spéciation de 1 sur un nœud indique que chaque modèle de délimitation des espèces visité par l'algorithme rjMCMC soutient l'hypothèse que les deux lignées descendant d'un nœud particulier représentent des espèces putatives. L'algorithme requiert de fournir une phylogénie des populations prédéfinies que l'on veut tester, les séquences nucléotidiques pour chaque locus et individu (attribué à une population) et le mode de transmission de chaque locus. Il n'est pas indispensable d'avoir les séquences de tous les loci pour tous les individus. En revanche, il est indispensable d'avoir au moins une séquence par locus par population. Le nombre d'espèces reconnues *in fine* peut-être sensible aux distributions *a priori* des temps de divergence et des tailles de populations. La sensibilité des résultats peut se tester en effectuant plusieurs analyses en faisant varier les distributions *a priori*.

D'une manière générale, BGMYC et mPTP tendent à surestimer le nombre d'espèces alors que BPP semble plus réaliste (voir Luo et al. 2018). Empiriquement, dans le cas de *Dicrurus adsimilis*, les résultats entre les méthodes sont très similaires ([Référence CV 44]). Étonnamment, la situation est inversée dans le cas de *Dendrocopos leucotos/lilfordi* ([Référence CV 67]). D'autres algorithmes, avec des philosophies similaires, ont été développés et implémentés dans BEAST2 (BFD, - Grummer et al. 2014, et BFD* pour les données à l'échelle génomique Leaché et al. 2014), DISSECT – Jones et al. 2014 et STACEY Jones 2017).

- les méthodes de modélisation de distribution

Des analyses de modélisation de distribution d'espèces ont été effectuées dans quelques études ([Références CV 26, 42, 67]), afin de tester des hypothèses précises concernant le nombre et l'étendue potentielle des refuges. Ce type d'analyses repose sur des données d'occurrence des espèces, pour lesquelles les données initiales peuvent être des observations et/ou des spécimens déposés dans des

musées ; ces données d'occurrence doivent être géoréférencées. La plupart des données d'occurrences utilisées proviennent du gbif (via rgbif : Chamberlain et Boettinger 2017, Chamberlin et al. 2020). Plusieurs algorithmes existent ensuite pour créer un modèle de distribution d'espèce à partir de ces données d'occurrence et des variables bioclimatiques associées (e.g. Hijmans et al. 2005). L'algorithme le plus utilisé est Maxent (Phillips et al. 2006, Phillips et Dudík 2008); c'est celui qui a été utilisé dans la plupart de mes manuscrits [Références CV 26, 42, 67]. Le modèle de distribution peut ensuite être projeté sur les couches climatiques passées, disponibles maintenant jusqu'à -3.3 Ma (Pliocène, Dolan et al. 2015) sur la plateforme paleoclim (<http://www.paleoclim.org>; Brown et al. 2018).

iii) *Cas d'études*

Je me suis intéressé au cours de mon cursus à différentes biorégions, que je vais sommairement décrire ci-dessous.

La région afrotropicale

La région afrotropicale est principalement composée de trois types d'habitats (Figure 3) :

- des forêts tropicales humides de basse altitude qui sont distribuées de manière disjointe, avec un bloc guinéen allant du sud de la Guinée-Conakry à l'est du Ghana, et le bloc congolais allant de l'ouest du Nigeria à l'Ouganda à l'est, et du centre du Cameroun/République Centrafricaine au nord au centre de la République Démocratique du Congo au sud (Figure 1b dans Linder et al. 2012).
- des savanes plus ou moins arborées (régions Zambézienne et Soudanienne, Linder et al. 2012) qui forment une ceinture autour des forêts tropicales. Une incursion de ces savanes interrompt la distribution des forêts tropicales de basse altitude au niveau du « Gap » de Dahomey (actuels Bénin et Togo).
- des régions désertiques ou semi-désertiques au niveau de l'Afrique du Sud (e.g. écosystèmes Fynbos, Karoo, Kalahari), de la Namibie, du Botswana et du sud de l'Angola, et de la corne de l'Afrique (Éthiopie, Somalie, Érythrée) (Figure 1b dans Linder et al. 2012).

Des milieux plus restreints, tels que les forêts côtières se trouvent en Afrique du sud et de l'est, le long de l'Océan Indien. Un autre type de milieu distinct correspond aux forêts de montagnes, que l'on trouve principalement en Afrique de l'est (Plateau éthiopien, Arc Tanzanien, Rift Malawi, Rift Ouganda) et du sud, où les forêts de type « montagne » sont distribuées au niveau de la mer.

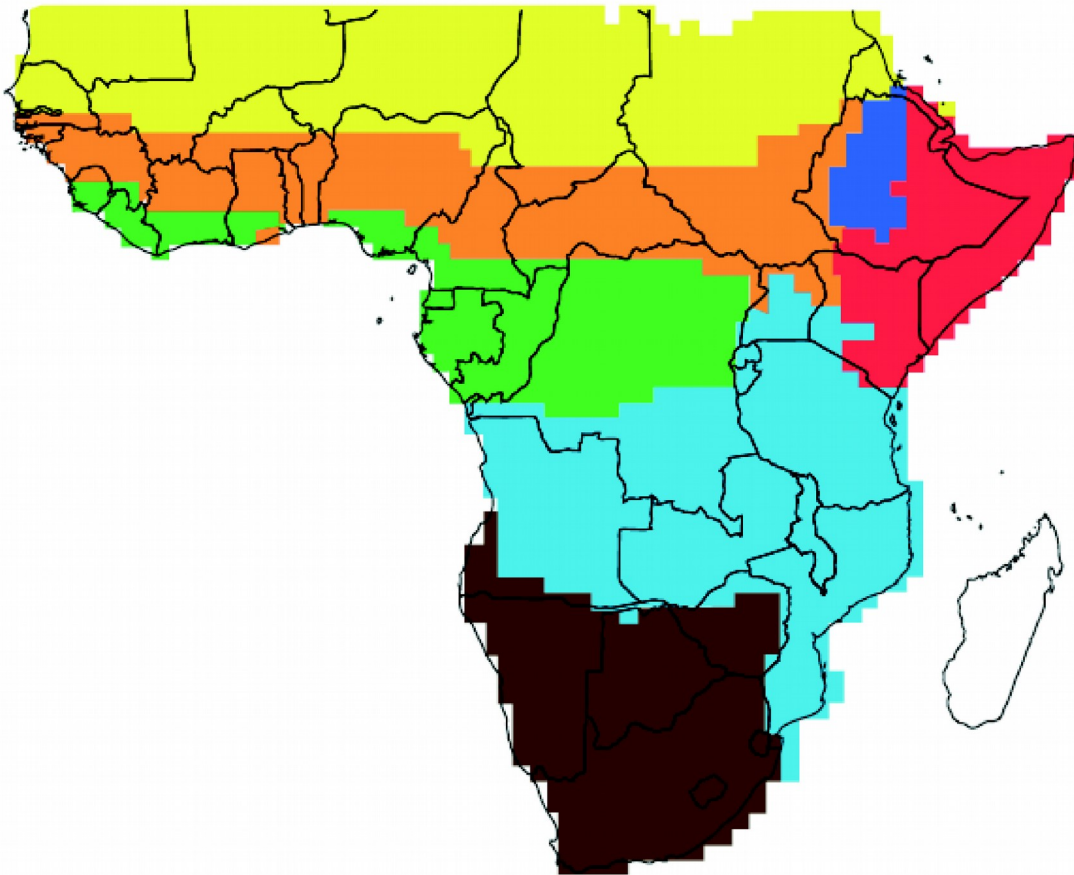


Figure 3. Distribution des principales régions biogéographiques pour les oiseaux (modifiée d'après Linder et al. 2012). Les milieux forestiers correspondent aux biorégions en vert (bloc guinéen à l'ouest et bloc congolais à l'est). Le 'Gap de Dahomey' correspond à la région de savane, au niveau du Bénin et du Togo, qui délimite les blocs forestiers guinéen et congolais. Les milieux de type savane, plus ou moins arborés, correspondent aux biorégions en orange (zone soudanienne) et bleu clair (zone zambézienne). Les milieux ouverts (prairies et zones semi-arides) correspondent aux biorégions en noir (Afrique australe), rouge (zone somalienne) et bleu foncé (zone éthiopienne).

Les oscillations climatiques du Plio-Pleistocène ont provoqué de multiples événements de contractions et expansions des forêts humides de basse altitude. Au cours des périodes glaciaires, les populations ont pu persister dans des zones refuges où l'habitat a été stable au cours du temps. Endler (1982) a proposé trois régions refuges dans les blocs forestiers de basse altitude, un refuge dans le bloc guinéen et deux refuges dans le bloc congolais (sud Cameroun-Guinée-Equatoriale-Gabon, est de la République Démocratique du Congo). Au cours des périodes chaudes et humides, les forêts de basse altitude ont connu des périodes de ré-expansion qui ont pu provoquer des zones de contact secondaire. Mayr et Hara (1986) ont examiné les répartitions des espèces inféodées à ces milieux et ont montré que ces zones de contact secondaires étaient situées entre les refuges supposés. Une part importante de ces zones de contact a été localisée entre les fleuves Niger et Cross. Différentes prédictions générales peuvent être faites suite à la localisation de ces refuges : 1) les zones refuges vont abriter une diversité génétique plus importante que les régions moins stables au cours du temps ; 2) des signaux d'expansion démographiques peuvent être détectés dans les populations présentes dans les régions moins stables ; 3) les estimations des divergences entre ensembles vont correspondre à des périodes de glaciation. De manière plus spécifique au système forestier afrotropical, nous pouvons également penser que la diversité génétique des populations, sous-espèces, espèces sera plus importante dans le bloc congolais que dans le bloc guinéen, du fait combiné d'une surface totale plus importante et de la présence de plusieurs refuges au sein du bloc congolais. L'étude de la différenciation entre populations, espèces ou super-espèces distribuées de part et d'autre du 'Gap' de Dahomey a fait l'objet d'un nombre conséquent de travaux, que ce soit sur les mammifères (e.g. chimpanzés Bjork et al. 2011, Gonder et al. 2006, 2011, rongeurs Nicolas et al. 2008, 2011, chauve-souris, Nesi et al. 2013), les amphibiens et squamates (Leaché and Fujita 2010, Leaché et al. 2014, 2020) et les oiseaux (e.g. *Stiphornis*, Beresford and Cracraft 1999; Schmidt et al. 2008, *Hylia*, Marks 2010, *Bleda* : Huntley et al. 2016, *Criniger* : Huntley et al. 2018 ; Huntley et al. 2019). La grande majorité de ces études a confirmé que le 'gap de Dahomey' est une zone de transition entre les lignées des blocs guinéen et congolais. A l'inverse, le degré de structuration génétique, à l'échelle du continent, des organismes adaptés aux milieux plus arides (savanes à milieux arides) est moins souvent étudié. La majorité des travaux se sont focalisées sur les mammifères (Brown et al. 2007, Flagstad et al. 2001, Lorenzen et al. 2006, 2008, Moodley et Bruford 2007, Muwanika et al. 2003, Petzold et Hassanin 2020, Rohland et al. 2005). Dans ces cas, deux lignées principales sont généralement retrouvées, avec une zone de contact/transition entre les lignées

sahéliennes et est/sud située au nord-ouest de la Tanzanie/Kenya. Une autre zone de transition a été mise en évidence un peu plus au sud, dans le sud de la Tanzanie pour l'impala (Lorenzen et al. 2006). Cependant, malgré cette forte concordance géographique, les temps de divergence entre ces lignées nord et est/sud sont très variables (0.5 Ma, Flagstad et al. 2001 ; 0.45-1.62 Ma, Brown et al. 2007, 1.3 à 1.5 Ma, Rohland et al. 2005 ; 4.8 Ma, Moodley et Bruford 2007), ce qui suggère que ce patron n'est pas le résultat d'un seul événement de vicariance. La structuration génétique au sein des espèces de vertébrés adaptés aux milieux arides a fait l'objet d'un nombre plus conséquent de travaux au sein de chacun des sous-ensembles géographiques (Afrique australe : da Silva and Tolley 2017, Oatley et al. 2012, Ribeiro et al. 2011, Sithaldeen et al. 2015; Zone sahélo-sudaniennne: Brouat et al. 2008, Mikula et al. 2020, Nicolas et al. 2009).

Au total, dix de mes publications se sont focalisées sur la région afrotropicale ([Références CV 21, 23, 28, 29, 36, 44, 49, 51, 66, Mandiwana-Neudani et al. soumis]). Le nombre de loci analysés a varié entre 1 ([Référence CV : 29]) et 5 ([Références CV : 44, 49]), avec une moyenne de 3,4 loci.

Mes projets se sont focalisés sur des taxons que l'on retrouve dans différents milieux : forestiers humides ([Références CV 36, 44, 49, 51]), forêts côtières ([Références CV 21, Mandiwana-Neudani et al. soumis]), forêts de montagne ([Références CV 44, 51, 66]), au niveau des écotones forêts-savanes arborées ([Références CV 49]) et des milieux arides et semi-arides ([Références CV 23, 28, 29, Bowie et al. en préparation]).

Les travaux effectués sur les taxons inféodés **aux milieux forestiers** confirment la présence d'une forte structuration génétique entre les populations et taxons distribués dans les blocs forestiers guinéen et congolais. En revanche, et de manière inédite, ces études ont pu montrer que c'est **la région du delta du Niger (fleuves Niger/Bénoué), et non le 'Gap de Dahomey', qui constitue la zone de transition principale entre les lignées ouest et est** (Figure 4). Les populations distribuées à l'est du Gap de Dahomey et à l'ouest des fleuves Bénoué/Niger sont plus apparentées aux populations distribuées à l'ouest du Gap de Dahomey que des populations situées à l'est des fleuves Bénoué/Niger. Les estimations des dates de divergence indiquent que la barrière biogéographique du delta du Fleuve Niger s'est formée il y a 0.6 Ma (*C. caroli* 95% HPD : 0.4-0.9), 1.2 Ma (*C. nivosa*, 95% HPD : 0.8-1.6) ou 1.5 Ma (*D. sharpei/D. occidentalis* 95% HPD : 0.6-2.7). L'étendue des densités postérieures ne permet cependant pas d'exclure que ces divergences ne puissent pas être issues d'un seul événement de

vicariance. Les dates de divergences entre populations distribuées de part et d'autre du Gap de Dahomey se concentrent autour de 0.5-0.6 Ma (*D. atripennis* : 0.6 Ma, *C. nivosa* : 0.5 Ma). Ces valeurs sont plus récentes que pour d'autres taxons forestiers syntopiques tels que les genres *Bleda* et *Criniger*, pour lesquels les estimations sont autour de 1-2 Ma (Huntley et al. 2016, Huntley et al. 2018).

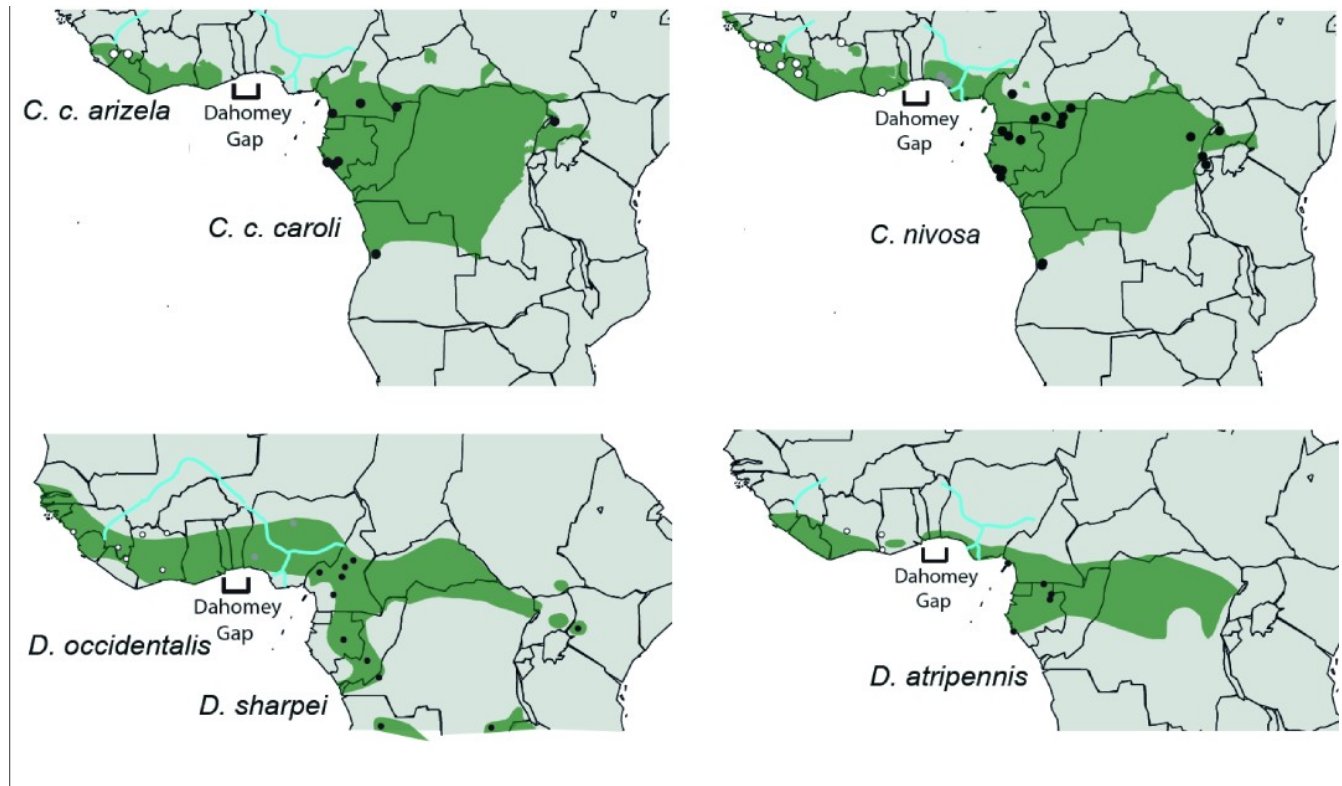


Figure 4. Distribution des principales lignées phylogéographiques rencontrées au sein de *C. caroli*, *C. nivosa*, *D. occidentalis*/*D. harpei* et *D. atripennis*. Les points indiquent les localités échantillonnées dans les différentes études moléculaires. L'appartenance des individus à un clade particulier est indiquée par les couleurs (blanc, gris, noir). Les analyses suggèrent que la barrière biogéographique correspondant au réseau des fleuves Niger/Bénoué est plus ancienne que l'incursion de savane entre les blocs forestiers guinéen et congolais ('Dahomey Gap'). En conséquence, les populations situées entre le Dahomey gap et les fleuves Niger/Bénoué sont plus étroitement apparentées aux populations distribuées à l'ouest du 'Gap de Dahomey' qu'aux autres populations du bloc forestier congolais.

L'étude effectuée sur *Dendropicos griseocephalus*, inféodée **aux forêts de montagne**, indique une forte structuration géographique, avec chacune des trois sous-espèces formant un clade. La sous-espèce nominale, endémique à l'Afrique australe est la première à diverger (0.5-0.7 Ma), la sous-espèce

ruwenzori (Afrique Centrale de la Zambie à l'Angola et l'Ouganda) étant étroitement apparentée à la sous-espèce *kilimensis* (Tanzanie). Les distributions géographiques de ces lignées génétiques sont extrêmement similaires à celles observées pour *Dicrurus ludwigii* (Figure 5). En revanche, les estimations des temps de divergences (0.5-0.7 Ma pour *D. griseocephalus* versus 0.9-1.6 Ma pour *D. ludwigii*) et l'ordre des événements de divergence diffèrent entre les deux modèles ([Sud,[Central, Est]] pour *D. griseocephalus* versus [Est,[Sud,Central]] pour *D. ludwigii*).

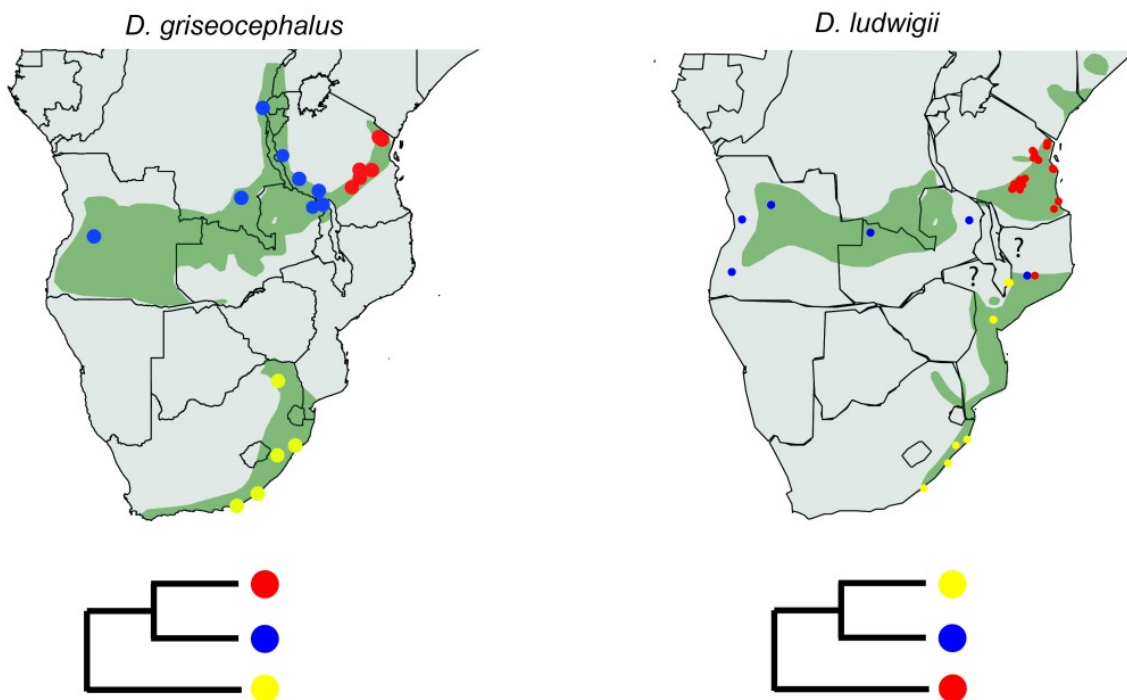


Figure 5: Distribution des principales lignées phylogéographiques rencontrées au sein de *D. griseocephalus* et *D. ludwigii*, correspondant à des espèces distribuées dans des milieux de type 'forêt de montagne' dans cette région de l'Afrique. Si les patrons de distribution de chacune de ces lignées sont globalement similaires, l'ordre relatif des événements de cladogénèse ainsi que les dates de divergence sont différents.

Les travaux effectués sur les taxons distribués dans les milieux de **type savane et semi-aride** ont mis en évidence pour l'espèce *Lanius collaris* un patron de diversification différent de celui rencontré chez les mammifères concernant la localisation de la zone de transition entre les lignées nord et sud/est (Figure 6). En effet, contrairement aux mammifères, où la zone de transition se situe au nord-ouest de la Tanzanie/Kenya, la zone de transition pour *L. collaris* se situe au sud de la Tanzanie, avec une lignée nord distribuée du sud de la Tanzanie au Sénégal, et une lignée sud distribuée du Botswana/

Zambie jusqu'en Afrique du Sud, avec des populations isolées en Tanzanie et au nord du Malawi (sous espèce *marwitzi*). De plus, l'espèce *L. collaris*, telle que délimitée le plus communément n'a pas été retrouvée comme monophylétique; les sous-espèces *collaris*, *subcoronatus* et *marwitzi* étant plus apparentées à l'espèce *L. souzae*, espèce spécialiste du Miombo, qu'aux autres sous-espèces *capelli*, *humeralis* et *smithi*. Le patron mise en évidence pour la super-espèce *Dicrurus adsimilis* (Figure 6) est encore plus complexe. Pour certains auteurs, les formes continentales de cette super-espèce constituent deux espèces : 1) *D. modestus* que l'on retrouve principalement dans les forêts et forêts galerie avec les sous-espèces *atactus* (bloc forestier guinéen et forêts à l'est du Gap de Dahomey jusqu'au delta du fleuve Niger), *coracinus* (est du fleuve Niger et bloc forestier congolais) et *modestus* (Principe dans le golfe de Guinée) et 2) une espèce (*D. adsimilis*) inféodées aux savanes et milieux arides avec les sous-espèces *adsimilis* (est et sud de l'Afrique du Sud à l'ouest du Swaziland), *divaricatus* (Sénégal au nord de la Somalie), *jubaensis* (sud Somalie et sud de l'Ethiopie), *fugax* (Uganda/Kenya jusqu'au nord de l'Afrique du Sud et Swaziland) et *apivorus* (sud est du Gabon et du Congo jusqu'au nord de l'Afrique du Sud). Les analyses phylogéographiques ont révélé un patron phylogéographique extrêmement complexe où *D. adsimilis* sensu lato est monophylétique car les taxons de l'Océan Indien (*aldabranus*, *forficatus*, *fuscipennis*, *waldeni*) y sont inclus alors que les espèces *D. modestus* et *D. adsimilis* sensu stricto, telles que définies plus haut, ne sont pas monophylétiques. D'un point de vue biogéographique, les taxons correspondant aux zones est et sud de l'Afrique forment un clade, inclus dans un ensemble formé par les lignées forestières et des savanes nord. De manière assez surprenante, une forte divergence au sein de la sous-espèce *divaricatus* (inféodée aux savanes nord) a également été mise en évidence, avec les populations distribuées à l'ouest du lac Tchad apparentées à la sous-espèce *atactus* (bloc forestier guinéen jusqu'au fleuve Niger). Les populations distribuées à l'est du lac Tchad n'ont pas de proches parents clairement identifiés. Nous attribuons ce patron à un phénomène ancien d'hybridation entre *D. a. atactus* et *D. a. divaricatus* et de capture de l'ADN mitochondrial de la lignée *D. a. atactus* par *D. a. divaricatus*. Cette hypothèse est favorisée par rapport à l'hypothèse d'une structuration phylogéographique artificielle sans qu'il y ait interruption de flux géniques (Irwin 2002) car 1) l'ouest du Tchad est une zone de transition pour plusieurs taxons (e.g. *Lybius dubius*/*L. rolleti*, *Poicephalus senegalus*/*P. meyeri*, *Crinifer piscator*/*C. zonurus*, *Laniarius barbarus*/*L. erythogaster*) et plusieurs auteurs ont suggéré que l'écotone forêt-savane des forêts en Afrique de l'Ouest constitue une zone importante de formation de la biodiversité (Smith et al. 1997, 2001, 2011). Les analyses ont donc

révélé que les **deux espèces nominales** (*L. collaris* et *D. adsimilis*) ne sont **pas monophylétiques** (*Lanius collaris sensu lato* inclut *Lanius souzae*, *Dicrurus adsimilis sensu lato* inclut les espèces endémiques de l’Océan Indien), **se sont diversifiées globalement à la même période** (-1.6-3 Ma) (Figure 6) et **possèdent des populations fortement isolées de leurs plus proches populations apparentées**. Pour ce dernier patron, *L. c. marwitzii* est géographiquement isolée de *L. c. collaris/subcoronatus* par les populations de *L. c. capelli*, *D. a jubaensis* est distribué de manière discontinu dans le sud-est de la République Démocratique du Congo et le sud de l’Éthiopie et en Somalie avec les populations de *D. a. fugax* distribuées entre elles.

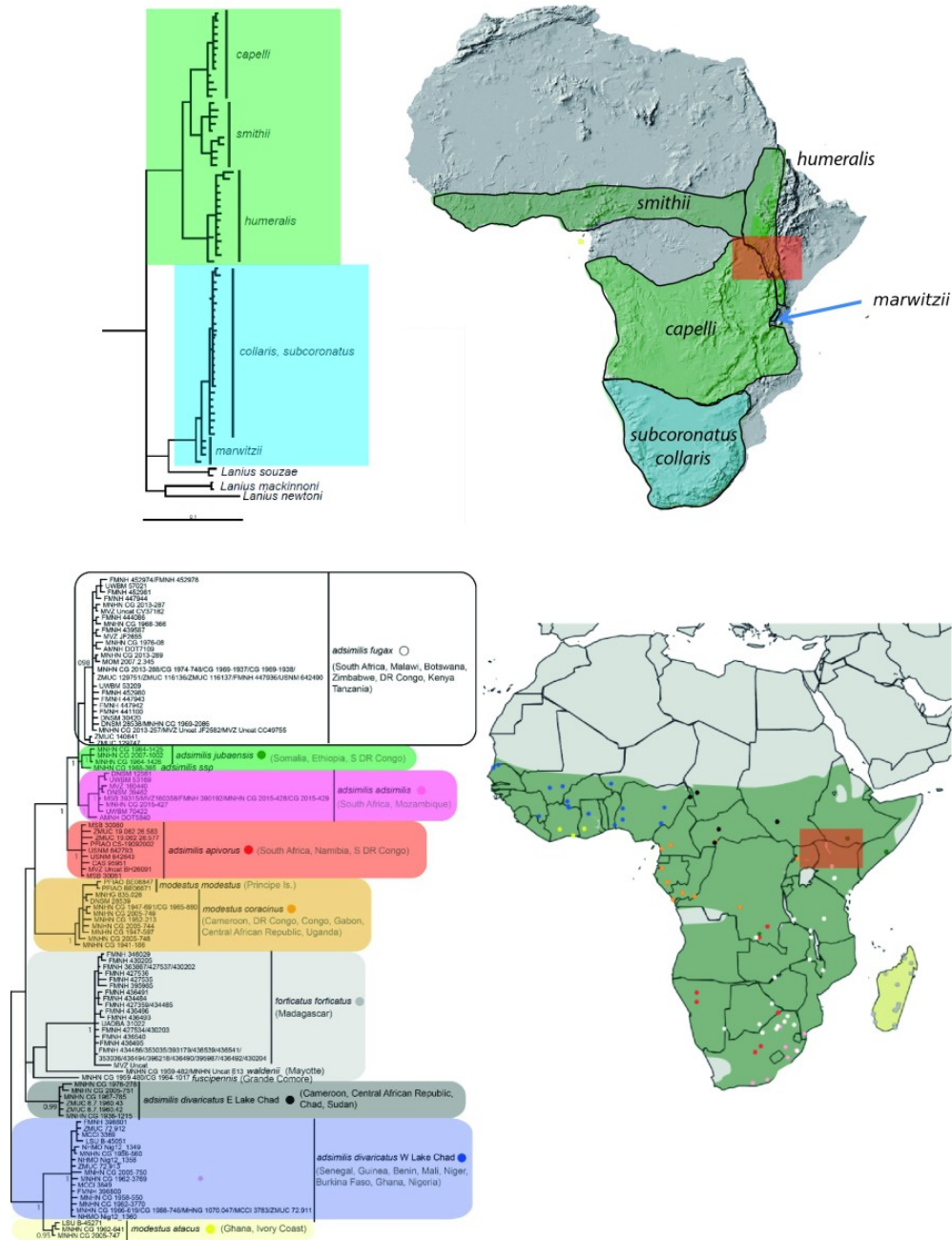


Figure 6 : Relations de parenté au sein des super-espèces *Lanius collaris* (haut) et *Dicrurus adsimilis* (bas). L'espèce *Lanius collaris* n'a pas été retrouvé comme monophylétique car les sous-espèces *collaris*, *marwitzii* et *subcoronatus* sont plus apparentées à *L. souzae* qu'aux autres sous-espèces traditionnellement incluses dans *L. collaris* (*capelli*, *humeralis*, *smithii*). L'espèce *Dicrurus adsimilis* n'est également pas monophylétique car les taxons de l'Océan indien (*aldabranus*, *forficatus*, *waldeni*, *fuscipennis*) sont inclus dans la super-espèce *adsimilis*. Les rectangles rouges délimitent schématiquement la zone de transition entre les lignées nord et sud/est généralement rencontrés chez les mammifères ; la zone de transition entre les lignées nord et sud/est de *D. adsimilis* est globalement la même que celle trouvée pour les mammifères. Cette zone de transition est située bien plus au sud pour *L. collaris*.

En dépit de ces quelques similarités, les patrons de diversifications observés pour les deux modèles diffèrent considérablement. Tout d'abord, la position géographique de la transition nord versus est/sud pour le modèle *D. adsimilis*, globalement congruente avec la localisation de la transition observée chez les mammifères, est située au niveau du Kenya et du nord de la Tanzanie alors qu'elle est située bien plus au sud pour *L. collaris*. Concernant les populations distribuées dans la savane nord, ces dernières forment un ensemble monophylétique et peu structuré génétiquement pour *L. collaris* et polyphylétique pour *D. adsimilis*. Les populations de la corne de l'Afrique (est Ethiopien, Somalie), située à l'est des massif éthiopiens, sont plus apparentées aux populations de la savane nord pour *L. collaris* et plus apparentées aux populations des savanes est et sud pour *D. adsimilis*. Les espèces des milieux de type savanes plus ou moins ouvertes (et donc plus ubiquistes) possèdent des distributions plus larges que les espèces inféodées aux milieux forestiers sensu stricto. Les oscillations climatiques du Pléistocène ont également provoqué des contractions d'habitat pour ces milieux mais la plus grande surface globale a possiblement permis la formation de refuges plus nombreux. La plus grande aire de distribution de ces taxons a donc probablement fourni plus d'opportunités pour la spéciation, le contact et l'hybridation/introgression avec des lignées non directement apparentées, des dynamiques plus complexes de ré-expansion pouvant potentiellement isoler des populations d'une lignée des autres populations apparentées (e.g. distribution de *L. c. marwitzii* séparée des populations apparentées par *L. h. capelli*) et aboutir à des distributions de type 'leapfrog'. Trois régions où des populations sont isolées des populations apparentées par la distribution d'un taxon non directement proches ont été identifiées : sud du Congo/Cabinda (Angola) pour *L. c. smithii* entouré par *L. c. capelli*, le sud de la Tanzanie/Malawi pour *L. c. marwitzii* isolé de *L. c. collaris/subcoronatus* par *L. capelli* et le sud-est de la République du Congo (Katanga) pour *D. a. jubaensis* entouré par *D. a. fugax/D. a. apivorus* et *D. m. coracinus*. Ces trois régions peuvent donc constituer des régions privilégiées pour étudier l'évolution de l'isolement reproducteur en Afrique sub-saharienne pour les taxons de milieux ouverts. D'autres zones de contact entre taxons proches phylogénétiquement ont également été identifiées. Ainsi la région du Limpopo (Afrique) constitue une région privilégiée avec la présence de trois sous-espèces de *D. adsimilis* (*adsimilis*, *fugax*, *apivorus*). Dans ce contexte le complexe *D. adsimilis* peut être un modèle idéal pour étudier l'évolution de l'isolement reproducteur dans la mesure où il existe des zones de contact entre populations probablement situées à différents niveaux du processus de spéciation.

J'ai également travaillé sur les taxons distribués dans les milieux de **type forêt côtière de l'est** (Figure 7), distribuées du sud du Mozambique au sud la Somalie, à travers la Tanzanie, et le Kenya. Ce type de milieu constitue un point chaud de la biodiversité (Myers 2000). Nous nous sommes intéressés à la structuration phylogéographique de *Phyllastrephus debilis* [Référence CV 21], une espèce polytypique pour laquelle deux sous-espèces sont distribuées dans les forêts côtières (*debilis* : Mozambique, Zimbabwe, sud de la Tanzanie, *rabai* : centre et nord de la Tanzanie, Kenya) et une sous-espèce (*albigula*) est distribuée dans les forêts de montagne des Monts Usambara et de Nguru (Figure 7). La distribution de ce taxon est particulièrement intéressante car elle offre un patron de distribution avec un changement de morphologie (couleur du plumage) le long d'un gradient altitudinal. Nous avons testé l'hypothèse de sélection disruptive le long d'un gradient altitudinal. Les analyses phylogéographiques indiquent que les populations distribuées dans les forêts de montagne (Usambara et Nguru) sont fortement divergentes des populations des forêts côtières et non incluses au sein des population côtières, comme l'aurait suggéré le processus de diversification le long d'un gradient altitudinal. Les analyses démographiques et de flux de gènes indiquent une expansion de population pour la sous-espèce *rabai* et la présence de flux de gènes limité entre *rabai* et *albigula* au niveau de trois localités d'altitude moyenne où les deux types de forêt sont en contact (Mont Kanga), probablement aidée par des paramètres bioclimatiques favorables (faible saisonnalité). Le patron de distribution observé est donc dû à la **formation de zones de contact secondaire après divergence allopatrique** et non à la sélection disruptive le long d'un gradient altitudinal.

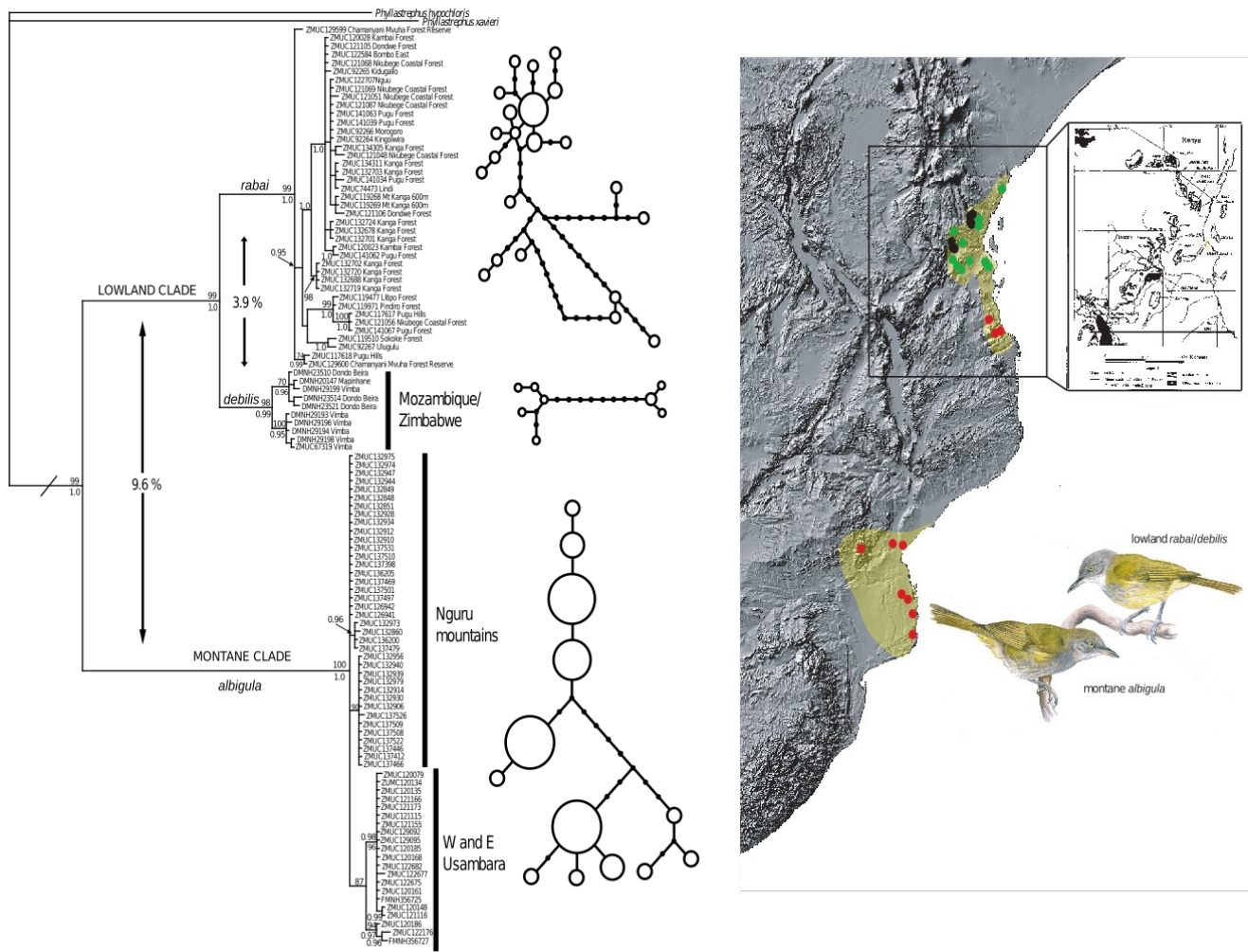


Figure 7. Relations de parenté au sein de *Phyllastrephus debilis*. Les analyses indiquent que les deux sous-espèces (*debilis* – localités d'échantillonnage en rouge, *rabai* – localités d'échantillonnage en vert) distribuées dans les forêts côtières sont directement apparentées. Les analyses phylogéographiques ont modifié notre compréhension de la distribution de ces sous-espèces. Les populations du sud de la Tanzanie, traditionnellement considérées comme appartenant à la sous-espèce *debilis* (localités d'échantillonnage en rouge) sont plus étroitement apparentées aux populations du centre et nord de la Tanzanie et du Kenya (*rabai*) qu'aux populations du Mozambique/Zimbabwe (*debilis sensu stricto*). Les populations distribuées dans les forêts de montagne (sous-espèce *albigula*, Usambara et Nguru, localités d'échantillonnage en noir) sont fortement divergentes des populations des forêts côtières et non intercalées comme le laisserait penser l'hypothèse de sélection disruptive le long d'un gradient altitudinal.

Les analyses des relations de parenté, de structuration génétique, de flux de gènes et de délimitation d'espèce indiquent que la diversité spécifique est fortement sous-estimée en Afrique subsaharienne, avec en moyenne 2,33 lignées pouvant être reconnues comme distinctes au niveau spécifique pour les neuf espèces nominales étudiées (Tableau 2).

Tableau 2. Récapitulatif du nombre de lignées pouvant être reconnues comme des espèces après les analyses phylogéographiques ([Références CV 21, 23, 28, 29, 36, 44, 49, 51, 66, Mandiwana-Neudani et al. soumis])

Espèce nominale	Monophylie	Structuration génétique	Nombre d'espèces potentielles	Références CV
<i>Circus maurus</i>	Oui	Non	1	[29]
<i>Camepthera nivosa</i>	Oui	Oui	2	[36]
<i>Campethera caroli</i>	Oui	Oui	2 (<i>C. caroli</i> , <i>C. arizela</i>)	[36]
<i>Dendropicos griseocephalus</i>	Oui	Oui	2 (<i>D. griseocephalus</i> , <i>D. ruwenzori</i>)	[66]
<i>Lanius collaris</i>	Non	Oui	2 (<i>L. collaris</i> , <i>L. humeralis</i>)	[23]
<i>Dicrurus ludwigii</i>	Non	Oui	4 (<i>D. ludwigii</i> , <i>D. muenznerii</i> , <i>D. sharpei</i> , <i>D. occidentalis</i>)	[44,51]
<i>Dicrurus adsimilis</i>	Non	Oui	4 (<i>D. atactus</i> , <i>D. divaricatus</i> , <i>D. coracinus</i> , <i>D. adsimilis</i>)	[49]
<i>Laniarius ferrugineus</i>	Oui	Oui	2 (<i>L. ferrugineus</i> , <i>L. transvaalensis</i>)	L. Mandiwana-Neudani et al., en prép.
<i>Phyllastrephus debilis</i>	Oui	Oui	2 (<i>P. albigula</i> , <i>P. debilis</i>)	[21]

J'ai encadré deux étudiants sur les projets impliquant la phylogéographie et de taxons africains.

Dikobe Molepo (Master 2 en Zoologie –Faculty of Science and Agriculture, University of Limpopo). L'objectif principal du projet de Master était de tester la validité des six sous-espèces de *Laniarius ferrugineus*, endémique aux forêts côtières d'Afrique du Sud et du sud du Mozambique, en comparant les données de plumages, de biométrie avec des données moléculaires. J'ai totalement encadré l'étudiante, lors d'un séjour au MNHN de trois mois de sa part, sur la composante phylogéographie moléculaire (acquisition des données et analyses). L'encadrement des composantes morphologiques du projet a été fait par T. Mandiwana-Neudani (Université de Limpopo, Venda). L'étude a mis en évidence

une forte structuration phylogéographique au sein de *L. ferrugineus*, avec deux lignées pouvant prétendre au rang d'espèce biologique. Un article est actuellement en préparation (Mandiwana-Neudani et al., en prép.).

Nicolas da Rocha (Master 1). L'objectif du stage était de déterminer la structuration phylogéographique pour un complexe d'espèces inféodées aux milieux ouverts (super-espèce *Pycnonotus barbatus* incluant *P. capensis*, *P. barbatus* et *P. nigricans*). Les données mitochondriales pour plus de 245 individus (dont 80 ont été obtenus par l'étudiant) indiquent, à l'instar de ce qui a été mis en évidence pour les autres taxons de milieux ouverts que j'ai étudié (*L. collaris*, *D. adsimilis*), un patron de diversification complexe. Les trois espèces nominales se sont pas monophylétiques, probablement du à des évènements d'hybridation/introgression entre les trois taxons en Afrique du Sud. De plus, les sous-espèces *P. b. arsinoe* (Somalie/Kenya) et *P. b. dodsoni* (Egypte/Tchad) sont plus apparentées aux taxons du Moyen-Orient (*P. leucotis*/*P. leucogenys*/*P. Xanthopygos*) qu'aux autres populations de *P. barbatus*. Ces premiers résultats demandent à être confirmés par des données nucléaires (Bowie et al., en préparation).

Madagascar et les îles de l'Océan Indien

Trois études se sont focalisées sur cette région ([Références CV 7, 26, 42]). Le nombre de loci analysé a varié entre 1 (Références CV : 42) et 10 (Références CV : 26), avec une moyenne de 4.3 loci.

Les îles de l'Océan Indien (Madagascar, Comores, Seychelles, Mascareignes) sont particulièrement connues pour leur taux d'endémisme élevé, quelque soit les organismes (100 % des mammifères et amphibiens terrestres, 92 % des reptiles, 44 % des oiseaux ; Vences et al. 2009). Ce fort taux d'endémisme est lié en partie aux caractéristiques géologiques de cet ensemble avec une origine Gondwanienne pour l'île de Madagascar et les Seychelles et des origines plus récentes, liées à des activités volcaniques, pour les îles des Comores (Anjouan, Mohéli, Grande Comore et Mayotte) et des Mascareignes (Yoder et Nowak 2006, Samonds et al., 2012). En dépit de l'origine ancienne de Madagascar, les données disponibles indiquent que la plupart des lignées d'oiseaux présentes sur l'île sont issues d'évènements de dispersion au cours des 45 derniers millions d'années (Cibois et al. 2001, Kirchman et al. 2001, Moyle et al. 2006, Jønsson et al. 2012, Reddy et al., 2012; Référence CV [4]).

Les analyses biogéographiques indiquent que l'origine et les affinités des lignées aviennes malgaches sont variables : afrotropicales (Warren et al. 2003, 2006, Marks et Willard 2005 ; Références CV [10, 31]), indo-malaises (Warren et al. 2005, Sheldon et al. 2009, Références CV [15]), australasiennes (Cibois et al. 2014). La grande majorité de ces événements de colonisation s'est déroulée dans les 4 derniers millions d'années (Warren et al. 2003, 2005, 2006, Kundu et al. 2012, Références CV [10, 15, 31]), avec peu de lignées composées de familles ou sous-familles endémiques plus ancienne que 20 Ma (Kirchman et al. 2001, Jønsson et al. 2012, Reddy et al. 2012 ; Référence CV [4]). Si la détermination de l'origine spatio-temporelle de l'avifaune malgache a fait l'objet de programmes de recherche importants au cours des 25 dernières années, il n'en est pas de même concernant la structuration génétique des espèces aviennes au sein de l'île. La plupart des études sur le modèle oiseau se sont intéressées à des événements anciens de diversifications (phylogénie des Vangidae ; Jønsson et al. 2012, Reddy et al., 2012) ou à la structuration génétique au sein des espèces adaptées aux forêts humides (*Newtonia amphichroa*, Younger et al. 2018 ; *Monticola sharpei*, Cruaud et al. 2011).

L'île de Madagascar comporte un gradient important d'humidité avec, schématiquement des régions sèches à l'ouest et des régions humides à l'est (Figure 8). Ces deux ensembles sont séparées par une chaîne de massifs montagneux sur la partie centrale de l'île, qui retient l'humidité sur la partie est (Gautier et Goodman 2003).

Les trois projets auxquels j'ai participé se sont focalisés sur la différenciation génétique au sein d'espèces polytypiques possédant une aire de répartition relativement large sur Madagascar : *Otus rutilus/O. madagascariensis*, *D. forficatus* et *N. typica/N. lantzii* (Figure 9).

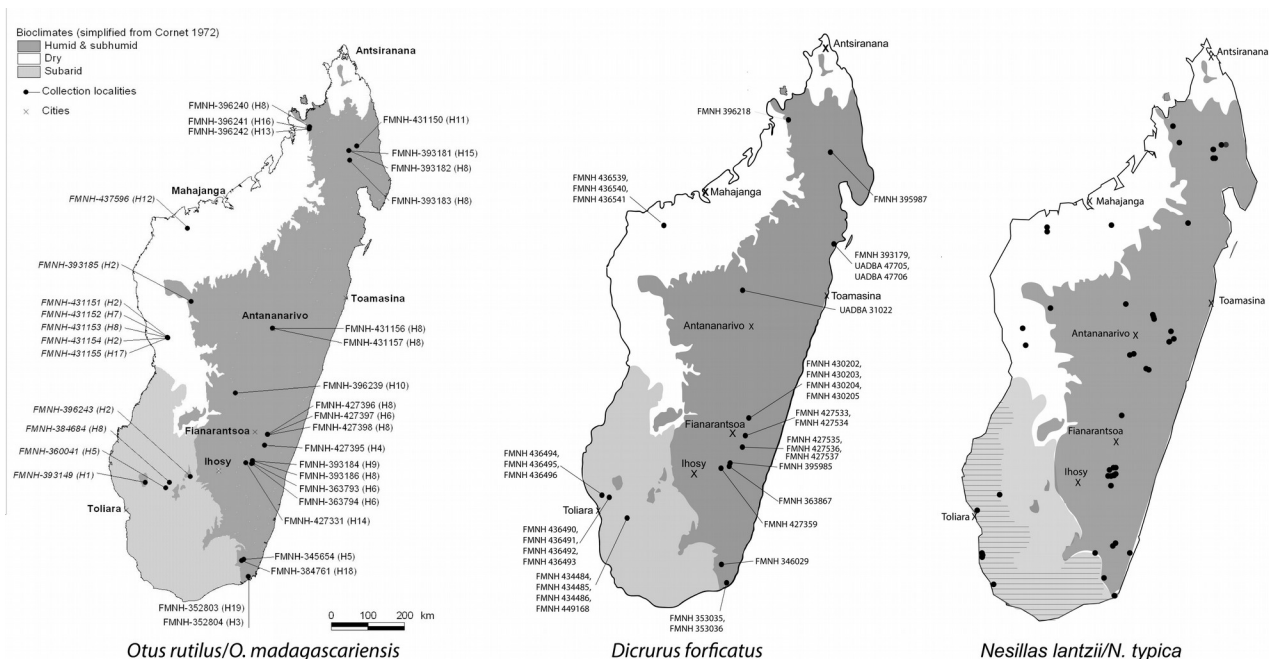


Figure 8: Distribution des taxons malgaches ayant fait l'objet d'études phylogéographiques (références CV [7, 26, 42]). *Otus madagascariensis* est distribué dans les zones sèches de l'ouest de Madagascar et *Otus rutilus* dans les zones humides de l'est. *Dicrurus forficatus* est distribué sur toute l'île de Madagascar. *Nesillas lantzii* (hachures horizontales) est distribué dans les zones semi-arides du sud-ouest de Madagascar alors que *N. typica* occupe le reste de l'île.

Les données indiquent une structuration génétique extrêmement limitée au sein de chacune des espèces nominales. La différenciation est significative, mais très faible, pour *Otus rutilus/O. madagascariensis* concernant l'ADN mitochondrial (des données nucléaires non encore publiées confirment cette structuration Fuchs et al., non publié), et totalement absente au sein *D. forficatus*, *N. typica* et *N. lantzii* (Figure 9).

Les données de modélisation de niche écologique indiquent que cette absence de structuration génétique peut-être en partie liée à la présence quasi continue, depuis la date de colonisation des lignées, d'un habitat adéquat ([Références CV 26, 42]).

Les données publiées par d'autres sur d'autres espèces à vaste répartition sur Madagascar, même si elles ne sont pas aussi généralistes que les trois taxons que j'ai étudiés, indiquent un degré de différenciation allant d'une forte structuration génétique, à travers le gradient climatique (*Schetba rufa*, Younger et al. 2019) jusqu'à une absence de structuration (*Foudia* sp, Warren et al. 2012 ; *Newtonia brunneicauda*, Younger et al. 2018) en passant par une structuration évidente le long d'un gradient latitudinal (*Monticola sharpei*, Cruaud et al. 2011 ; *Newtonia amphichroa* Younger et al. 2018).

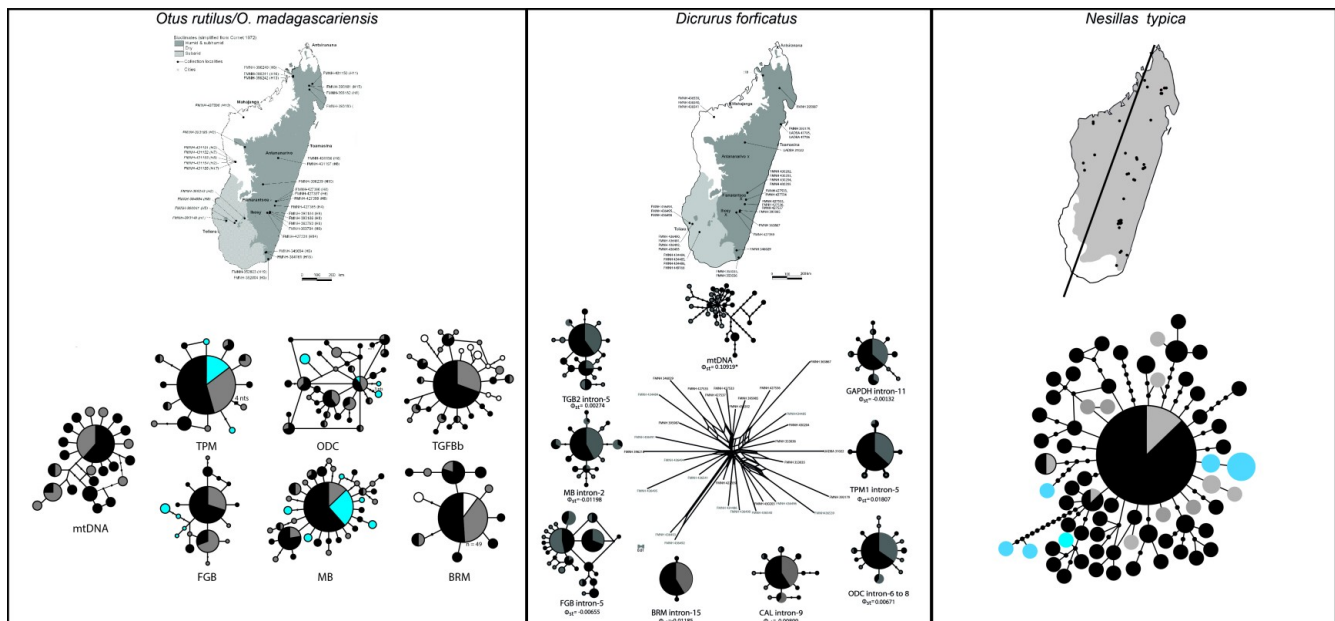


Figure 9: Réseau d'haplotypes/allèles pour les trois modèles d'études. Les données indiquent une différenciation limitée entre les populations distribuées dans les régions humide (noir) et aride/subaride (gris). Dans ces réseaux des taxons apparentés ont été ajoutés pour Otus (espèces des Comores) et Nesillas (ssp des Comores) (bleu clair).

Ces données confirment que pour toutes les espèces issues d'évènements récents de colonisation (dans les quatre derniers millions d'années), **les opportunités de spéciation in situ sont probablement restées très limitées sur Madagascar pour les espèces généralistes en termes d'habitat**, expliquant en partie la proportion élevée de genres monospécifiques. Deux types d'exceptions peuvent cependant être constatés. D'une part, les **opportunités de spéciation** ont quasi exclusivement impliqué les **espèces inféodées à la partie sud-ouest** (dans la partie sèche sensu Cornet -1972) *Calicalius rufocarpalis* (décrit par Goodman et al. 1997), *Nesillas lantzii*, *Newtonia archboldi*. D'autre part, lorsque plusieurs **espèces congénériques** sont présentes sur Madagascar, elles peuvent être issues d'évènements de **colonisations indépendants** (*Nectarinia* ; Warren et al. 2003, voire *Nesillas* [Référence CV 42]).

J'ai encadré deux étudiants sur cette thématique.

Delphine Lemoine (Master 1) sur la reconstruction de l'histoire phylogéographie du genre *Nesillas* à l'aide de données mitochondriales. Un article a été publié suite aux résultats du stage [Référence CV 42].

Lucas Chapuis (Master 1) sur la modélisation de la niche écologique d'*Eremopterix hova*, endémique de Madagascar. L'objectif du stage était de générer des hypothèses de structuration génétique potentielle en se basant sur les données d'occurrence. Le modèle de niche écologique généré à partir des données d'occurrences actuelles a ensuite été projeté sur les couches bioclimatiques de l'Holocène, du dernier Maximum Glaciaire et du Dernier Interglaciaire. Les résultats indiquent que l'aire de distribution potentielle d'*Eremopterix hova* au cours des 125 000 dernières années était continue, laissant présager l'absence de structuration génétique

La région indo-malaise

La région indo-malaise est située dans l'ensemble zoogéographique oriental (oiseaux, Figure 3B ; Holt et al. 2013) et est globalement délimitée par le Pakistan, les Philippines, l'Inde et Java (ligne de Wallace). Cette région est elle-même subdivisée en plusieurs sous-régions parmi lesquelles : la région indienne (Pakistan, Inde, Népal, Bangladesh), la région indochinoise (Myanmar, nord de la Thaïlande, Laos et sud de la Chine jusqu'à Hainan au nord et Isthme de Kra au sud), la région sondaïque (sud de l'Isthme de Kra jusqu'à Bornéo/Bali), la région des Philippines (archipel des Philippines). La Wallacea (Petites îles de la Sonde, Sulawesi, Moluques) est considérée par certains auteurs comme faisant partie intégrante de la région indo-malaise (Woodruff 2010, Holt et al. 2013 ; Figure 10). Les limites entre les régions biogéographiques indochinoises et sondaïques varient en fonction des auteurs entre l'Isthme de Kra ou la Ligne de Kangar-Pattani (Woodruff 2010). Les données moléculaires, du moins pour les oiseaux, ne confirment pas nécessairement l'universalité de l'Isthme de Kra ou de la Ligne de Kangar-Pattani ; par exemple pour la plupart des lignées d'oiseaux, les transitions entre les lignées phylogéographiques indochinoises et sondaïques sont situées au niveau du centre ou du nord de la Thaïlande (Dejtaradol et al. 2016, Lim et al. 2020)

La région indo-malaise a fait l'objet de nombreuses études phylogéographiques sur les oiseaux, à différentes échelles, notamment pour les taxons des régions sondaïques (Lim et Sheldon 2011, Lim et al. 2017, Sheldon et al. 2009, 2017, Cros et al. 2020a, b) et des Philippines (Lohman et al. 2010, Oliveros et Moyle 2010, Sheldon et al. 2009, 2017).

Je me suis plus particulièrement intéressé aux patrons de diversification de la région indochinoise, au sein de laquelle de nombreux vertébrés, très distincts, ont été décrits au cours des vingt dernières années (*Laotriton laoensis* Stuart & Papenfuss 2002, Kanyou *Laonastes aenigmamus*,

Jenkins et al. 2005; Saola *Pseudoryx nghetinhensis*, Vu et al. 1993; *Pycnonotus hualon*, Woxvold et al. 2009). Les travaux moléculaires sur cette région biogéographique sont moins nombreux que pour les autres sous-ensembles (Reddy 2008, Reddy et Moyle 2011, Manawatthana et al. 2017, Lim et al. 2020).

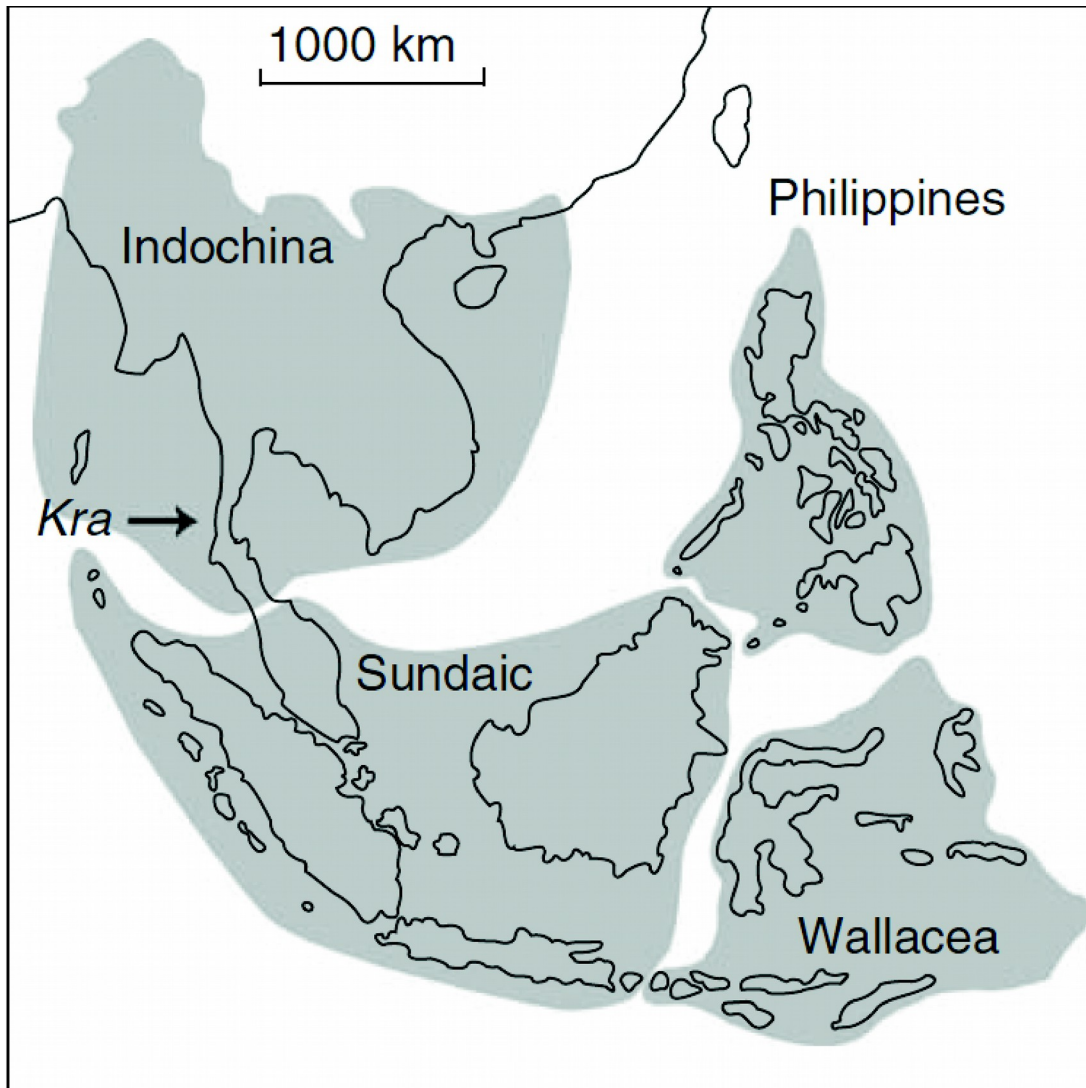


Figure 10 Délimitation des principales sous-régions biogéographiques du sud-est asiatique (d'après Woodruff 2010). La délimitation entre les sous-régions indochinoises et sondaïques varie traditionnellement entre l'Isthme de Kra ou la Ligne de Kangar-Pattani (comme ici). Mes travaux se sont principalement focalisés sur la région indochinoise.

Quatre publications se sont focalisées sur cette région ([Références CV 12, 37, 52, Li et al. Soumis]). Le nombre de loci analysé a varié entre 1 ([Référence CV : 12, 52]) et 5 ([Référence CV :

37]), avec une moyenne de 2.7 loci (Li et al. Soumis, Non comptabilisé). A l'exception des couturières du genre *Orthotomus*, inféodées aux forêts de mangrove, les espèces qui ont fait l'objet d'études sont majoritairement forestières

Les analyses effectuées au cours de ces études ont toutes mis en évidence une structuration phylogéographique marquée ; les populations distribuées dans les massifs du sud Cambodge (Bokor) et du sud Vietnam (région biogéographiques Sud Annam et Cochinchine) sont très clairement distinctes des populations distribuées plus au nord (Figure 11). Ces populations sont souvent plus apparentées aux populations du nord de la région indochinoise (modèles *Sasia* et *Alophoixus*) qu'aux populations de la région malaise (modèle *Orthotomus atrogularis*), un patron également mis en évidence pour d'autres taxons (*Iole* : Manawatthana et al. 2017, *Stachyris nigriceps*: Lim et al. 2020). Cette situation n'était pas toujours implicite si l'on se référait à la taxonomie traditionnelle. Par exemple, les taxons *hallae* et *cambodianus* du genre *Alophoixus* étaient considérés comme faisant partie d'*Alophoixus ochraceus* (distribué au sud de la Thaïlande et sur Borneo, Java et Sumatra). D'autres cas d'études sont en accord avec une relation étroite entre les lignées du Sud Cambodge et Vietnam et des régions au sud de l'Isthme de Kra (*Pomatorhinus* Reddy et Moyle 2011, *Niltava grandis*, Lim et al. 2020 ; modèle *Orthotomus ruficeps*), suggérant que cette région ne contient pas seulement un nombre élevé de lignées endémiques mais aussi que les affinités biogéographiques des espèces formant ces communautés sont variables.

Le modèle *Alophoixus* a également permis de mettre en évidence un **patron de diversification en anneau** se refermant au niveau de la chaîne du Tennasserim, où un individu hybride entre *A. pallidus* et *A. flaveolus* a été détecté. Des haplotypes divergents ont également été détectés à la même localité pour *Sasia ochracea*, suggérant que cette chaîne puisse former une zone de suture. Ce patron a été confirmé pour d'autres espèces ou super-espèces d'oiseaux (Reddy et Moyle 2011, Manawatthana et al. 2017, Lim et al. 2020).

Nous avons également pu décrire une nouvelle sous-espèce (*Orthotomus ruficeps germaini*) pour *O. ruficeps* et suggérer que l'espèce de couturière décrite en 2013 (*O. chaktomuk*, Mahood et al. 2013) était potentiellement issue de l'hybridation entre *O. atrogularis* et *O. ruficeps germaini*. La validité de *O. chaktomuk* en tant qu'espèce ainsi que son origine hybride restent donc à tester d'un point de vue génomique.

Outre la description d'une nouvelle sous-espèce, les analyses des relations de parenté, de structuration génétique, de flux de gènes et de délimitations d'espèces indiquent que l'étendue de la biodiversité est fortement sous-estimée dans la région indo-malaise. Dans le cas du modèle *Alophoixus flaveolus/ochraceus/pallidus*, le nombre d'espèces est très clairement plus proche de cinq (*A. ruficrissus*, *A. ochraceus*, *A. cambodianus*, *A. flaveolus*, *A. pallidus*) voire de six (en reconnaissant *A. hallae* et *A. cambodianus* comme distincts) que de trois.

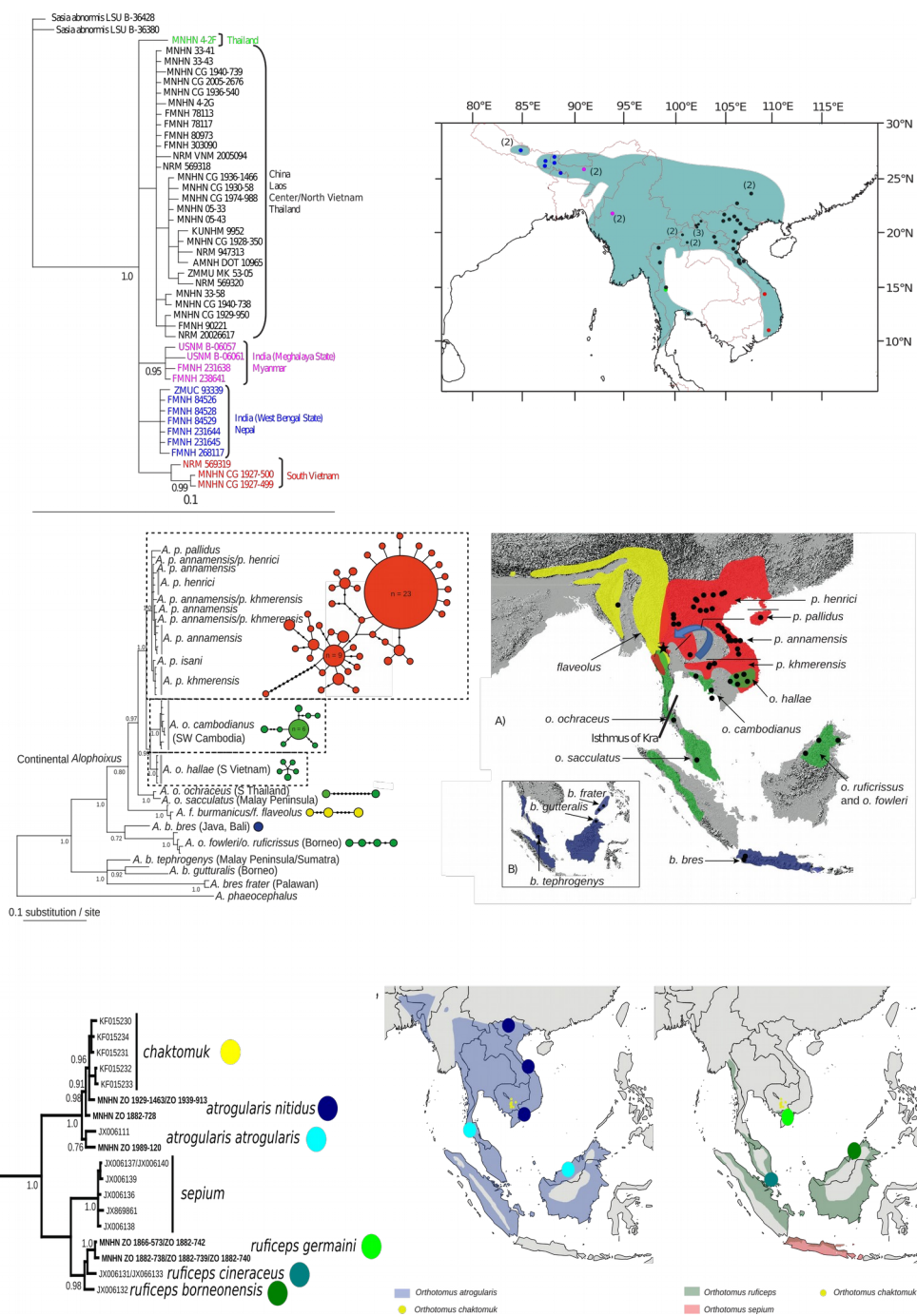


Figure 11: Patrons de diversification pour trois des quatre modèles d'étude (*Sasia ochracea* - haut, *Alophoixus pallidus*- milieu, *Orthotomus atrogularis* – bas). Pour deux (*Sasia*, *Alophoixus*) des trois modèles, les taxons du sud Vietnam et sud Cambodge sont plus apparentés aux populations du nord de la région biogéographique indochinoise. La zone du Tenasserim, proche de la frontière Myanmar/Thaïlande constitue une zone de contact entre lignées différenciées : a minima un individu hybride (*Alophoixus pallidus/flaveolus* pour le modèle *Alophoixus*), et deux individus avec des haplotypes divergents pour le modèle *Sasia*.

Le Paléarctique

Le Paléarctique est la région biogéographique avec la plus vaste étendue (Figure 12, s'étendant de la Mauritanie à l'est de la Russie). Les limites du Paléarctique ne sont pas consensuelles, notamment concernant l'inclusion ou non de la totalité de l'Iran et de la totalité de la péninsule arabique. Les définitions les plus récentes incluent ces deux dernières régions (Shirihai et Svensson 2018). Le Paléarctique est lui-même généralement divisé en deux sous-régions, le Paléarctique occidental et le Paléarctique oriental, délimitées longitudinalement par la chaîne de l'Oural et la Mer Caspienne.

Quatre refuges principaux, où des populations de vertébrés ont persisté au cours des cycles climatiques du Pléistocène, ont été mis en évidence dans le Paléarctique occidental: la péninsule ibérique, l'Italie, les Balkans et le Caucase (Hewitt 2004, Drovetski et al. 2018). A ces quatre refuges principaux peuvent également s'ajouter le Maghreb (Husemann et al. 2013) et la chaîne des Carpates (Provan et Bennett 2008). A la fin du dernier maximum glaciaire (20 000-21 000 ans), les populations issues de ces refuges ont recolonisé l'Europe et, dans certains cas, ont formé des zones de contacts secondaires. Voisine de la péninsule ibérique, la région comprenant les départements français des Pyrénées Orientales, de l'Aude et de l'Hérault est identifiée comme une « zone de suture », c'est-à-dire une région géographique où se concentrent plusieurs zones de contact secondaires impliquant divers taxons non apparentés (voir pour des modèles non aviaires Pokrant et al. 2016, Pöschel et al. 2018).

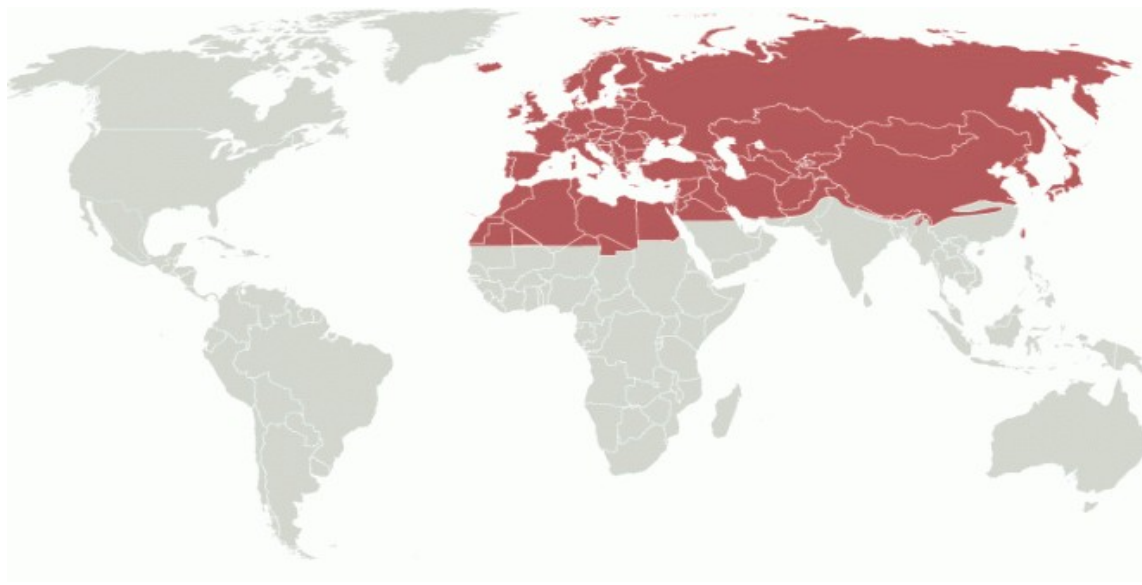


Figure 12. Paléarctique (en rouge, source Wikipédia). Les limites au sud (inclusion ou non de la péninsule arabe et de l'Iran) ne sont pas consensuelles entre auteurs.

Sept publications se sont focalisées sur cette région ([Références CV 20, 35, 39, 53, 58, 67, 69]). Le nombre de loci analysés a varié entre 4 (Références CV : 67) et 20 (Références CV : 58), avec une moyenne de 8,4 loci .

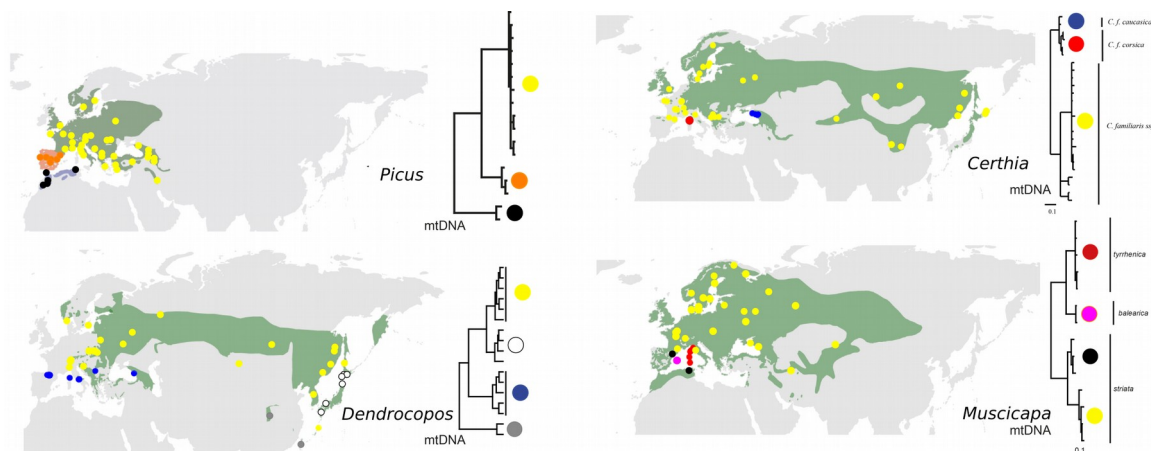


Figure 13. Résumé des principaux résultats phylogéographiques pour les taxons que j'ai étudié (*Picus viridis*, *Certhia familiaris*, *Dendrocopos leucotos.*, *Muscipapa striata*). Le Maghreb est distinct dans deux jeux de données (*Picus*, *Muscipapa*), tout comme la Corse (*Muscipapa*, *Certhia*). Le Caucase est distinct pour *Certhia familiaris* et important dans le cadre de la différenciation de *D. leucotos*. Les Pyrénées, le Centre de l'Italie et les Balkans sont également importants pour *D. leucotos*

A l'exception d'une étude sur une espèce de milieu ouvert (*Passer moabiticus*, [co-encadrement de la thèse de doctorat de Bitá Shams, Référence CV 69], les travaux auxquels j'ai participé se sont focalisés sur des taxons plutôt forestiers (*Certhia familiaris* ; *Dendrocopos leucotos*, *Muscicapa striata*, *Picus viridis*) [Références CV 20, 35, 39, 53, 58, 67] (Figure 13).

A ce jour, la majorité des études phylogéographiques s'est focalisée sur des espèces/super-espèces d'oiseaux forestiers distribuées, tout ou en partie, dans le Paléarctique occidental ; ce sont celles dont je discuterai brièvement ci-dessous. D'autres travaux ont porté sur des oiseaux de milieux ouverts (e.g. *Galerida* sp, Guillaumet et al. 2006, 2008 ; *Pica pica*, Zhang et al. 2012; *Sylvia cantillans*, Zuccon et al. 2020, *Sylvia curruca*, Olsson et al. 2013 ; *Motacilla* sp, Drovetski et al. 2018), de montagne (*A. chrysaetos*, Nebel et al. 2015 ; *M. nivalis*, Resano-Mayor et al. 2017) ou inféodés aux milieux aquatiques (*Larus*, Liebers et al. 2004, Pons et al. 2004 ; *Limosa*, Zhu et al. 2021] mais ne seront pas détaillés ici.

Les études sur les taxons forestiers ont la plupart du temps montré une structuration génétique importante en lien avec la géographie, avec dans la plupart des cas des taxons (espèces ou sous-espèces) ou lignées endémiques dans les refuges classiquement proposés. Le Maghreb comporte des lignées phylogénétiquement différenciées pour *Buteo* (Jowers et al. 2020); *Strix* Brito 2005, 2007, *Picus* Référence CV [20], *Dendrocopos major* (Perktas et Quintero 2015), *P. caeruleus* (Stervander et al. 2015), *P. ater* (Tritsch et al. 2018), *Troglodytes troglodytes* (Albrecht et al. 2020), *Ficedula* (Burri et al. 2015) et *Fringilla* (Recuerdes et al. 2021). A une échelle généralement moins importante en termes de différenciation génétique se trouvent les lignées du Caucase (*Dendrocoptes medius* -Kamp et al. 2019, Schweizer et al., 2022 ; *Garrulus* ; Aoki et al. 2018 ; *C. familiaris* [Référence CV 35, 53], *Ficedula*, Burri et al. 2015 ; *Prunella*, Drovetski et al. 2018 ; *P. collybita*, Rakovic et al. 2019) et de la Péninsule Ibérique (*Strix*, Brito 2005, 2007 ; *C. corone* Vijay et al. 2016 ; *Ficedula*, Burri et al. 2015 ; *Prunella*, Drovetski et al. 2018 ; *T. troglodytes*, Albrecht et al. 2020). Dans certains cas, les refuges ibériques et maghrébins n'en forment qu'un (*Muscicapa striata*, [Références CV 39], *T. troglodytes*, Albrecht et al. 2020 ; Deux exceptions existent : *Streptopelia turtur* (Calderon et al. 2016) et *Phoenicurus phoenicurus* (Hogner et al. 2012), où en dépit d'une différenciation génétique évidente, cette dernière n'est pas corrélée avec la géographie. L'explication la plus plausible reste une différenciation génétique pendant des périodes de glaciation et un isolement reproducteur incomplet

pendant les périodes d'expansion de populations. D'un point de vue temporel, la plupart des divergences entre les populations des différents refuges semble se trouver dans l'intervalle 0.5-1.5 Ma avec la très grande majorité de ces divergences autour de 0.7-0.8 Ma (données personnelles non publiées).

L'analyse des patrons de diversification (existence de lignées différenciées, nombre de lignées) laisse penser qu'il existe une forte diversité de scénarii phylogéographiques pour l'histoire évolutive des oiseaux forestiers européens. De même, la localisation des zones de contact entre lignées différenciées est extrêmement variable (sud de l'Espagne : *B. buteo/cirtensis* Jowers et al. 2020 nord-est de la France/Allemagne : *P. ater* Tritsch et al. 2018, Grèce/Turquie : *D. medius* Kamp et al. 2019, Schweizer et al. 2022; Balkans, *P. collybita* Rakovic et al. 2019 ; Russie, *Garrulus* Aoki et al. 2018). Seule les régions de la Catalogne (Espagne) et des Pyrénées Orientales/Aude/Hérault semblent impliquer plusieurs taxons (*Picus viridis/sharpei* *Strix aluco*, *Muscicapa striata*). Ce sont également ces régions qui ont été mise en avant pour d'autres taxons (Pokrant et al. 2016, Pöschel et al. 2018). L'étude menée plus en détail sur la zone de contact entre *P. sharpei* et *P. viridis* indique qu'il n'y a pas d'introgession de loci nucléaires dans les populations allopatriques situées de part et d'autre de la zone de contact (Figure 14). La zone de contact agit donc comme une barrière efficace au flux géniques entre les deux taxons. Tous les mâles échantillonnés dans la zone de contact ainsi qu'un mâle échantillonné près de la zone de contact présentaient des génomes aux traces limitées d'introgession, indiquant que l'isolement reproducteur entre *sharpei* et *viridis* n'est pas complet. Les génomes des mâles échantillonnés à l'ouest de la zone de contact contenaient une grande proportion d'allèles *sharpei* alors que les mâles échantillonnés à l'est de la zone de contact contenaient majoritairement des allèles *viridis*. Globalement, ces résultats soutiennent le fait que *P. sharpei* et *P. viridis* peuvent être considérées comme deux espèces biologiques distinctes [Référence CV 58]. Une étude sur cette zone de contact avec des jeux de données à l'échelle génomique est actuellement en cours pour identifier les régions du génomes potentiellement impliquées dans l'évolution de l'isolement reproducteur (Fuchs et al., en cours).

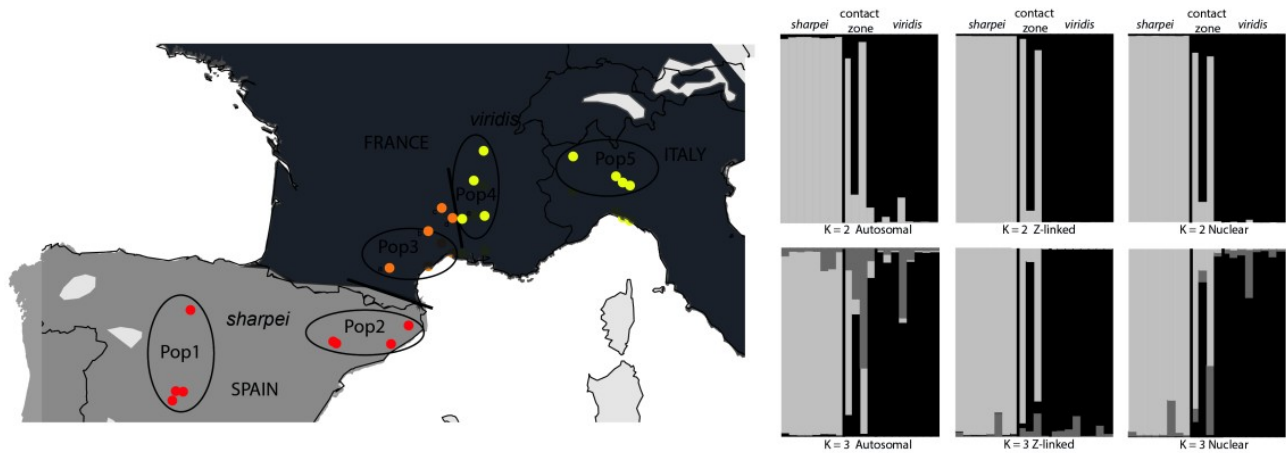


Figure 14. Plan d'échantillonnage permettant l'étude des flux de gènes à travers la zone de contact (points oranges) entre *Picus sharpei* (points rouges, aire de distribution grise) et *Picus viridis* (points jaune, aire de distribution noire)). Le graphe indique, pour chaque individu la proportion de son génome appartenant à un groupe pour un nombre prédéfini de deux (en haut) et trois (en bas) groupes. Les introns nucléaires confirment la différenciation de *sharpei* et *viridis* et l'existence d'individus d'origine hybride dans la zone de contact.

Les travaux auxquels j'ai contribué ont également permis de confirmer l'importance des îles de l'ouest de la Méditerranée (Baléares, Corse, Sardaigne) dans la diversité de l'avifaune du Paléarctique occidental (e.g. *Burhinus*, Mori et al. 2017 ; *Carduelis* , Förschler et al. 2009 ; *Sylvia* : Zuccon et al. 2020). Pour un des taxons étudiés, *Muscicapa*, les populations des Baléares (sous-espèce *balearica*), de Sardaigne, de la côte tyrrhénienne et de la Corse (sous espèce *tyrrhenica*) sont génétiquement très différenciées des populations continentales, dont l'aire de répartition s'étend sur quasiment tout le Paléarctique. Pour ces dernières, les populations de la France à la Mongolie sont extrêmement homogènes et sont légèrement divergentes des populations ibéro-maghrébines ; ces deux lignées continentales sont en contact au niveau de la Catalogne (Espagne), des Pyrénées-Orientales et de

l'Aude (France). Le patron biogéographique est ici très surprenant car l'aire de distribution de la lignée insulaire se retrouve comprise dans l'aire de distribution de la lignée continentale. Cette forte structuration est d'autant plus surprenante que *M. striata sensu lato* est un migrateur transsaharien. Nous avons donc émis l'hypothèse que le comportement migratoire puisse être impliqué dans le processus de spéciation. Le travail de thèse de doctorat de Gaspard Baudrin (en cours) va permettre de tester cette hypothèse en utilisant une combinaison d'approches de technologies embarquées (pose de géolocalisateurs sur des individus appartenant aux trois lignées principales) et génomique (structuration génétique, et détection de gènes sous sélection potentiellement impliqués dans l'évolution de l'isolement reproducteur). Le patron mis en évidence pour *Certhia familiaris* (Figure 15) est bien plus complexe puisque les populations corses sont étroitement apparentées aux populations du Caucase pour l'ADN mitochondrial et aux populations continentales avoisinantes pour les loci nucléaires, suggérant la présence d'un conflit cytoplasmique [Référence CV 35]. Ce patron de distribution peut être expliqué par des phénomènes de contractions-expansions d'aire de répartition au cours des cycles climatiques du Pléistocène, où les populations géographiques intermédiaires apparentées aux populations corses et caucasiennes se sont éteintes et ont été remplacées par les populations de la lignée *familiaris* après ré-expansion de ces dernières. Ce type de processus est probablement aussi impliqué pour expliquer la distribution des espèces sœurs *Sitta whiteheadi* (sittelle corse, endémique) et *Sitta villosa* (centre et nord-est de la Chine), également retrouvées dans les forêts matures de pin, par rapport à *Sitta europaea*. Les analyses de flux de gènes nucléaires confirment la particularité de la population Corse de *C. familiaris* par rapport aux lignées continentales, même si des flux de gènes épisodiques provenant de la France continentale existent. Plusieurs hypothèses non exclusives permettent d'expliquer le maintien de ce conflit cytoplasmique : rétention de polymorphisme ancestral (tri incomplet des allèles depuis la divergence), sélection positive sur l'ADN mitochondrial, flux de gènes asymétrique en fonction du sexe et stérilité hybride du sexe hétérogamétique (femelle chez les oiseaux). Les analyses effectuées permettent au moins d'exclure l'hypothèse de la sélection. Aucune structuration génétique n'a été détectée pour les différentes populations corses de *C. familiaris*, à l'opposé de ce qui a été mis en évidence pour la sittelle corse (Thibault et al. 2016).

Si les travaux effectués n'ont pas abouti à la description de nouveaux taxons car la variation intraspécifique était déjà reconnue par l'existence de sous-espèces, ils ont néanmoins montré que la diversité spécifique des oiseaux du Paléarctique occidental était sous-estimée. *A minima* **trois** des

quatre **espèces nominales** sur lesquelles je me suis focalisé consistent en deux espèces biologiques (forte différenciation génétique, flux de gène très limité ou inexistant) : *Picus sharpei* et *Picus viridis*, *Muscicapa striata* et *M. tyrrhenica*, *Dendrocopos lilfordi* et *Dendrocopos leucotos*.

J'ai encadré ou co-encadré quatre étudiants dans le cadre de leur formation ainsi qu'une étudiante dans le cadre d'un bénévolat sur cette thématique.

Bitia Shams (Doctorante, co encadrement). L'étudiante est venue au MNHN dans le cadre de sa thèse pour faire le génotypage des microsatellites et le séquençage du gène mitochondrial afin de tester l'hypothèse d'une éventuelle différenciation génétique entre les deux sous-espèces de *Passer moabiticus*. Les analyses ont révélé une structuration phylogénétique évidente ainsi que l'existence d'un flux de gène très limité entre les deux sous-espèces. Les résultats de la composante moléculaire ont été publiés [Référence CV : 69]

Grégoire Proudhom (Master 2, co-encadrement). L'objectif du stage de recherche était de reconstruire les niches écologiques de complexes de passereaux migrateurs trans-sahariens (*Muscicapa striata*/*M. tyrrhenica* et *Acrocephalus scirpaceus*) afin de pouvoir identifier les éventuelles zones d'hivernages, notamment pour *M. tyrrhenica*. Les analyses ont révélé que les lignées génétiques des deux complexes d'espèces possèdent des niches bioclimatiques différentes pendant les périodes de reproduction et d'hivernage.

Aymeric Plazanet (Licence 3). L'objectif du stage était de préciser la distribution géographique des lignées mitochondriales de *Strix aluco* en France avec un échantillonnage beaucoup plus dense que celui présenté par Brito (2005, 2007) afin de localiser des éventuelles zones de contact. Les analyses ont révélé que les lignées mitochondriales issues des refuges transalpins et balkaniques sont co-distribuées sur tout le territoire français à l'exception de la région au sud d'une ligne Bordeaux-Narbonne. D'après les résultats préliminaires, seule la lignée ibérique est présente au sud de cette ligne.

Violène Storme (Master 1). L'objectif de ce stage était de retracer la distribution potentielle de trois espèces de piverts, *Picus sharpei*, *P. vaillantii* et *P. viridis* au cours du temps. Les analyses ont montré que les niches écologiques des trois taxons diffèrent et que l'aire de distribution potentielle de *P. sharpei* et *P. viridis*, sur la base des variables bioclimatiques est plus vaste qu'elle ne l'est en réalité (par exemple les conditions bioclimatiques sont favorables à *P. sharpei* sur toute la façade ouest de la

France ainsi qu'en Auvergne). Ces données suggèrent que l'histoire phylogéographique et la compétition inter-spécifique sont des paramètres clés pour la localisation de la zone de contact entre les deux taxons.

Charline Masson (License 3, bénévolat, co-encadrement). Le stage de bénévolat avait pour objectif de comparer les clines de transition alléliques pour les loci situés sur les autosomes et les loci situés sur les gonosomes dans le cadre de l'étude portant sur la zone de contact entre *Picus sharpei* et *P. viridis* [Référence CV 58].

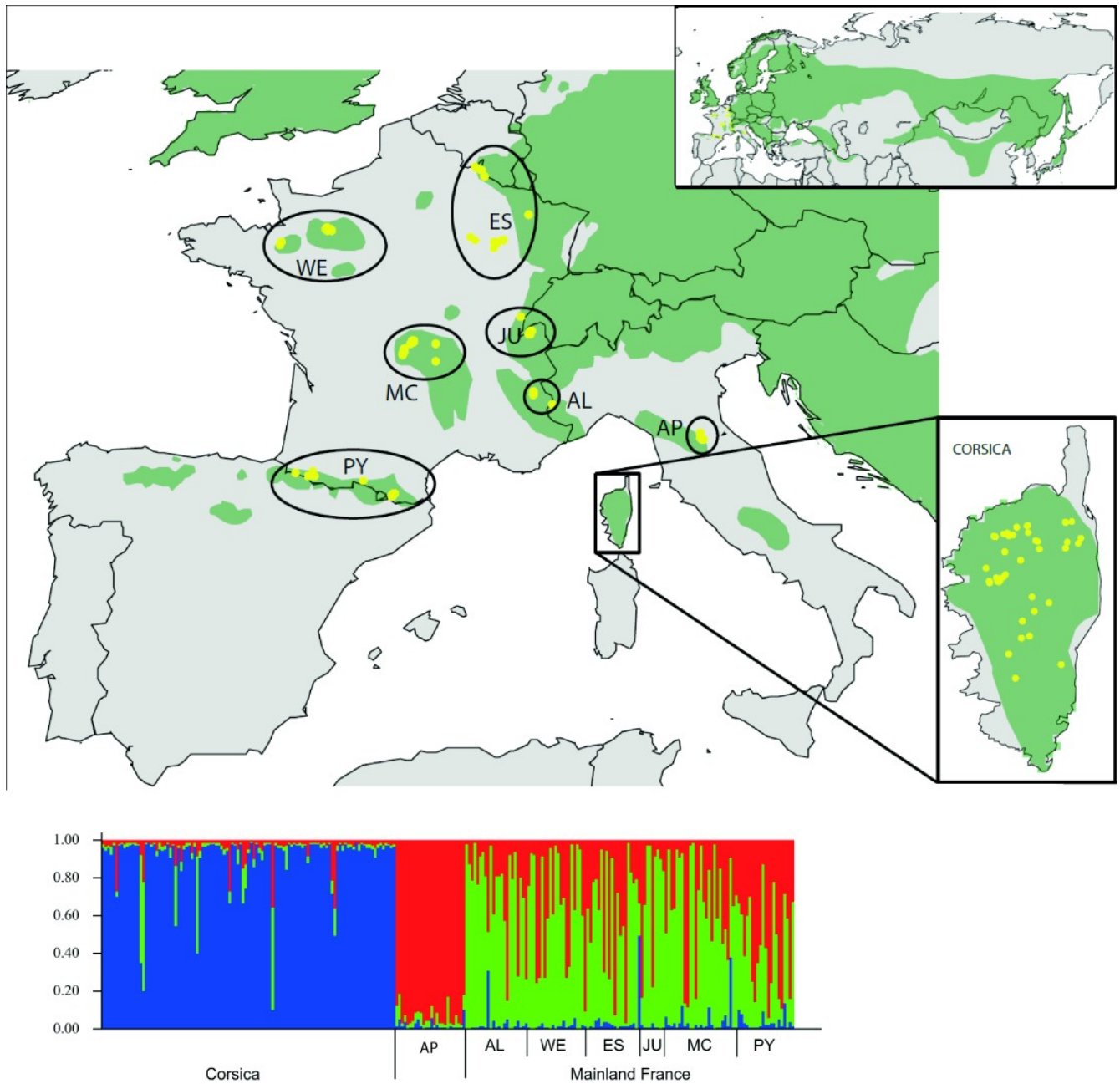


Figure 15. Plan d'échantillonnage permettant de déterminer l'existence de flux de gènes entre la Corse et le continent. Le graphe indique, pour chaque individu la proportion de son génome appartenant à un groupe pour un nombre prédéfini ici de trois groupes. Les microsatellites confirment la différenciation des populations corses et l'existence de flux de gène récents (plot Structure) du continent vers la Corse. La population des Apennins (centre de l'Italie) est également trouvée comme fortement distincte par les données mitochondriales.

Les Néotropiques

Les Néotropiques (Amérique Centrale, Amérique du Sud, Antilles, Galapagos et Falklands), incluant la zone Panaméenne (sensu Holt et al. 2013) constituent une des zones les plus riches au monde concernant la biodiversité du fait de la présence de systèmes fluviaux complexes et d'une orogénèse relativement récente, créant de nombreuses opportunités pour la spéciation et la diversification. Cette bio-région a fait l'objet de nombreuses synthèses à l'échelle globale (e.g. Antonelli et al. 2010, Hoorn et al. 2010) et de très nombreuses études sur des cas d'espèces (e.g. Aleixo 2004, 2006, Ribas et al. 2012, 2018, Sampaio et al. 2018) ou des régions biogéographiques ou habitats précis (e.g. Brumfield 2012, Milá et al. 2012, Naka et al. 2012)

Une de mes publications s'est focalisée sur cette région ([Références CV 72]. Trois loci mitochondriaux ont été analysés pour un genre (*Chlorospingus*) distribué dans un habitat particulier, les forêts nébuleuses (altitudes de l'ordre de 1000-2700 m) situées le long de la cordillère des Andes et isolées les unes des autres par des habitats non favorables (vallées). L'étude a permis la description d'une nouvelle sous-espèce (*Chlorospingus semifuscus xanthothorax*), distribuée de manière allopatrique par rapport à ses plus proches parents (Figure 16). Cette région constituant une zone d'étude marginale dans mon programme de recherche, je ne développerai pas plus les implications biogéographiques de cette étude.

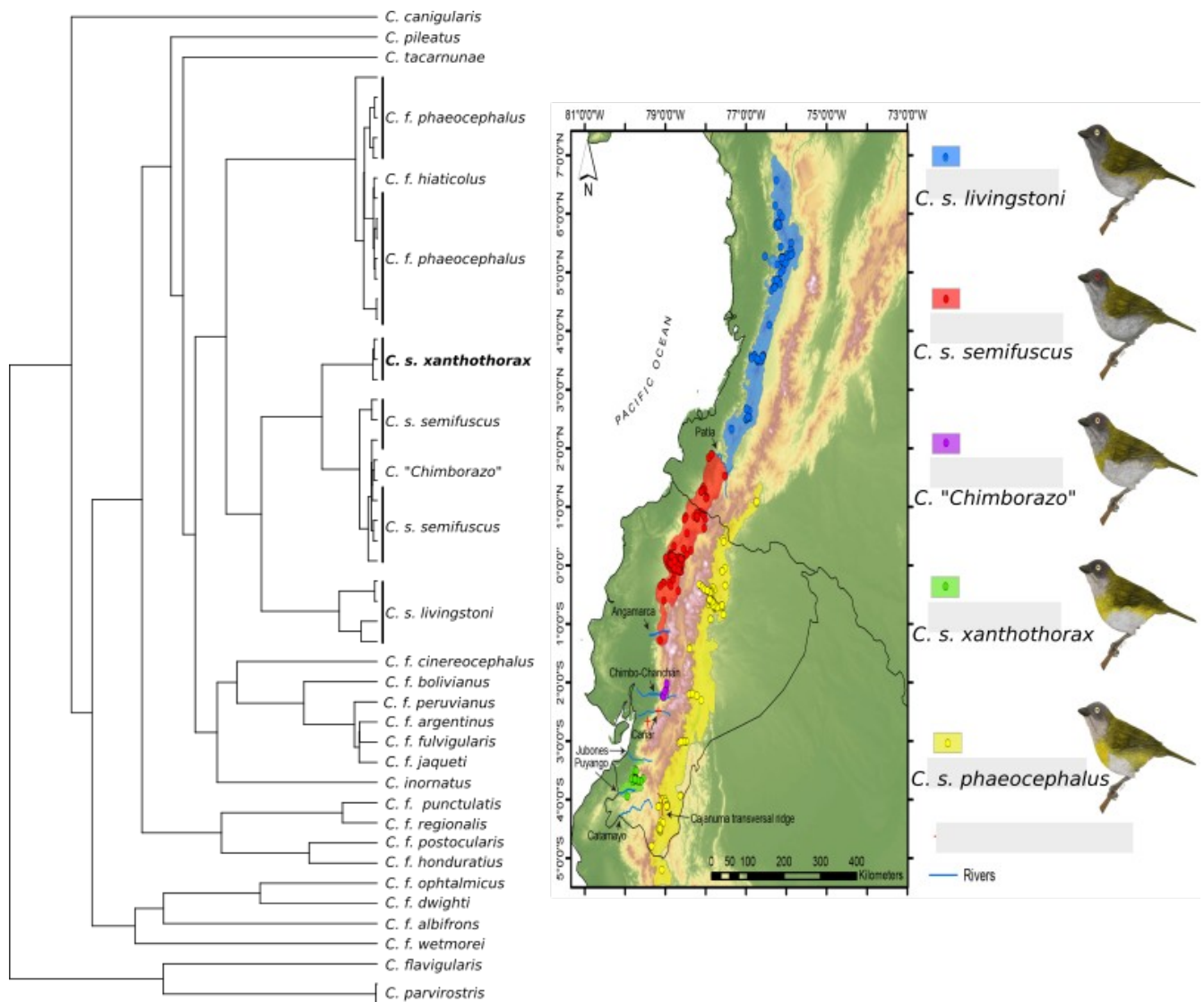


Figure 16: Relations de parenté au sein du genre *Chlorospingus* (inférées à partir de séquences de trois loci mitochondriaux, diversité morphologique et distribution des sous-espèces/lignées en Colombie, Equateur et Pérou.

Processus de spéciation à travers les biomes

Mes projets de recherche se sont focalisés sur les patrons et processus de spéciation des oiseaux à travers différentes biorégions. Ces différents projets ont cherché à identifier des processus de diversification et donc, dans le cadre de la recherche théorique, de caractériser des biorégions ou régions dans lesquelles les processus évolutifs à l'origine de la spéciation sont particulièrement actifs.

Ces projets ont également mis en avant des différences notables concernant les processus supposés de spéciation entre les biomes. Par exemple, la **majorité** des événements de spéciation dans les milieux paléarctiques et néotropicaux semblent suivre un **schéma allopatrique avec formation (ou non) de zones de contacts secondaires**. Ce patron est sensiblement moins apparent dans la région indomalaise ; cependant, même dans le cadre du patron de **spéciation en anneau mis en avant pour le genre *Alophoixus***, les différentes lignées semblent être passées par des phases d'isolement en allopatrie (**modèle « broken ring »**). L'exception notable semble concerner la région afrotropicale où des cas de processus de spéciation plus complexes semblent exister. La plupart des cas impliquent cependant des patrons où les populations se sont diversifiées en allopatrie (comme chez la plupart des taxons forestiers des blocs guinéens et congolais). D'autres cas, impliquant des **taxons à large répartition et a priori plus généralistes en termes d'habitat** (*D. adsimilis* voire *Lanius*), semblent correspondre à des processus de **spéciation para – ou péripatrique**, notamment au niveau des écotones **forêts-savanes de l'Afrique de l'Ouest**. D'autres modèles (e.g. *Pycnonotus* sp, Bowie et al. en cours ; *Terpsiphone* sp) à vaste distribution et polymorphes semblent particulièrement adéquats pour tester la généralité de cette hypothèse.

c) Données de types -omiques (Génomique des populations, Gènes candidats pour des caractères éco- éthologiques et adaptation, Démographie, Evolution moléculaire)

Le développement continu des technologies de séquençage d'ADN offre de nouvelles perspectives sur notre compréhension de l'histoire des génomes à l'échelle des nucléotides. Si le séquençage d'un génome complet pouvait être très long et extrêmement coûteux avec la technique de séquençage Sanger, le développement des méthodes de séquençage par synthèse (par exemple technologie Illumina) et de séquençage de fragments longs (par exemple technologie Nanopore ou PacBio) permet maintenant de séquencer un génome entier de vertébré avec une grande profondeur en moins d'un mois et à un coût bien plus faible, sans passer par des étapes de clonage puis séquençage avec la technologie Sanger. Ces méthodologies peuvent aisément s'appliquer aux organismes non-modèles. Le développement en parallèle des outils bioinformatiques, des algorithmes d'assemblage et des centres de calculs tend à grandement démocratiser le séquençage de génomes et de génomes de référence pour répondre à différents types de questions.

Mes projets actuels impliquant la génomique concernent trois types de problématiques :

La structuration génétique et l'estimation des flux de gènes entre lignées/taxons

En parallèle de l'identification des régions du génome impliquées dans le comportement migratoire et/ou l'évolution de l'isolement reproducteur, plusieurs projets ont également pour objectif de déterminer le degré de structuration génétique et de flux génique que l'on peut observer au sein d'une lignée ou d'un taxon. Là encore, différents modèles, y compris non aviaires, sont impliqués (Aves : *Muscicapa striata/tyrrhenica*, *Picus sharpei/viridis*, Lepidoptera : *Zygaena corsica*).

J'ai encadré deux étudiantes dans le cadre de leur formation pour cette thématique.

Lou Mary (Master 2, co-encadrement). Les objectifs du stage étaient de déterminer la nature de la zone de contact entre *Picus viridis* et *P. sharpei* ainsi que le degré d'hybridation/introgression entre les deux taxons à l'aide de données RAD-seq. Les analyses ont indiqué la présence d'individus présentant les signes d'une introgression limitée, le patron global ressemblant beaucoup à celui présenté dans Pons et al. [Référence CV: 58]. Pour des raisons techniques liées au séquenceur PGM IonTorrent, le nombre de loci obtenu a été bien plus faible qu'espéré, empêchant la rédaction d'un article.

Inès Matrougui (L3, co-encadrement avec un doctorant que je co-encadre, Thomas Forest). L'objectif du stage était d'estimer la structuration génétique au l'espèce de papillon *Zygaena corsica*, distribuée en Corse et en Sardaigne. Ce projet est en marge du projet de thèse de T. Forest, qui a pour but d'estimer la démographie et le statut de conservation des espèces en fonction de paramètres génomiques (voir dessous). A partir de données de re-séquençage, les génomes mitochondriaux et sept introns nucléaires ont été assemblés et analysés pour 26 individus (13 de Corse, 13 de Sardaigne). Les données indiquent que les deux populations sont fortement différenciées l'une de l'autre. En effet toutes les analyses de délimitation automatique d'espèce suggèrent que les populations corse et sardes constituent deux espèces distinctes. Les analyses ont également montré une diversité génétique plus faible pour la population corse. Ce projet de co-encadrement avec un doctorant permet également de progressivement former ce dernier à l'encadrement d'étudiant.

L'identification des régions du génomes impliqués dans l'évolution de certains caractères éco-éthologiques.

Je me suis dans un premier temps intéressé à l'adaptation à un mode de vie nocturne sur les gènes ayant une fonction dans la vision [Strigidae : Références CV 46, 60], avec notamment le séquençage du génome complet de *Strix occidentalis* [Strigidae : Références CV 46]. Les analyses génomiques ont révélé la **perte du gène SWS1** ('*short wavelength-sensitive 1 opsin*'), codant pour une opsine absorbant dans le spectre du violet/ultra-violet, pour les Strigidae et les Tytonidae (groupe-frère des Strigidae). Le gène **OpnP**, codant pour la pinopsine, a été perdu chez les Strigidae et pseudogénisé chez les Tytonidae (avec plusieurs délétions non multiples de trois nucléotides), impliquant potentiellement la perte de photosensibilité de la glande pinéale (régulateur de la production de mélanopsine au cours des cycles journaliers). Les analyses ont également mis en évidence la **pseudogénéisation** de plusieurs gènes parmi lesquels **Opn4m** (« *mammal-like melanopsin* ») et **CYP2J19** (« *carotenoid ketolase* ») chez *Strix* et *Tyto* et Rh2 chez *Tyto*. L'analyse de transcriptomes pour d'autres Strigidae montre cependant que Opn4m a gardé une certaine fonctionnalité avec la présence de plusieurs isoformes. Une hypothèse est que la vie nocturne /crépusculaire nécessite une régulation de la mélanine moins importante, compatible avec une altération de la fonction du gène Opn4m. Concernant les caroténoïdes, en plus d'être impliqués dans la coloration des plumes et des parties nues, ils sont présents également dans les photorécepteurs de type « cône » et permettent d'affiner la discrimination des couleurs en absorbant les longueurs d'ondes les plus courtes et en réduisant le chevauchement des spectres d'absorption entre les différents photorécepteurs de type « cône » (Vorobyev 2003). Dans le contexte d'une lumière plus faible, l'absorption de lumière par ces caroténoïdes réduirait donc aussi la quantité de photons qui atteint les photorécepteurs provoquant une perte de discrimination potentielle. Parmi les Strigidae, *S. aluco*, *Athene noctua*, et *Asio flammeus* possèdent des gouttelettes d'huile dans les cellules photoréceptrices en forme de cône alors que *Strix uralensis*, *Bubo scandiacus*, et *T. alba* n'en possèdent pas (Erhard 1924, Yew et al. 1977, Bowmaker et Martin 1978; Gondo et Ando 1995), suggérant des évènements multiples de perte de ces gouttelettes au cours de l'évolution des Strigidae. Les analyses ont également permis de démontrer que, d'une manière générale, le nombre de gènes fonctionnels codant pour les récepteurs olfactifs n'était pas plus important chez les oiseaux nocturnes. En revanche, certains sous-ensembles de ce type de gènes semblent plus développés (γ - et γ -c-clade Ors) chez les Strigiformes.

Concernant les gènes impliqués dans l'adaptation à un comportement prédateur, seuls deux gènes (RHCE and CENPQ) ont été retrouvés sous sélection positive dans les branches ancestrales des lignées prédatrices (Strigiformes, Accipitriformes, Falconiformes). Trois autres gènes ont été identifiés dans les branches ancestrales pour une partie des lignées ; SFTPA1 chez les Strigiformes et Falconiformes, TFF2 et PARL chez les Strigiformes et Accipitriformes). SFTPA1 joue un rôle crucial dans la défense contre les pathogènes respiratoires (Safran et al. 2010), TFF2 code pour une protéine qui module la cicatrisation des lésions gastriques et inhibe les sécrétions acides (Engevik et al. 2017). L'analyse d'un certain nombre de gènes (n=148) semble également monter une accélération du taux dN/dS chez les lignées prédatrice suggérant une sélection positive.

La majeure partie de mes travaux actuels liés aux processus d'adaptation/spéciation a pour but d'identifier 1) les régions du génome impliquées dans l'évolution de l'isolement reproducteur (*Muscicapa*, *Picus*) et 2) les gènes liés au comportement migratoire (*Muscicapa*) en analysant les modèles les modèles Gobe-mouche gris (*M. striata*)/tyrrhénien (*M. tyrrenhica*), dans le cadre de la thèse de Gaspard Baudrin que je co-encadre (autre co-encadrants : Bertand Bed-Hom, Jean-Marc Pons, UMR7205, Frédéric Jiguet UMR7204), et Pic de Sharpe (*P. sharpei*)/Pic vert (*P. viridis*). La question de l'universalité des gènes impliqués dans le comportement migratoire sera ensuite testée en utilisant les fauvettes du genre *Sylvia* (26 espèces) comme modèles; ce genre comportant des espèces sédentaires, migratrices partielles ou courte distance et migratrices longue distance (dans ce cas précis, transsahariennes). L'objectif est ici de reconstruire une phylogénie complète du genre *Sylvia* et de déterminer les gènes impliqués dans l'évolution de la migration. Ce projet est d'autant plus pertinent qu'une des espèces de ce genre, la fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, est une espèce modèle pour l'étude de la migration (Pulido et Berthold 2010). et pour laquelle des régions génomiques ont déjà été proposées comme impliquées dans l'évolution de cette migration (Delmore et al. 2020). Un des aspects de ce projet sera de déterminer si les régions génomiques mises en évidence pour *S. atricapilla* sont également impliquées dans ce comportement (ou son absence) chez toutes les espèces du genre *Sylvia* et quels seraient les processus permettant d'expliquer l'évolution de ce comportement (convergence, pertes multiples).

Outre le co-encadrement actuel d'un doctorant (**Gaspard Baudrin**), j'ai également collaboré avec un doctorant au moment de l'étude (**Zachary Hanna**) portant sur la description du génome de

Strix occidentalis ainsi que les conséquences, à l'échelle du génome, de l'adaptation à la vie nocturne [Référence CV 46].

L'estimation des statuts de conservation par une approche quantitative

L'objectif de ce projet, financé par la Fondation François Sommer et piloté par Guillaume Achaz (MNHN, UMR7205), pour lequel je suis responsable du volet acquisition des données génomiques, est de proposer des statistiques descriptives permettant de décrire les tendances démographiques, et donc de conservation, des espèces. Pour cela, nous allons séquencer et assembler des génomes complets pour des organismes dont la démographie est bien documentée (oiseaux d'Europe, insectes pollinisateurs) afin de calibrer les valeurs de statistiques descriptives pour ces diverses populations en déclin ou stables. Le projet, dans sa composante génomique, implique le séquençage de génomes de référence pour un certain nombre de taxons (Picidae : *Picus viridis*, Zygaenidae *Zygaena corsa*, Unionidae : *Margaritifera auricularia*) en utilisant une combinaison des technologies de fragments longs (Nanopore Prométhion, PacBio), de lectures de fragments courts (Illumina) et de séquençage Hi-C. Les génomes de plusieurs individus (10) sont ensuite séquencés à une profondeur de 15-20X pour estimer de manière robuste les valeurs des statistiques descriptives. Ces valeurs pourront ensuite affecter directement la capacité de la sélection naturelle à éliminer efficacement les mutations faiblement délétères et donc le potentiel adaptatif des espèces insulaires. Ce résultat a pu fournir un soutien empirique à la théorie de la quasi-neutralité de l'évolution moléculaire [Référence CV 68].

La majeure partie de mes projets impliquent l'estimation des temps de divergence. La calibration des horloges moléculaires pour estimer les temps de divergence se fait idéalement via l'utilisation de données fossiles. Ces dernières sont relativement rares pour les oiseaux et ne concernent très souvent que des espèces modernes. En conséquence, la plupart des études reposent sur l'utilisation d'une horloge moléculaire mitochondriale unique. Il existe cependant des variations importantes entre les gènes mitochondriaux et les lignées (par exemple Pereira et Baker 2006). Une composante de mon programme de recherche a donc pour objectif de comprendre les raisons de ces variations, afin notamment d'améliorer la précision des estimations des temps de divergence dans mes études phylogéographiques. Dans ce contexte, nous avons montré, en analysant les gènes codants pour les protéines mitochondriales de 475 espèces d'oiseaux, qu'il y a une forte relation entre la masse

corporelle et les taux de substitution mitochondriales [Référence CV 43], . Cette analyse a également permis de construire des modèles permettant de calculer les taux de divergence entre lignées en contrôlant pour la masse des espèces. Si la prise en compte de la masse permet d'expliquer 60 % de la variations des taux de substitution entre espèces, d'autres paramètres n'ont pas encore été explicitement testés : impact de la duplication des régions de contrôle, impact de l'insertion d'un nucléotide dans la position 174 du gène ND3 – qui interrompt le cadre de lecture de gène- Mindell et al. 1998, et des paramètres bioclimatiques). Pour tester ces différentes hypothèses, j'ai aussi participé à des études portant sur la description de la structure des génomes mitochondriaux ([Références CV 40, 48]).

J'ai initié une étude portant sur l'analyse des génome mitochondriaux complets de Picidae [Fuchs et al. en préparation]. De manière intéressante, un sous ensemble du genre *Melanerpes* ne possède plus l'extra-nucléotide à la position 174 du gène ND3 qui interrompt (l'insertion à la position 174 semble être l'état ancestral chez les oiseaux – Mindell et al. 1998). J'ai utilisé les Picidae comme un clade modèle pour tester 1) l'effet de la perte de cet extra nucléotide et 2) l'effet des variables bioclimatiques sur les taux de substitution mitochondriaux. J'ai pour cela analysé les génomes mitochondriaux complets pour 110 Piciformes. Les résultats en cours indiquent que taux de substitution synonyme n'est pas significativement corrélé à la masse corporelle ou aux variables bioclimatiques. En revanche les analyses indiquent une augmentation du ratio dN/dS pour le gène CO3 pour la lignée ne possédant plus l'insertion à la position 174 et plusieurs sites sous fortes sélections positives dans les gènes CO3, Cytochrome b et ND5. Les analyses ont également permis de mettre en évidence une baisse significative du dN/dS pour les espèces vivant en milieu tempéré suggérant que les variables bioclimatiques ont un impact sur l'évolution du génome mitochondrial même pour des lignées endothermes. Les causes de cet impact restent encore à préciser (contraintes de sélection ou artefacts liés aux variations démographiques du à l'impact plus important des glaciations dans les hautes latitudes).

J'ai également encadré une étudiante sur cette thématique :

Marion Poupé (Master 1) dont le stage avait pour objectif de tester l'impact de traits d'histoire de vie (masse, longévité et taille de la ponte) et de paramètres environnementaux (19 variables environnementales présentes sur Worldclim) sur les taux d'évolution moléculaire pour 230 espèces de Passériformes (l'insertion à la position 174 du gène ND3 a été perdue chez l'ancêtre des

Passériformes). Les analyses effectuées ont permis de montrer une 1) corrélation négative très forte entre les taux de substitution synonymes et la longévité, une corrélation positive entre le dS des gènes concaténés et la taille moyenne des pontes, et enfin 3) de l'existence de corrélations soit positives soit négatives entre les taux de substitutions de certains gènes et certains paramètres environnementaux (par exemple pluviosité). Cependant, il est difficile de tirer des conclusions plus définitives du fait du signal parfois contradictoire entre les loci pour le même paramètre.

Si les différentes analyses menées sur les génomes mitochondriaux des oiseaux ont permis de mettre en évidence l'impact de certains paramètres (insertion à la position 174 du gène ND3) sur l'intensité et le type de sélection auquel le génome mitochondrial est soumis, la généralisation de cette hypothèse de même que la confirmation de l'impact significatif des variables bioclimatiques sur les taux de substitution requièrent idéalement une analyse globale à l'échelle des oiseaux. Ce type d'analyses reste cependant très difficile du fait du temps de calcul nécessaire à ces analyses.

Outre l'encadrement d'une étudiante dans ce domaine, j'ai également collaboré avec deux doctorants (au moment de l'étude). La première étude (premier auteur : **Zachary Hanna**) a porté sur la description du génome mitochondrial de *Strix occidentalis* [Référence CV 48]. La seconde étude (premier auteur : **Thibault Leroy**) a porté sur la comparaison des diversités génétiques entre espèces insulaires et continentales [Référence CV 68].

d) Projets annexes

Si la systématique moléculaire représente mon centre d'intérêt principal et constitue naturellement la thématique centrale des travaux publiés (ou soumis), mon intérêt pour les approches pluridisciplinaires m'a également amené à collaborer à 11 études pour lesquelles la systématique des hôtes n'est pas l'objet principal de l'étude : l'identification de spécimens dans des contextes historiques ([Référence CV 54]), d'écologie d'une espèce ([Référence CV 65]), le sexage d'individus dans le cas de populations menacées ([Référence CV 55]), la nomenclature ([Références CV 57, 71]), la publication de larges jeux de données morphologiques ([Référence CV 73]), l'acoustique ([Référence CV 63] ; collaboration avec un doctorant – Pablo Bolaños-Sittler), la virologie ([Références CV 38 – collaboration avec un doctorant – **Zachary Hanna**, - 71]), l'inventaire de l'avifaune dans un contexte historique ([Référence CV 11]) et l'identification de la cause de la mortalité d'un individu sur lequel une balise était posée ([Référence CV 70]). Enfin un article a été publié sur l'importance des

collections d'histoire naturelle dans le cadre de la conservation de la biodiversité ([Référence CV 30]). Dans cette même thématique, un article a également été publié dans la revue *Alauda* (Fuchs et al. 2019) sur l'importance des collections d'histoire naturelle dans le cadre de la recherche sur les oiseaux.

2. Perspectives de recherches dans les dix prochaines années

Il serait bien entendu intéressant de poursuivre sur le long terme la plupart des projets que j'ai entamé depuis 2013. Cependant, il s'avère que les contraintes légales (obtention des permis de recherche, des permis de capture, des permis de prélèvement en lien avec la législation sur l'éthique de la recherche sur des animaux, des permis de collecte de spécimen si nécessaire, des permis d'exportation dans le cas de pays tiers, des permis d'utilisation des 'ressources' génétiques dans le cadre du protocole de Nagoya) et financières (coûts de pouvoir mener de concert des programmes de recherche dans des sites fortement éloignés les uns des autres) font que mon programme de recherche sur la phylogéographie se recentre progressivement sur le Paléarctique occidental et notamment la France, avec l'étude de la zone de suture dans les Pyrénées Orientales, l'Aude et l'Hérault en l'élargissant à d'autres modèles (*Prunella modularis*, *Sitta europaea*, *Sylvia cantillans/iberiae/moltonii*, etc).

La reconstruction de la phylogénie des oiseaux aux échelles ordinales (Jarvis et al. 2014), familiales (Feng et al. 2020), et génériques (en cours) a ces dernières années grandement bénéficié des données de séquençage de seconde génération. S'il existe encore certains taxons/nœuds de la phylogénie qui posent problème (soit par manque d'échantillons de bonne qualité, soit à cause d'artefacts méthodologiques), il est raisonnable de penser qu'une phylogénie complète et robuste de l'ensemble des oiseaux sera disponible dans les dix prochaines années. L'utilisation de données génomiques pour étudier les patrons phylogéographiques au sein des différentes biorégions tend à devenir la norme (e.g. « Rad-seq » et assimilés, « Ultra Conserved Elements », « Genome resequencing »), laissant à penser que la majorité des patrons de diversification au niveau péri-spécifiques va être décrit dans les prochaines années.

a) Génomique de la spéciation et de l'adaptation

Outre l'identification du patron biogéographique, la compréhension des événements de spéciation passe également par l'identification des bases moléculaires de l'évolution de l'isolement

reproducteur. L'idée de l'existence d'un gène 'majeur' (Wu et al. 2001) pour l'évolution de l'isolement reproducteur est maintenant largement abandonnée. Les technologies de séquençage haut débit ont permis d'identifier des régions du génome plus différenciées que la moyenne et potentiellement impliquées dans l'évolution de l'isolement reproducteur pour des espèces modèles (par exemple chez les genres *Drosophila* et *Mus*). Ces régions («îlots génomique de différenciation») sont donc susceptibles d'abriter des loci/régions régulatrices impliquées dans le processus de spéciation ou de l'adaptation. Le nombre et l'étendue de ces « îlots » semblent cependant variables entre les modèles biologiques (îlots nombreux, de tailles limitées et répartis sur tout le génome pour *Ficedula hypoleuca* (Ellegren et al. 2012) ou plus larges et moins nombreux pour les papillons *Heliconius* (Martin et al. 2013). Une des hypothèses permettant d'expliquer cette variabilité entre taxons est la structure particulière du génome des oiseaux. En effet, le génome des oiseaux est caractérisé par 1) un nombre élevé de chromosomes (moyenne: $2n = 80$) divisés en trois types: macro-chromosomes, micro-chromosomes et chromosomes sexuels et 2) une taille de génome relativement réduite par rapport aux autres vertébrés (moyenne: 1.3 Gb). Les taux de recombinaison des régions télomériques des macro-chromosomes sont différents des taux de recombinaison des régions centromériques de ces même chromosomes, mais similaires aux taux de recombinaison des micro-chromosomes (Gossmann et al. 2014). Du fait de la relation étroite entre taux de recombinaison, taille efficace de population, intensité de la sélection et l'organisation particulière du génome chez les oiseaux, il est attendu que les «îlots de gènes liés à la différenciation» proches des centromères soient de taille plus importante et contiennent proportionnellement moins de gènes réellement impliqués dans l'isolement reproducteur. A l'inverse, les «îlots de gènes liés à la différenciation» présents au niveau des télomères des macro-chromosomes et des micro-chromosomes sont susceptibles d'accueillir de larges régions faiblement différenciées en moyenne couplées à des régions de taille limitées contenant des loci sous sélection où la différenciation est très forte.

Parmi les questions de recherche que je compte développer au cours des prochaines années se trouvent l'identification, la localisation et la caractérisation des gènes candidats pour l'évolution de l'isolement reproducteur et de l'adaptation pour des lignées non proches phylogénétiquement. Cela permettra également de déterminer le caractère universel ou unique/taxon dépendant des régions génomiques impliquées. Les zones hybrides constituent des zones privilégiées pour étudier le processus de spéciation car elles jouent le rôle de filtre pour les régions du génome impliquées dans l'évolution

de l'isolement reproducteur et de l'adaptation en créant des mosaïques génomiques sur laquelle la sélection naturelle ou sexuelle agit en contre-sélectionnant les combinaisons alléliques incompatibles (incompatibilités de Dobzhansky-Muller).

La France métropolitaine joue un rôle privilégié dans l'évolution de l'avifaune du Paléarctique, non pas en tant que refuge Pléistocène, mais en tant que carrefour géographique au sein duquel les lignées qui se sont différenciées dans les trois refuges glaciaires principaux (Italie, péninsule ibérique, Balkans) rentrent en contact et échangent leur patrimoine génétique. Le résultat de ces remises en contact de population peut aller d'une totale panmixie entre les populations rentrant en contact à un isolement reproducteur complet sans flux de gènes.

Je participe déjà à plusieurs projets (*P. viridis/sharpei*, *M. striata/tyrrhenica*) ayant caractérisé des zones de contact entre taxons/lignées issus de refuges distincts. Les dates de divergences entre les lignées issues de différents refuges se situent autour de 1.1 ma (modèle *Picus*) à 0.5 ma (modèle *Muscicapa*). D'autres études (*Strix aluco*: Brito 2005, 2007 ; *Corvus corone* : Vijay et al. 2016 ; *Prunella modularis*: Drovetski et al. 2018, *Sitta europaea* : Päckert et al. 2020) ont suggéré la présence de lignées qui se sont différenciées à des dates similaires. La plupart de ces études se sont basées sur des individus échantillonnés en Allemagne, Italie et Espagne/Portugal. Ainsi, si une structuration génétique importante a été mise en évidence pour ces taxons, les localisations des zones de contact potentielles entre les lignées restent à déterminer. Il est cependant très probable que ces zones de contact se situent en France. J'ai donc initié différents projets sur ces taxons en accumulant les individus de façon passive (via les collaborations avec les centres de réhabilitation ; *S. aluco*, *C. corone*) ou active (via un programme personnel déposé au CRBPO : *P. modularis*, *S. europaea*). Pour d'autres espèces Paléarctique (*Dendrocopos major*, *Garrulus glandarius*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, *Fringilla coelebs*), j'ai déjà effectué un criblage à travers le territoire pour déterminer la possibilité d'une éventuelle structuration génétique mitochondriale pour ces taxons ; aucune structuration géographique forte n'a été mise en évidence (différentiation de l'ordre de 0.2% pour le génome mitochondrial). D'autres taxons (*Buteo buteo*, *Troglodytes troglodytes*, *Certhia brachydactyla*, *Lophophanes cristatus*, *Poecile palustris*) vont faire l'objet de ce type de criblage, au fur et à mesure que les échantillons seront disponibles.

b) Conservation et Génomique

Une partie de mes projets que je compte développer possède des impacts forts de conservation de la biodiversité et implique l'étude de la structuration génétique des populations et l'assignation génétique des individus hivernants d'espèces chassables aux localités de reproduction. Ce projet, en collaboration avec Frédéric Jiguet (MNHN UMR 7204), aura pour objectif de déterminer la structuration génétique des espèces chassables (*Streptopelia turtur*) ou pour lesquelles un moratoire a été décrété (par exemple *Numenius arquata*) à l'échelle de leur aire de reproduction avant d'assigner, quand c'est possible, les individus de passage ou hivernants (c'est à dire échantillonnés pendant les périodes d'ouverture de la chasse) aux populations reproductrices. Ces données permettront de déterminer si les individus prélevés lors des activités cynégétiques proviennent de populations stables ou en déclin et permettront donc de statuer sur la pérennité de ces populations.

Une autre partie de mes problématiques de recherche va également s'orienter vers des aspects de conservation plus appliqués (conservation *ex situ*). Je collabore actuellement avec Baptise Mulot (Zoo de Beauval) sur l'assignation à l'échelle génomique des individus captifs de Microglosse noir (*Probosciger aterrimus*) aux lignées génétiques connues; ce projet implique actuellement l'encadrement d'un étudiant de M2 (**Henri Truchassout**). Les données en cours indiquent l'existence de trois lignées génétiques fortement différenciées. Deux de ces lignées correspondent aux lignées *goliath* et *aterrimus* (Murphy et al. 2007). La troisième lignée, la plus différenciée d'un point de vue génétique, n'est pour l'instant retrouvée que dans les individus captifs conservés dans les zoos et issus de saisie des services de douanes de plusieurs pays (République Tchèque, Singapour). Un objectif annexe de ce projet est de déterminer l'origine géographique de cette troisième lignée, via l'inclusion dans les analyses moléculaires de spécimens de collection provenant de localités non échantillonnées par Murphy et al. (2007). Il est fort probable que la capture illégale d'individus *in natura* constitue une menace importante pour cette nouvelle lignée. L'identification de son origine géographique permettra également de proposer des mesures pour stopper ou ralentir ces captures illégales.

c) Génomique du paysage

L'objectif de ce projet est de tester l'impact du paysage (structure, diversité) sur le niveau des flux de gènes à l'échelle du génome entre populations d'oiseaux. Pour cela, des espèces d'oiseaux sédentaires, réparties sur tout le territoire mais avec des densités très variables (Pic vert *Picus viridis*),

seront utilisées comme modèle. Les attendus du projet seront principalement 1) l'identification de régions corridors pour les flux de gènes, 2) l'impact des changements climatiques sur l'étendue et la distribution de ces corridors et enfin 3) de régions du génomes potentiellement impliqués dans les adaptations climatiques via des études d'associations pangénomiques.

d) Microbiote des oiseaux

La composition du microbiote intestinal (MI) est liée à de nombreuses fonctions nécessaires à la survie et la reproduction des organismes. La biodiversité du microbiote intestinal chez les espèces non-modèles reste encore peu connue, empêchant donc toute conclusion sur l'importance relative de la phylogénie et du régime alimentaire (granivorie, insectivorie, piscivorie) dans la composition du MI des hôtes. L'objectif sera de caractériser la biodiversité des bactéries et archéobactéries du MI pour un maximum d'espèces d'oiseaux (incorporant toute la diversité des régimes alimentaires), et de déterminer l'importance relative de la phylogénie et du régime alimentaire sur la composition du MI. Une étude pilote, impliquant actuellement l'encadrement d'un étudiant de Master 1 (**Aymeric Plazanet**), ayant pour objectif de déterminer le degré de finesse auquel des données de séquençage de MI (fragment du 16S) peuvent donner accès est actuellement en cours. Ce projet repose sur le séquençage du MI de trois espèces de Scolopacidae (*Tringa totanus* – 1 individu, *Calidris alpina* -2 individus et *Calidris canutus* -23 individus échantillonnées le même jour sur la même localité) afin de tester l'existence et l'étendue des différences de composition de microbiote entre espèces mais aussi entre individus con-spécifiques. La variation expérimentale, liée aux processus d'extraction de l'ADN et à l'amplification du fragment du 16S sera estimée en effectuant trois extractions/amplifications indépendantes qui seront toutes séquencées. Le type de question auxquelles il est possible de répondre pour des projets futurs sera affiné en fonction de la robustesse des protocoles expérimentaux. Ce type de projet permettra potentiellement d'apporter des premières réponses sur les mécanismes de co-évolution MI/hôtes mais aussi de tester des hypothèses plus fines (impact des conditions bioclimatiques où les populations se reproduisent ou hivernent), grâce à des échantillonnages intra-spécifiques représentatifs.

PARTIE 3. IMPLICATIONS DANS LES AUTRES ACTIVITÉS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

1. Enrichissement, valorisation et conservation des collections

Je suis depuis 2013 chargé de conservation/responsable scientifique de la collection d'oiseaux, à hauteur de 35 % de mon temps de travail; je partage actuellement cette charge de conservation avec Benjamin Warren (UMR7205). Le terme de responsable scientifique, introduit en 2020, n'entraîne pas de changement dans la diversité des tâches. La collection (autour de 180 000 spécimens) comprend les éléments physiques suivants : mise en peaux et ailes déployées (130 000 spécimens dont 2500 types), montages taxidermiques (30000 spécimens), squelettes entiers ou partiels (6000 spécimens), spécimens en fluide (estimation 2500 spécimen) œufs (estimation 3000 pontes) et nids (estimation : 100 nids). A ces spécimens se rajoutent les collections de tissus, plumes et sang pour analyses moléculaires (estimation 11000 prélèvements) et de tissus pour analyses toxicologiques (100 prélèvements). L'enrichissement, la valorisation et la conservation des collections se fait avec la collaboration d'Anne Previato (Gestionnaire de collections, Direction des collections, MNHN) pour les aspects gestion des prêts et conservation et Patrick Boussès (Ingénieur d'Étude, UMR7205) pour l'informatisation des spécimens et le suivi des prêts.

a) Enrichissement des collections existantes

L'accroissement des collections du MNHN constitue un point central de mes objectifs. Par exemple, au cours des missions effectuées pendant ma thèse (2003-2006) et mon premier post-doctorat (2007-2009, j'ai collecté 96 spécimens et tissus associés et 991 prélèvements sanguins pour les collections du MNHN.

Dès mon recrutement en 2013, j'ai entamé un important projet d'enrichissement de la **collection de spécimens** d'oiseaux du MNHN, notamment pour la France (au 21 septembre 2021: j'ai ainsi enrichi la collection de 2408 spécimens dont France métropolitaine : 2 274 spécimens, Guyane : 37 spécimens, Nouvelle Calédonie : 69 spécimens, Mayotte : 7 spécimens, Guadeloupe : 11 spécimens ; Martinique : 4 spécimens, Réunion : 3 spécimens ; TAAF : 3 spécimens) avec notamment comme objectif d'avoir un spécimen associé à un prélèvement génétique de bonne qualité pour chaque espèce présente en France. J'ai également enrichi les collections dans le cadre de collaborations pour des

projets d'étude de la structuration génétique des espèces en Asie du Sud-est (Vietnam : 26 spécimens) et Afrique sub-saharienne (Afrique du Sud : 287 spécimens ; Guinée-Conakry : 98 spécimens ; Mozambique : 53 spécimens). Enfin des spécimens issus de captivité (66 spécimens, provenant pour moitié de la Ménagerie du Jardin des Plantes, MNHN), des douanes (33 spécimens) ou d'échanges avec d'autres institutions à l'étranger (Canada: 10 spécimens) ont également été intégrés. Plus de 660 individus issus de ce programme de collecte de spécimens sont encore en attente de préparation dans les congélateurs du MNHN. Le rapatriement et l'intégration de ces spécimens pour la France métropolitaine a été possible grâce à la création et l'entretien d'un réseau de collaborateurs comprenant avec les écoles vétérinaires, les centres de réhabilitation de la faune sauvage et des centres de recherche. Je me déplace annuellement dans chaque centre pour rapatrier les spécimens au MNHN. Depuis 2018, grâce à des discussions étroites avec le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (UMR CESCO), il est également possible d'intégrer dans les collections du MNHN les individus morts en opération de baguage, permettant également d'avoir accès à des spécimens pas nécessairement retrouvés en centre de réhabilitation (par exemple les espèces paludicoles). J'ai pu obtenir en 2013 des *vacations* de la Direction des Collections du MNHN pour préparer certains des spécimens de grande taille cédés par les Centres de soins (360 heures, **Lucile Mennessier**).

Une collection de tissus en alcool (pour analyses moléculaires) pour lesquels les spécimens de référence (mis-en-peau, squelette, montage taxidermique) sont conservés dans d'autres institutions en France a également pu être initiée ; dans ce cas, les chargés de conservation et chercheurs d'autres institutions ont accepté d'envoyer un duplicata de tissus pour les spécimens préparés et catalogués dans leur institution. A ce jour, les institutions participant à ce programme sont l'UMR PACEA (Université de Bordeaux) (208 prélèvements pour des individus de France métropolitaine, de Martinique et de Guadeloupe), le Musée d'Histoire Naturelle de Bourges (68 prélèvements pour des individus de France métropolitaine ou d'origine captive), le Musée d'Histoire Naturelle d'Auxerre (23 prélèvements pour des individus de France métropolitaine ou d'origine captive), le Musée d'Histoire Naturelle de Blois (6 prélèvements d'oiseaux de France métropolitaine), le Musée d'Histoire Naturelle d'Angers (2 prélèvements d'oiseaux de France métropolitaine). Des duplicata de prélèvements de tissus ont également été conservés pour des spécimens collectés lors de missions de collaborations à l'étranger et pour lesquelles les spécimens sont conservés à l'Institut of Ecology and Biological Resources (Hanoi,

Vietnam) (25 prélèvements), le Museu de Historia Natural Maputo (Mozambique) (32 prélèvements), le National Museum of Bloemfontein (26 prélèvements) et le Museum of Vertebrate Zoology (305 prélèvements).

Enfin, la collection de prélèvements de tissus, de sang et de plumes (sans spécimen de référence conservé mais généralement avec photos et mesures) a été enrichie via diverses collaborations ou programmes. Dans ce contexte, des prélèvements ont été archivés pour la France (590 individus parmi lesquels France métropolitaine : 413 prélèvements, Guyane : 152 prélèvements, Nouvelle-Calédonie : 13 prélèvements, Terres Australes et Antarctiques Françaises : 12 prélèvements), le Vietnam (93 prélèvements), l'Afrique du Sud (595 prélèvements), la Guinée-Conakry (154 prélèvements), le Mozambique (145 prélèvements) ainsi que des spécimens d'origine captive (57 prélèvements).

Mon objectif à moyen terme est d'avoir à disposition des prélèvements de bonne qualité permettant de séquencer un génome de référence pour la totalité des espèces présentes en France. Mes six premières années d'expérience ont montré qu'une partie de ces espèces n'est jamais représentée dans les centres de soins ou n'est pas concernée par la mortalité en opération de baguage (soit parce que l'espèce n'est pas ou très peu capturée, soit parce que l'espèce est robuste à la manipulation). J'ai donc déposé un programme personnel au CRBPO, sur une période de cinq ans, pour obtenir deux prélèvements sanguins par espèce (un mâle et une femelle) pour 95 espèces. Ce projet implique la capture sur le terrain d'individus, avec la collaboration d'un bagueur, et le prélèvement sanguin sur le terrain. A ce jour des prélèvements pour 26 de ces 95 espèces ont déjà été obtenus.

Les collections d'œufs (15 pontes) ou de nids (4 ajouts) n'ont subi qu'un accroissement modéré. Des nids avec les œufs sont sporadiquement apportés dans les centres de réhabilitation de la faune sauvage. Cette source peut donc se révéler utile pour l'accroissement de ces collections dans le futur.

Enfin, depuis 2013, un certain nombre de spécimens intégrés dans les collections a été fait via le don de collections anciennes (exemples : Don « Penchenat », 92 spécimens, Don « Cheylan » : 171 spécimens).

b) Diversification des collections et des métadonnées associées aux spécimens

Les collections ont également été diversifiées pour les types de prélèvements effectués. Si les prélèvements de tissus (muscle, rein, foie, cœur conservés dans de l'éthanol ou RNAlater) pour le

séquençage ADN ou ARN ont bien entendu été effectués, à l'instar de ce qui est fait depuis 25 ans, des prélèvements 1) de muscles pectoraux pour rechercher la trichinellose été faits pour l'école vétérinaire de Maisons-Alfort, 2) de cerveau/glandes surrénales chez les Perruches à collier pour détection de bornavirus, 3) de tissus (foie, rein, muscle) accumulant potentiellement les polluants pour les espèces situées au sommet de la chaîne alimentaire (programme européen COST) (90 individus), 4) de tissus sur des oiseaux morts depuis moins de 24h pour la collection de cellules cryopréservées du MNHN (50 prélèvements fonctionnels sur 90 prélèvements initiaux, constituant à ma connaissance la seule collection de cellules cryopréservées d'oiseaux avec un spécimen de référence), et enfin, de manière quasi systématique depuis 2017, 5) de contenu du tube intestinal pour la caractérisation du microbiote intestinal (325 prélèvements). Enfin, les parasites internes (« vers ») et externes (e.g. « mouches plates ») ont été systématiquement conservés lorsque présents (31 prélèvements).

Certaines de ces nouvelles collections ont déjà été utilisées dans des travaux publiés (détection de bornavirus chez les perruches à collier ; [Référence CV 61] ; cytogénétique ; [Référence CV 56]. D'autres travaux sur ces nouvelles collections sont en cours: 1) présence de contaminants (pesticides et métaux lourds) dans les tissus de quatre espèces de rapaces (*F. tinnunculus*, *B. buteo*, *S. aluco* et *T. alba*) dans le cadre du programme COST ou 2) diversité des archéobactéries (en collaboration avec Guillaume Borrel – Chargé de recherche, Institut Pasteur et Courtney Thomas - doctorante Institut Pasteur). Des demandes de financements impliquant l'utilisation de ces nouvelles collections (impact de la phylogénie et du régime alimentaire sur la diversité du microbiote intestinal) sont régulièrement soumises à Sorbonne Université ou aux appels d'offre interne du MNHN.

Outre une diversification des types de prélèvements et des mesures, et en supplément de la prise de note traditionnelle sur les spécimens (biométrie de l'aile, des tarses, du bec, adiposité, ossification du crâne, mue, taille et aspect des gonades), des bases de données ont été créées pour la masse des muscles pectoraux (muscles du vol) et du cœur (1095 individus) afin de déterminer s'il y a un lien entre masse relative de ces muscles par rapport à la masse totale et le comportement migratoire. Enfin, nous avons plus récemment commencé à mesurer la longueur du tube intestinal pour chaque individu (100 individus) afin de tester l'hypothèse d'une diversité plus grande des archéobactéries (souvent anaérobies) chez les espèces avec un tube intestinal plus long et donc où les opportunités pour des occurrences de micro-habitats anaérobies sont plus grandes.

Un résumé des notes, mesures, et prélèvements, effectués à ce jour sur chaque individu, est donné dans le Tableau 3.

Tableau 3. Métadonnées associées, quand possible, à chaque spécimen intégré dans les collections du MNHN. En fonction du type de préparation (mise en peau, spécimen en fluide, squelette), certains types de prélèvements/métadonnées ne sont pas nécessairement disponibles.

Localité	Limites
Au plus précis possible pour géo-référencage, si commune, barycentre de la commune	
Collecteur/Donateur	
Masses	
Pectoral	Pas sur spécimen en fluide
Cœur	Pas sur spécimen en fluide
Totale	
Biométrie	
Tarse G et D	
Longueur d'aile G et D	
Longueur bec à l'insertion au crâne	
Hauteur et large Partie distale de la narine	
Tailles des organes reproducteur (ovaire, plus grand ovule, testicule G et D)	Pas sur spécimens en fluide
Longueur Intestin	Pas sur spécimens en fluide
Données physiologiques et anatomiques	
Couleurs des organes reproducteur	Pas sur spécimens en fluide
Adiposité	
Ossification du crâne	Pas sur spécimens en fluide
Mue (localisation si présente)	
Couleurs	

Tarse	
Mandibule/Maxillaire	
Iris	
Caroncule, Crête	Si présent
Prélèvements	
Peau/Muscle pour Cytogénomique	(si mort <24 H)
Muscle pectoral / cœur pour séquençage troisième génération	(si mort < 6h)
Foie pour Hi-C	(si mort < 6h)
Muscle pectoral / cœur / Rein pour ADN dans éthanol	Uniquement muscle sur spécimens en fluide
Contenu intestinal / caeca	Pas sur spécimens en fluide
Foie, Rein pour écotoxicologie	Uniquement Accipitriformes, Falconiformes, Strigiformes. Pas sur spécimens en fluide
Parasites internes ou externe si présents	Pas sur spécimens en fluide pour les parasites internes

c) Valorisation

Mes travaux de recherche sur les collections ont permis de les valoriser via des publications sur des thématiques variées. Outre mes publications portant sur la systématique moléculaire des oiseaux et la diversification des taxons et utilisant les spécimens du MNHN comme source d'ADN de l'hôte (n= 19 publications depuis 2013, références sur le CV : [27, 28, 31, 33, 34, 36, 37, 40, 44, 45, 47, 49, 50, 51, 52, 54, 66, 68, 73]), j'ai également intégré des spécimens des collections dans d'autres thématiques : cytogénétique (1 publication , référence sur CV : [56]), nomenclature et taxonomie (2 publications, références sur le CV [57, Dickinson et al. 2019]), mortalité (1 publication, référence sur le CV :[70]), présentation des collections (1 publication, référence sur le CV : [Fuchs et al. 2019]), biométrie (5 publications, références sur le CV : [50, 51, 52, 62, 72]) et virologie (1 publication, référence sur le CV :[61]).

Une part importante de mes activités liées à la valorisation des collections consiste à l'aide à la sélection des spécimens et à la préparation des prêts pour les expositions grand public, que ce soit sur des thématiques scientifiques, historiques ou artistiques ou la préparation de prêts scientifiques. Les

prêts scientifiques consistent le plus souvent en des prélèvements de tissus ou de coussinets digitaux pour analyses génétiques, de plumes pour analyses isotopiques ou de spécimens complets pour la morphologie fonctionnelle, l'anatomie comparée ou les comparaisons archéozoologiques. Les prêts liés à la diffusion des connaissances impliquent souvent des repérages dans les collections de spécimens montés et des conseils sur le choix de telle ou telle espèce, spécimen etc. Depuis 2013, 356 demandes *colhelper*, le serveur centralisant les demandes liées aux collections, ont été traitées par moi même et/ou les membres de l'équipe « oiseaux ». Il est difficile d'en faire un bilan plus précis du volume horaire car les demandes (et le temps associé aux demandes) sont très hétérogènes : de la simple vérification d'une étiquette pour confirmation ou la planification d'une visite à des allez-voir répétés pour des prêts (par exemples exposition permanente du Musée de l'Homme, exposition Rhône de la Grande Galerie de l'Evolution du MNHN). En plus les publications auxquelles je suis associé, 102 travaux (y compris rapports de Master et thèse de Doctorat) se basant entièrement ou partiellement sur les collections d'oiseaux ont été publiées depuis 2013.

d) Conservation des collections

Mes activités de conservation consistent principalement en une veille régulière effectuée dans les différents bâtiments où sont entreposés les collections afin de détecter la présence d'insectes ravageurs de collections (anthrènes, mites) et en la création d'une collection des ces insectes avec les références aux dates et locaux impliqués. Les problèmes de conservation des collections rencontrés varient en fonction des bâtiments, chacun de ces derniers ayant des caractéristiques propres. La Zoothèque abrite des collections sur trois étages avec des problèmes récurrents de moisissures sur des spécimens montés. Les spécimens actuellement conservés dans le Hangar « grands animaux » ont des problèmes récurrents de mites (plusieurs armoires, Columbidae, Laridae, Ardeidae, certains spécimens montés) et potentiellement de souris. Jusqu'à récemment, ce bâtiment était régulièrement ouvert aux quatre vents lors de prêts de spécimens de grande taille (lieu de stockage temporaire). Les absences de climatisation et de régulation de l'humidité n'arrangent pas les choses. Concernant le bâtiment 51, qui constitue le lieu de stockage principal des spécimens mis-en-peau, au rez-de-chaussée, les pièces ne sont pas étanches (trous dans les jointures des fenêtres) et il y a des problèmes récurrents de mites et d'anthrènes, voire de souris. Des pièges à phéromones y sont entreposés et vérifiés fréquemment. Au 1^{er} étage, des infestations d'anthrènes, de mites et de souris sont épisodiquement rencontrées. Une

importante attaque d'anthrène a eu lieu en 2013, causant des dégâts importants sur la collection de *Lamprotornis* (Sturnidae) (coussinets digitaux détruits) ; cette attaque empêche l'utilisation future de ces spécimens pour des prélèvements ADN. Plusieurs attaques de mites ont eu lieu au cours de ces 7 ans, entraînant la perte de plusieurs spécimens récents ou anciens (outardes). Enfin en 2019 a eu lieu les premiers, et seuls à ce jour, problèmes liés au souris (20 spécimens récents endommagés ou détruits). Les souris sont apparues au 1^{er} étage après une tentative de dératisation au second étage du bâtiment 51. Le lieu de stockage des œufs et nids (Lisses, hors-site) ne rencontre aucune menace connue.

e) Inventaire/Récolement

Je participe également à l'informatisation des spécimens, ce qui participe non seulement au récolement de la collection mais aussi à sa valorisation puisque cela permet de la rendre plus visible de l'extérieur. A ce jour, j'ai informatisé plus de 3000 spécimens en peau, dont tous les Picidae, pour la plupart déjà accessibles sur l'interface public du MNHN (<https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/zo/item/search/form>). A cela s'ajoute un projet de récolement et de catalogage des spécimens en fluide, en collaboration avec Anne Previato et Patrick Boussès, de récolement et de catalogage des spécimens en fluide conservés en Zoothèque, initié en 2019 (à raison de deux journées par mois), et un projet de récolement de la collection oologique. Ces deux projets ont été fortement perturbés par les mesures sanitaires en cours depuis le début de l'année 2020. A ce jour, 500 spécimens (290 bocalux) ont pu être récolés, parmi lesquels 396 spécimens n'avaient pas encore de numéro de catalogue général. Ces différents projets ont également impliqué l'**encadrement de vacataires** : **Zoé Thalaud** pour un pré-inventaire de la collection d'alcool et **Aymeric Plazanet/Stéphane Grosjean** pour un récolement de la collection d'oeufs (499 pontes).

2. Expertise

En tant que concepteur en expérimentation animale sur la faune sauvage non hébergée à des fins scientifiques, je suis membre du Comité Cuvier du MNHN, l'entité reconnue par le Ministère de l'Agriculture et le Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation pour l'expertise des Demandes d'Autorisation de Projet (DAP) utilisant des animaux (vertébrés et céphalopodes) ou des Demandes d'Avis Éthique au Comité Cuvier (DAECC, expertise intra-

établissement) à des fins scientifiques pour le MNHN (rapporteur ou lecteur pour 1-3 demandes par an). Je suis également impliqué dans l'expertise des programmes personnels, et de leur bilan, soumis au Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) sur les aspects génétiques (1-3 projets par an). A cela s'ajoute l'activité de rapporteur de manuscrits (en moyenne 8,25 par an) soumis à des journaux à comité de relecture généralistes (par exemples *Biology Letters*, *Ecology and Evolution*, *Journal of Biogeography*, *Heredity*, *Molecular Ecology*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *PeerJ*, *PlosOne*) ou plus spécialisés (par exemples *Auk*, *Ibis*, *Journal of Avian Biology*, *Journal of Ornithology*, *Zootaxa*). Je suis également rapporteur pour des agences de financement international (fonds de recherche polonais). Enfin je suis membre du Comité ATM, une source de financement interne au MNHN basée sur des appels à projets, depuis 2020.

Outre ces aspects d'expertise et de soutien à la recherche, mon travail d'expertise porte également sur l'identification par analyse moléculaire des organismes impliqués dans les collisions avec les avions et responsables de la dégradation des turbines (42 expertises depuis 2018). Des expertises plus sporadiques sont également effectuées pour les douanes de l'aéroport Roissy-Charles de Gaulle.

3. Diffusion

Mes activités de diffusion reposent sur 1) des interventions épisodiques dans des revues grand public/naturalistes sur l'évolution de la biodiversité et l'utilisation des collections d'histoire naturelle dans la recherche et 2) des entretiens avec les journalistes de quotidiens (par exemple *Le Monde*) sur des résultats scientifiques. Des interventions orales sont faites lors d'évènements particuliers (« Printemps des explorateurs », Parc Zoologique de Paris). Enfin, j'interviens ponctuellement auprès de collégiens pour présenter le métier de chercheur et la recherche sur les oiseaux.

4. Enseignement

Mes activités d'enseignement sont concentrées au sein de trois unités d'enseignements ou modules: 1) tuteur et membre de jury dans l'UE TC1b (M1, « : Sciences de la nature et de l'Homme: histoire des idées ») du Master Biodiversité, Écologie et Evolution, 2) intervenant au sein du module SEP33 (M1 « Exploration et description de la biodiversité») et 3) intervenant au sein du module «La phylogénie: support à l'analyse de l'évolution» de l'ED227. Le volume horaire des enseignements (temps de jury M1/M2 compris) se situe autour de 12h/an.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Abadi S, Azouri D, Pupko T, Mayrose I, 2019. Model selection may not be a mandatory step for phylogeny reconstruction. *Nature Communications* 10: 934.
- Albrecht F, Hering J, Fuchs E, Illera JC, Ihlow F, Shannon TJ, Collinson JM, Wink M, Martens J, 2020. Phylogeny of the Eurasian Wren *Nannus troglodytes* (Aves: Passeriformes: Troglodytidae) reveals deep and complex diversification patterns of Ibero-Maghrebian and Cyrenaican populations. *PloS One* 15: e0230151.
- 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: 1303-1317.
- Aleixo A, 2006. Historical diversification of floodplain forest specialist species in the Amazon: a case study with two species of the avian genus *Xiphorhynchus* (Aves: Dendrocolaptidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 383–395.
- Anthony NM, Johnson-Bawe M, Jeffery K, Clifford SL, Abernethy KA, Tutin CE, Lahm SA, White LJT, Utley JF, Wickings EJ, Bruford MW, 2007. The role of Pleistocene refugia and rivers in shaping gorilla genetic diversity in central Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 20432–20436.
- Antonelli A, Quijada-Mascareñas A, Crawford AJ, Bates JM, Velazco PM, Wüster W, 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. Pages 386-404. *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. 1st edition.* (Eds Hoorn C et Wesselingh FP). Blackwell Publishing.
- Aoki D, Kinoshita G, Kryukov AP, Nishiumi I, Lee S, Suzuki H, 2018. Quaternary related genetic differentiation and parallel population dynamics of the Eurasian Jay (*Garrulus glandarius*) in the circum Japan Sea region. *Journal of Ornithology*, 159: 1087–1097.
- Avise JC, 2000. *Phylogeography: the history and formation of species.* Harvard University press, Cambridge.
- Bates JM, Haffer J, Grismer E, 2004. Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *Journal für Ornithologie* 145: 199-205.

- Beresford P, Cracraft J, 1999. Speciation in African forest robins (*Stiphornis*): species limits, phylogenetic relationships, and molecular biogeography. *American Museum Novitates*. 3270: 1-22.
- Bjork A, Liu W, Wertheim JO, Hahn BH, Worobey M, 2011. Evolutionary history of chimpanzees inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular Biology and Evolution* 28: 615-623.
- Bowmaker JK, Martin GR, 1978. Visual pigments and colour vision in a nocturnal bird, *Strix aluco* (tawny owl). *Vision Research* 18: 1125–1130.
- Brito PH, 2005. The influence of Pleistocene glacial refugia on tawny owl genetic diversity and phylogeography in western Europe. *Molecular Ecology* 10: 3077-3094.
- Brito PH, 2007. Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite genetic structure among Western European populations of tawny owls (*Strix aluco*). *Molecular Ecology* 2007 16: 3423-3437.
- Brouat C, Tataru C, Bâ K, Cosson J-F, Dobigny G, Fichet-Calvet E, Granjon L, Lecompte E, Loiseau A, Mouline K, Piry S, 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.
- Brown DM, Brenneman RA, Koepfli K-P, Pollinger JP, Milá B, Georgiadis NJ, Louis Jr EL, Grether GF, Jacobs DK, Wayne RK, 2007. Extensive population genetic structure in the giraffe. *BMC Biology* 5: 57.
- Brown J, Hill D, Dolan A, Carnaval AC, Haywood AM, 2018. PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific Data* 5 : 1-9.
- Brumfield RT, 2012. Inferring the origins of lowland tropical birds. *Auk* : 129 : 367-376.
- Burney CW, Brumfield RT, 2009. Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *American Naturalist* 174: 358-368.
- Burri R, Nater A, Kawakami T, Mugal CF, Olason PI, Smeds L, Suh A, Dutoit L, Bureš S, Garamszegi LZ, Hogner S, Moreno J, Qvarnström A, Ružić M, Sæther SA, Sætre GP, Török J, Ellegren . Linked selection and recombination rate variation drive the evolution of the genomic landscape of differentiation across the speciation continuum of *Ficedula* flycatchers. *Genome Research* 2015 25: 1656-1665.

- Calderón L, Campagna L, Wilke T., Lormee H, Eraud C, Dunn JC, Rocha G, Zehtindjiev P, Bakaloudis DE, Metzger B, Cecere JG, Marx M, Quillfeldt P, 2016. Genomic evidence of demographic fluctuations and lack of genetic structure across flyways in a long distance migrant, the European turtle dove. *BMC Evolutionary Biology* 16: 237.
- Cerling TE, Harris JM, MacFadden BJ, Leakey MG, Quade J, Eisenmann V, Ehleringer JR, 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* 389: 153-158.
- Chamberlain S, Barve V, Mcglinn D, Oldoni D, Desmet P, Geffert L, Ram K, 2020. rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API_. R package version 2.2.0, <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>.
- Chamberlain S, Boettiger C, 2017. R Python, and Ruby clients for GBIF species occurrence data. *PeerJ PrePrints*. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.3304v1>.
- Cibois A, Slikas B, Schulenberg TS, Pasquet E, 2001. An endemic radiation of Malagasy songbirds is revealed by mitochondrial DNA sequence data. *Evolution* 55: 1198-1206.
- Cibois A, Thibault J-C, Bonillo C, Filardi CE, Watling D, Pasquet E, 2014. Phylogeny and biogeography of the fruit doves (Aves: Columbidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 70: 442–453.
- Clement M, Posada D, Crandall KA, 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-1659.
- Cros E, Chattopadhyay B, Garg KM, Ng NSR, Tomassi S, Benedick S, Edwards DP, Rheindt FE, 2020a. Quaternary land bridges have not been universal conduits of gene flow. *Molecular Ecology* 29: 2692-2706.
- Cros E, Ng EYX, Oh RRY, Tang Q, Benedick S, Edwards DP, Tomassi S, Irestedt M, Ericson PGP, Rheindt FE, 2020b. Fine-scale barriers to connectivity across a fragmented South-East Asian landscape in six songbird species. *Evolutionary Applications* 13: 1026– 1036.
- Cornet A. 1974. Essai de cartographie bioclimatique à 1/2 000 000 et notice No. 55. Paris: Madagascar. Carte ORSTOM.
- da Silva JM, Tolley KA, 2017. Diversification through ecological opportunity in dwarf chameleons. *Journal of Biogeography* 44: 834–847.

- Dejtaradol A, Renner SC, Karapan S, Bates PJJ, Moyle RG, Päckert M. 2016, Indochinese-Sundaic faunal transition and phylogeographical divides north of the Isthmus of Kra in Southeast Asian Bulbuls (Aves: Pycnonotidae). *Journal of Biogeography* 43: 471-483.
- Delmore K, Illera JC, Pérez-Tris J, Segelbacher G, Lugo Ramos JS, Durieux G, Ishigohoka J, Liedvogel M, 2020. The evolutionary history and genomics of European blackcap migration. *Elife* 9:e54462.
- Dolan AM, Haywood AM, Hunter SJ, Tindall JC, Dowsett HJ, Hill DJ, Pickering SJ, 2015. Modelling the enigmatic Late Pliocene Glacial Event. Marine Isotope Stage M2. *Global and Planetary Change* 128: 47-60.
- Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A, 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: e88.
- Drovetski SV, Fadeev IV, Raković M, Lopes RJ, Boano G, Pavia M, Koblik EA, Lohman YV, Red'kin YA, Aghayan SA, Reis S, Drovetskaya SS, Voelker G, 2018. A test of the European Pleistocene refugial paradigm, using a Western Palaearctic endemic bird species. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 285: 20181606.
- Drovetski SV, Reeves AB, Red'kin YA, Fadeev IV, Koblik EA, Sotnikov VN, Voelker G, 2018. Multi-locus reassessment of a striking discord between mtDNA gene trees and taxonomy across two congeneric species complexes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 120: 43-52.
- Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, C4 Grasses Consortium, 2010. The origins of C4 grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* 328: 587-591.
- Ellegren H, Smeds L, Burri R, Olason PI, Backström N, Kawakami T, Künstner A, Mäkinen H, Nadachowska-Brzyska K, Qvarnström A, Uebbing S, Wolf JB, 2012. The genomic landscape of species divergence in *Ficedula* flycatchers. *Nature* 491: 756-760.
- Endler JA, 1982 Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In *Biological diversification in the tropics* (Prance, G.T. ed.), pp. 641-657. Columbia University Press, New York.
- Engevik K, Aihara E, Matthis A, Montrose M, 2017. TFF2, CXCR4 and EGF-R mediated gastric wound repair in vitro in gastric organoids. *FASEB Journal* 31: 1043-1048.

Erhard H, 1924. Messende Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*. 41: 489–552.

Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.

Falush D, Stephens M, Pritchard JK, 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.

Feng S, Stiller J, Deng Y, Armstrong J, Fang Q, Reeve AH, Xie D, Chen G, Guo C, Faircloth BC, Petersen B, Wang Z, Zhou Q, Diekhans M, Chen W, Andreu-Sánchez S, Margaryan A, Howard JT, Parent C, Pacheco G, Sinding MS, Puetz L, Cavill E, Ribeiro ÂM, Eckhart L, Fjeldså J, Hosner PA, Brumfield RT, Christidis L, Bertelsen MF, Sicheritz-Ponten T, Tietze DT, Robertson BC, Song G, Borgia G, Claramunt S, Lovette IJ, Cowen SJ, Njoroge P, Dumbacher JP, Ryder OA, Fuchs J, Bunce M, Burt DW, Cracraft J, Meng G, Hackett SJ, Ryan PG, Jønsson KA, Jamieson IG, da Fonseca RR, Braun EL, Houde P, Mirarab S, Suh A, Hansson B, Ponnikas S, Sigeman H, Stervander M, Frandsen PB, van der Zwan H, van der Sluis R, Visser C, Balakrishnan CN, Clark AG, Fitzpatrick JW, Bowman R, Chen N, Cloutier A, Sackton TB, Edwards SV, Foote DJ, Shakya SB, Sheldon FH, Vignal A, Soares AER, Shapiro B, González-Solís J, Ferrer-Obiol J, Rozas J, Riutort M, Tigano A, Friesen V, Dalén L, Urrutia AO, Székely T, Liu Y, Campana MG, Corvelo A, Fleischer RC, Rutherford KM, Gemmell NJ, Dussex N, Mouritsen H, Thiele N, Delmore K, Liedvogel M, Franke A, Hoepfner MP, Krone O, Fudickar AM, Milá B, Ketterson ED, Fidler AE, Friis G, Parody-Merino ÂM, Battley PF, Cox MP, Lima NCB, Prosdocimi F, Parchman TL, Schlinger BA, Loiselle BA, Blake JG, Lim HC, Day LB, Fuxjager MJ, Baldwin MW, Braun MJ, Wirthlin M, Dikow RB, Ryder TB, Camenisch G, Keller LF, DaCosta JM, Hauber ME, Louder MIM, Witt CC, McGuire JA, Mudge J, Megna LC, Carling MD, Wang B, Taylor SA, Del-Rio G, Aleixo A, Vasconcelos ATR, Mello CV, Weir JT, Haussler D, Li Q, Yang H, Wang J, Lei F, Rahbek C, Gilbert MTP, Graves GR, Jarvis ED, Paten B, Zhang G., 2020. Dense sampling of bird diversity increases power of comparative genomics. *Nature* 587: 252–257.

Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T, Antonelli A, 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931

- Flagstad Ø, Syvertsen PO, Stenseth NC, Jakobsen KS, 2001. Environmental changes and rates of evolution: the phylogeographic pattern within the hartebeest complex as related to climatic variation. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 268: 667-677.
- Förschler MI, Senar JC, Perret P, Björklund M, 2009. The species status of the Corsican finch *Carduelis corsicana* assessed by three genetic markers with different rates of evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 234–240.
- Fu Y-X, 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking, and background selection. *Genetics* 147: 915–925.
- Fujita M, Leaché A, 2010. Bayesian species delimitation in West African forest geckos (*Hemidactylus fasciatus*). *Proceedings of the Royal Society of London Serie B* 277: 3071–3077.
- Gautier L, Goodman S, 2003. Introduction to the flora of Madagascar. *The Natural History of Madagascar* (ed. by S.M. Goodman and J.P. Benstead). University of Chicago Press, Chicago, United States.
- Gonder MK, Disotell TL, J.F. Oates JF, 2006. New genetic evidence on the evolution of chimpanzee populations, and implications for taxonomy. *International Journal of Primatology* 27: 1103-1127.
- Gonder MK, Locatelli S, Ghobrial L, Mitchell MW, Kujawski JT, Lankester FJ, Stewart C-B, Tishkoff SA, 2011. Evidence from Cameroon reveals differences in the genetic structure and histories of chimpanzee populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 4766-4771.
- Gondo M, Ando H, 1995. Comparative and histophysiological study of oil droplets in the avian retina. *Kobe Journal of Medical Sciences* 41: 127–139.
- Goodman SM, Hawkins AFA, Domergue C, 1997. A new species of vanga (Vangidae, *Calicalicus*) from southwestern Madagascar. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 117: 5-10.
- Gossmann TI, Santure AW, Sheldon BC, Slate J, Zeng K, 2014. Highly variable recombinational landscape modulates efficacy of natural selection in birds. *Genome Biology and Evolution* 6: 2061-2075.
- Grummer JA, Bryson RW Jr., Reeder TW, 2014. Species delimitation using Bayes Factors: Simulations and application to the *Sceloporus scalaris* species group (Squamata: Phrynosomatidae). *Systematic Biology* 63 : 119–133.

- Guillaumet A, Crochet PA, Pons JM, 2008. Climate-driven diversification in two widespread Galerida larks. *BMC Evolutionary Biology* 8: 32.
- Guillaumet A, Pons JM, Godelle B, Crochet PA, 2006. History of the Crested Lark in the Mediterranean region as revealed by mtDNA sequences and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 645-656.
- Haffer J, 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer J, 1982. General aspects of the refuge theory. In *Biological diversification in the tropics* (Prance, G.T. ed.), pp. 6-24. Columbia University Press, New York.
- Haffer J, 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity Conservation* 6: 451-476.
- Heled J, Drummond AJ, 2009. Bayesian inference of population size history from multiple loci. *BMC Evolutionary Biology* 8: 289.
- Heled J, Drummond AJ, 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular Biology and Evolution* 27: 570-580.
- Hewitt GM, 2004. Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 183–195.
- Hey J, 2010. Isolation with migration models for more than two populations. *Molecular Biology and Evolution* 27: 905-920.
- Hey J, Chung Y, Sethuraman A, Lachance J, Tishkoff SA, Sousa VC, Wang Y, 2018. Phylogeny estimation by integration over Isolation with Migration models. *Molecular Biology and Evolution* 35:2805–2818.
- Hey J, Nielsen R, 2004. Multilocus methods for estimating population sizes, migration rates and divergence time, with applications to the divergence of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Genetics* 167: 747-760.
- Hey J, Nielsen R, 2007. Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 2785–2790.

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Ho SY, Larson G, 2006. Molecular clocks: when times are a-changin'. *Trends in Genetics* 22: 79-83.
- Hogner S, Laskemoen T, Lifjeld JT, Porkert J, Kleven O, Albayrak T, Kabasakal B, Johnsen A. Deep sympatric mitochondrial divergence without reproductive isolation in the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ecology and Evolution* 2: 2974-2988.
- Holt B, Lessard J-P, Borregaard M, Fritz S, Araújo M, Dimitrov D, Fabre P-H, Graham C, Graves GR, Jønsson K, Nogués-Bravo D, Wang Z, Whittaker R, Fjeldså J, Rahbek C, 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339: 74-78.
- Hudson RR, Kreitman M, Aguadé M, 1987. A test of neutral molecular evolution based on nucleotide data. *Genetics* 116: 153-159.
- Huntley JW, Harvey JA, Pavia M, Boano G, Voelker G, 2018. The systematics and biogeography of the bearded Greenbuls (Aves: *Criniger*) reveals the impact of Plio-Pleistocene forest fragmentation on afro-tropical avian diversity, *Zoological Journal of the Linnean Society* 183: 672-686.
- Huntley JW, Keith KD, Castellanos AA, Musher LJ, Voelker G, 2019. Underestimated and cryptic diversification patterns across Afro-tropical lowland forests. *Journal of Biogeography* 46: 381–391.
- Huntley JW, Voelker G. 2016. Cryptic diversity in Afro-tropical lowland forests: the systematics and biogeography of the avian genus *Bleda*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 99: 297–308.
- Husemann M, Schmitt T, Zachos FE, Ulrich W, Habel JC, 2014. Palaeartic biogeography revisited: evidence for the existence of a North African refugium for Western Palaeartic biota. *Journal of Biogeography* 41: 81-94.
- Huson DH, Bryant D, 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution* 23: 254-267.
- Irwin DE, 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution* 56: 2383-2394.
- Jarvis ED, Mirarab S, Aberer AJ, Li B, Houde P, Li C, Ho SY, Faircloth BC, Nabholz B, Howard JT, Suh A, Weber CC, da Fonseca RR, Li J, Zhang F, Li H, Zhou L, Narula N, Liu L, Ganapathy G,

Boussau B, Bayzid MS, Zavidovych V, Subramanian S, Gabaldón T, Capella-Gutiérrez S, Huerta-Cepas J, Rekepalli B, Munch K, Schierup M, Lindow B, Warren WC, Ray D, Green RE, Bruford MW, Zhan X, Dixon A, Li S, Li N, Huang Y, Derryberry EP, Bertelsen MF, Sheldon FH, Brumfield RT, Mello CV, Lovell PV, Wirthlin M, Schneider MP, Prosdocimi F, Samaniego JA, Vargas Velazquez AM, Alfaro-Núñez A, Campos PF, Petersen B, Sicheritz-Ponten T, Pas A, Bailey T, Scofield P, Bunce M, Lambert DM, Zhou Q, Perelman P, Driskell AC, Shapiro B, Xiong Z, Zeng Y, Liu S, Li Z, Liu B, Wu K, Xiao J, Yinqi X, Zheng Q, Zhang Y, Yang H, Wang J, Smeds L, Rheindt FE, Braun M, Fjeldsa J, Orlando L, Barker FK, Jønsson KA, Johnson W, Koepfli KP, O'Brien S, Haussler D, Ryder OA, Rahbek C, Willerslev E, Graves GR, Glenn TC, McCormack J, Burt D, Ellegren H, Alström P, Edwards SV, Stamatakis A, Mindell DP, Cracraft J, Braun EL, Warnow T, Jun W, Gilbert MT, Zhang G, 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320-1331.

Jenkins JD, Kilpatrick CW, Robinson MF, Timmins RJ, 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics and Biodiversity* 2: 419-454.

Joly S, Bruneau A, 2006. Incorporating allelic variation for reconstructing the evolutionary history of organisms from multiple genes: an example from *Rosa* in North America. *Systematic Biology* 55: 623-636.

Jones G, Aydin Z, Oxelman B, 2015. DISSECT: an assignment-free Bayesian discovery method for species delimitation under the multispecies coalescent. *Bioinformatics* 31 : 991–998.

Jones G, 2017. Algorithmic improvements to species delimitation and phylogeny estimation under the multispecies coalescent. *Journal of Mathematical Biology* 74: 447–467.

Jønsson KA, Fabre P-H, Fritz SA, Etienne RS, Ricklefs RE, Jørgensen TB, Fjeldsa J, Rahbek C, Ericson PGP, Woog F, Pasquet E, Irestedt M, 2012. Ecological and evolutionary determinants for the adaptive radiation of the Madagascan vangas. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: 6620–6625.

Jowers MJ, Sánchez-Ramírez S, Lopes S, Karyakin I, Dombrovski V, Qinba A, Valkenburg T, Onofre N, Ferrand N, Beja P, Palma L, Godinho R, 2019. Unravelling population processes over the Late

- Pleistocene driving contemporary genetic divergence in Palearctic buzzards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 134 : 269-281.
- Kamp L, Pasinelli G, Milanese P, Drovetski SV, Kosiński Z, Kossenko S, Robles H, Schweizer M, 2019. Significant Asia-Europe divergence in the middle spotted woodpecker (Aves, Picidae). *Zoological Scripta*. 2019 48: 17– 32.
- Kapli T, Lutteropp S, Zhang J, Kobert K, Pavlidis P, Stamatakis A, Flouri T; 2016 Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics* 33: 1630-1638.
- Kirchman JJ, Hackett SJ, Goodman SM, Bates JM, Prum R, 2001. Phylogeny and systematics of Ground Rollers (Brachypteraciidae) of Madagascar. *Auk* 118: 849–863.
- Kundu S, Jones CG, Prys-Jones RP, Groombridge JJ, 2012. The evolution of the Indian Ocean parrots (Psittaciformes): extinction, adaptive radiation and eustasy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 296–305.
- Leaché AD, Fujita MK, Minin VN, Bouckaert RR, 2014. Species delimitation using genome-wide SNP data. *Systematic Biology* 63: 534–542.
- Leaché AD, Oaks JR, Ofori-Boateng C, Fujita MK, 2020. Comparative phylogeography of West African amphibians and reptiles. *Evolution* 74: 716-724
- Lecompte E, Aplin K, Denys C, Catzeflis F, Chades M, Chevret P. 2008. Phylogeny and biogeography of African Murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily. *BMC Evolutionary Biology* 8: 199.
- Lerner HRL, Meyer M, James HF, Hofreiter M, Fleischer RC, 2011. Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian Honeycreepers. *Current Biology* 21: 1838-1844.
- Li H, Durbin R, 2011. Inference of human population history from individual whole genome sequences. *Nature*: 475: 493–496.
- Liebers D, de Knijff P, Helbig AJ, 2004. The herring gull complex is not a ring species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: 893-901.

- Lim HC, Gawin DF, Shakya SB, Harvey MG, Rahman MA, Sheldon FH, 2017. Sundaland's east–west rain forest population structure: variable manifestations in four polytypic bird species examined using RAD-Seq and plumage analyses. *Journal of Biogeography*. 44: 2259– 2271.
- Lim HC, Shakya SB, Harvey MG, Moyle RG, Fleischer RC, Braun MJ, Sheldon FH, 2020. Opening the door to greater phylogeographic inference in Southeast Asia: Comparative genomic study of five codistributed rainforest bird species using target capture and historical DNA. *Ecology and Evolution* 10: 3222-3247.
- Lim HC, Sheldon FH, 2011. Multilocus analysis of the evolutionary dynamics of rainforest bird populations in Southeast Asia. *Molecular Ecology* 20:3414-3438.
- Linder HP, de Klerk HM, Born J, Burgess ND, Fjeldså J, Rahbek C, 2012. The partitioning of Africa: statistically defined biogeographical regions in sub-Saharan Africa. *Journal of Biogeography* 39: 1189-1205.
- Lohman DJ, Ingram KK, Prawiradilaga DM, Winker K, Sheldon FH, Moyle RG, Ng PKL, Ong PS, Wang LK, Braile TM, Astuti D, Meier R, 2010. Cryptic genetic diversity in “widespread” Southeast Asian bird species suggests that Philippine avian endemism is gravely underestimated. *Biological Conservation* 143: 1885-1890.
- Lorenzen ED, Arctander P, Siegismund HR, 2006 Regional genetic structuring and evolutionary history of the impala *Aepyceros melampus*. *Journal of Heredity* 97: 119-132.
- Lorenzen ED, Arctander P, Siegismund HR, 2008. Three reciprocally monophyletic mtDNA lineages elucidate the taxonomic status of Grant’s gazelles. *Conservation Genetics* 9: 593-601.
- Lovejoy NR, Albert JS, Crampton WGR, 2006 Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.
- Mahood SP, John AJI, Eames JC, Oliveros CH, Moyle RG, Hong Chamnan, Poole CM, Nielsen H, Sheldon FH, 2013 A new species of lowland tailorbird (Passeriformes: Cisticolidae: *Orthotomus*) from the Mekong floodplain of Cambodia. *Forktail* 29: 1-14.

- Manawatthana S, Laosinchai P, Onparn N, Brockelman WY, Round PD, 2017. Phylogeography of bulbuls in the genus *Iole* (Aves: Pycnonotidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 931–944
- Marks BD, 2010. Are lowland rainforests really evolutionary museums? Phylogeography of the green hylia (*Hylia prasina*) in the Afrotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 178-184.
- Marks BD, Willard DE, 2005. Phylogenetic relationships of the Madagascar Pygmy Kingfisher (*Ispidina madagascariensis*). *Auk* 122: 1271–1280.
- Martin SH, Dasmahapatra KK, Nadeau NJ, Salazar C, Walters JR, Simpson F, Blaxter M, Manica A, Mallet J, Jiggins CD, 2013. Genome-wide evidence for speciation with gene flow in *Heliconius* butterflies. *Genome Research* 23: 1817-1828.
- Mayr E, O’Hara EJ, 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55–67.
- McDonald JH, Kreitman M, 1991. Adaptive protein evolution at the Adh locus in *Drosophila*. *Nature* 351: 652-654.
- Mikula O, Nicolas V, Boratyński Z, Denys C, Dobigny G, Fichet-Calvet E, Gagaré S, Hutterer R, Nimo-Paintsil SC, Olayemi A, Bryja J, 2020. Commensalism outweighs phylogeographical structure in its effect on phenotype of a Sudanian savanna rodent. *Biological Journal of the Linnean Society* 129: 931–949.
- Milá B, Tavares ES, Muñoz Saldaña A, Karubian J, Smith TB, Baker AJ, 2012. A Trans-Amazonian ccreening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *PLoS One* 7: e40541.
- Mindell DP, Sorenson MD, Dimcheff DE, 1998. An extra nucleotide is not translated in mitochondrial ND3 of some birds and turtles. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1568-1571.
- Moodley Y, Bruford MW, 2007. Molecular biogeography: Towards an integrated framework for conserving Pan-African biodiversity. *PLoS One* 2: e454.
- Mori A, Giunchi D, Rodríguez-Godoy F, Grasso R, Baldaccini NE, Baratti M, 2017. Multilocus approach reveals an incipient differentiation process in the Stone-curlew, *Burhinus oedicnemus* around

the Mediterranean Milá B, Tavares ES, Muñoz Saldaña A, Karubian J, Smith TB, et al. (2012) A Trans-Amazonian Screening of mtDNA Reveals Deep Intraspecific Divergence in Forest Birds and Suggests a Vast Underestimation of Species Diversity. *PLoS ONE* 7(7): e40541. doi:10.1371/journal.pone.0040541

an basin. *Conservation Genetics* 18: 197–209.

Moritz C, Patton JL, Schneider CJ, Smith TB, 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533-563.

Moyle RG, Chesser RT, Prum RO, Schikler P, Cracraft J, 2006. Phylogeny and evolutionary history of Old World suboscine birds (Aves, Eurylaimides). *American Museum novitates* 3544.

Muwanika VB, Nyakaana S, Siegismund HR, 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: 361-372.

Murphy SA, Double MC, Legge SM, 2007. The phylogeography of palm cockatoos, *Probosciger aterrimus*, in the dynamic Australo-Papuan region. *Journal of Biogeography* 34: 1534-1545.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Nabholz B, Lanfear R, Fuchs J, 2016. Body mass-corrected molecular rate for bird mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 25: 4438-4449.

Naka LN, Bechtoldt CL, Pinto Henriques LM, Brumfield RT, 2012, 2012. The role of physical barriers in the location of avian suture zones in the Guiana Shield, northern amazonia. *American Naturalist* 179: E115-E132.

Nebel C, Gamauf A, Haring E, Segelbacher G, Villers A, Zachos FE, 2015. Mitochondrial DNA analysis reveals Holarctic homogeneity and a distinct Mediterranean lineage in the Golden eagle (*Aquila chrysaetos*). *Biological Journal of the Linnean Society* 116: 328–340.

Nesi N, Kadjo B, Pourrut X, Leroy EM, Pongombo Shongo C, Cruaud C, Hassanin A, 2013. Molecular systematics and phylogeography of the tribe Myonycterini (Mammalia, Pteropodidae) inferred from mitochondrial and nuclear markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 126-137.

Newton I, 2003. *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, London.

- Nicolas V, Granjon L, Duplantier JM, 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.
- Nicolas V, Mboumba J-F, Verheyen E, Denys C, Lecompte E, Olayemi A, Missouf AD, Katuala P, Colyn M, 2008. Phylogeographic structure and regional history of *Lemniscomys striatus* (Rodentia: Muridae) in tropical Africa. *Journal of Biogeography* 35: 2074-2089.
- Nicolas V, Missouf AD, Denys C, Peterhans JK, Katuala P, Couloux A, Colyn M, 2011. The roles of rivers and Pleistocene refugia in shaping genetic diversity in *Praomys misonnei* in tropical Africa. *Journal of Biogeography* 38: 191–207.
- Nielsen R, Wakeley J, 2001. Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics* 158 : 885–896.
- Oatley G, Voelker G, Crowe TM, Bowie RCK, 2012. A multi-locus phylogeny reveals a complex pattern of diversification related to climate and habitat heterogeneity in Southern African White-eyes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 633-644.
- Oliveros CH, Moyle RG, 2010 Origin and diversification of Philippine bulbuls. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 822-832.
- Olsson U, Leader PJ, Carey GJ, Khan AA, Svensson L, Alström P, 2013 New insights into the intricate taxonomy and phylogeny of the *Sylvia curruca* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67: 72-85.
- Osborne CP; Beerling DJ. 2006. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C4 plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 361: 173-194.
- Päckert M, Bader-Blukott M, Künzelmann B, Sun Y-H, Hsu Y-C, Kehlmaier C, Albrecht F, Illera, JC, Martens J, 2020. A revised phylogeny of nuthatches (Aves, Passeriformes, *Sitta*) reveals insight in intra- and interspecific diversification patterns in the Palearctic. *Vertebrate Zoology* 70: 241-262.
- Pellegrino KCM, Rodrigues MI, Waite AN, Morando M, Yassuda YY, Sites JW, 2005. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure-

coincides with river systems in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 13–26.

Pereira SL, Baker AJ, 2006. A mitogenomic timescale for birds detects variable phylogenetic rates of molecular evolution and refutes the standard molecular clock. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1731-1740.

Pereira SL, Wajnta A, 2008. The historical biogeography of *Pteroglossus aracaris* (Aves, Piciformes, Ramphastidae) based on Bayesian analysis of mitochondrial DNA sequences. *Genetics and Molecular Biology* 31: 964-973.

Petzold A, Hassanin A, 2020. A comparative approach for species delimitation based on multiple methods of multi-locus DNA sequence analysis: A case study of the genus *Giraffa* (Mammalia, Cetartiodactyla). *PLoS ONE* 15: e0217956.

Phillips SJ, Dudík M, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-239.

Pokrant F, Kindler C, Ivanov M, Cheylan M, Geniez P, Böhme W, Fritz U, 2016. Integrative taxonomy provides evidence for the species status of the Ibero-Maghrebian grass snake *Natrix astreptophora*. *Biological Journal of the Linnean Society* 118: 873–888.

Pons JM, Crochet PA, Theyry M, Bermejo A, 2004. Geographical variation in the yellow-legged gull: introgression or convergence from the herring gull? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 245–256.

Posada D, Buckley TR, 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53: 793-808.

Pöschel J, Heltai B, Graciá E, Quintana MF, Velo-Antón G, Arribas O, Valdeón A, Wink M, Fritz U, Vamberger M, 2018. Complex hybridization patterns in European pond turtles (*Emys orbicularis*) in the Pyrenean Region. *Scientific Reports* 8: 15925.

- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Provan J, Benett KD, 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 564–571.
- Prum R, Berv J, Dornburg A, Field D, Townsend JP, Lemmon EM, Lemmon AR, 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526: 569–573.
- Pulido F, Berthold P, 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 7341-7346
- Querouil 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.
- Perktaş U, Quintero E, 2013. A wide geographical survey of mitochondrial DNA variation in the great spotted woodpecker complex, *Dendrocopos major* (Aves: Picidae), *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 173–188.
- Raković M, Neto JM, Lopes RJ, Koblik EA, Fadeev IV, Lohman YV, Aghayan SA, Boano G, Pavia M, Perlman Y, Kiat Y, Ben Dov A, Collinson JM, Voelker G, Drovetski SV, 2019. Geographic patterns of mtDNA and Z-linked sequence variation in the Common Chiffchaff and the 'chiffchaff complex'. *PLoS One* 14: e0210268.
- Rannala B, Yang Z, 2003. Bayes estimation of species divergence times and ancestral population sizes using DNA sequences from multiple loci. *Genetics* 164: 1645-1656.
- Recuerda M, Illera JC, Blanco G, Zardoya R, Milá B, 2021. Sequential colonization of oceanic archipelagos led to a species-level radiation in the common chaffinch complex (Aves: *Fringilla coelebs*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 164: 107291.

- Reddy S, 2008. Systematics and biogeography of the shrike-babblers (*Pteruthius*): species limits, molecular phylogenetics, and diversification patterns across southern Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 54–72.
- Reddy S, Driskell A, Rabosky DL, Hackett SJ, Schulenberg TS, 2012. Diversification and the adaptive radiation of the vangas of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 279: 2062–2071.
- Reddy S, Moyle RG, 2011. Systematics of the scimitar babblers (Pomatorhinus: Timaliidae): phylogeny, biogeography, and species-limits of four species-complexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 846–869.
- Resano-Mayor J, Fernández-Martín Á, Hernández-Gómez S, Toranzo I, Espana A, Gil JA, de Gabriel M, Roa-Alvarez I, Strinella E, Hobson KA, Heckel G, Arlettaz R, 2017. Integrating genetic and stable isotope analyses to infer the population structure of the White-winged Snowfinch *Montifringilla nivalis* in Western Europe. *Journal of Ornithology* 158: 395–405.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CI, Cracraft J, 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 279: 681–689.
- Ribas CC, Aleixo A, Gubili C, d’Horta FM, Brumfield RT, Cracraft J, 2018. Biogeography and diversification of *Rhegmatorhina* (Aves: Thamnophilidae): Implications for the evolution of Amazonian landscapes during the Quaternary. *Journal of Biogeography* 45 : 917-928.
- Ribeiro A, Lloyd P, Bowie RCK, 2011. A tight balance between natural selection and gene flow in a southern African arid-zone endemic bird. *Evolution* 65: 3499-3514
- Reid NM, Carstens BC, 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evolutionary Biology* 12: 196.
- Rohland N, Pollack JL, 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.

- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres D, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP, 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Safran M, Dalah I, Alexander J, Rosen N, Iny Stein T, Shmoish M, et al., 2010. GeneCards version 3: the human gene integrator. *Database* 2010: baq020.
- Sampaio L, Aleixo A, Schneider H, Sampaio I, Araripe J, Rêgo PSD, 2018. Molecular and plumage analyses indicate the incomplete separation of two woodpeckers (Aves, Picidae). *Zoologica Scripta* 47: 418-427.
- Samonds KE, Godfrey LR, Ali JR, Goodman SM, Vences M, Sutherland MR, Irwin MT, Krause DW. 2012. Spatial and temporal arrival patterns of Madagascar's vertebrate fauna explained by distance, ocean currents, and ancestor type. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: 5352–5357.
- Schiffels S, Durbin R, 2014. Inferring human population size and separation history from multiple genome sequences. *Nature Genetics* 46: 919–925.
- Schmidt BK, Foster JT, Angehr GR, Durrant KL, Fleischer RC, 2008. A new species of African Forest Robin from Gabon (Passeriformes: Muscicapidae: *Stiphornis*). *Zootaxa* 1850: 27-42.
- Schneider CJ, Smith TB, 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, USA* 96: 13869-13873.
- Schluter D, 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323: 737-741.
- Schweizer M, Tang Q, Burri R, Drovetski SV, Robles H, Zyskowski K, Aghayan S, Rakovic M, Pasinelli G, sous presse. Deep genome-wide phylogeographic structure indicates cryptic diversity in the Middle Spotted Woodpecker (*Dendrocoptes medius*). *Ibis*
- Sheldon FH, Lohman DJ, Lim HC, Zou F, Goodman SM, Prawiradilaga DM, Winker K, Braile TM, Moyle RG, 2009. Phylogeography of the magpie-robin species complex (Aves: Turdidae: *Copsychus*) reveals a Philippine species, an interesting isolating barrier and unusual dispersal patterns in the Indian Ocean and Southeast Asia. *Journal of Biogeography* 36: 1070–1083.

- Sheldon FH, Oliveros CH, Taylor SS, McKay B, Lim HC, Abdul Rahman M, Mays H, Moyle RG, 2012. Molecular phylogeny and insular biogeography of the lowland tailorbirds of Southeast Asia (Cisticolidae: *Orthotomus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 54-63.
- Shirihai H, Svensson L, 2018. Handbook of Western Palearctic Birds. Helm Editions, London.
- Sithaldeen R, Ackermann RR, Bishop JM, 2015. Pleistocene aridification cycles shaped the contemporary genetic architecture of southern African baboons. *PLoS One* 10: e0123207.
- Smith TB, Schneider CJ, Holder K, 2001. Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica* 112: 383-398.
- Smith TB, Wayne RK, Girman DJ, Bruford MW, 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- Smith TB, Thomassen HA, Freedman AH, Seghal RNM, Buermann W, Saatchi S, Pollinger J, Mila B, Pires D, Valkiunas G, Wayne RK, 2011. Patterns of divergence in the olive sunbird *Cyanomitra olivacea* (Aves: Nectariniidae) across the African rainforest–savanna ecotone. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 821–835.
- Stervander M, Illera JC, Kvist L, Barbosa P, Keehnen NP, Pruisscher P, Bensch S, Hansson B, 2015. Disentangling the complex evolutionary history of the Western Palearctic blue tits (*Cyanistes* spp.) - phylogenomic analyses suggest radiation by multiple colonization events and subsequent isolation. *Molecular Ecology* 24: 2477-24794.
- Stuart BL, Papenfuss TJ, 2002. A new salamander of the genus *Paramesotriton* (Caudata: Salamandridae) from Laos. *Journal of Herpetology* 36: 145-148.
- Subramanian S, Denver DR, Millar CD, Heupink T, Aschrafi A, Emslie SD, Baroni C, Lambert DM, 2009. High mitogenomic evolutionary rates and time dependency. *Trends in Genetics* 25: 482-486.
- Tajima F, 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123: 585–595.
- Telfer PT, Souquiere S, Clifford SL, Abernethy KA, Bruford MW, Disotell TR, Sterner KN, Roques P, Marx PA, Wickings EJ, 2003. Molecular evidence for deep phylogenetic divergence in *Mandrillus sphinx*. *Molecular Ecology* 12: 2019–2024.

- Thibault JC, Cibois A, Prodon R, Pasquet E, 2016. Quaternary history of an endemic passerine bird on Corsica island: glacial refugium and impact of recent forest regression. *Quaternary Research* 85: 271–278.
- Thorne JL, Kishino H, 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology* 51: 689-702.
- Thorne JL, Kishino H, Painter IS, 1998. Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1647-1657.
- Tritsch C, Stuckas H, Martens J, Pentzold S, Kvist L, Lo Valvo M, Giacalone G, Tietze DT, Nazarenko AA, Päckert M, 2018. Gene flow in the European coal tit, *Periparus ater* (Aves: Passeriformes): low among Mediterranean populations but high in a continental contact zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 124: 319–338.
- Vijay N, Bossu CM, Poelstra JW, Weissensteiner MH, Suh A, Kryukov AP, Wolf JB, 2016. Evolution of heterogeneous genome differentiation across multiple contact zones in a crow species complex. *Nature Communications* 7: 13195.
- Vences M, Wollenberg KC, Vieites DR, Lees DC, 2009. Madagascar as a model region of species diversification. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 456–465.
- Voelker G, Marks BD, Kahindo C, A’genonga U, Bapeamoni F, Duffie LE, Huntley JW, Mulotwa E, Rosenbaum SA, Light JE. 2013. River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecology and Evolution* 3: 536-545.
- Vorobyev M, 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 270: 1255–1261.
- Vu VD, Pham MG, Nguyen NC, Do T; Arctander P, MacKinnon J, 1993. A new species of living bovid from Vietnam. *Nature* 363: 443–445.
- Wallace AR, 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107–110.

- Waples RS, Gaggiotti O, 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15: 1419-1439.
- Warren BH, Bermingham E, Bourgeois Y, Estep LK, Prys-Jones RP, Strasberg D, Thébaud C, 2012. Hybridization and barriers to gene flow in an island bird radiation. *Evolution* 66: 1490-1505.
- Warren BH, Bermingham E, Bowie RCK, Prys-Jones RP, Thébaud C, 2003. Molecular phylogeography reveals island colonisation history and diversification of western Indian Ocean sunbirds (*Nectarinia*: Nectariniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 67–85.
- Warren BH, Bermingham E, Prys-Jones RP, Thébaud C, 2005. Tracking island colonisation history and phenotypic shifts in Indian Ocean bulbuls (*Hypsipetes*: Pycnonotidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 271–287.
- Warren BH, Bermingham E, Prys-Jones RP, Thébaud C, 2006. Immigration, species radiation and extinction in a highly diverse songbird lineage: white-eyes on Indian Ocean islands. *Molecular Ecology* 15: 3769–3786.
- Winkler H, Christie D, 2002: *Family Picidae (woodpeckers)*. Pp 296–555 In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (eds.): Handbook of the birds of the world Volume 7 Jacamars to Woodpeckers – Barcelona: Lynx Edicions.
- Woxvold IA, Duckworth JW, Timmins RJ, 2009. An unusual new bulbul (Passeriformes: Pycnonotidae) from the limestone karst of Lao PDR. *Forktail* 25: 1-12.
- Wu C-I, 2001. The genic view of the process of speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 851-865.
- Yang Z, 2015. A tutorial of BPP for species tree estimation and species delimitation. *Current Zoology* 61: 854-865.
- Yang Z, Rannala B, 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 9264-9269.
- Yang Z, Rannala B, 2014. Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. *Molecular Biology and Evolution* 31: 3125-3135.

- Yew DT, Woo HH, Meyer DB, 1977. Further studies on the morphology of the owl's retina. *Cells Tissues Organs* 99: 166–168.
- Yoder AD, Nowak MD, 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 405–431.
- Younger JL, Dempster P, Nyári ÁS, Helms TO, Raheirilalao MJ, Goodman SM, Reddy S, 2019. Phylogeography of the Rufous Vanga and the role of bioclimatic transition zones in promoting speciation within Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 106:535.
- Younger JL, Strozier L, Maddox JD, Nyári AS, Bonfitto MT, Raheirilalao MJ, Goodman SM, Reddy S, 2018. Hidden diversity of forest birds in Madagascar revealed using integrative taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 124: 16-26.
- Zhang R, Song G, Qu Y, Alström P, Ramos R, Xing X, Ericson PG, Fjeldså J, Wang H, Yang X, Kristin A, Shestopalov AM, Choe JC, Lei F, 2012. Comparative phylogeography of two widespread magpies: importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 562-572.
- Zhu B-R, Verkuil YI, Conklin JR, Yang A, Lei W, Alves JA, Hassell CJ, Dorofeev D, Zhang Z, Piersma T, 2021 Discovery of a morphologically and genetically distinct population of Black-tailed Godwits in the East Asian-Australasian Flyway. *Ibis* 163: 448-462.
- Zuccon D, Pons J.-M., Boano G, Chiozzi G, Gamauf A, Mengoni C, Nespoli D, Oliosio G, Pavia M, Pellegrino I, Raković M, Randi E, Rguibi Idrissi H, Touihri M, Unsöld M, Vitulano S, Brambilla M, 2020. Type specimens matter: new insights on the systematics, taxonomy and nomenclature of the subalpine warbler (*Sylvia cantillans*) complex. *Zoological Journal of the Linnean Society* 190: 314–341.