

La radiation évolutive mondiale du genre *Myotis* (Chiroptères : Vespertilionidés)

L'ordre des Chiroptères et le genre *Myotis*

Le développement récent de la biologie moléculaire, avec l'étude des génomes mitochondriaux et nucléaires, a considérablement révolutionné notre compréhension du monde vivant et notamment les relations de parenté entre taxons. Dans ce contexte, l'ordre des Chiroptères (= les chauves-souris) constitue un modèle d'étude particulièrement intéressant avec plus de 1116 espèces, soit le quart des Mammifères vivants (Simmons 2005a). Deux sous-ordres étaient classiquement admis : les Microchiroptères (de petite taille relative et capables d'écholocation) et les Mégachiroptères (de grande taille relative ; Dobson 1875). Récemment, sur des bases moléculaires, l'ordre a été redécoupé en deux nouveaux sous-ordres pour rompre la paraphylie des Microchiroptères : les Yinpterochiroptera et les Yangochiroptera (Teeling et al. 2002, Teeling et al. 2005). Parmi les Yangochiroptera, au sein de la famille des Vespertilionidae, le genre *Myotis* avec ~100 espèces représente environ le dixième des espèces de Chiroptères (Simmons 2005a). C'est le deuxième genre de Mammifères en termes d'espèces après celui des crocodyliens (ordre des Eulipotyphles : 172 espèces), mais devant une autre chauve-souris (*Rhinolophus* : 77 espèces) et un autre eulipotyphle (*Sorex* : 77 espèces). Cette très grande richesse spécifique ainsi que sa répartition mondiale fait du genre *Myotis*, aussi appelés murins, un très bon modèle d'étude des radiations évolutives. Les murins étaient jusqu'à récemment classés en 3 groupes majeurs selon leur écomorphologie : les glaneurs terrestres, les mangeurs de plancton aérien (i.e. petits insectes) et les « pêcheurs » à la surface de l'eau (Findley 1972). Au sein de ces 3 groupes, des caractéristiques morpho-anatomiques reflétaient partiellement l'exploitation de la ressource correspondante (e.g., de grands pieds pour les *Myotis* « pêcheurs » à la surface de l'eau).

Cette dernière décennie, a vu un important remaniement de l'arbre de parenté des *Myotis*, par détection de convergences écomorphologiques récurrentes (Ruedi et Mayer 2001). De plus, la biologie moléculaire est à l'origine de la récente mise en évidence de nombreuses espèces cryptiques, notamment en Europe (e.g. *Myotis alcathoe*, Helversen et al. 2001). Cette identification de la diversité cryptique promet de futures découvertes, notamment dans des lignées à très forte diversité génétique (Ibáñez et al. 2006). Cette bonne connaissance des relations de parenté du genre est primordiale pour mieux comprendre la répartition actuelle des différentes espèces, avant de s'intéresser à leurs origines temporelles et biogéographiques.

Prélude à la recherche des origines

Remonter aux origines de la radiation des *Myotis* nécessite un prérequis impératif : une phylogénie du genre (la plus complète au niveau taxonomique), dans l'idéal obtenue de manière récurrente par différentes études. Pour se faire, les échantillonnages taxonomiques et géographiques doivent être les plus larges possibles. L'amélioration de l'échantillonnage génétique passe par le séquençage de plusieurs gènes des deux différents génomes de Mammifères (génomés mitochondrial et nucléaire) qui peuvent présenter des modalités évolutives différentes. Les meilleurs arbres phylogénétiques obtenus constituent alors un point de départ pour comprendre les patrons de répartition actuelle des murins, pour étudier les origines biogéographiques par **inférence des aires ancestrales** et les origines temporelles par utilisation de la **datation moléculaire** et la réalisation de **chronogrammes**.

Biogéographie & répartition actuelle des *Myotis*

Le monde des animaux est généralement découpé en 6 régions visibles sur la figure 1 (Cox 2001) : Nord-américaine (Néarctique), Sud-américaine (Néotropicale), Africaine, Eurasienne (Paléarctique), Orientale (Inde et Asie du Sud-Est) et Australienne (Océanie).



Figure 1 : Les 6 régions zoogéographiques selon Cox (2001)

A l'échelle mondiale, les *Myotis* présentent une répartition mondiale très inégale : l'hémisphère Nord (Amérique du Nord et Eurasie) accueille 81% de la diversité spécifique pour seulement 19% dans l'hémisphère Sud (Stadelmann et al. 2004). Cinq clades distincts sont aujourd'hui identifiés, notamment celui regroupant les espèces du Nouveau Monde, composé des régions Nord- et Sud-américaines (clade n°I ; Hooper et Van den Bussche 2003, Ruedi et Mayer 2001, Stadelmann et al. 2007). Pour l'Ancien Monde, 4 clades sont définis : le clade des grands *Myotis* (clade n°II), diverses espèces de l'Ancien Monde (clades n°III et IV) et le clade Africain (clade n°V = clade éthiopien) qui montre une forte hétérogénéité morphologique. Deux espèces de ce clade Africain, présentes respectivement dans le Paléarctique Ouest (*Myotis emarginatus*) et la région Orientale (*Myotis formosus*), auraient colonisé secondairement ces régions à partir de l'Afrique (Stadelmann et al. 2004). Par ailleurs, deux espèces du clade Américain (*Myotis brandtii* et *M. gracilis*, clade n°I) auraient colonisé l'Eurasie (respectivement Paléarctique Ouest et Est) par le détroit de Béring (Stadelmann et al. 2007). Ces quelques exceptions considérées, la biogéographie constitue un très bon indicateur des relations de parenté de ce genre très diversifié. Mais où se trouvent les origines du genre *Myotis* ? Par ailleurs, à quelles époques et selon quels patrons s'est déroulée la radiation évolutive mondiale des murins, conduisant à la mise en place des différents clades ?

L'éclairage du registre fossile

L'étude des archives paléontologiques permet d'obtenir de précieuses informations sur la radiation évolutive mondiale des murins avec le lieu de découverte et aussi les estimations de l'âge des fossiles. Les premiers spécimens de *Myotis* sont répertoriés dès le début de l'Oligocène (-34 à -23 Millions d'Années, MA). Trois dates de divergence ont été proposées pour reconstruire l'histoire évolutive des murins. Premièrement, la séparation Vespertilionidés – Molossidés se serait produite il y a 37 MA au minimum (Lack et al. 2010). Deuxièmement, *Myotis daubentonii* et *M. bechsteinii* auraient divergé il y a au moins 5 MA (Topál 1983), l'âge de la strate contenant le fossile étant daté entre -3,6 et -11,2 MA. Troisièmement, la séparation de *M. nattereri* et *M. schaubi* est estimée entre -5,5 et -6,5 MA (-3,6 à -7,1 MA pour la couche géologique ; Horáček et Hanák 1983-84). Cependant, cette donnée est remise en cause par la mise en évidence d'une diversité cryptique insoupçonnée au sein du complexe « *Myotis nattereri* » (figure 2, Ibáñez et al. 2006). En plus de la lignée européenne typique de *M. nattereri*, deux lignées très divergentes sont maintenant considérées, incluant une nouvelle espèce *M. escalerae*, plus proche de *M. schaubi*. Ainsi, à moins d'une révision des données paléontologiques, cette estimation ne devrait pas être utilisée comme point de calibration interne.

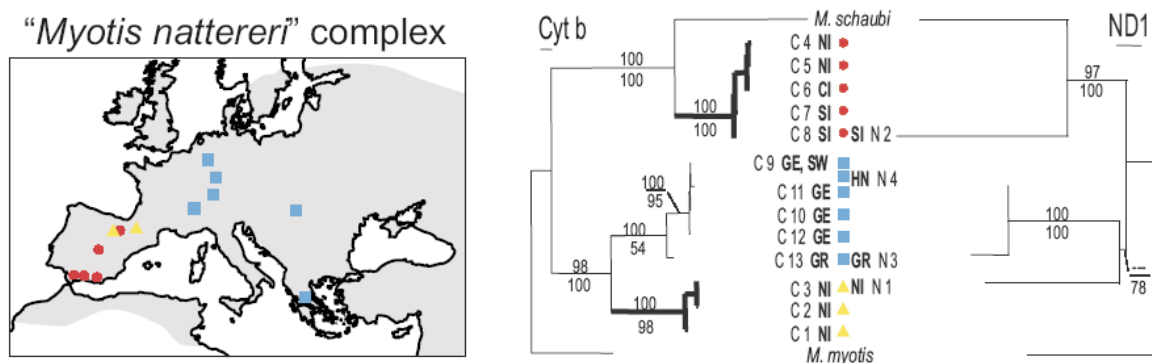


Figure 2 : complexe "*Myotis nattereri*", *M. nattereri* typique (en bleu) - *M. escalerae* (en rouge) et une 3^{ème} lignée très divergente (en jaune ; Ibáñez et al. 2006)

Divergences et datations moléculaires

Dans l'idéal, les estimations des âges de divergences entre espèces tiennent compte de l'incertitude des méthodes de reconstruction phylogénétique ainsi que des incertitudes sur l'âge des fossiles. Les datations paléontologiques des fossiles constituent des points de calibration internes pour contraindre les arbres pour les estimations temporelles. Il est également possible d'inclure l'âge des couches géologiques inférieures et supérieures connues pour abriter les fossiles dans ces incertitudes sur les estimations temporelles (Douady et Douzery 2003). Une fois calibrées les reconstructions phylogénétiques, les dates de divergence des clades du genre *Myotis* peuvent être estimées à l'aide d'un chronogramme pour mieux appréhender l'échelle de temps de la radiation évolutive des *Myotis* et remonter à ses origines. Plusieurs chronogrammes sont disponibles dans la littérature, basés sur des horloges moléculaires relâchées qui autorisent des vitesses d'évolution moléculaire variables selon les branches. Les estimations d'âge de divergence des différents clades sont compilées dans le tableau 1 ci-dessous. Elles seront discutées ci-après en relation avec la biogéographie.

Tableau 1 : Estimations par datation moléculaire de nœuds-clés de l'histoire évolutive des *Myotis*. Les chiffres correspondent à des millions d'années. Les écart-types ne sont pas mentionnés pour l'étude de Lack & al 2010.

	Stadelmann & al 2004	Stadelmann & al 2007	Lack & al 2010
Divergence <i>Myotis</i> - <i>Kerivoula</i>	-	16.2 ± 2.9	-
Divergence <i>M. latirostris</i> - tous les autres <i>Myotis</i>	-	13.0 ± 2.2	18
Divergence <i>Myotis</i> Ancien et Nouveau Monde	12,3 ± 1.7	12.2 ± 2.0	13.4
Divergence sous-clade Néarctique et Néotropical	-	9.9 ± 1.7	10 - 11
Divergence clade Ethiopien	11.39 ± 1.5	-	-
Divergence <i>M. brandtii</i> + proches	8.67 ± 1.56	-	-
Divergence <i>M. formosus</i> + <i>welwitshii</i>	6.19 ± 1.32	-	-
Divergence <i>M. tricolor</i> + <i>M. emarginatus</i>	5.98 ± 1.18	-	-

Ainsi le genre *Myotis* aurait divergé du genre *Kerivoula* (Ancien Monde, IUCN 2010) aux alentours de 16 MA. La divergence de *M. latirostris* (région Orientale, IUCN 2010) vis-à-vis des autres *Myotis* remonte à ~13 voire à 18 MA selon les sources (sans écart-type pour la deuxième estimation). D'après plusieurs études, les *Myotis* de l'Ancien et du Nouveau Monde se seraient séparés durant le Miocène moyen, aux alentours de 12-13 MA. A partir d'une phylogénie et de l'inférence des aires ancestrales aux nœuds de cette phylogénie, Stadelmann et al. (2007) proposent une origine paléarctique pour le clade du Nouveau

Monde. La colonisation de l'Amérique se serait produite durant le Miocène moyen avec une traversée du détroit de Béring à partir de l'Asie, suivie par une radiation dans toute l'Amérique du Nord (sous-clade Néarctique) et en Amérique du Sud (sous-clade Néotropical ; Stadelmann 2007). Ces deux sous-clades auraient divergé autour de 10-11 MA, la séparation océanique entre l'Amérique du Nord et du Sud ne constituant pas un frein à la dispersion, et la constitution de l'Isthme de Panama il y a ~3-4 MA (Collins, Budd, and Coates 1996) ayant peu d'effet sur la distribution ou la diversification des *Myotis* (Lack et al. 2010).

A l'instar du clade Américain (Nouveau Monde), les clades Africain et Océanien (Ancien Monde), notamment caractérisés par une faible diversité spécifique, trouvent probablement leurs origines dans le Paléarctique. Malgré sa divergence ancienne à partir des *Myotis* de l'Ancien Monde, estimée aux alentours de 11.5 MA, le clade Africain est très peu diversifié (~8 espèces). Ce faible nombre d'espèces en Afrique s'expliquerait par des taux d'extinction plus importants ou alors une diversification moindre (relativement aux autres clades) à cause de limitations écologiques (Stadelmann et al. 2004). Par ailleurs la région Océanienne abrite peu de *Myotis* (~5 espèces, IUCN 2010). Par élimination, le berceau de la radiation évolutive des *Myotis* dans l'Ancien Monde serait ainsi très probablement situé en Eurasie ou dans la région Orientale (Inde et Asie du Sud-Est ; Stadelmann et al. 2004) qui montrent une plus grande richesse spécifique. Cette question n'a pas encore été résolue car, jusqu'à présent, l'échantillonnage à l'échelle mondiale des murins était biaisé vers l'Amérique, le Paléarctique Ouest et l'Afrique. Une meilleure couverture taxonomique du Paléarctique Est et de la région Orientale permettra d'appréhender la radiation évolutive des *Myotis* à l'échelle du globe, avec une possible révision des dates de divergence et une meilleure compréhension des origines du genre.

L'Asie, berceau de plusieurs radiations évolutives mondiales ?

L'Asie constituerait ainsi le berceau de plusieurs groupes taxonomiques, notamment au sein des Rongeurs, ordre de Mammifères le plus diversifié en termes d'espèces (juste avant les Chiroptères). Dans le sous-ordre Sciurognathi, les 5 lignées majeures de Rongeurs Muridae seraient originaires d'Asie et auraient connu une radiation évolutive mondiale, avec

différents niveaux de succès en termes de couverture géographique et de nombre d'espèces (Michaux, Reyes et Catzeflis 2001). Toujours au sein des Rongeurs, le sous-ordre Hystricognathi trouverait ses origines en Asie comme le suggère des études paléontologiques (Marivaux et al. 2002). La présence de ces Rongeurs Hystricognathi en Amérique est une source d'interrogations récurrentes. Ces Mammifères n'auraient pas atteint le continent américain par le détroit de Béring à partir de l'Asie (à l'image des ancêtres du clade des *Myotis* du Nouveau Monde) mais en utilisant une route de migration reliant l'Australie à l'Antarctique qui leur aurait permis d'atteindre l'Amérique du Sud (Huchon et Douzery 2001). D'autres Mammifères, tels les primates platyrrhiniens (singes du Nouveau Monde), seraient également originaires d'Asie d'après les recherches paléontologiques (Marivaux et al. 2001). Ces singes auraient colonisé l'Amérique du Sud selon le même schéma que les Hystricognathes (Huchon et Douzery 2001). A ce jour et concernant ces taxons, aucun fossile n'ayant été exhumé des sols d'Australie ou d'Antarctique et ainsi confirmer l'hypothèse d'une route de migration Australie-Antarctique pour atteindre l'Amérique du Sud. Une meilleure connaissance du registre fossile des taxons étudiés permettra une meilleure appréhension de l'histoire évolutive de ces groupes. Mis à part les routes de colonisation, la recherche des facteurs de diversification s'avère très utile pour mieux comprendre les radiations évolutives qui peuvent s'opérer à différents niveaux taxonomiques, pour l'ordre des Chiroptères comme pour le genre des *Myotis*.

Radiations évolutives et facteurs de diversification

L'âge du plus ancien ancêtre commun des Chiroptères est estimé à 64 ± 6 MA (Teeling et al. 2005). Entre -55,8 et -33,9 MA, les chauves-souris auraient ensuite connu une radiation évolutive lors d'un « Eocene Big Bang » (Simmons 2005b). C'est durant cette période que la plupart des familles de chauves-souris seraient apparues, avec pour facteurs de diversification une augmentation de la température moyenne, une augmentation de la diversité en plantes ainsi qu'un pic de la diversité en insectes (Teeling et al. 2005). Les familles se seraient adaptées à des niches écologiques particulières grâce à différentes stratégies de vol et d'écholocation (e.g. chasse en plein ciel de gros insectes grâce à des fréquences ultrasonores basses).

Comme pour l'ordre des Chiroptères, des changements climatiques seraient en partie à l'origine du succès et de la rapidité de la radiation évolutive des *Myotis*. Un climat tempéré serait apparemment plus favorable pour la diversification des murins avec une « niche réalisée » plus grande qu'en climat tropical (Stadelmann et al. 2007). Ceci pourrait expliquer la répartition biaisée des *Myotis* en faveur de l'hémisphère Nord qui abrite ~81% des espèces. Les murins seraient ainsi moins compétitifs face aux autres espèces insectivores de l'hémisphère sud (limitations écologiques) et auraient connu une diversification relativement plus faible. Les dates respectives de séparation des clades du Nouveau Monde et Africain sont relativement proches (entre 10 et 15 MA) et coïncideraient avec les dates de transition climatique du Miocène (-23 à -5,3 MA, Flower et Kennett 1994 ; Zachos et al. 2001). Cette période, faisant suite à époque relativement chaude au Néogène, est marquée par un refroidissement mondial qui a pu servir de déclenchement à l'évolution des clades Américain et Africain.

Et après ? Conclusions & perspectives

Les *Myotis* du Nouveau Monde et de l'Afrique sont mieux connus car ils ont fait respectivement l'objet de synthèses sur leur diversification dans le temps et dans l'espace (Stadelmann et al. 2004 et 2007). Le clade du Nouveau monde, ayant divergé de tous les autres *Myotis*, trouve très probablement ses origines dans l'Ancien Monde (Stadelmann et al. 2007). Au sein de cette région, et plus particulièrement dans le Paléarctique et la région orientale (Inde et Asie du Sud-est), la diversité spécifique et les lignées cryptiques sont nombreuses (Ruedi comm. pers.). Une étude complémentaire, prenant en compte cette diversité taxonomique et géographique, se révèle donc nécessaire pour apprécier la radiation évolutive mondiale des *Myotis*, des origines jusqu'aux patrons de diversification. Une telle synthèse, mise en parallèle avec des événements climatiques et d'autres radiations évolutives mondiales (e.g. certains Rongeurs), permettrait de mieux comprendre le présent et aussi appréhender le futur en termes de conservation pour ce genre de chauves-souris. Dans ces perspectives, le foyer d'origine des *Myotis*, les lignées endémiques et/ou isolées dans la phylogénie, devraient être étudiés avec une attention toute particulière.

Bibliographie

- Collins, L. S., A. F. Budd, et A. G. Coates. 1996. Earliest evolution associated with the closure of the Tropical American Seaway. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **93**:6069-6072.
- Cox, C. B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of biogeography* **28**:511-523.
- Douady, C. J., et E. J. Douzery. 2003. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora". *Molecular Phylogenetics and Evolution* **28**:285-296.
- Findley, J. S. 1972. Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis*. *Systematic Zoology* **21**:31-52.
- Flower, B. P., et J. P. Kennett. 1994. The middle Miocene climatic transition: east Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **108**:537-555.
- Helversen, v. O., K.-G. Heller, F. Mayer, A. Nemeth, M. Volleth, et P. Gombkötö. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe. *Naturwissenschaften* **88**:217-223.
- Hoofer, S. R., et R. A. Van den Bussche. 2003. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica* **5** (supplement):1-63.
- Horáček, I., et V. Hanák. 1983-84. Comments on the systematics and phylogeny of *Myotis nattereri* (Kühl, 1818). *Myotis* **21-22**:20-29.
- Huchon, D., et E. J. Douzery. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of Hystricognath Rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**:238-251.
- Ibáñez, C., J. L. García-Mudarra, M. Ruedi, B. Stadelmann, et J. Juste. 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. *Acta Chiropterologica* **8**:277-297.
- The IUCN Red List of Threatened Species (2010). www.iucnredlist.org ; site internet consulté le 31 Décembre 2010
- Lack, J. B., Z. P. Roehrs, C. E. Stanley, M. Ruedi, et R. A. Van den Bussche. 2010. Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* **91**:976-992.
- Marivaux, L., M. Vianey-Liaud, J.-L. Welcomme, et J.-J. Jaeger. 2002. The role of Asia in the origin and diversification of hystricognathous rodents. *Zoologica Scripta* **31**:225-239.

- Michaux, J., A. Reyes, et F. Catzeflis. 2001. Evolutionary history of the most speciose mammals: molecular phylogeny of Muroid Rodents. *Molecular Biology and Evolution* **18**:2017-2031.
- Ruedi, M., et F. Mayer. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **21**:436-448.
- Simmons, N. B. 2005a. Order Chiroptera. Pp. 312-529 in D. E. Wilson, et D. M. Reeder, eds. *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Washington.
- Simmons, N. B. 2005b. An Eocene Big Bang for bats. *Science* **307**:527-528.
- Stadelmann, B., D. Jacobs, C. Schoeman, et M. Ruedi. 2004. Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. *Acta Chiropterologica* **6**:177-192.
- Stadelmann, B., T. H. Kunz, L. K. Lin, et M. Ruedi. 2007. Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **43**:32-48.
- Teeling, E. C., O. Madsen, R. A. Van Den Bussche, W. W. de Jong, M. J. Stanhope, et M. S. Springer. 2002. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99**:1431-1436.
- Teeling, E. C., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien, et W. J. Murphy. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* **307**:580-584.
- Topál, G. 1983. New and rare fossil mouse-eared bats from the Middle Pliocene of Hungary (Mammalia, Chiroptera). *Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica* **11**:43-54.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, et K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**:686-693.