

Analyses comparatives de l'évolution écophysologique le long des gradients d'aridité chez les reptiles squamates

Résumé

Les milieux arides sont caractérisés par une combinaison de températures élevées et de précipitations faibles avec une rareté de la ressource en eau dans le temps et l'espace. Les régions semi-arides à arides représentent environ 30 à 40% des surfaces continentales et il est prévu que leur surface augmente considérablement avec le réchauffement climatique¹. Si les contraintes climatiques s'y traduisent par une faible diversité d'espèces, elles agissent aussi comme un puissant filtre évolutif sélectionnant des taxa spécialisés pour résister et survivre dans des environnements dépourvus d'eau²⁻⁴. L'étude de l'évolution des traits des espèces le long de gradients d'aridité est donc cruciale pour comprendre ces processus adaptatifs, identifier des contraintes et évaluer quels traits fonctionnels ou quelles espèces sont les plus sensibles aux changements globaux.

Pour ce faire, ce projet de thèse propose d'analyser l'évolution de traits fonctionnels fortement impliqués dans l'adaptation à des climats arides chez les reptiles squamates⁵. Les squamates constituent un ordre monophylétique de vertébrés à écailles (Lepidosauria) comprenant environ 11,000 espèces de lézards, serpents et amphibènes. Ils occupent tous les milieux continentaux avec des pics de diversité dans les zones tropicales, en Océanie et en Afrique Australe⁶. Leur résistance à l'aridité implique les traits fonctionnels contrôlant les pertes hydriques⁷⁻⁹ (morphologie et comportements), le métabolisme énergétique¹⁰ ainsi que la thermorégulation^{11,12}. Aucune étude n'a spécifiquement caractérisé la séquence de coévolution de ces traits le long de gradients d'aridité.

Le projet s'appuiera sur l'expertise du laboratoire iEES Paris en collaboration avec l'ISYEB, le CEBC et l'Université d'Anvers afin de comprendre la variabilité des stratégies de thermohydrorégulation à l'aide de grands jeux de données écophysologiques, bioclimatiques et biogéographiques, d'analyses comparatives phylogénétiques modernes et d'études empiriques ciblées. Plus spécifiquement, nous exploiterons une base de données globale caractérisant les pertes hydriques des squamates¹³ afin de déterminer les corrélats environnementaux de la variabilité interspécifique de résistance hydrique. Nous croiserons ces données avec celles sur la thermorégulation et le métabolisme afin de caractériser l'évolution des syndromes de thermohydrorégulation le long de gradients d'aridité¹⁴. Nous compléterons ces analyses globales par une étude ciblée de l'évolution des pertes hydriques cutanées chez les Lacertidae en collectant de nouvelles données sur environ 40 espèces représentatives d'une diversité de milieux¹¹. Enfin, en nous concentrant sur la modélisation de la niche climatique historique et l'analyse des séquences d'évolution, nous rechercherons spécifiquement les innovations clefs et les tactiques d'histoire de vie permettant à ces espèces de se maintenir ou de coloniser des habitats arides. Ces analyses comparatives prendront en compte la proximité phylogénétique des espèces ainsi que des différences de patrons d'activité, de régime alimentaire et de morphologie.

Contexte du projet

Les analyses comparatives de la thermohydrorégulation des squamates se sont concentrées sur les tests de la théorie de la biologie thermique, en particulier la prédiction que les préférences et des optimums thermiques élevés devraient co-évoluer dans des environnements plus chauds¹⁵⁻¹⁷. Ces analyses démontrent que les squamates développent un comportement de thermorégulation plus précis dans les environnements thermiquement difficiles et qu'il existe une coévolution entre leurs optimums thermiques et la température moyenne de l'environnement. Dans le même temps, les études sur l'hydrorégulation se sont focalisées sur le potentiel d'adaptation des pertes hydriques standards aux changements d'aridité de l'habitat⁷. Notre compréhension de l'évolution corrélée entre thermorégulation, hydrorégulation et métabolisme est donc extrêmement limitée, malgré quelques travaux pionniers sur les amphibiens¹⁸ ou des lézards¹¹. Le rôle spécifique de la barrière cutanée dans ces adaptations reste aussi mal caractérisé¹⁹⁻²¹.

Objectifs principaux

Les objectifs des analyses comparatives de la thèse sont (1) de modéliser l'évolution des pertes hydriques en fonction de l'aridité climatique de l'aire de distribution globale des reptiles squamates, (2) plus spécifiquement de quantifier le rôle de l'évolution de la barrière cutanée dans les adaptations hydriques au sein d'un groupe de lézards, (2) de comprendre la coévolution entre les pertes hydriques, stratégies de thermorégulation ainsi que métabolisme afin de mettre en évidence des syndromes écophysologiques adaptés aux milieux arides, et (4) d'identifier des innovations clefs en terme d'activité, de mode de reproduction ou d'alimentation associés à ces syndromes. Les perspectives ouvertes par ces travaux permettront donc de mieux comprendre l'adaptation aux milieux arides, d'identifier des contraintes évolutives et d'évaluer quels traits fonctionnels ou quelles espèces sont les plus sensibles aux changements globaux.

Méthodologie

Tâche 1. Collecte et assemblage des données globales. Une base unique et centralisée sera assemblée avec, d'une part, des données sur les histoires de vie et l'écologie des squamates, leur morphologie, leur distribution spatiale et, d'autre part, des données sur les traits fonctionnels de la thermohydrorégulation. Des données brutes sont disponibles pour le comportement de thermorégulation (> 500 espèces, préférences thermiques et efficacité de la thermorégulation), la biologie thermique (seuils critiques de viabilité, > 500 espèces), le métabolisme (> 200 espèces) et les pertes hydriques

Analyses comparatives de l'évolution écophysologique le long des gradients d'aridité chez les reptiles squamates

(> 300 espèces). Nous commencerons par compiler toutes les données incluant notre base de données globale des pertes hydriques SquamEWL²² et les données de la littérature primaire. Des indices météorologiques sur l'aridité des habitats seront tirés des travaux du CGIAR-CSI²³ et complétés avec d'autres sources d'information climatiques.

Tâche 2. Collecte et assemblage de données ciblées sur les Lacertidae. Nous allons mesurer les pertes hydriques cutanées chez un nombre représentatif de Lacertidae grâce à de généreuses collaborations avec des laboratoires et des zoos. Les Lacertidae sont une famille monophylétique distribuée en Eurasie et Afrique de lézards comprenant environ 360 espèces réparties dans plus de 30 genres. La barrière cutanée constitue un axe privilégié de pertes hydriques chez ces reptiles dont la résistance cutanée aux pertes hydriques dépend de l'épaisseur de la peau, des lipides de la strate cornée et de la couverture de surface par les écailles^{8,19}. Les mesures de pertes hydriques cutanées seront effectuées sur des animaux vivants à l'aide d'un instrument mobile (Aquaflux, Biox46). Les mesures de structure de la peau seront effectuées en collaboration avec Simon Baeckens de l'Université d'Anvers. Nous devrions obtenir des données adéquates pour environ 40 espèces qui seront choisies le long d'un gradient de pertes hydriques totales.

Tâche 3. Modélisation de la dynamique évolutive de la thermohydrorégulation. Nous effectuerons des analyses comparatives en utilisant toutes les données individuelles et une phylogénie moléculaire récente des squamates^{24,25}. Une première analyse utilisera des modèles mixtes phylogénétiques de régression multiple pour étudier les dépendances des mesures individuelles sur les traits continus et discrets des individus et des espèces en prenant en compte la structure des données, notamment phylogénétique, par des effets aléatoires corrélés^{26,27}. Cela nous permettra d'explorer l'évolution corrélacionnelle. Nous étudierons les effets de l'aridité de l'habitat sur les caractères de thermohydrorégulation afin d'évaluer les réponses évolutives après la colonisation d'habitats soumis à des contraintes thermiques et/ou hydriques. Les effets de la morphologie (taille du corps), de la stratégie du cycle de vie (par exemple, un score PC résumant la vitesse du cycle de vie), du mode de reproduction et du mode de recherche de nourriture seront également examinés. Afin de tester l'hypothèse selon laquelle il existe des compromis qui limitent les taux d'évolution de certains traits, nous effectuerons une analyse multivariée permettant d'analyser les co-dynamiques évolutives entre les différents traits et des corrélations entre les changements évolutifs des traits différents.

Collaborations

Le travail sera effectué en collaboration avec le Dr. Olivier Lourdaïs du CNRS, spécialiste de la biologie hydrique et thermique des serpents et des lézards. Olivier sera plus spécifiquement chargé de co-encadrer les travaux d'analyse comparative des Lacertidae, mais il sera aussi associé à toutes les activités du projet. Les travaux sur la peau seront effectués en collaboration avec le Dr. Simon Baeckens, chercheur post-doctorant jusqu'en 2024 à l'Université de Anvers en Belgique. La collaboration avec ce chercheur, qui est un spécialiste de l'évolution et de la caractérisation du tégument chez les reptiles, permettra d'améliorer la caractérisation et la compréhension de la barrière transcutanée via des méthodes d'analyse fonctionnelle. Les analyses phylogénétiques comparatives seront effectuées en collaboration avec le Dr. Pierre de Villemereuil du laboratoire ISYEB du MNHN. Pierre est impliqué dans le développement de méthodes d'analyse comparative pour prendre en compte l'incertitude phylogénétique et modéliser la variation intra-spécifique ainsi que les corrélations entre traits. Ces méthodes sont particulièrement adaptées au contexte du projet.

Résultats attendus

Les résultats seront utilisés pour comprendre les modes d'évolution corrélés entre traits fonctionnels de la thermohydrorégulation le long de gradients climatiques d'aridité. Les résultats attendus concernent une possible coévolution antagoniste des pertes hydriques et des préférences thermiques, l'existence de syndromes physiologiques associant dépression métabolique et forte résistance cutanée aux pertes hydriques dans les milieux arides et l'interaction possible avec des innovations clés concernant le mode de reproduction (oviparité ou viviparité), le rythme d'activité (diurne ou nocturne) et le régime alimentaire. Nous prévoyons de publier indépendamment les résultats de la thèse dans les meilleures revues de biologie évolutive et distribuerons aussi librement les jeux de données, notamment en utilisant le format des Data Papers. Les travaux seront valorisés au moins dans un colloque national et international.

Adéquation à l'initiative/l'Institut

Ce projet doctoral s'intègre parfaitement à l'initiative Biodiversité, Evolution, Ecologie et Société (IBEES) de Sorbonne Université. L'axe de recherche principal de la thèse est en adéquation avec les thématiques principales de IBEES que sont la connaissance et la compréhension des dynamiques de la biodiversité. Le projet s'aventure sur des pistes relativement inexplorées de la recherche actuelle en combinant des approches écophysologiques, des travaux de synthèse et d'analyses comparatives, et une étude d'analyse fonctionnelle de la peau de reptiles. Le projet est porté par deux co-encadrants HDR d'une unité principale rattachée à Sorbonne Université et sera effectué en collaboration avec un encadrant non HDR d'une unité du MHNN. Des collaborations nationales avec le CEBC et internationales avec l'Université d'Anvers seront proposées au doctorant.

Encadrement

Analyses comparatives de l'évolution écophysio­logique le long des gradients d'aridité chez les reptiles squamates

Le-la doctorant-e recruté-e sera installé-e dans les bureaux de l'équipe VPA au laboratoire iEES Paris sur le campus de Sorbonne Université et il-elle encadré-e par Jean-François Le Galliard et Tom Van Dooren. Jean-François Le Galliard est un chercheur en écologie évolutive et un spécialiste des mécanismes de thermohydro­régulation chez les reptiles qu'il étudie depuis plus de 20 ans. De par son expertise en analyses comparatives, Tom Van Dooren sera en charge de l'encadrement « technique » des travaux, à savoir la construction et l'analyse des phylogénies et la sélection et la conduite de différentes méthodes d'analyses comparatives. Ces méthodes hautement spécialisées sont très variées et en continuelle expansion ce qui nécessite un encadrement rigoureux du doctorant pour le diriger vers les solutions les plus appropriées. Pour ce projet, l'encadrement se fera via des réunions de travail régulières associant les encadrants, ainsi que par un suivi quotidien informel et des réunions d'équipe hebdomadaires au sein de l'équipe. Des réunions ponctuelles seront organisées avec les collaborateurs en fonction de l'avancement des différentes activités du projet. L'encadrement consistera à aider le doctorant à organiser les recherches bibliographiques, à concevoir ses plans de synthèse et d'analyse ainsi qu'à concevoir et réaliser des programmes de collecte de données qui seront effectués en collaboration avec Olivier Lourdais du CNRS à Chizé et Simon Baeckens de l'Université de Anvers. Le doctorant suivra les formations nécessaires offertes par l'Ecole doctorale et des partenaires externes. Il-elle devra effectuer un bilan annuel pour son comité de thèse qui permettra une évaluation externe et indépendante de la progression de son projet et à plus long terme de son insertion professionnelle. Il-elle sera incité-e à développer des collaborations et à présenter ses travaux dans des congrès nationaux et internationaux.

Calendrier

Première année : La première année sera consacrée à l'apprentissage des méthodes statistiques, à la collecte des données globales et leur synthèse dans des bases de données annotées et partagées avec le collectif. Un premier travail d'analyse comparative des données globales de pertes hydriques et des traits d'histoire de vie des reptiles sera effectué. A l'issue de ce premier travail, la rédaction d'un article de recherche dans une revue de biologie évolutive sera envisagée. Le plan détaillé de collecte des données sera aussi rédigé et l'étudiant se formera à la maîtrise des équipements et des techniques de mesure nécessaires pour ce projet.

Deuxième année : Le projet sera poursuivi par les analyses des données de thermorégulation, du métabolisme et des traits d'histoire de vie en utilisant les méthodes d'analyse comparatives multivariées pour caractériser l'évolution des syndromes physiologiques et faire des prédictions concernant les traits des espèces avec des données manquantes. Une analyse par reconstruction phylogénétique de la niche climatique et des transitions entre milieux plus ou moins arides sera conduite. A l'issue de ce travail, la rédaction de deux ou trois articles de recherche dans des revues de biologie évolutive sera envisagée. La collecte et la mise en forme des données sur des nouvelles espèces de lézards sera aussi effectuée au cours de cette année. La participation à un colloque scientifique national sera favorisée.

Troisième année : La dernière année de la thèse sera consacrée à l'analyse avec des méthodes comparatives des données collectées sur les lézards au cours de la deuxième année. Au terme de ce dernier travail, la rédaction d'un dernier article de recherche dans une revue de biologie évolutive sera envisagée. Une synthèse, probablement sous forme d'un rapport de thèse avec des chapitres spécifiques pour chaque activité, sera produite en fin de projet. La participation à un colloque scientifique international sera favorisée sur cette dernière année.

Profil de la candidature recherché

La candidate ou le candidat recherché devra satisfaire aux exigences suivantes : (1) avoir une solide formation en écologie fonctionnelle et évolutive comprenant notamment des compétences en biostatistique et en écophysio­logie animale, (2) être créatif et indépendant, et (3) avoir une expérience dans le domaine professionnelle (analyses comparatives, écophysio­logie, phylogénie). Elle ou il aura la liberté de proposer des travaux complémentaires qui permettront d'adapter le projet de thèse. Les encadrants et collaborateurs disposent de plusieurs candidats potentiels parmi leurs étudiants en stage.

Références récentes des encadrants dans le domaine

1. De­zetter, M., Dupoué, A., Le Galliard, J. F., & Lourdais, O. (2022). *Functional Ecology*, 36(2), 432-445. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13951>; 2. Le Galliard, J.-F., Chabaud, C., Andrade, D. O. V. de, Brischoux, F., Carretero, M. A., Dupoué, A., Gavira, R. S. B., Lourdais, O., Sannolo, M., & Dooren, T. J. M. V. (2021). *Global Ecology and Biogeography*, 30(10), 1938–1950. <https://doi.org/10.1111/geb.13355>; 3. Rozen-Rechels, D., Rutschmann, A., Dupoué, A., Blaimont, P., Chauveau, V., Miles, D. B., Guillon, M., Richard, M., Badiane, A., Meylan, S., Clobert, J., & Le Galliard, J.-F. (2021). *Ecological Monographs*, 91(2), e01440. <https://doi.org/10.1002/ecm.1440>; 4. Rozen-Rechels, D., Farigoule, P., Agostini, S., Badiane, A., Meylan, S., & Le Galliard, J.-F. (2020). *Journal of Animal Ecology*, 89(9), 2099–2110. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13279>; 5. Helmstetter, A. J., Papadopoulos, A. S., Igea, J., & Van Dooren, T. J. (2020). *Journal of Biogeography*, 47(9), 1955–1965; 6. Helmstetter, A. J., Papadopoulos, A. S. T., Igea, J., Van Dooren, T. J. M., Leroi, A. M., & Savolainen, V. (2016). *Nature Communications*, 7(1), 11271. <https://doi.org/10.1038/ncomms11271>.

Références bibliographiques dont certaines des encadrants

1. Chai, R. *et al.* Human-caused long-term changes in global aridity. *npj Clim Atmos Sci* **4**, 1–8 (2021).
2. Wiens, J. J., Kozak, K. H. & Silva, N. Diversity and Niche Evolution Along Aridity Gradients in North American Lizards (phrynosomatidae). *Evolution* **67**, 1715–1728 (2013).
3. Hawkins, B. A. *et al.* Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. *Ecology* **84**, 3105–3117 (2003).
4. Rocha, J. L., Godinho, R., Brito, J. C. & Nielsen, R. Life in Deserts: The Genetic Basis of Mammalian Desert Adaptation. *Trends in Ecology & Evolution* **36**, 637–650 (2021).
5. Bradshaw, D. *Homeostasis in Desert Reptiles*. (Springer-Verlag, 1997).
6. Meiri, S. *et al.* The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY* **29**, 1515–1530 (2020).
7. Cox, R. M., Skelly, S. L. & John-Alder, H. B. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism. *Evolution* **57**, 1653–1669 (2003).
8. Mautz, W. J. Patterns of evaporative water loss. in *Biology of the Reptilia* (eds. Gans, C. & Pough, F. H.) 443–481 (Academic Press, 1982).
9. Hlubeň, M., Kratochvíl, L., Gvoždík, L. & Starostová, Z. Ontogeny, phylogeny, and mechanisms of adaptive changes in evaporative water loss in geckos. *Journal of Evolutionary Biology* **34**, 1290–1301 (2021).
10. Lourdaís, O., Guillon, M., DeNardo, D. & Blouin-Demers, G. Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior* **119**, 149–155 (2013).
11. Garcia-Porta, J. *et al.* Environmental temperatures shape thermal physiology as well as diversification and genome-wide substitution rates in lizards. *Nat Commun* **10**, 4077 (2019).
12. Labra, A., Pienaar, J. & Hansen, T. F. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* **174**, 204–220 (2009).
13. Le Galliard, J.-F. *et al.* A worldwide and annotated database of evaporative water loss rates in squamate reptiles. *Global Ecology and Biogeography* **30**, 1938–1950 (2021).
14. Rozen-Rechels, D. *et al.* When water interacts with temperature: Ecological and evolutionary implications of thermo-hydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution* **9**, 10029–10043 (2019).
15. Angilletta, M. J. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. (Oxford University Press, 2009).
16. Clusella-Trullas, S. & Chown, S. L. Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B* **184**, 5–21 (2014).
17. Bennett, J. M. *et al.* The evolution of critical thermal limits of life on Earth. *Nature Communications* **12**, 1198 (2021).
18. Tracy, C. R. & Christian, K. A. Preferred temperature correlates with evaporative water loss in Hyliid frogs from Northern Australia. *Physiological and Biochemical Zoology* **78**, 839–846 (2005).
19. Lillywhite, H. B. Water relations of tetrapod integument. *Journal of Experimental Biology* **209**, 202–226 (2006).
20. Bentley, P. J. & Schmidt-Nielsen, K. Cutaneous Water Loss in Reptiles. *Science* **151**, 1547–1549 (1966).
21. Roberts, J. B. & Lillywhite, H. B. Lipid Barrier to Water Exchange in Reptile Epidermis. *Science* **207**, 1077–1079 (1980).
22. Le Galliard, J.-F. *et al.* SquamEWL: A worldwide and annotated database of evaporative water loss rates in squamate reptiles. (2020) doi:10.5281/zenodo.3666172.
23. CGIAR Consortium for Spatial Information. *Global Geospatial Potential EvapoTranspiration and Aridity Index - Methodology and Dataset Description*. <https://csidotinfo.files.wordpress.com/2019/01/global-aridity-and-global-pet-methodology.pdf> (2019).
24. Pyron, R. A., Burbrink, F. T. & Wiens, J. J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* **13**, 93 (2013).
25. Tonini, J. F. R., Beard, K. H., Ferreira, R. B., Jetz, W. & Pyron, R. A. Fully-sampled phylogenies of squamates reveal evolutionary patterns in threat status. *Biological Conservation* **204**, 23–31 (2016).
26. Hadfield, J. D. MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software* **33**, 1–22 (2010).
27. Nakagawa, S. & de Villemereuil, P. A General Method for Simultaneously Accounting for Phylogenetic and Species Sampling Uncertainty via Rubin's Rules in Comparative Analysis. *Syst Biol* **68**, 632–641 (2019).