

PHYLOGENIES MOLECULAIRES DES *URSIDAE* ET D'*URSUS ARCTOS*

par

Lisette P. WAITS et Pierre TABERLET

Résumé : La phylogénie des huit membres de la famille des Ursidés est restée pendant longtemps un sujet de controverse. Cet article résume les données de génétique moléculaire permettant de reconstituer la phylogénie des Ursidés, et compare ces résultats avec ceux issus de la paléontologie et des analyses morphologiques. Nous donnons aussi une vue générale des relations phylogénétiques entre les différentes populations d'ours bruns, espèce la plus largement répandue.

Abstract : The evolutionary relationships of the eight members of the bear family (Ursidae) have been elusive and controversial. This paper summarizes molecular genetic evaluations of phylogenetic relationships within the Ursidae and compares results to fossil and morphological classifications. We also give an overview of the phylogenetic relationships among different populations of the brown bear, the most widely distributed bear species.

Ursidae

Les *Ursidae* correspondent à une petite famille de Carnivores actuellement représentés par 8 espèces. Ils sont classés parmi les *Arctoidea* et on estime qu'ils se sont différenciés il y a 15 à 20 millions d'années. Les parents les plus proches des *Ursidae* ne sont pas connus, mais une revue des données moléculaires et biochimiques (Wayne & al., 1989) suggère que les *Ursidae*, les *Procyonidae*, les *Mustelidae*, et les Pinnipèdes possèdent un ancêtre commun il y a 35 à 40 millions d'années. Parmi les *Ursidae*, quatre espèces ne se trouvent qu'en Asie : *Ailuropoda melanoleuca* (Grand Panda), *Helarctos malayanus* (Ours des cocotiers), *Melursus ursinus* (Ours Lippu), et *Ursus thibetanus* (Ours à collier). *Tremarctos ornatus* (Ours à lunettes) n'est présent qu'en Amérique du Sud, et *Ursus americanus* (Ours baribal) qu'en Amérique du Nord. *Ursus maritimus* (Ours polaire) a une distribution arctique circumpolaire. *Ursus arctos* (Ours brun) possède la plus grande distribution géographique, comprenant l'Europe, l'Asie, et l'Amérique du Nord.

La plupart des paléontologistes pensent que les ours ont évolué à partir d'une lignée de *Canidae* pendant la fin de l'Oligocène et le début du Miocène (Kurtén, 1968). Les formes de transition entre les *Ursidae* et les *Canidae* sont bien représentées dans les restes fossiles, mais il y a une mésentente générale concernant la délimitation précise entre ces deux familles (McLellan & Renier, 1992). Cependant, la plupart des paléontologistes admettent que le genre *Ursavus* correspond au premier ours typique. *Ursavus* est apparu au début du Miocène,

provenant d'un *Hemicyoninae* (Crusafont & Kurtén 1976 ; Martin 1989), groupe intermédiaire entre les ours et les chiens de la fin de l'Oligocène. On pense que toutes les espèces actuelles d'ours proviennent de la diversification d'*Ursavus* pendant le Miocène (Kurtén, 1968 ; Thenius, 1982). *Ailuropoda melanoleuca* et *Tremarctos ornatus* sont considérés comme les plus primitifs des ours, mais la position d'*A. melanoleuca* dans les *Ursidae* a été un sujet de controverse. Les données fossiles suggèrent que les six autres espèces actuelles d'ours ont évolué en Eurasie au début du Pliocène (Kurtén, 1968), mais sans pouvoir résoudre précisément les relations phylogénétiques entre ces six taxons à cause de cette diversification récente et rapide.

La résolution des relations phylogénétiques entre les huit espèces d'*Ursidae* permettra d'interpréter dans un cadre évolutif les caractéristiques biologiques et écologiques tout à fait remarquables des membres de cette famille. Les données paléontologiques et morphologiques n'ont pas permis de proposer de phylogénie fiable. Une autre alternative pour mettre en lumière la phylogénie de ce groupe consiste à utiliser l'outil moléculaire. En comparant des gènes homologues pour chacune de ces espèces, il est possible de proposer un arbre phylogénétique pour ce marqueur. Cet arbre peut alors être utilisé pour estimer la phylogénie des espèces, mais il est important de noter que l'arbre obtenu pour un gène ne correspond pas toujours à l'arbre des espèces (Pamilo & Nei, 1988). Ainsi les conclusions les plus fiables concernant la phylogénie des espèces proviennent de l'analyse de plusieurs gènes différents. Plusieurs approches moléculaires ont été employées pour résoudre les relations phylogénétiques entre les

Ursidae: les distances immunologiques pour les albumines (Sarich, 1973 ; O'Brien & al., 1985), électrophorèse des protéines à deux dimensions (Goldman & al., 1987), le "banding" des chromosomes (Wuster-Hill & Bush, 1980 ; Nash & O'Brien, 1987), les hybridations d'ADN et le polymorphisme des allozymes (O'Brien & al., 1985), l'analyse des séquences des hémoglobines alpha et beta (Tagle & al., 1988 ; Hashimoto & al., 1993), l'analyse du polymorphisme de restriction de l'ADN mitochondrial (Zhang & Shi, 1991 ; Cronin & al., 1991), et enfin l'analyse de séquences d'ADN mitochondrial (Shields & Kocher 1991 ; Zhang & Ryder 1993 ; 1994 ; Vrana & al., 1994 ; Talbot & Shields, 1996 ; Waits, 1996).

Historiquement, la plus grande controverse a concerné l'inclusion d'*A. melanoleuca* dans les *Ursidae*. En effet, les systématiciens ont placé avec une fréquence égale cette espèce dans les *Ursidae*, dans les *Procyonidae*, ou bien dans une famille à part (*Ailuropodidae*) (O'Brien & al., 1985). Les analyses moléculaires récentes supportent la présence d'*A. melanoleuca* dans les *Ursidae*, tout en indiquant que cette espèce a divergé en premier (Sarich, 1973 ; O'Brien & al., 1985 ; Nash & O'Brien, 1987 ; Goldman & al., 1987 ; Hashimoto & al., 1993 ; Zhang & Ryder, 1993 ; 1994 ; Vrana & al., 1994 ; Talbot & Shields, 1996 ; Waits, 1996). Cependant, les résultats de deux analyses moléculaires ont été interprétés comme indiquant le placement d'*A. melanoleuca* en dehors des *Ursidae*, dans un groupe (*Ailuropodidae*) avec *Ailurus fulgens* (Petit Panda) (Tagle & al., 1988 ; Zhang & Shi, 1991).

Toutes les analyses moléculaires ont confirmé l'hypothèse selon laquelle *T. ornatus* représente une lignée ancienne qui aurait divergé juste après *A. melanoleuca*. En revanche, les relations phylogénétiques entre les six espèces restantes ont été beaucoup plus difficiles à appréhender. L'analyse de données cytologiques, immunologiques, d'hybridation d'ADN, et d'allozymes ne permet pas de conclure, sauf en ce qui concerne la parenté entre *U. arctos* et *U. maritimus*. L'analyse des séquences d'ADN mitochondrial a augmenté la résolution de la phylogénie, mais des ambiguïtés persistent (fig. 1). L'arbre de l'ADN mitochondrial suggère que *M. ursinus* correspond à la troisième espèce ayant divergé (Zhang & Ryder, 1994 ; Waits, 1996 ; Talbot & Shields, 1996), mais le reste de la topologie n'est pas résolu clairement. Y.-P. Zhang et O.A. Ryder (1994) suggèrent qu'*U. americanus* et *H. malayanus* forment un clade ayant divergé après *M. ursinus* et avant *U. thibetanus*. Dans une analyse statistique détaillée, L. P. Waits (1996) conclut que l'ordre de branchement d'*U. americanus*, d'*U. thibetanus*, et de *H. malayanus* ne peut pas être résolu avec une fiabilité de 95%, indiquant ainsi que ces trois espèces proviennent d'une radiation rapide durant le Pliocène. S.L. Talbot et G.F. Shields (1996) d'autre part proposent qu'*U. americanus* et *U. thibetanus* forment un clade ayant divergé après *M. ursinus* et avant *H. malayanus*.

A peu près au même moment que la divergence entre *U. americanus*, *U. thibetanus*, et *H. malayanus*, un autre clade comprenant *U. arctos* et *U. maritimus* s'est différencié. Comme indiqué sur la figure 1, *U. maritimus* a émergé à partir d'une des lignées d'*U. arctos* (Cronin & al., 1991 ; Taberlet & Bouvet, 1994 ; Zhang & Ryder, 1994 ; Waits, 1996 ; Talbot & Shields, 1996). En revanche, les résultats d'une autre analyse d'ADN mitochondrial (Zhang & Ryder, 1993) indiquent qu'*U. maritimus* serait une lignée ancienne se groupant avec *T. ornatus*. Dans une analyse plus récente et plus détaillée Y.-P. Zhang et O.A. Ryder (1994) concluent que trois lignées d'*U. maritimus* se groupent bien avec *U. arctos*, mais qu'une quatrième se groupe avec *T. ornatus*. Pour expliquer ces résultats contradictoires, les auteurs proposent que le groupement *U. arctos* *U. maritimus* représente mieux la phylogénie des espèces, mais ils ajoutent qu'une hybridation récente aurait pu se produire entre un mâle d'*U. maritimus* et une femelle de *T. ornatus*. L'analyse d'autres échantillons d'*U. maritimus* serait nécessaire pour déterminer si ces résultats surprenants représentent une réellement une hybridation, ou bien s'ils proviennent simplement d'une erreur d'analyse telle qu'une contamination ou un mauvais étiquetage d'un seul échantillon au laboratoire.

Ursus arctos

U. arctos est l'une des espèces de Mammifères terrestres dont la distribution géographique est la plus étendue, comprenant l'Europe, l'Asie, et l'Amérique du Nord (Nowack, 1991). Cette espèce présente une très grande variation morphologique et pas moins de 232 sous-espèces ont été décrites (Erdbrink, 1953), laissant supposer une différenciation génétique conséquente au niveau intraspécifique. Les parentés génétiques entre différentes populations d'*U. arctos* ont été estimées à partir de séquences d'ADN mitochondrial en Amérique du Nord (Talbot & Shields, 1996 ; Waits & al., 1998) et en Europe (Kohn & al., 1995 ; Randi & al., 1994 ; Taberlet & Bouvet, 1994). Nous avons combiné ces données antérieures (Kohn & al., 1995 ; Taberlet & Bouvet, 1994 ; Talbot & Shields, 1996 ; Waits & al., 1998) et collecté d'autres séquences d'ADN mitochondrial pour étendre l'analyse au niveau de toute l'aire de répartition (Waits, 1996). L'analyse phylogénétique basée sur deux régions de l'ADN mitochondrial (région de contrôle et gène du cytochrome *b*) a révélé quatre clades principaux. Le premier clade comprend des lignées présentes uniquement en Europe. Le deuxième clade n'est représenté que par des lignées provenant d'îles du sud-est de l'Alaska (Admiralty, Baranof, Chichagof), *U. maritimus* étant très apparenté à ce clade. Le troisième clade possède une distribution géographique très étendue, depuis le nord et l'est de l'Europe jusqu'en Asie et en Amérique du Nord. Le quatrième clade est limité aux ours du sud du Canada, et aux états du Montana, du Wyoming et de l'Idaho.

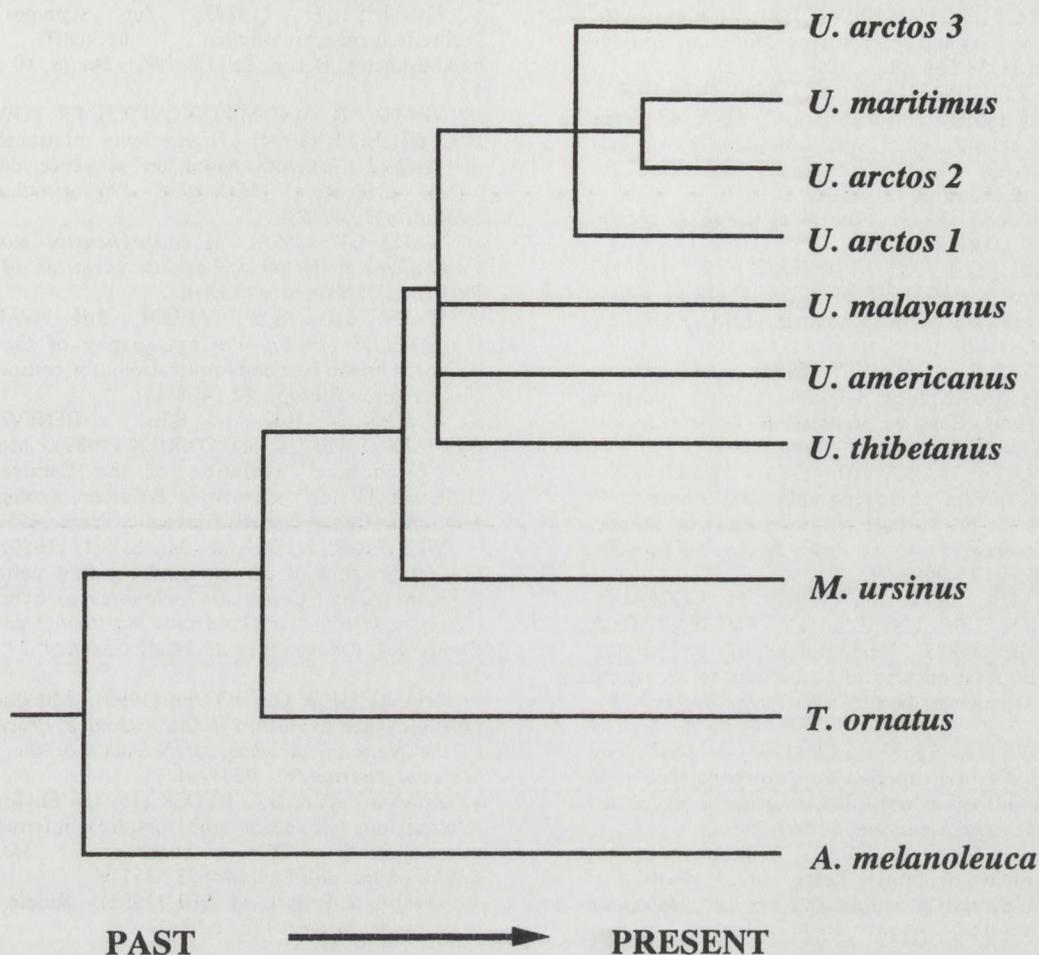


Figure 1 : Phylogénie des Ursidae déduite de données moléculaires

Références

CRONIN M.A., S.C. AMSTRUP, G.W. GARNER & E.R. VYSE (1991).- Interspecific and intraspecific mitochondrial DNA variation in North American bears (*Ursus*). *Canadian Journal of Zoology*, 69 : 2985-92.

CRUSAFONT M. & B. Kurten B (1976).- Bears and bear-dogs from the Vallesian of the Valles-Penedes basin, Spain. *Acta Zoologica Fennica*, 144 : 1-29.

ERDBRINK D.P. (1953).- *A review of fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based upon their dentition*. Drukkerij Jan De Lange, Deventer.

GOLDMAN D., P.R. GIRI & S.J. O'BRIEN (1987).- Molecular genetic-distance estimates among the ursidae as indicated by one- and two-dimensional protein electrophoresis. *Evolution*, 43 : 282-95.

HASHIMOTO T., E. OTAKA, J. ADACHI, K. MIZUTA & M. HASEGAWA (1993).- The giant panda is closer to a bear, judged by a- and b-hemoglobin sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 36 : 282-9.

KOHN M., F. KNAUER, A. STOFFELLA, W. SCHRÖDER & S. PÄÄBO (1995).- Conservation genetics of the European brown bear - a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular Ecology*, 4 : 95-103.

KURTEN B. (1968).- *Pleistocene mammals of Europe*. Chicago, Aldine.

MARTIN L.D. (1989).- Fossil history of the terrestrial Carnivora. In Gittleman J.L. (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Ithaca, Cornell University Press : 536-68.

McLELLAN B. & C. REINER (1992).- A review of bear evolution. *International Conference of Bear Research and Management Monography Series*, 9 : 85-96.

NASH W.G. & S.J. O'BRIEN (1987).- A comparative chromosome banding analysis of the Ursidae and their relationships to other Carnivores. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 45 : 206-12.

NOWACK R.M. (1991).- *Walker's Mammals of the World*. Baltimore, John Hopkins University Press.

O'BRIEN S.J., W.G. NASH, D.E. WILDT, M.E. BUSH & R.E. BENVENISTE (1985).- A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature*, 317 : 140-4.

- PAMILO P. & M. NEI (1988).- Relationships between gene trees and species trees. *Molecular Biology and Evolution*, 5 : 568-83.
- RANDI E., L. GENTILE, G. BOSCAGLI, D. HUBER & H.U. ROTH (1994).- Mitochondrial DNA sequence divergence among some west European brown bear (*Ursus arctos* L.) populations. Lessons for conservation. *Heredity*, 73 : 480-9.
- SARICH V.M. (1973).- The giant panda is a bear. *Nature*, 245 : 218-20.
- SHIELDS G.F. & T.D. KOCHER (1991).- Phylogenetic relationships of north american ursids based on analysis of mitochondrial DNA. *Evolution*, 45 : 218-21.
- TABERLET P., J. BOUVET (1992).- Génétique de l'Ours brun des Pyrénées (*Ursus arctos*) : premiers résultats. Paris, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série III*, 314 : 15-21.
- TABERLET P., J. BOUVET (1994).- Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. London, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 255 : 195-200.
- TAGLE D.A., M.M. MIYAMOTO, M. GOODMAN, O. HOFMANN, G. BRAUNITZER, G.R. GOELTENBOTH & H. JALANKE (1988).- Hemoglobins of the pandas: phylogenetic relationships of Carnivores as ascertained by protein sequence data. *Naturwissenschaften*, 73 : 512-4.
- TALBOT S.L. & G.F. SHIELDS (1996).- A phylogeny of the bears (Ursidae) inferred from complete sequences of three mitochondrial DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5 : 567-75.
- TALBOT S.L. & G.F. SHIELDS (1996) Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5 : 477-94.
- THENIUS E. (1982).- Zur stammes und verbreitungsgeschichtlichen herkunft des bambushheren. Berlin, *Zeit Geol Wiss Berlin*, 10 : 11029-42.
- VRANA P.B., M.C. MILINKOVITCH, J.R. POWELL & W.C. WHEELER (1994).- Higher level relationships of the Arctoid Carnivora based on sequence data and « total evidence ». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3 : 47-58.
- WAITS L.P. (1996).- *A comprehensive molecular study of the evolution and genetic variation of bears*. PhD Thesis, University of Utah.
- WAITS L.P., S.L. TALBOT, R.H. WARD & G.F. SHIELDS (1998).- Phylogeography of the North American brown bear and implications for conservation. *Conservation Biology*, 12 : 408-17.
- WAYNE R.K., R.E. BENEVENISTE, D.N. JANCZEWSKI & S.J. O'BRIEN (1989).- Molecular and biochemical evolution of the Carnivora. In Gittleman J.L. (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Ithaca, Cornell University Press : 465-93.
- WUSTER-HILL D.H. & M. BUSH (1980).- The interrelationship of chromosome banding patterns in the giant panda (*Aliuropoda melanoleuca*), hybrid bear (*Ursus middendorfi* x *Thalartos maritimus*), and other Carnivores. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 27 : 147-54.
- ZHANG Y.-P. & O.A. RYDER (1993).- Mitochondrial DNA sequence evolution in the Arctoidea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90 : 9557-61.
- ZHANG Y.-P. & O.A. RYDER (1994).- Phylogenetic relationships of bears (the Ursidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3 : 351-9.
- ZHANG Y.-P. & L.-M. SHI (1991).- Riddle of the giant panda. *Nature*, 352 : 573

L. P. Waits et P. Taberlet

Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, CNRS UMR 5553,
Université Joseph Fourier, Grenoble, France