

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

**ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES**  
**Sciences de la Vie et de la Terre**

**Yannick Chaval**

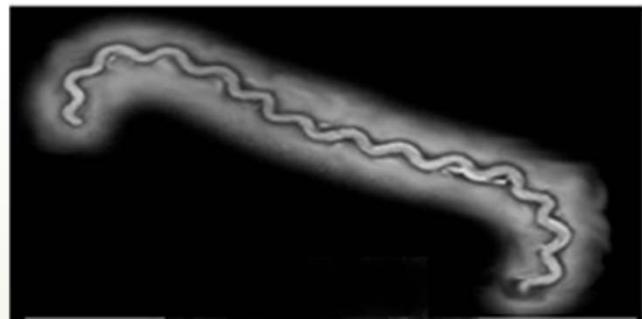
Pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**Taxonomie intégrative de la tribu des Rattini  
(Rodentia, Muridae) en Asie du Sud-Est.**

Soutenance du 25/04/2014 devant le jury suivant:

<b>Dr Nicolas Navarro</b>	Maître de Conférences, EPHE, Dijon	<b>Président</b>
<b>Dr Julien Claude</b>	Maître de Conférences, UM2, Montpellier	<b>Tuteur scientifique</b>
<b>Dr Claudine Montgelard</b>	Maître de Conférences, EPHE, Montpellier	<b>Tratrice pédagogique</b>
<b>Pr Stéphane Aulagnier</b>	Professeur, UPS, Toulouse	<b>Rapporteur</b>
<b>Dr Violaine Nicolas</b>	Maître de Conférences, MNHN, Paris	<b>Examinateuse</b>
<b>Dr Jean-François Cosson</b>	Directeur de recherche, INRA, Montpellier	<b>Examinateur</b>



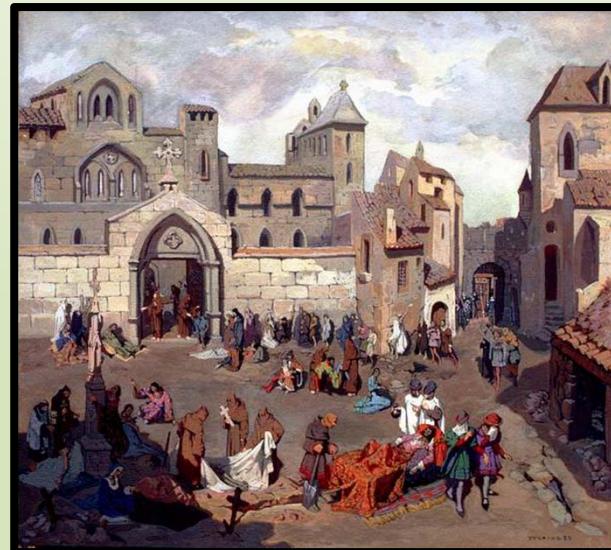


*Rattus norvegicus*

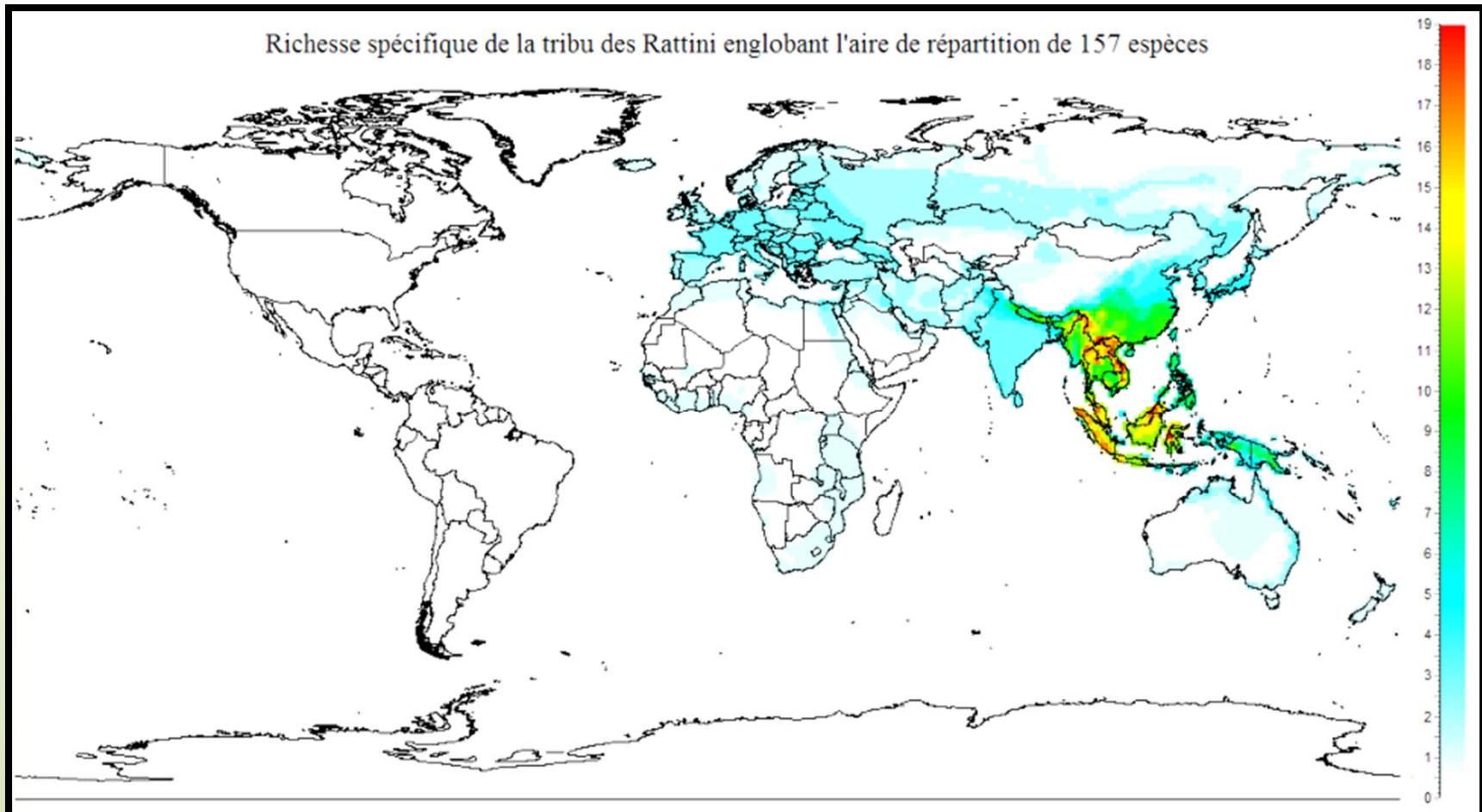
## Taxonomie intégrative de la tribu des Rattini (Rodentia, Muridae) en Asie du Sud-Est.



*Rattus rattus*

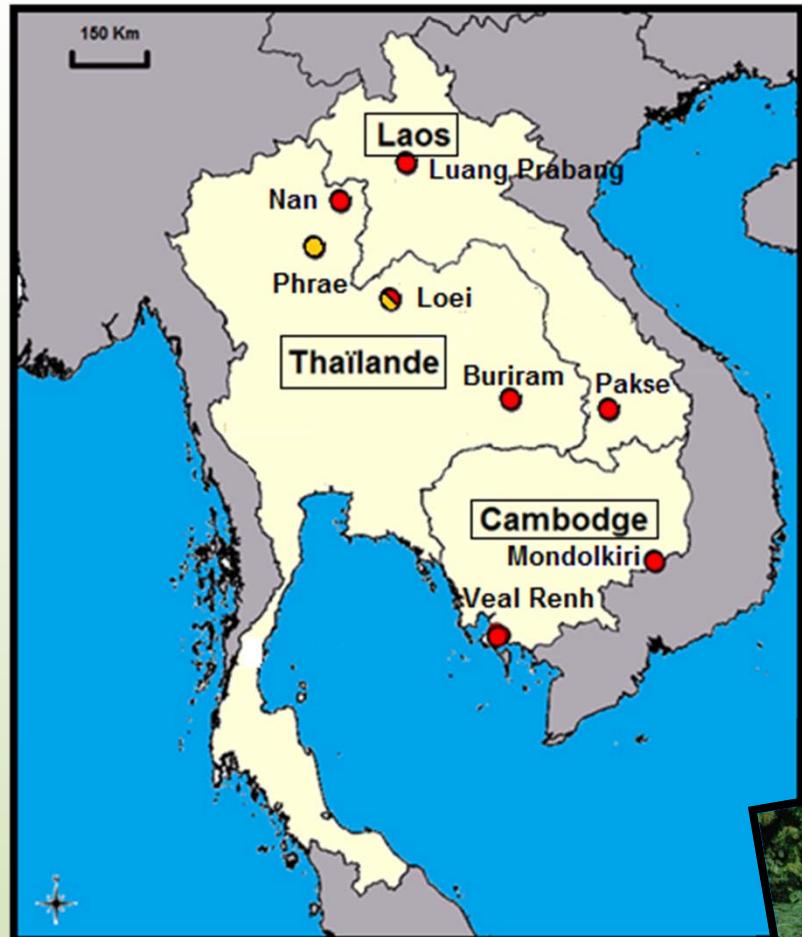


## I'Asie du Sud-Est, foyer de diversification de la tribu des Rattini.



Données: liste rouge de l'IUCN, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)

## Les programmes de recherche



- Yellow dot: Roboviroses à Hantavirus (ANR, dir J.P. Hugot)
- Red dot: CERoPath (ANR, dir S. Morand)

### Objectif des programmes de recherche:

Comprendre l'impact des **changements globaux** sur les **communautés de rongeurs** et sur leurs **communautés de parasites/pathogènes** associées.

### Mes missions dans ces programmes:

Echantillonnage des rongeurs

**Fiabilisation de l'identification des rongeurs**

Gestion des données des projets

**Mise à disposition des connaissances**





*Berylmys berdmorei*



*Bandicota indica*



*Berylmys bowersi*

## Première partie: identification des espèces



*Leopoldamys edwardsi*



*Leopoldamys neilli*



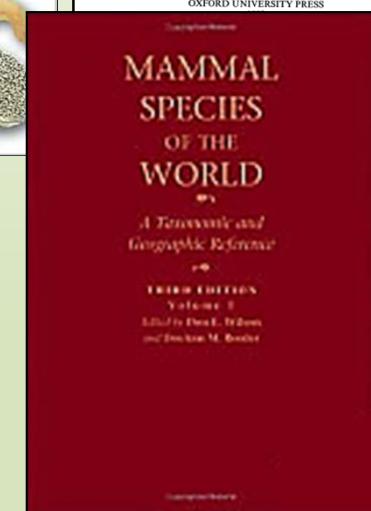
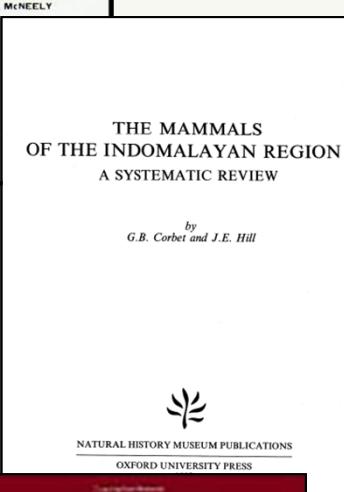
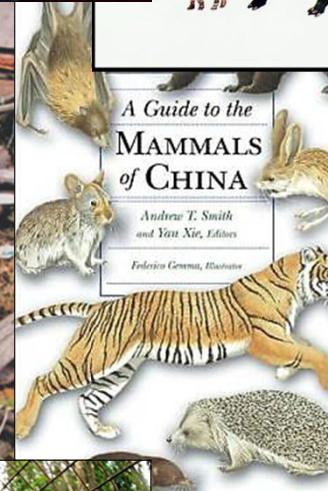
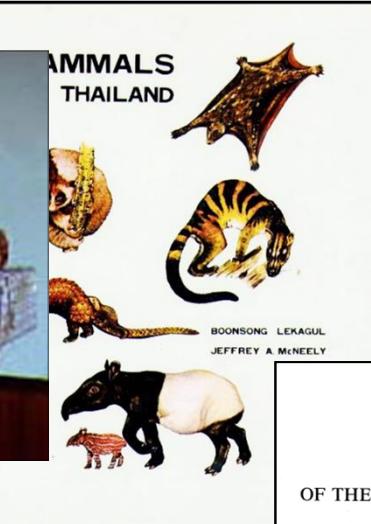
*Maxomys surifer*



## **Deuxième partie: Evolution de la forme des crânes chez les Rattini**



# Identification de terrain



# Outil d'identification de terrain

**CERoPath**  
Community Ecology of Rodents  
and their Pathogens in South-East Asia



*South East Asian Murines Field Guide*



Yannick Chaval-CBGP

A compilation of documents for field identification by Yannick Chaval

V.03

**CERoPath**  
Community Ecology of Rodents  
and their Pathogens in South-East Asia  
Effects of biodiversity changes  
and implications in health ecology

ANR

Search

Join the Network

Site map

RSS

About | Research | Virtual Museum | Barcode Tool | Gallery | References

Rodent Field Guide

**CERoPath**  
*South East Asian Murines Field Guide*

Summary : Species-specific identification remains one of the most critical steps in biology, and this is particularly true for applied programs such as epidemiological studies. Indeed, each species may display a specific immunity or hosts to a specific pathogen. It is also the case for agronomy and ecology studies since species may have specific crop incidence, population dynamics, behavior and/or ecology. Consequently, all field surveys must rely on a rigorous systematic framework. South Eastern Asia ecosystems are exceptionally rich and shelter an important amount of endemic species. This field guide is a compilation of documents gathering to illustrate the lesson. "Rodent identification, from morphometry to molecules" that aims to summarize the basis of morphological and molecular identification in both field and laboratory.

A compilation of documents for field identification, 201 color pages

[VIEW](#)

Citation:  
Chaval, Y. *South East Asian Murines Field Guide*. 2011; ANR BiodivHealthSEA.  
Please contact us for any comments and suggestions to improve further editions

Last update: 25/08/2012

Introduction

Identification

Evolution

Conclusion

## Production de données cytogénétiques

Journal of Zoology

ZSL  
LIVING CONSERVATION

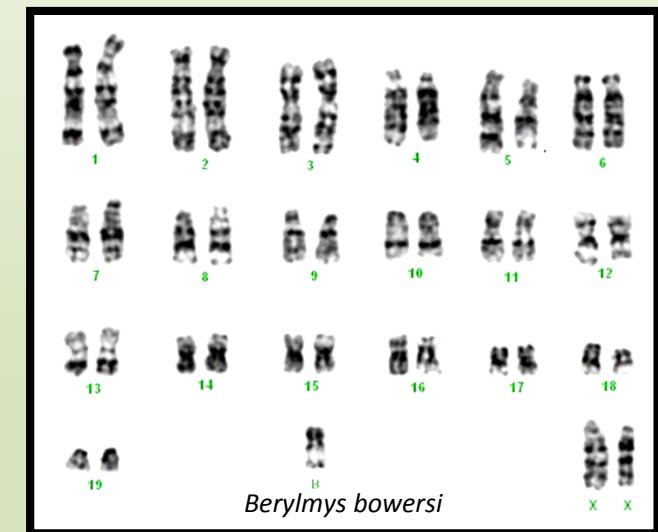
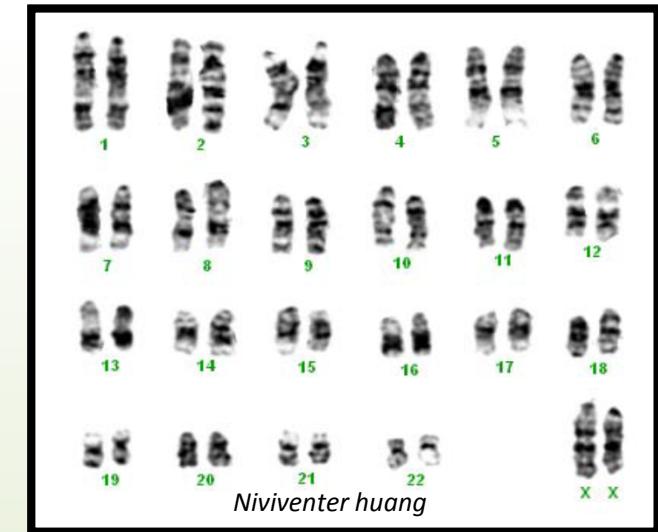
Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8369

### New karyotypic data for Asian rodents (**Rodentia, Muridae**) with the first report of B-chromosomes in the genus *Mus*

D. Badenhorst<sup>1</sup>, V. Herbreteau<sup>2</sup>, Y. Chaval<sup>3</sup>, M. Pagès<sup>3</sup>, T. J. Robinson<sup>1</sup>, W. Rerkamnuaychoke<sup>4</sup>,  
S. Morand<sup>5</sup>, J.-P. Hugot<sup>6</sup> & G. Dobigny<sup>3</sup>



*Hapalomys delacouri*



# Production de données phylogénétiques

Pagès et al. BMC Evolutionary Biology 2010, 10:184  
<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/184>



RESEARCH ARTICLE

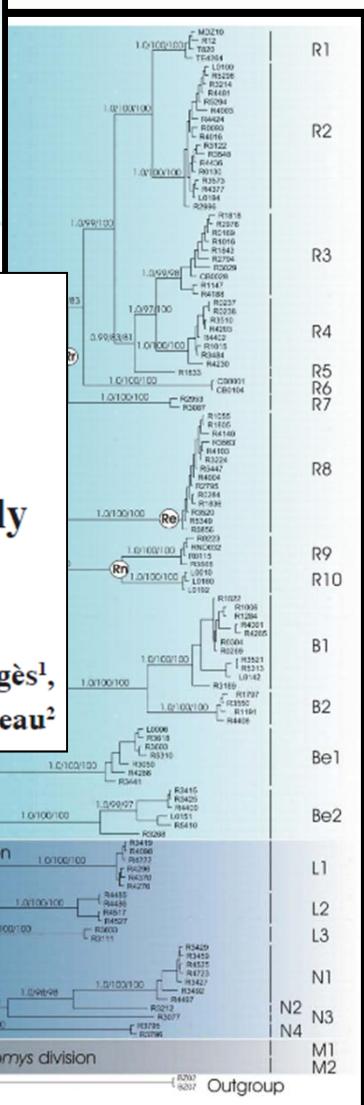
Open Access

Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe: a phylogeny-based delimitation of species boundaries

Kasetsart J. (Nat. Sci.) 44 : 590 - 603 (2010)

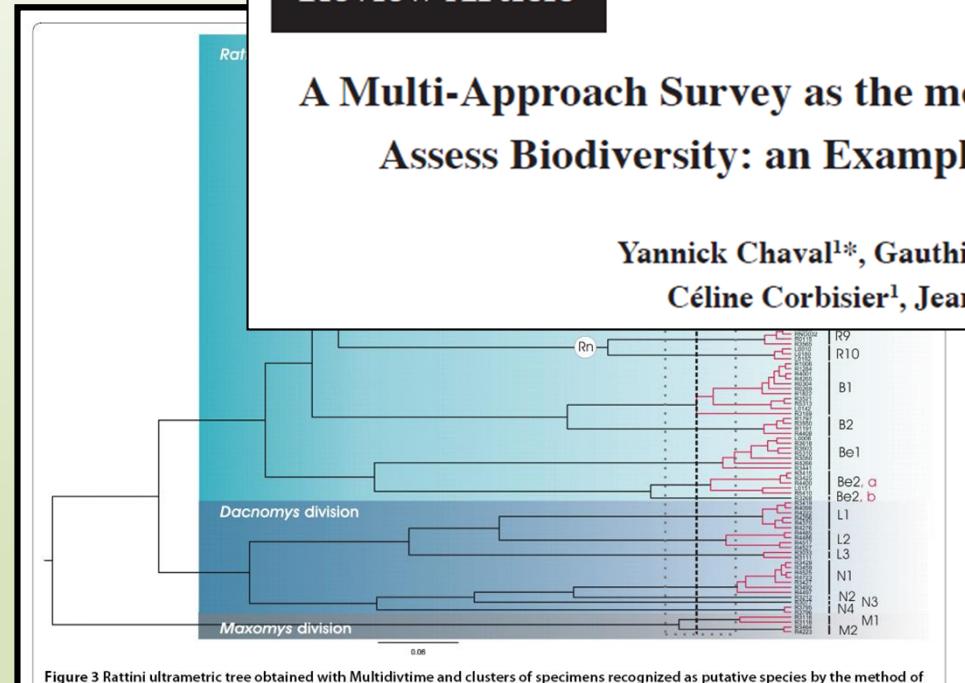
Marie Pagès<sup>1</sup>, Yannick Chav...  
 Pierre Hugot<sup>5</sup>, Serge Morand<sup>4</sup>

Review Article

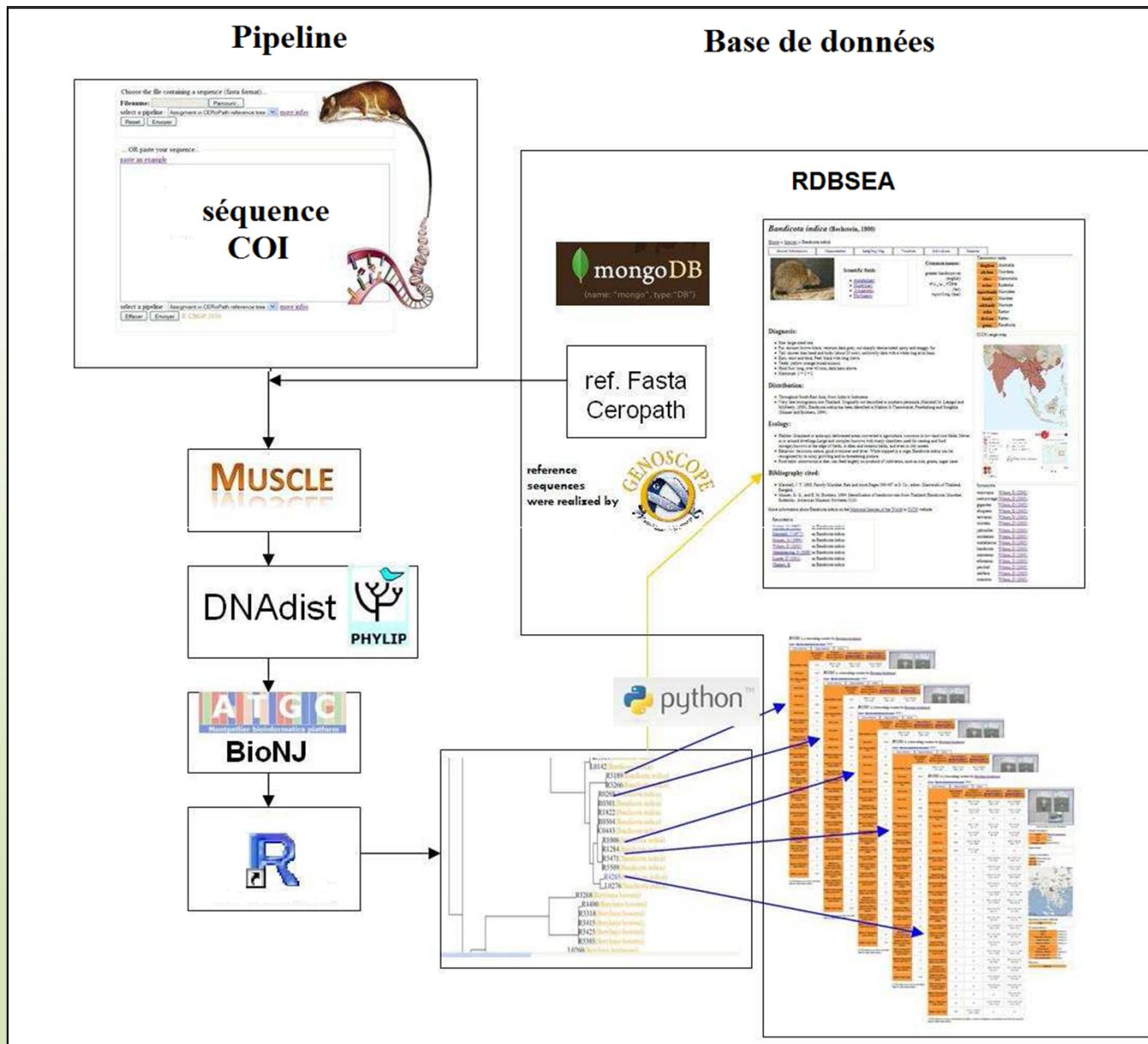


## A Multi-Approach Survey as the most Reliable Tool to Accurately Assess Biodiversity: an Example of Thai Murine Rodents

Yannick Chaval<sup>1\*</sup>, Gauthier Dobigny<sup>1</sup>, Johan Michaux<sup>1</sup>, Marie Pagès<sup>1</sup>,  
 Céline Corbisier<sup>1</sup>, Jean-François Cosson<sup>1</sup> and Vincent Herbreteau<sup>2</sup>



# Outil d'identification web service Rodent SEA



## Rodent SEA

## Limites de ces outils



*Rattus exulans*



*Rattus argentiventer*

- Pas de lien entre données moléculaires et collections ostéologiques?
- L'utilisation de Rodent SEA demande un accès à un laboratoire de biologie moléculaire.
- Approche de systématique intégrative incomplète.

Introduction

Identification

Evolution

Conclusion



*Mus cervicolor*



*Mus fragilicauda*



*Maxomys surifer*

## Mise en place de l'outil d'identification morphométrique.



*Niviventer huang*

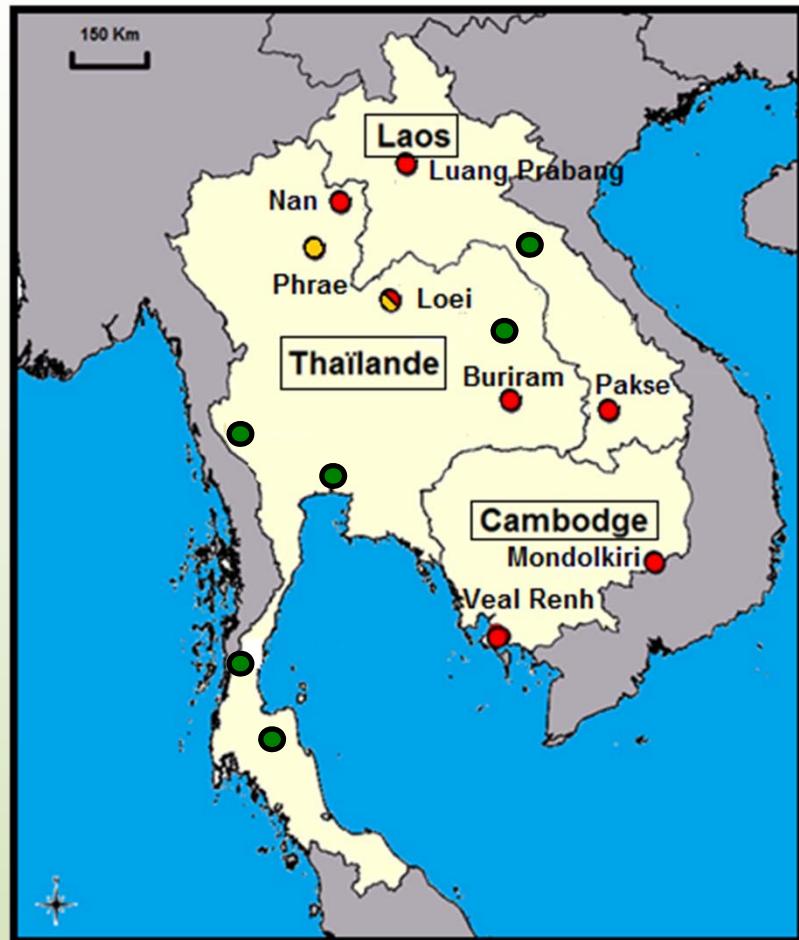


*Rattus sakeratensis*



*Leopoldamys neilli*

## Echantillonnage morphologique



- Yellow dot: Roboviroses à Hantavirus (ANR, dir J.P. Hugot)
- Red dot: CERoPath (ANR, dir S. Morand)

Diversité décrite dans la zone d'étude:

40 espèces

Echantillonnage des Programmes de recherche

Nombre de taxons: 24 espèces

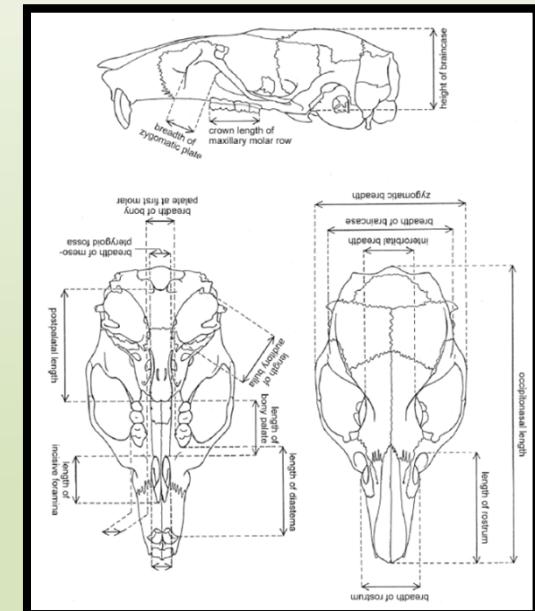
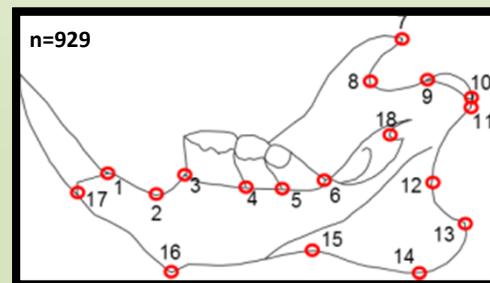
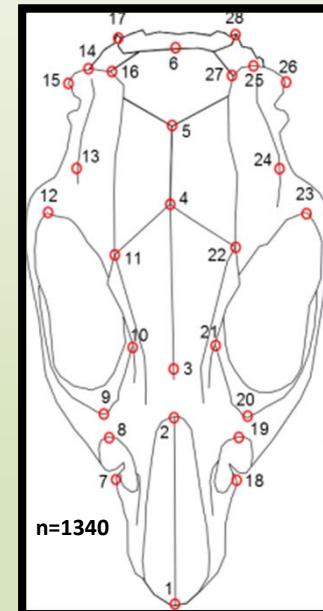
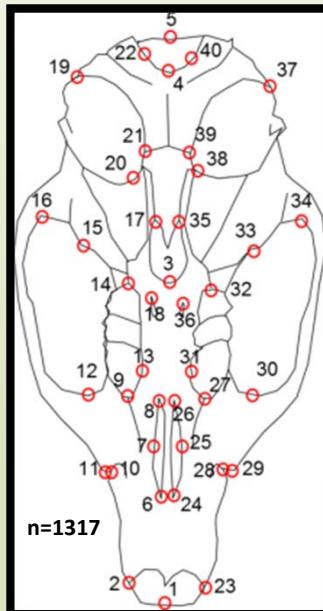
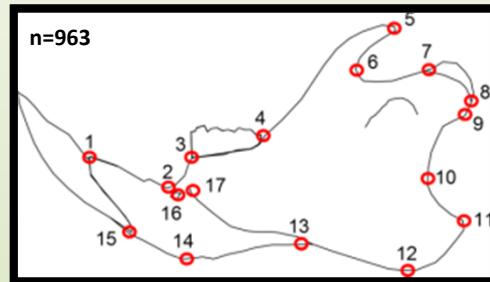
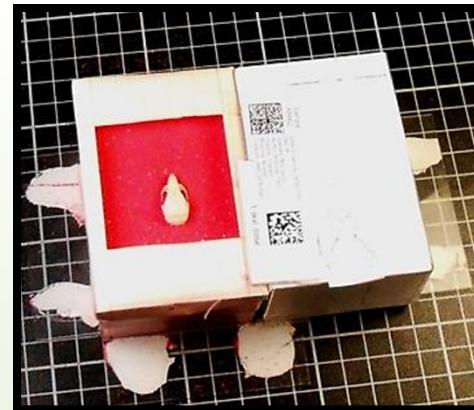
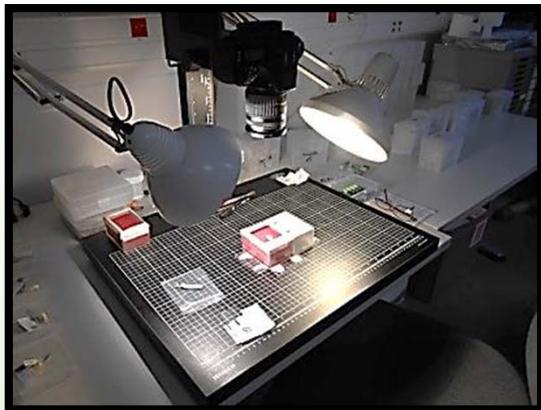
Nombre de rongeurs: 6496 (2843 crânes)

Echantillonnage de l'outil  
d'identification morphométrique:

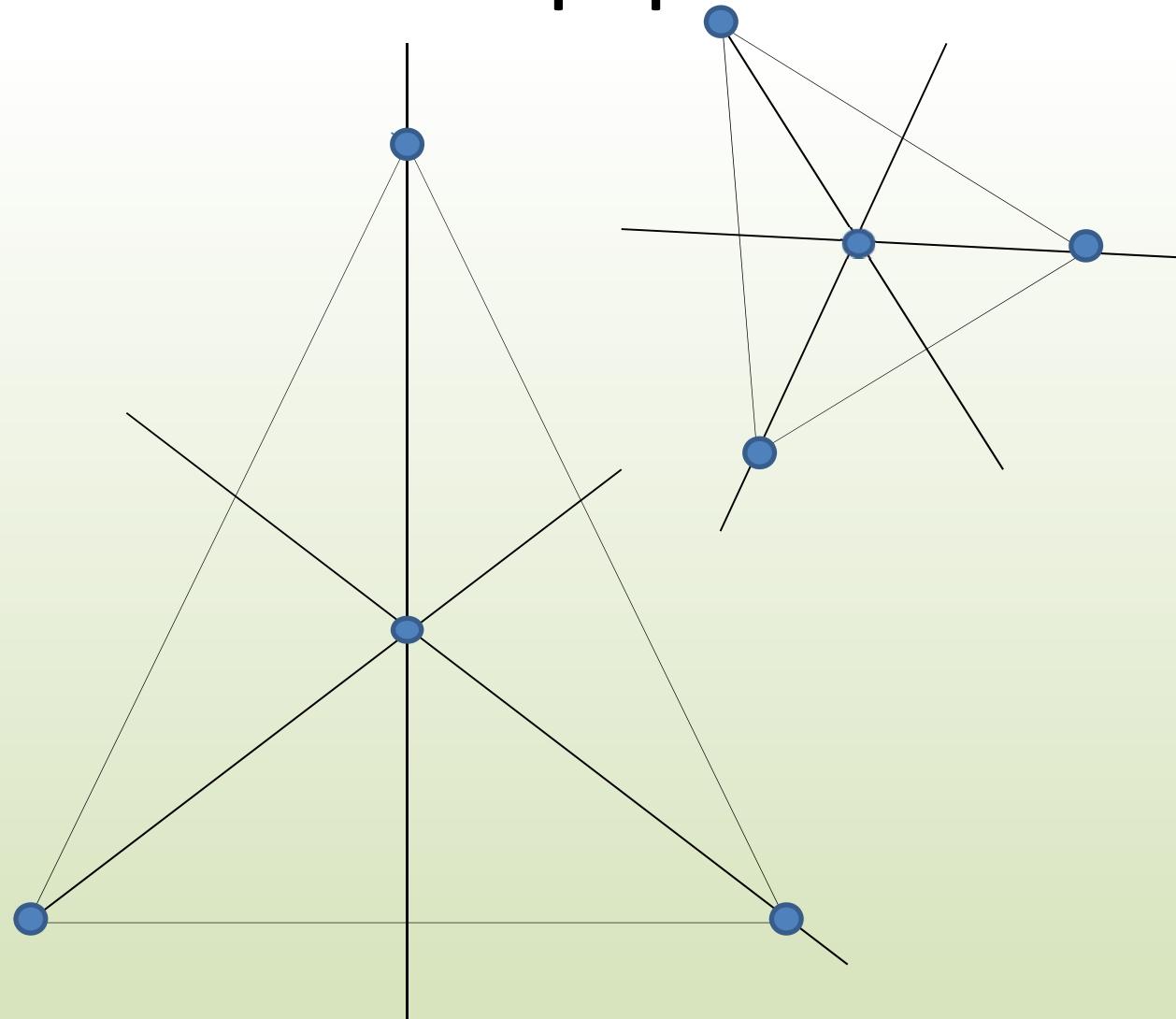
Nombre de rongeurs: 660 individus

Nombre de taxons: 17 espèces

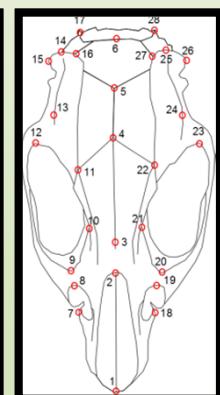
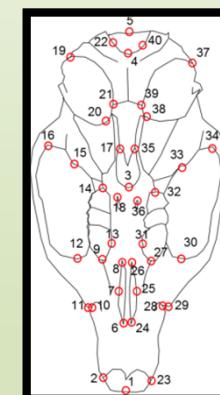
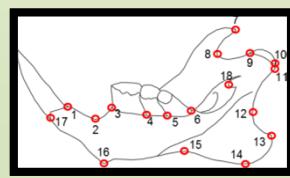
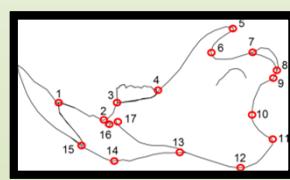
# Données de morphométrie géométrique



# Transformation des données: la superposition Procrustes



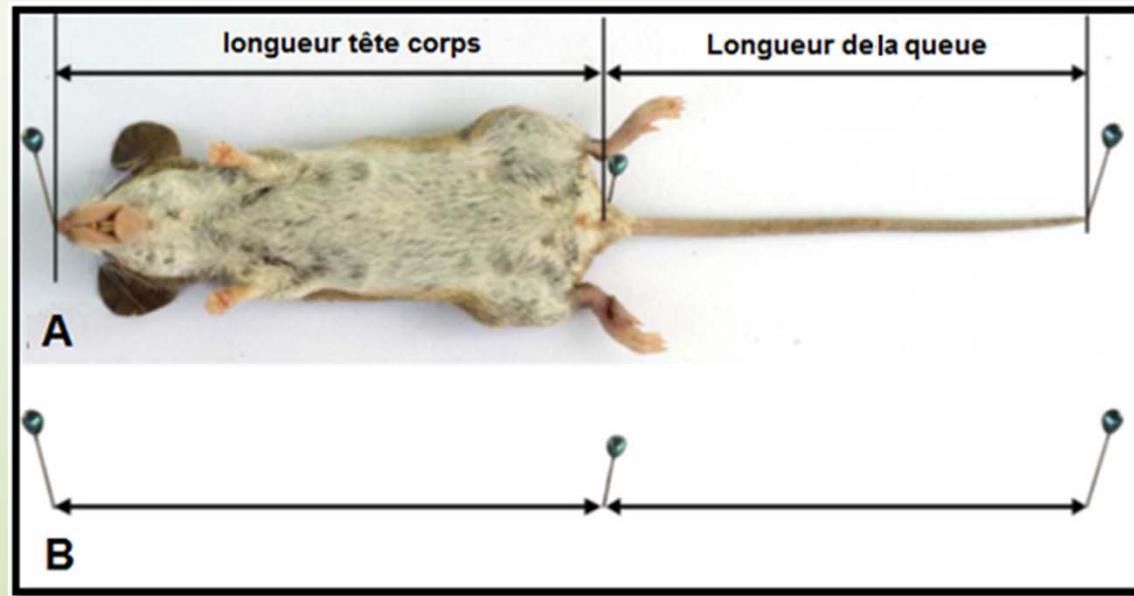
# Deuxième étape: l'attribution à une espèce



# Données morphométriques « traditionnelles »

## Données corporelles

n=660 individus



*Rattus tanezumi*



Introduction

Identification

Evolution

Conclusion



*Mus cookii*



*Mus caroli*

## Représentation des données de morphométrie



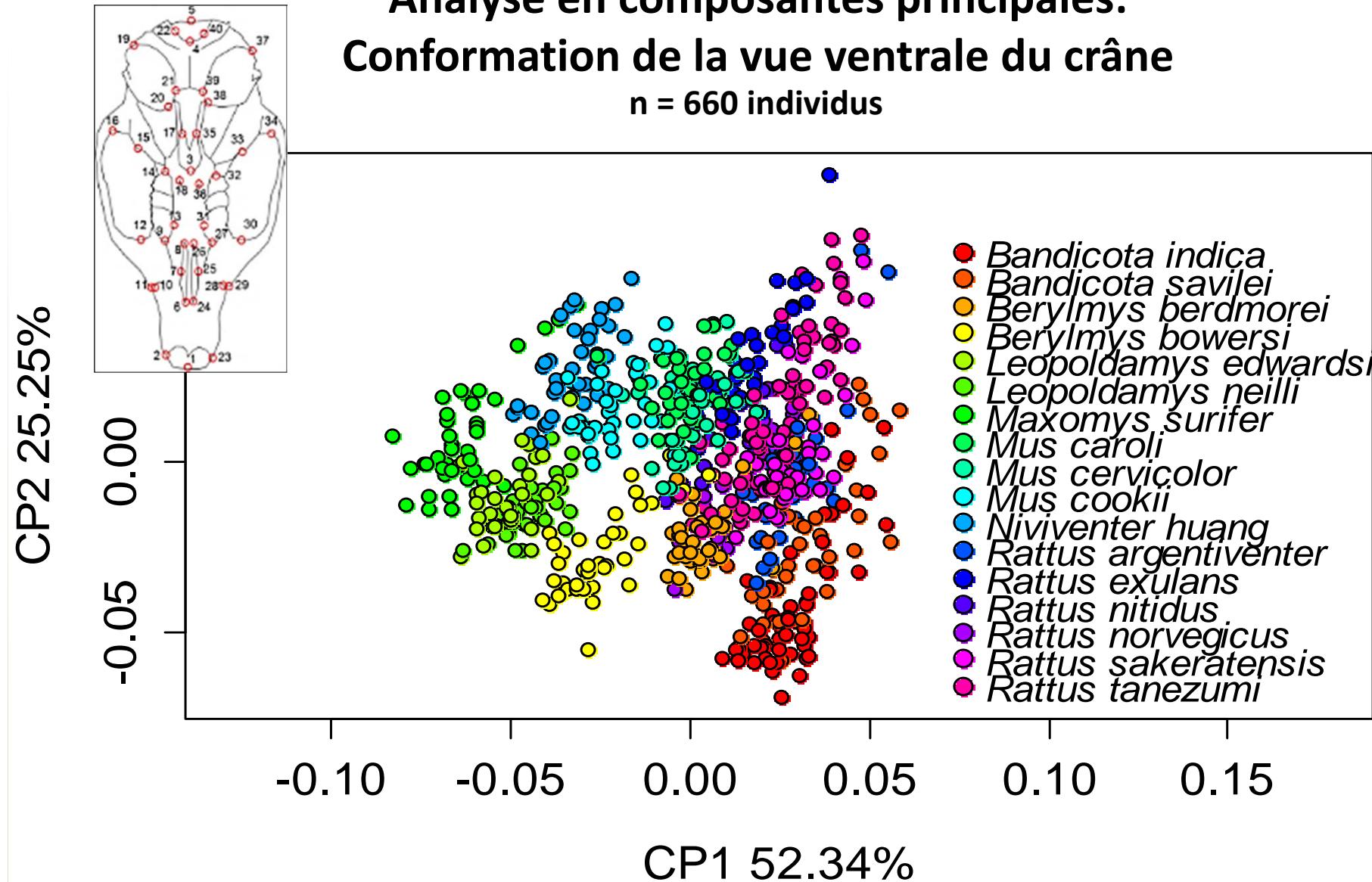
*Mus fragilicauda*



*Mus cervicolor*

# Représentation des données de morphométrie géométrique

Analyse en composantes principales:  
Conformation de la vue ventrale du crâne  
 $n = 660$  individus



Introduction

Identification

Evolution

Conclusion



*Rattus exulans*



*Rattus norvegicus*



*Rattus sakeratensis*

## Pouvoir discriminant des données de morphométrie



*Rattus tanezumi*

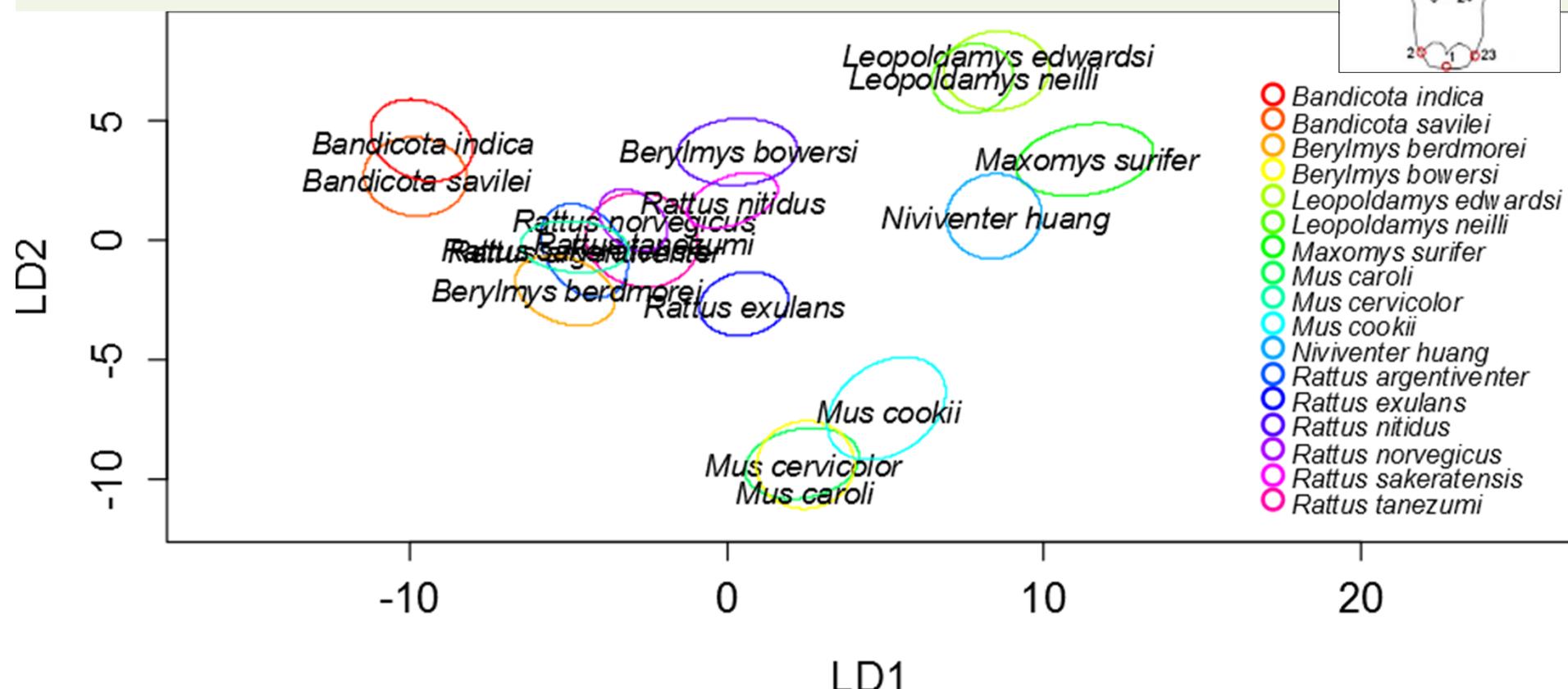


*Maxomys surifer*

# Pouvoir discriminant des données de morphométrie géométrique

n = 660 individus

## Analyse Discriminante Linéaire sur les variables de la conformation du crâne en vue ventrale



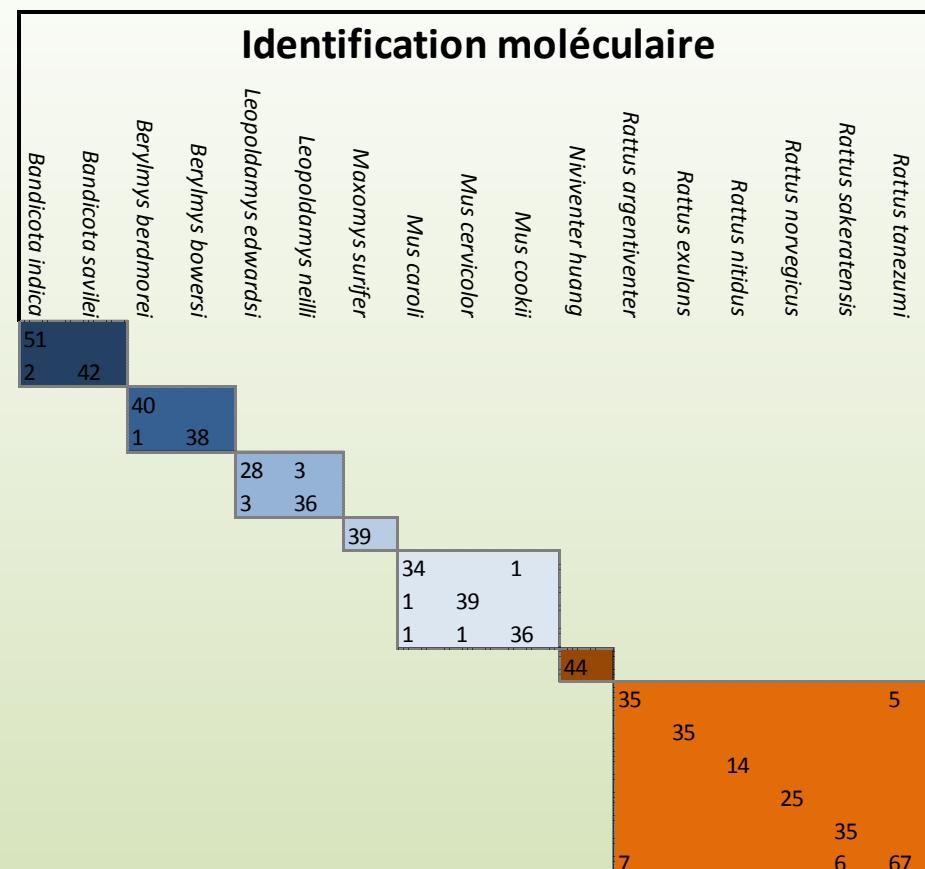
# Pouvoir discriminant des données de morphométrie géométrique



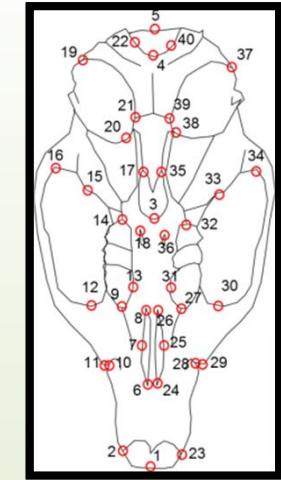
*Rattus exulans*

## Identification morphométrique

*Bandicota indica*  
*Bandicota savilei*  
*Berlymys berdmorei*  
*Berlymys bowersi*  
*Leopoldamys edwardsi*  
*Leopoldamys neilli*  
*Maxomys surifer*  
*Mus caroli*  
*Mus cervicolor*  
*Mus cookii*  
*Niviventer huang*  
*Rattus argentiventer*  
*Rattus exulans*  
*Rattus nitidus*  
*Rattus norvegicus*  
*Rattus sakeratensis*  
*Rattus tanezumi*

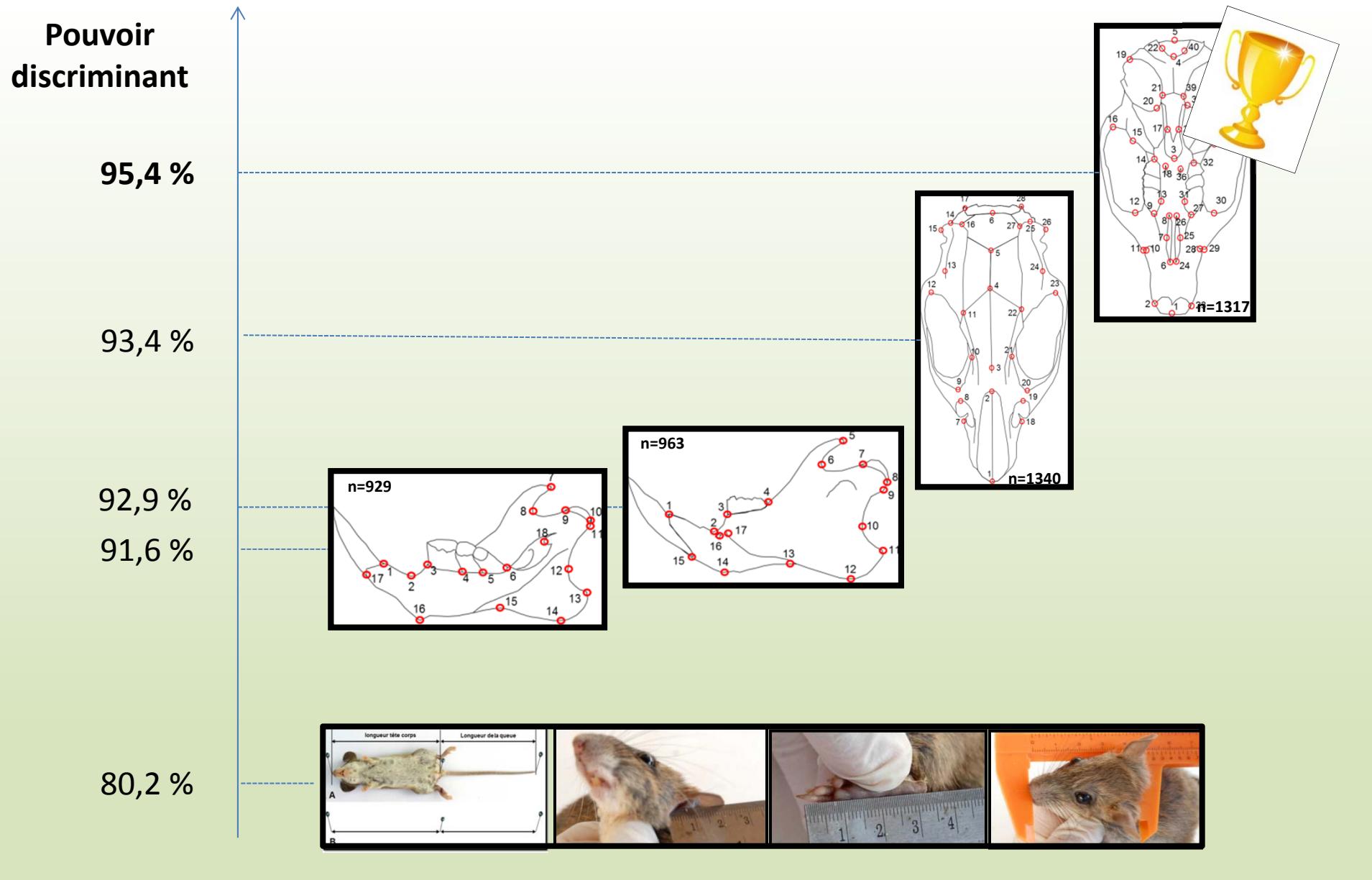


Pouvoir discriminant 95,4 %



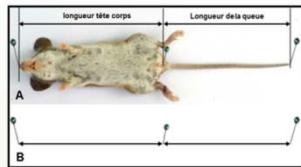
- La **conformation** et la **forme** de la face **ventrale du crâne** sont les seules qui permettent l'assignation de l'ensemble des **individus à leur genre moléculaire**.

# Pouvoir discriminant des données de morphométrie géométrique



# Pouvoir discriminant des données corporelles transformées

- Le pouvoir discriminant est estimé à l'aide d'un test de validation croisée.



**n = 660**

**Pouvoir discriminant 80,6 %**

## Logshape ratio

### Identification moléculaire

Identification
Article

 Zootaxa 3731 (4): 589–598  
www.mapress.com/zootaxa/  
Copyright © 2013 Magnolia Press

ISSN 1175-5326 (print edition)  
**ZOOTAXA**  
ISSN 1175-5334 (online edition)

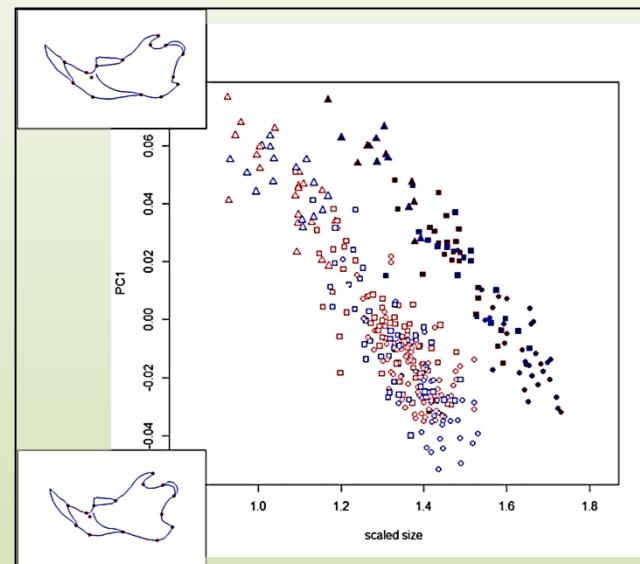
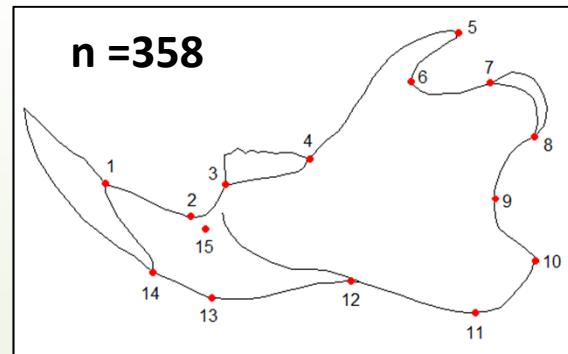
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3731.4.10>  
<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:117F6046-A2A9-4743-8B87-DE18DDA1C404>

**Is *Leopoldamys neilli* (Rodentia, Muridae) a synonym of *Leopoldamys herberti*?  
A reply to Balakirev et al. (2013)**

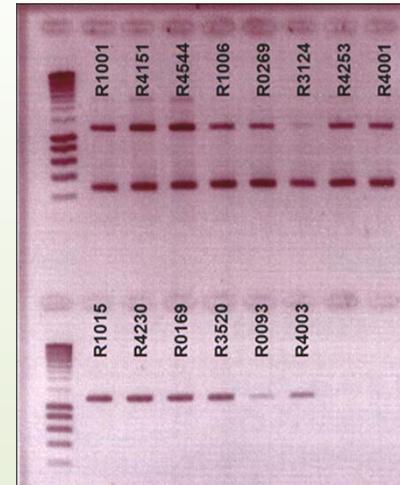
ALICE LATINNE<sup>1</sup>, YANNICK CHAVAL<sup>2</sup>, SURACHIT WAENGSOOTHORN<sup>3</sup>, PRATEEP ROJANADILOK<sup>4</sup>,  
KRAIRAT EIAMAMPAT<sup>5</sup>, KRIANGSAK SRIBUAROD<sup>6</sup>, VINCENT HERBRETEAU<sup>7</sup>, SERGE MORAND<sup>8,9</sup>  
& JOHAN R. MICHAUX<sup>1,2</sup>

<i>Rattus argentiventer</i>	1	3	33	1	4	2	3	1
<i>Rattus exulans</i>		1		28				
<i>Rattus nitidus</i>	1	1	1	1	6	3	3	1
<i>Rattus norvegicus</i>					21		1	
<i>Rattus phylogenetic R3</i>		3	1	4		17	1	
<i>Rattus sakeratensis</i>	1		2	1		29		
<i>Rattus tanezumi</i>			3	2		1		19

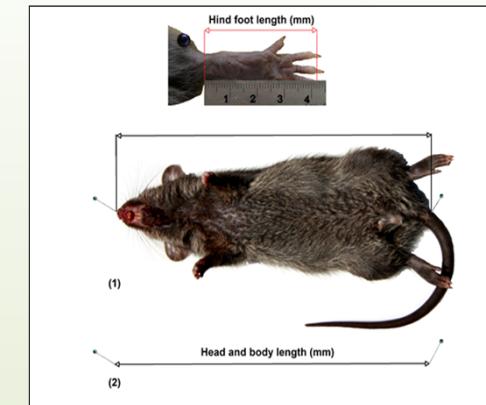
# Pouvoir discriminant des données de forme de la mâchoire inférieure en vue externe (pouvoir discriminant 92,9 %)



**Identification en collection  
(99,4 %)**



**Identification moléculaire**



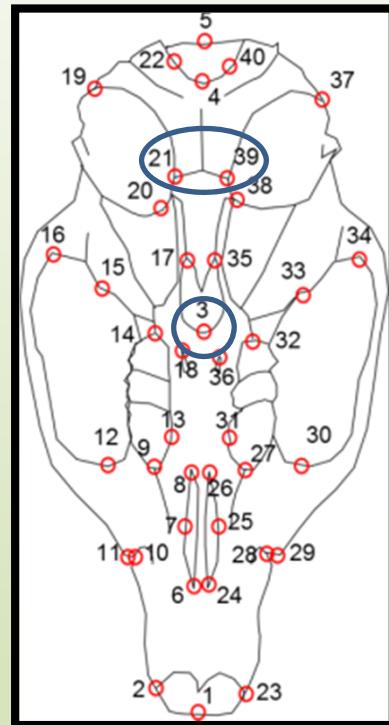
**Identification de terrain  
(96,4 %)**

Article en préparation

From the field to the laboratory and collection: a taxonomic toolkit to accurately identify *Bandicota indica* and *Bandicota savilei*.

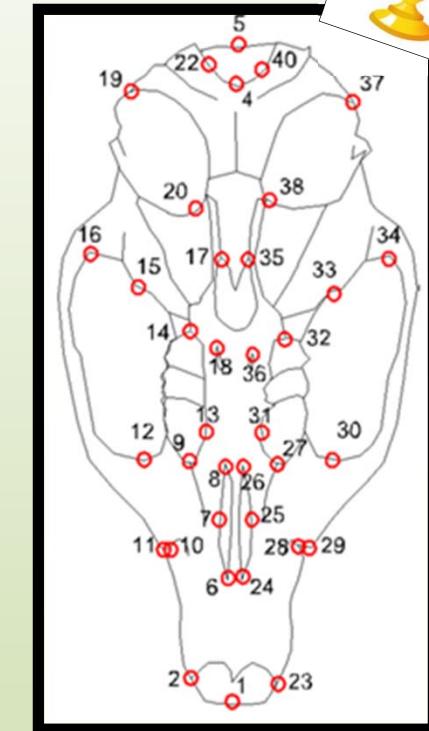
Chaval Yannick<sup>1</sup>, Waengsothorn Surachit<sup>5</sup>, Morand Serge<sup>2,3,5</sup>, Cosson Jean François<sup>1</sup>, Claude Julien<sup>2</sup>.

## Amélioration du pouvoir discriminant



45 Composantes  
de conformation

*R. sakeratensis*



95,4 %

98 %

## Prise en compte de l'erreur de mesure

Dujardin et al. BMC Research Notes 2010, 3:266  
http://www.biomedcentral.com/1756-0500/3/266

SHORT REPORT



Open Access

### The exchangeability of shape

Jean-Pierre AL Dujardin<sup>1,2\*</sup>, Dramane Kaba<sup>3</sup>, Amy B Henry<sup>4</sup>



*Rattus tanezumi*

- préparation des spécimens
- positionnement et éclairage du crâne lors de la prise de vue
- erreur de mesure intra –opérateur
- positionnement de l'appareil photographique

- type d'appareil photographique

**- effet « opérateurs »**

# Prise en compte de l'erreur de mesure



11

*B. indica*

10

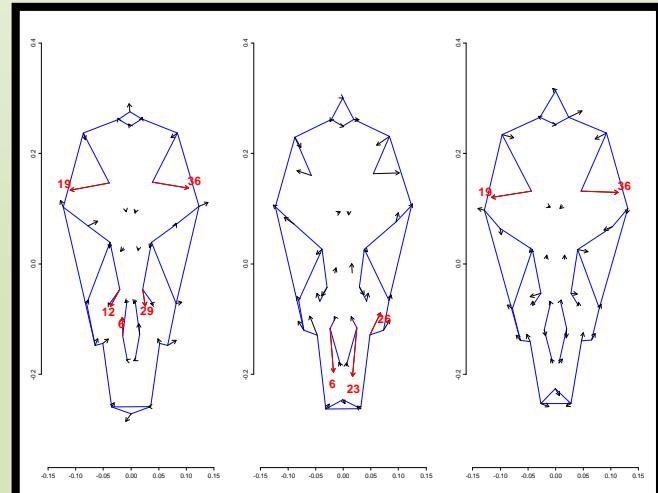
*M. surifer*

10

*R. exulans*

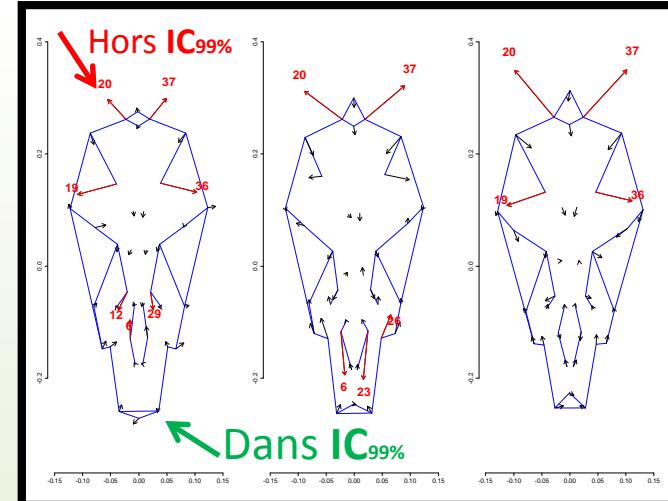
## Premier entraînement

*Bandicota indica*   *Maxomys surifer*   *Rattus exulans*



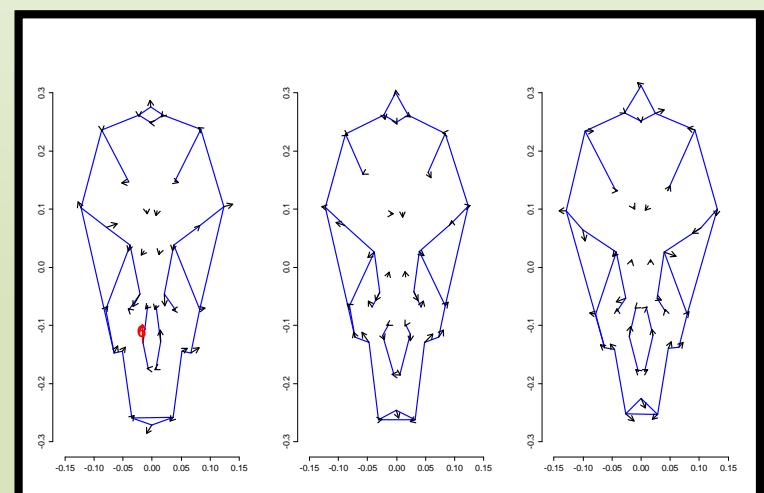
## Données brutes utilisateur

*Bandicota indica*   *Maxomys surifer*   *Rattus exulans*



## Second entraînement

*Bandicota indica*   *Maxomys surifer*   *Rattus exulans*



## Tolérance de l'outil à l'effet « opérateurs »

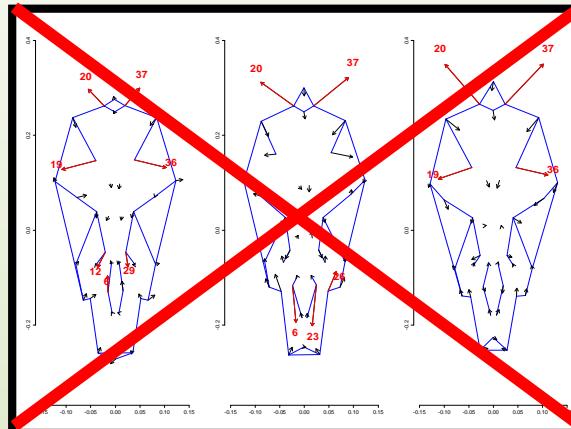
### effet « opérateurs »

33 %

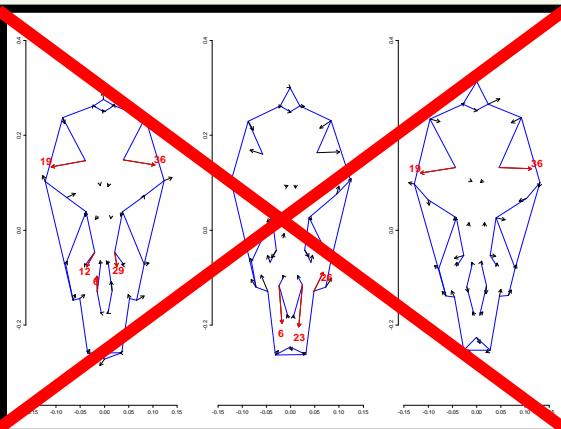
23 %

13 %

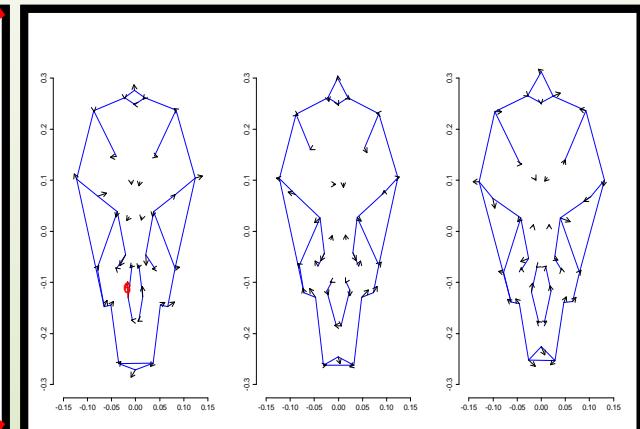
Données brutes utilisateur



Premier entraînement



Second entraînement

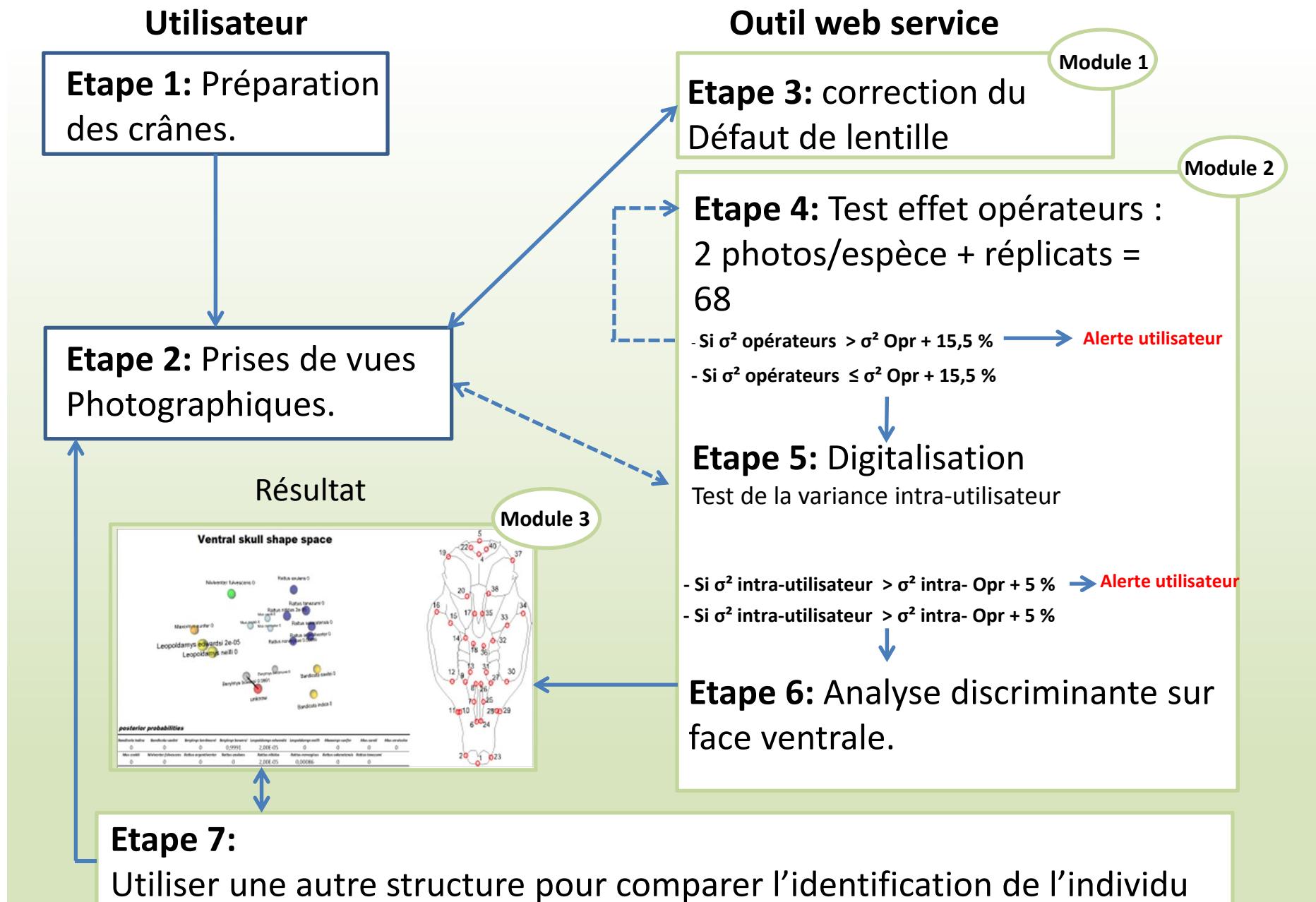


Opérateur de référence: 11,6 %

Tolérance de l'outil:

effet « opérateurs »  $\leq$  effet opérateur de référence + 15,5 %

## Schéma de principe de l'outil d'identification morphométrique.



Introduction

Outil d'identification

**Evolution**

Conclusion



*Rattus tanezumi*



*Maxomys surifer*

## Deuxième partie:

### Evolution de la forme des crânes chez les Rattini



*Rattus exulans*

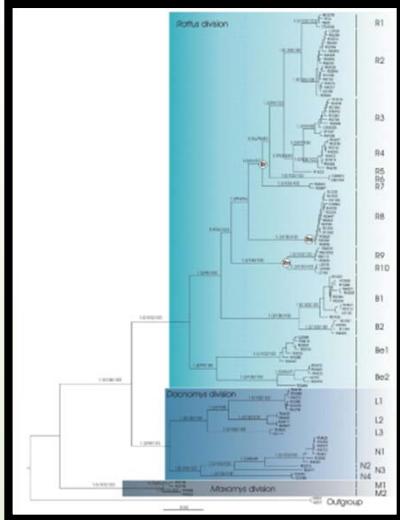


*Rattus norvegicus*



*Rattus sakeratensis*

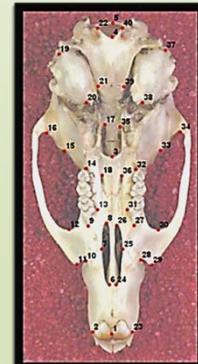
# Génotype, environnement et phénotype



Histoire  
Génotype  
évolutive

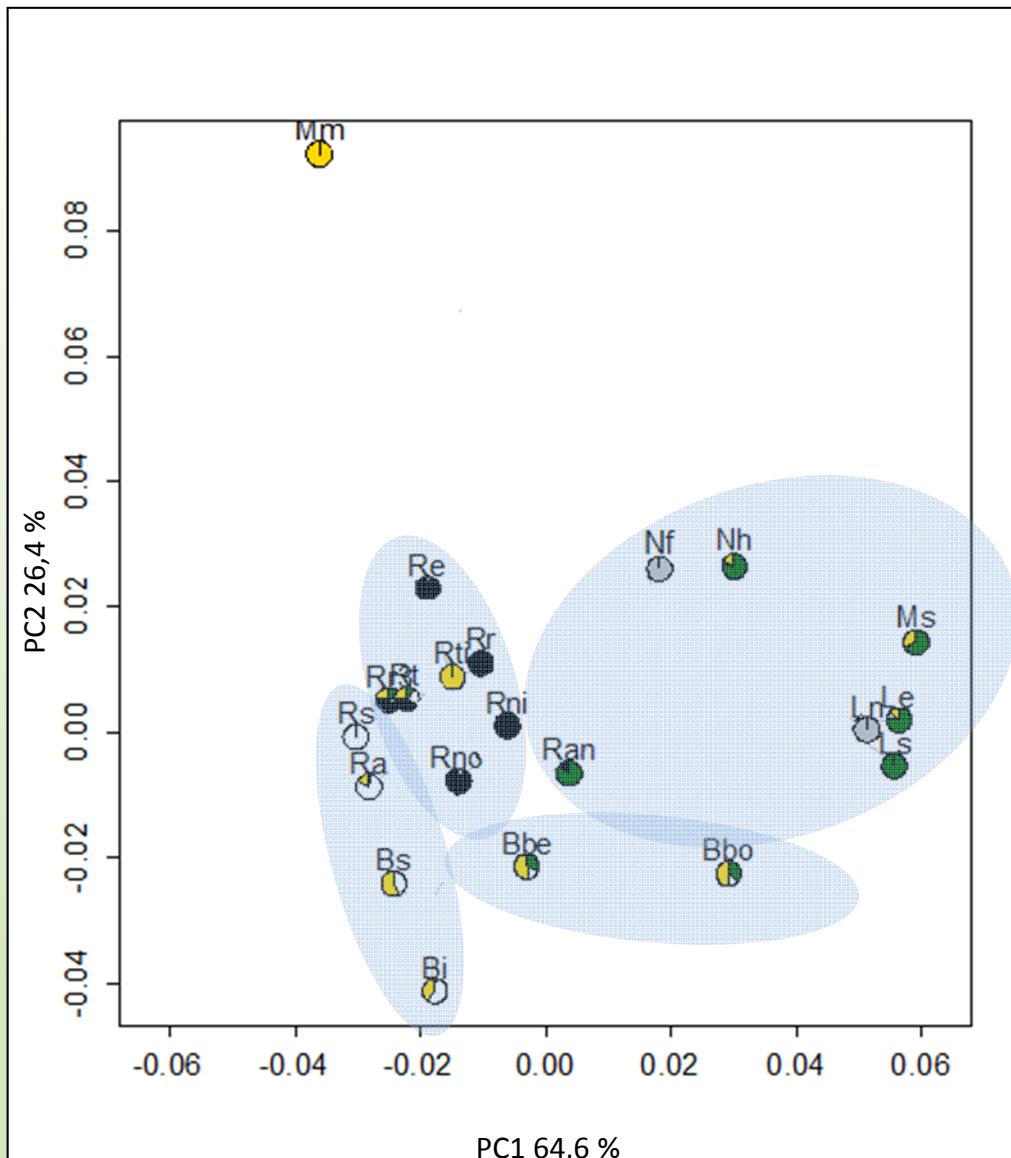
Milieu de vie  
Environnement  
des espèces

Morphologie  
Phénotype  
ventrale



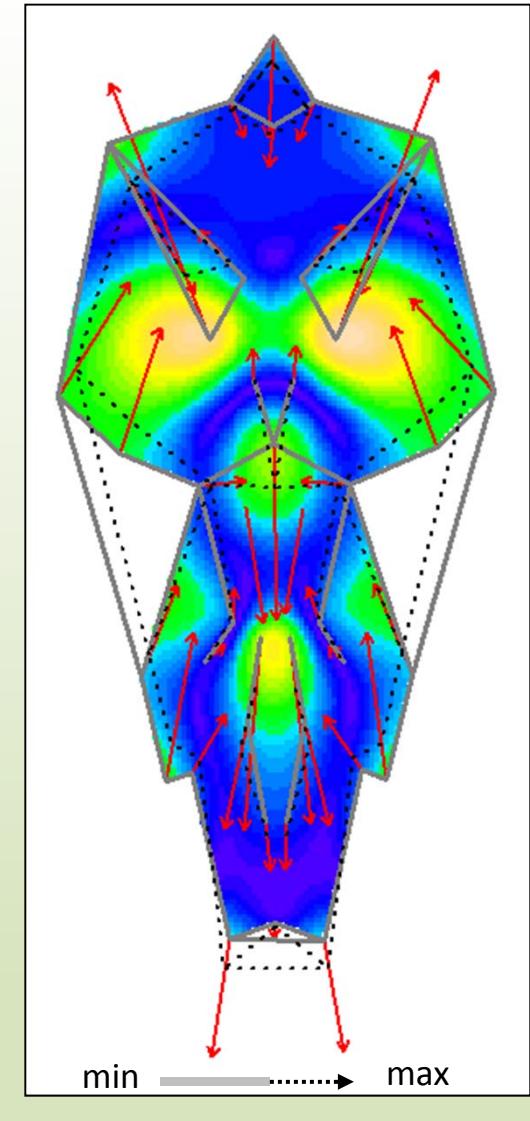
*Rattus sakeratensis*

## Représentation de la morphologie et du milieu de vie.



- Habitat urbain
- Cultures sèches
- Forêt
- Karst
- Cultures irriguées

Déplacement des  
Points de repère  
de min à max de la  
PC1.



## Influence du milieu de vie sur la conformation des crânes en vue ventrale.



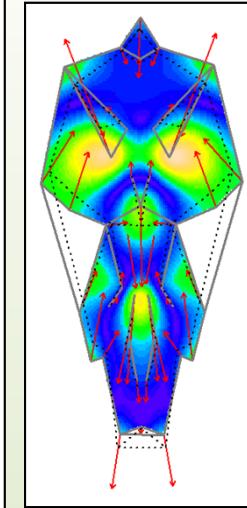
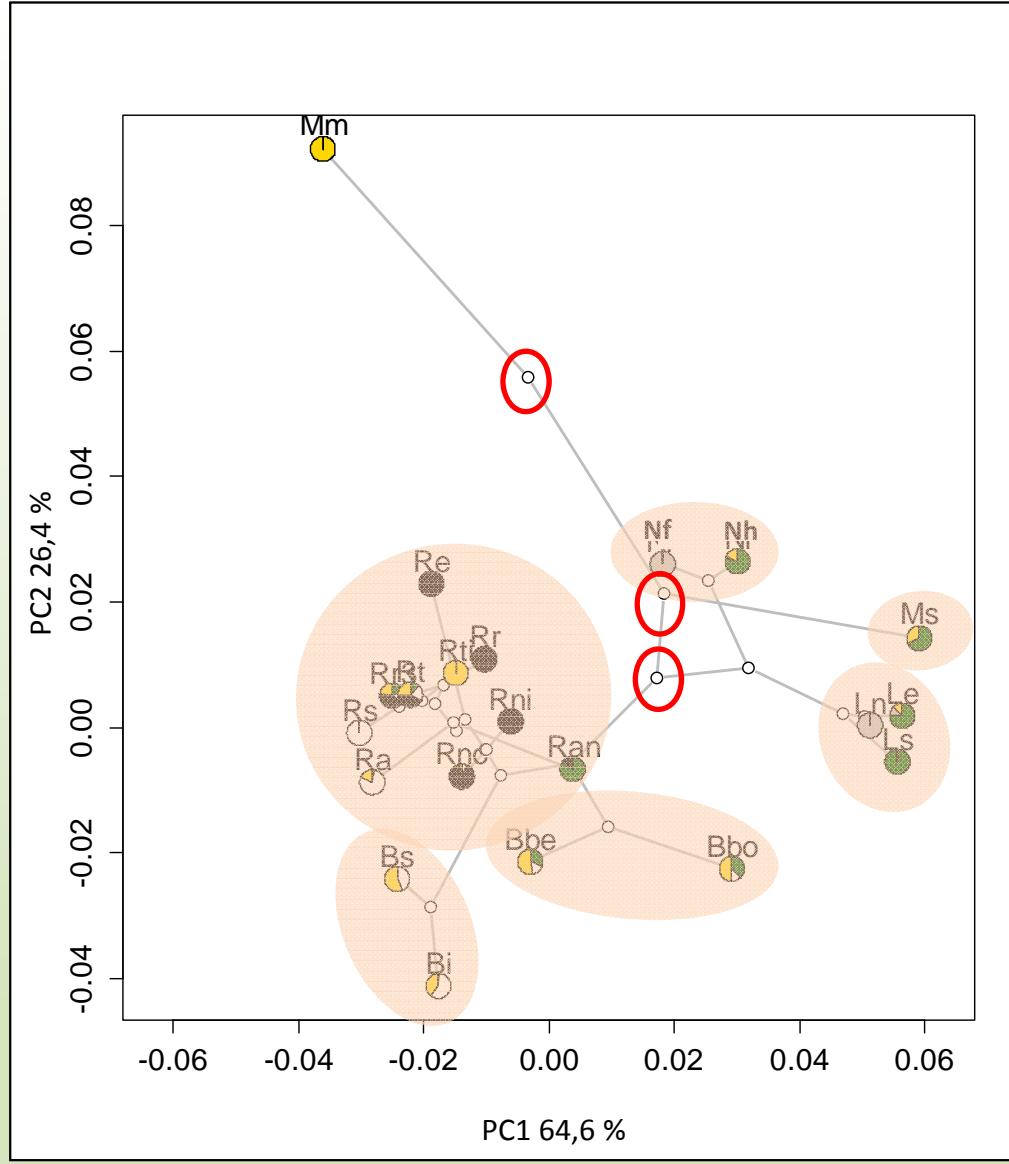
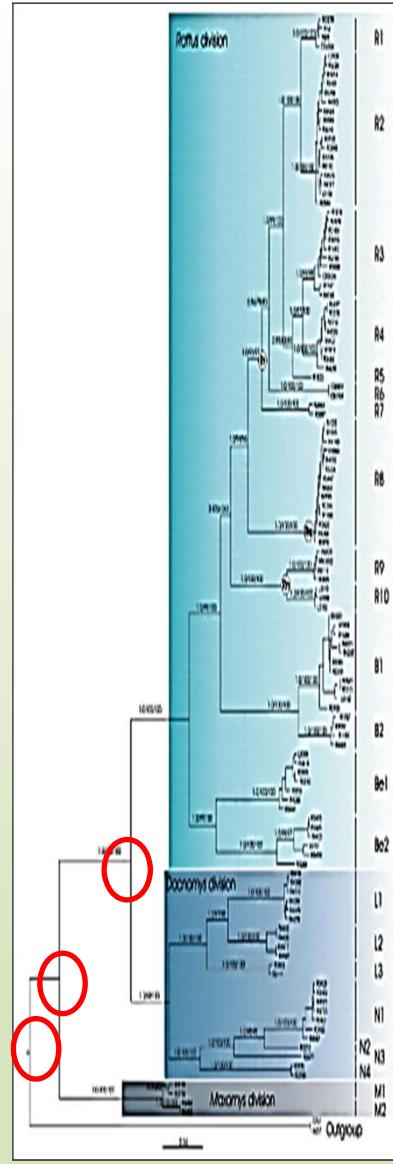
*R. andamanensis*

### Effet du milieu sur les conformations de crânes

P = 0,03101

Cependant dans cette analyse l'histoire évolutive des espèces n'est pas prise en compte.

## Représentation conjointe de la phylogénie, de la morphologie et du milieu de vie.



Variation sur la PC1

origine → cible

- Habitat urbain
- Cultures sèches
- Forêt
- Karst
- Cultures irriguées



*B. berdmorei*



*N. langbianis*



*N. hinpoon*

Test de la **corrélation** entre la matrice **morphologique** et la **matrice moléculaire** (test K)

$$P = 0,001$$

Test **hautement significatif** pour la **taille** comme pour la **conformation** du crâne.

L' **évolution de la morphologie** des animaux est donc **très corrélée** à la **phylogénie** des espèces.

Modèles testés: Brownien, Brownien dirigé, Ornstein-Uhlenbeck (OU), Early Burst

Adaptation

Effet du milieu sur la **conformation** corrigée par la phylogénie:

P = 0,1956



*Niviventer huang*



*Rattus sakeratensis*

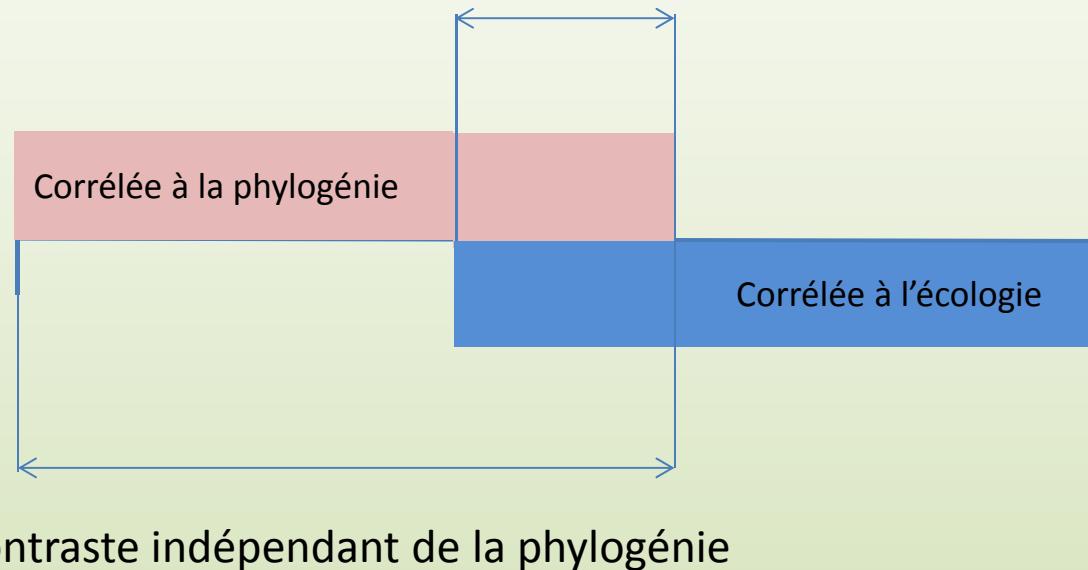


*Leopoldamys neilli*

Limites de l'analyse:

- échantillonnage **très partiel** de la tribu (**24/162**);
- non prise en compte des **modules évolutifs** (boîte crânienne versus partie frontale);
- méthode des **contrastes indépendants**.

### Conservatisme de niche écologique



Intérêt de l'analyse:

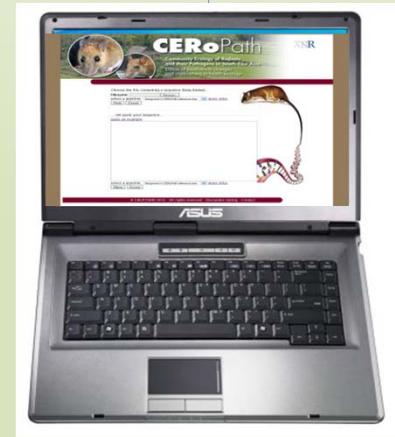
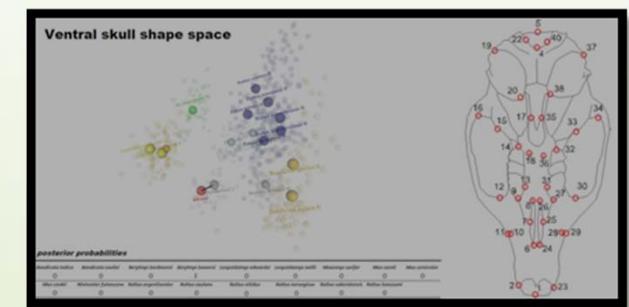
- **importance de la prise en compte de la généalogie** lors de l'étude d'un trait.

## Rodent SEA



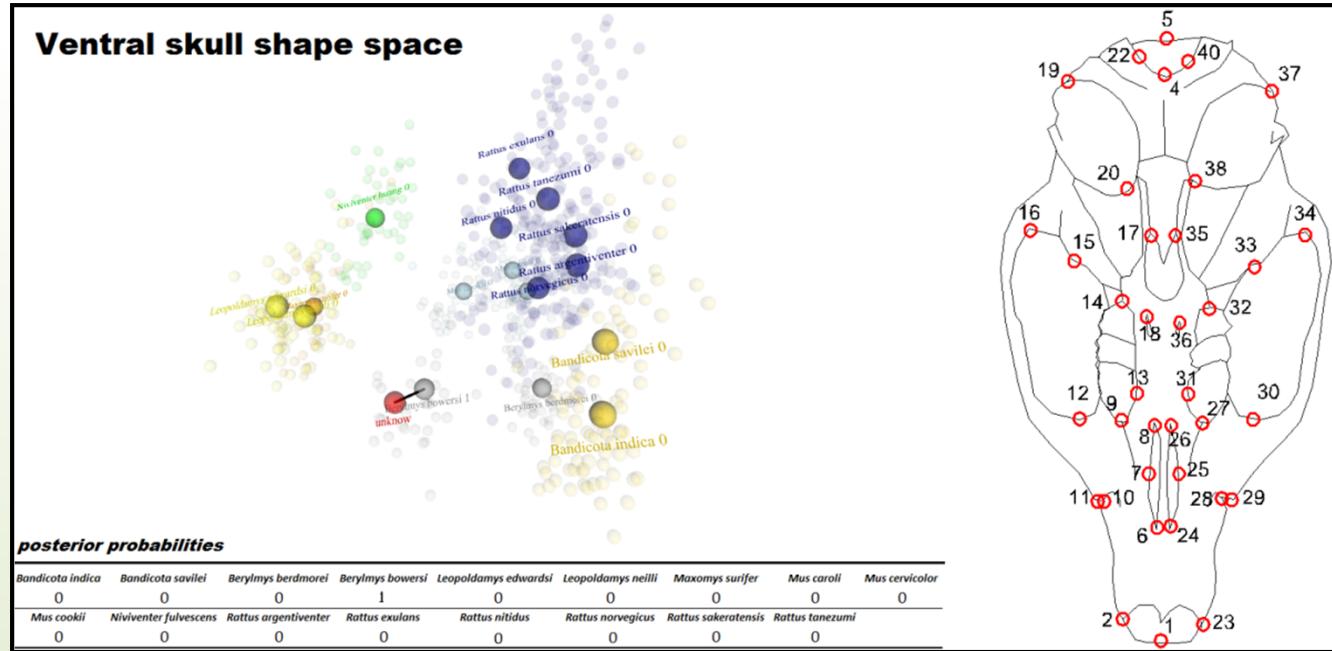
RDBSEA

Morph SEA



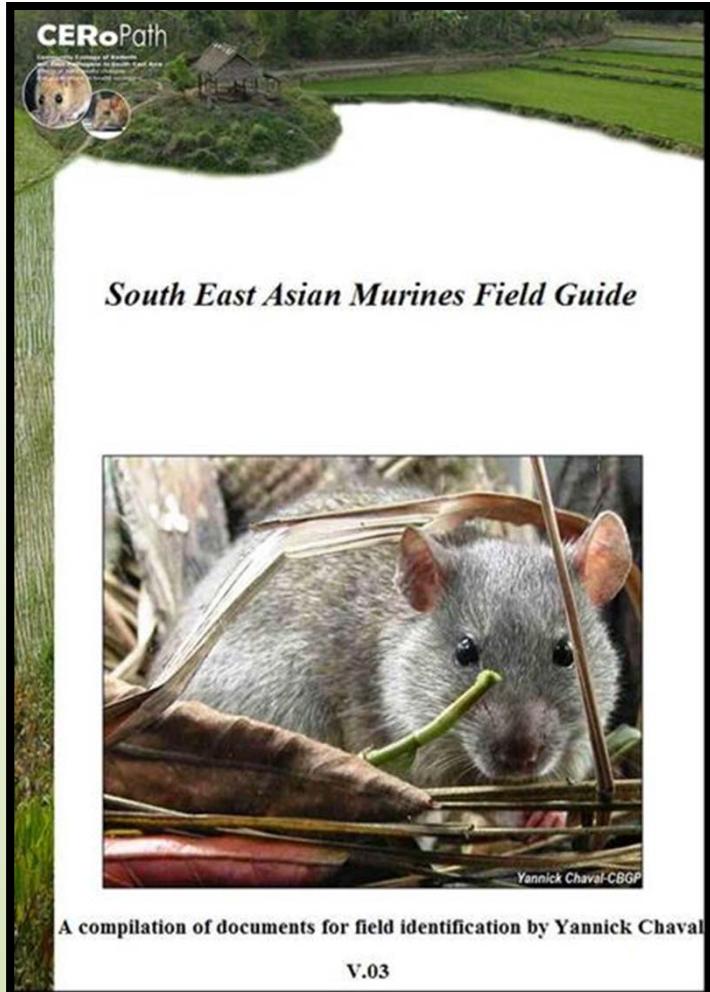
# **Fiabilisation de l'identification Mise à disposition des connaissances**

# Amélioration de l'outil d'identification morphométrique

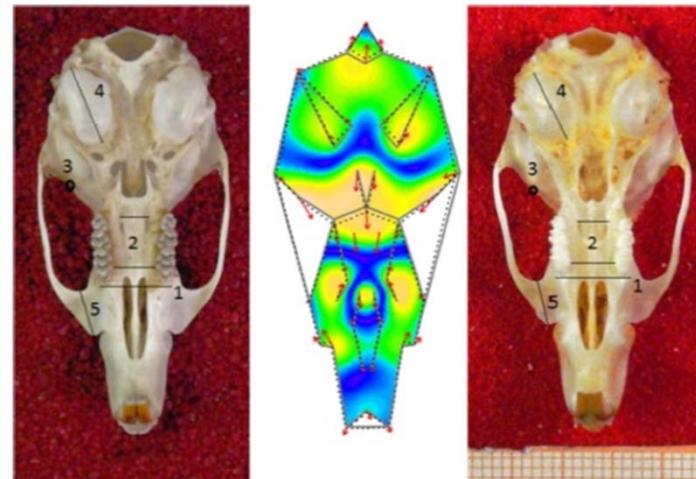


- Augmenter l'échantillonnage des espèces et l'aire de validité de l'outil;
- Inclure les holotypes;
- Pré-aligner les conformations de référence de façon à gagner du temps;
- Augmenter l'échantillonnage par espèce de façon à pouvoir symétriser la configuration.

# Perspectives: guide d'identification de terrain



## Définitions entre *R. tanezumi* et *R. rattus*.



## Perspectives: taxonomie



Etude des genres *Maxomys* et dans le genre *Niviventer*.

- augmenter l'échantillonnage;
- comparer morphologiquement et moléculairement.

**Merci aux étudiants de Maha Sarakham et Kasetart.**

**Alice, Madougou, Aude, Vincent, Jean.**

**Nathalie, Gauthier, Manue, Guillaume, Marie, Max, Jeff  
Julien et Claudine.**



**A vous tous pour les 11 années passées en votre compagnie.**

## Perspectives: étude d'un trait comportemental intra-spécifique



Bois en velours



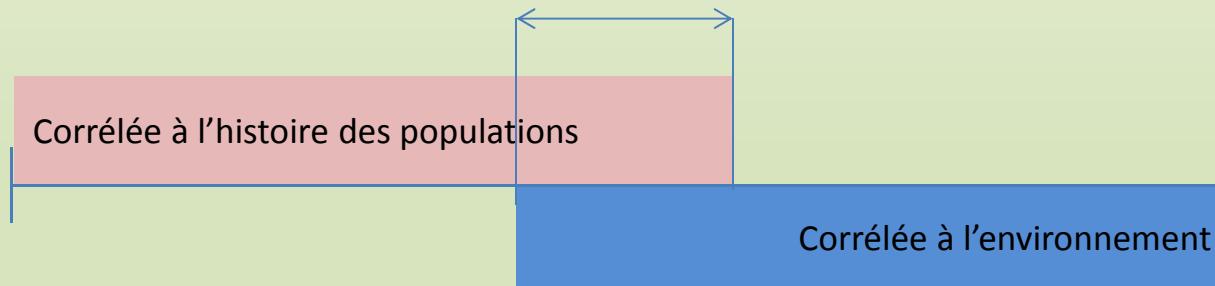
Frottis de chevreuil

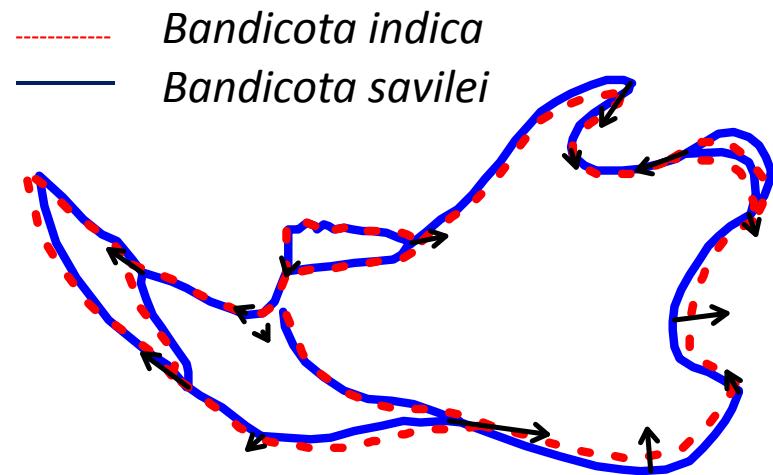


Bois frayés

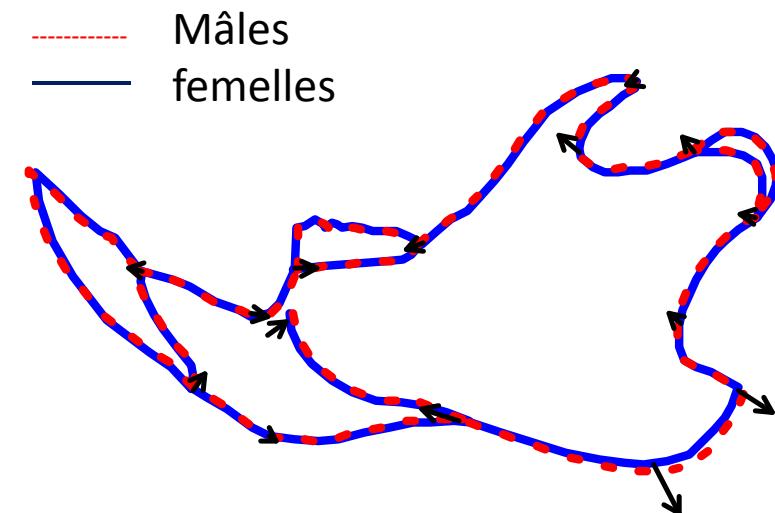
## Comparaison du comportement de populations de chevreuils

### Conservatisme comportemental

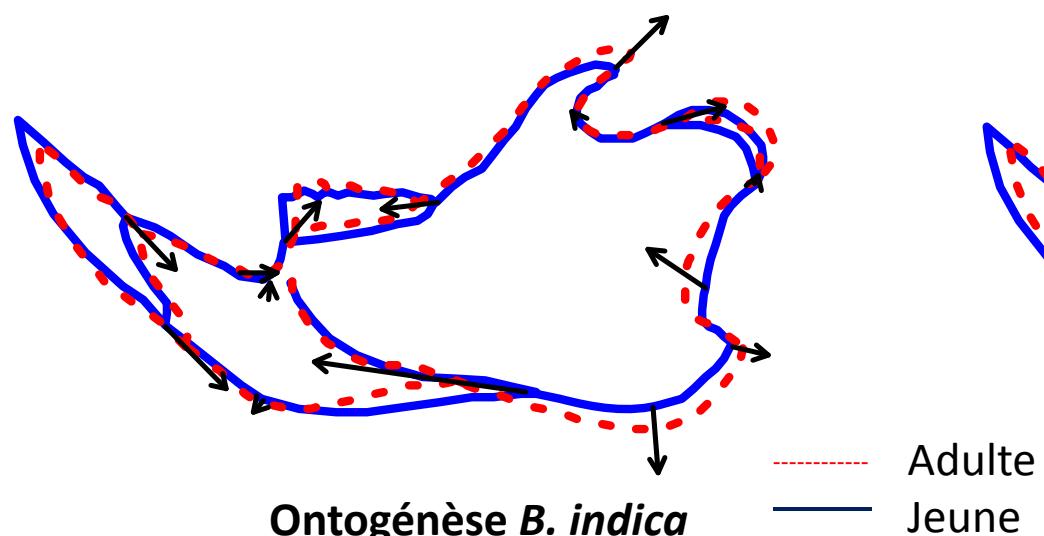




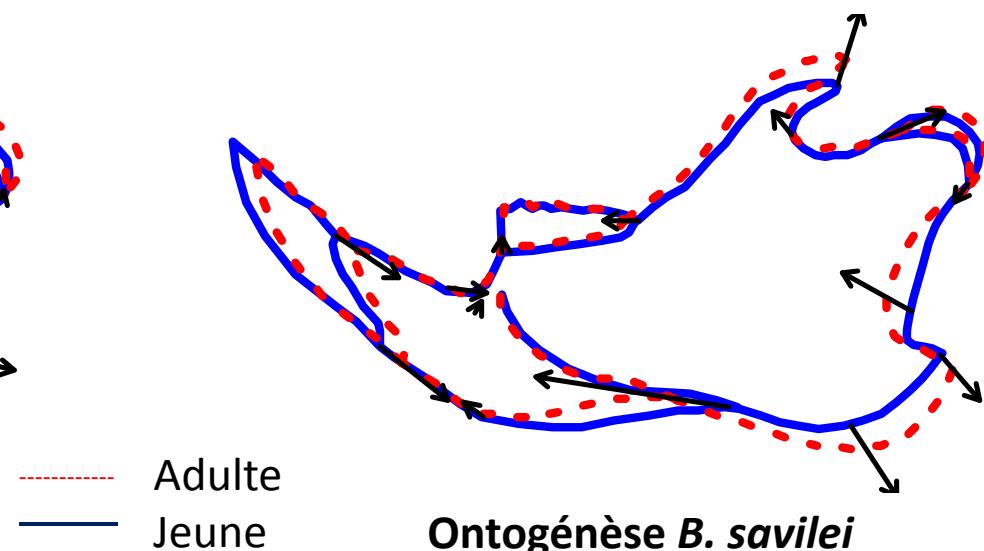
Différences entre espèces (femelles-adultes)



Dimorphisme sexuel *B. savilei*



Ontogénèse *B. indica*



Ontogénèse *B. savilei*

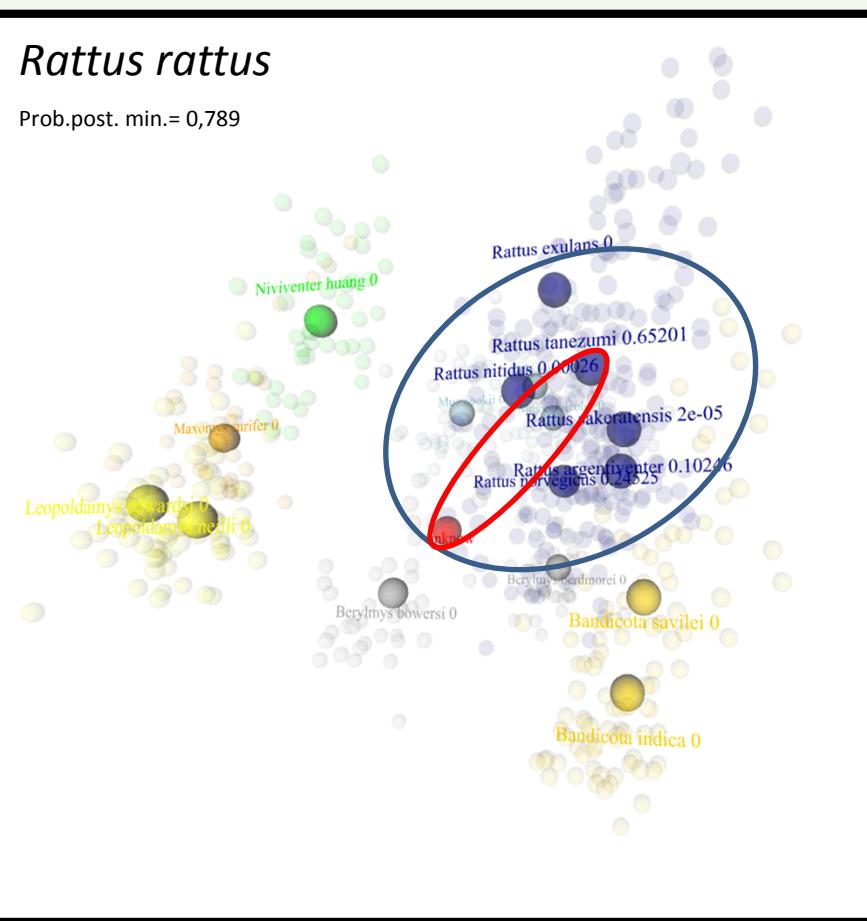
## Prise en compte de l'erreur de mesure

Distance morphologique **faible** et probabilité postérieure d'assignation **faible**.

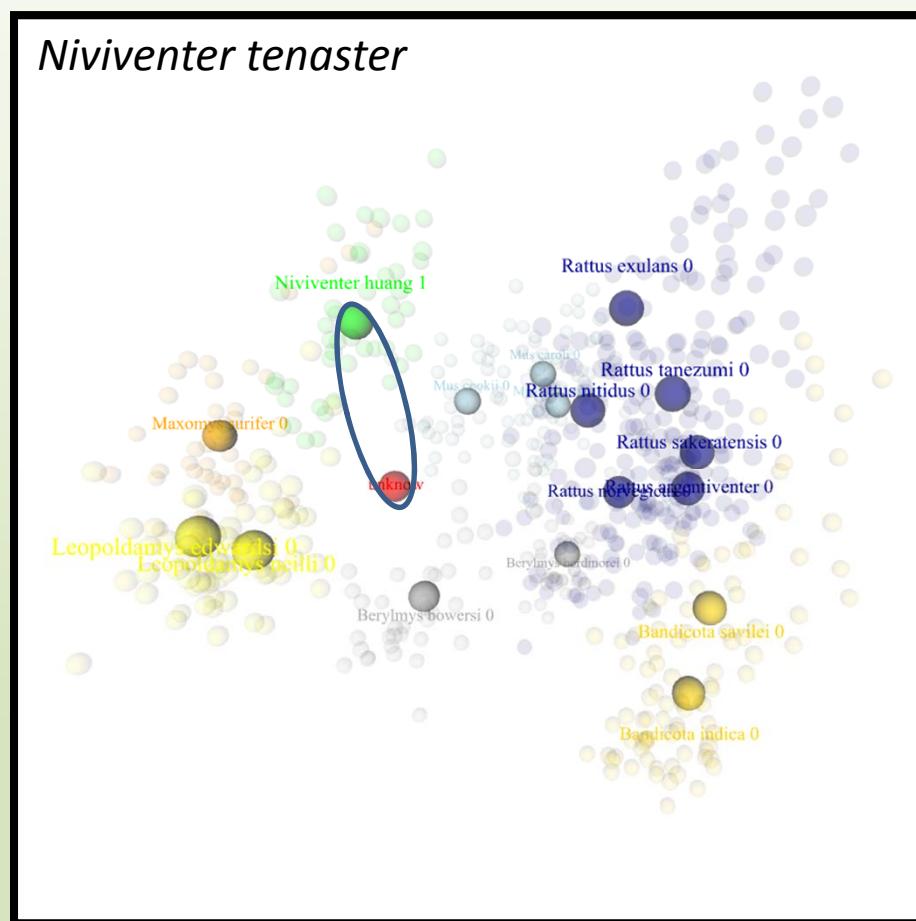
Distance morphologique **importante** et probabilité postérieure d'assignation **forte**.

*Rattus rattus*

Prob.post. min.= 0,789

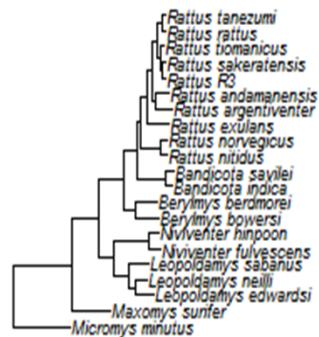


*Niviventer tenaster*

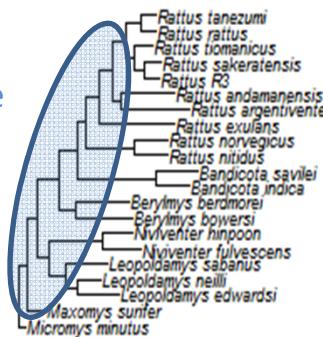


# Early Burst

arbre non transformé

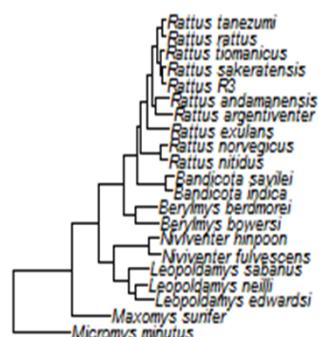


$a = 10$

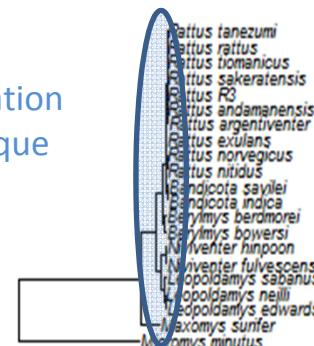


Radiation  
adaptative

$a = 0$

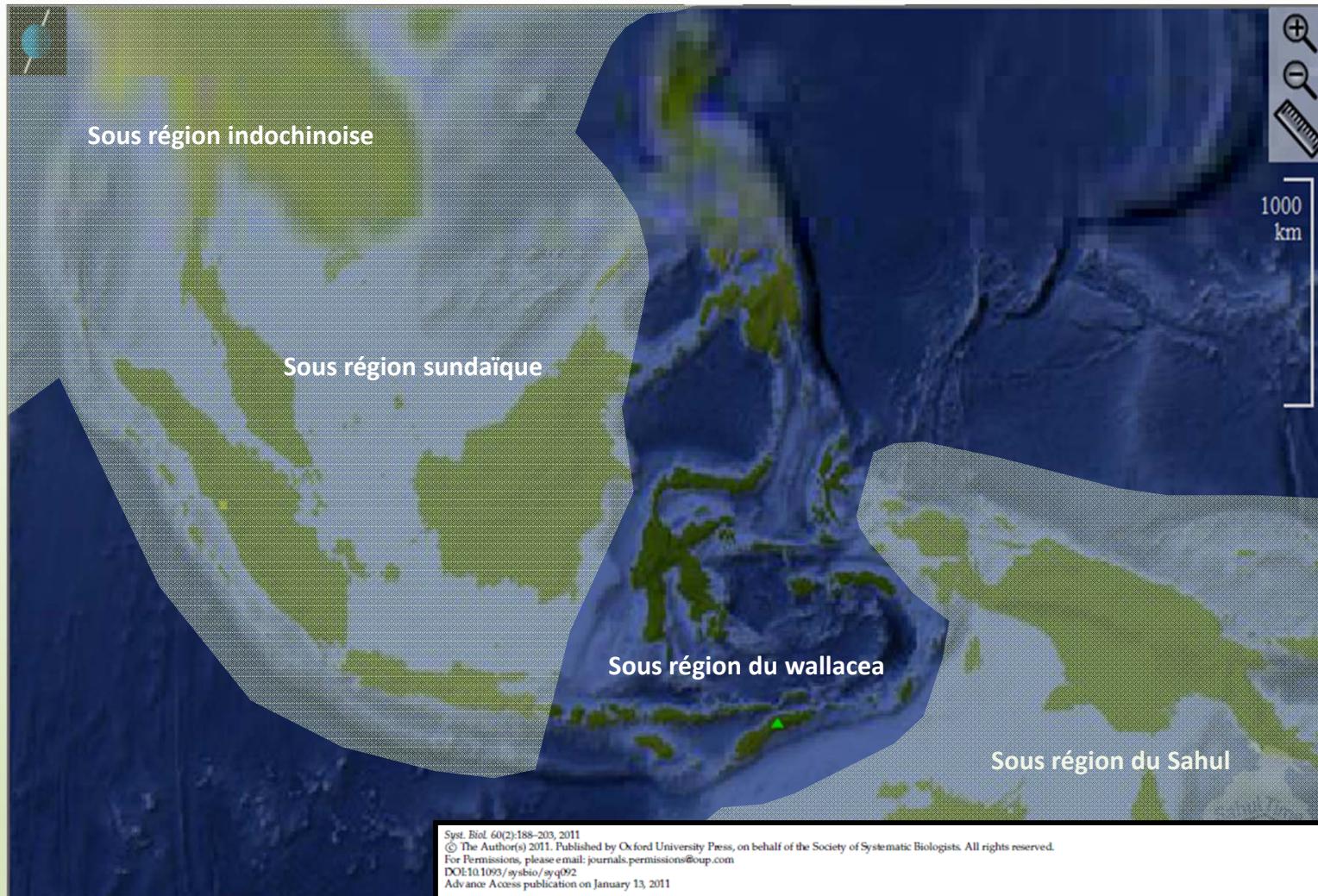


$a = -10$



Adaptation  
spécifique

## Comparaison avec l'évolution de la morphologie des *Rattus* Sahulien.



## Contexte biogéographie

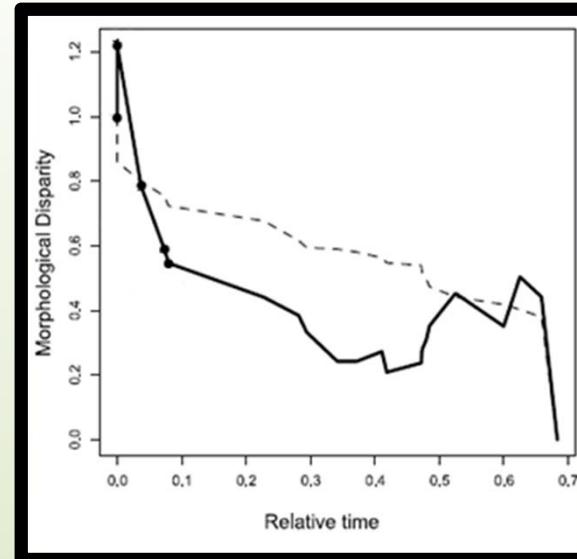
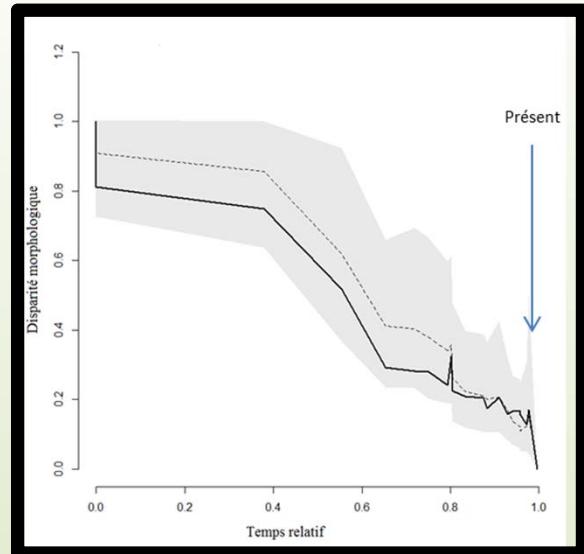
Niveau des mers au ~~dernier maximum glaciaire~~ (env. 24 000 ans)



Source: <http://sahultime.monash.edu.au/explore.html>

# Représentation de la disparité morphologique en fonction du temps

- 16 mesures crâniennes
- 3 mesures externes



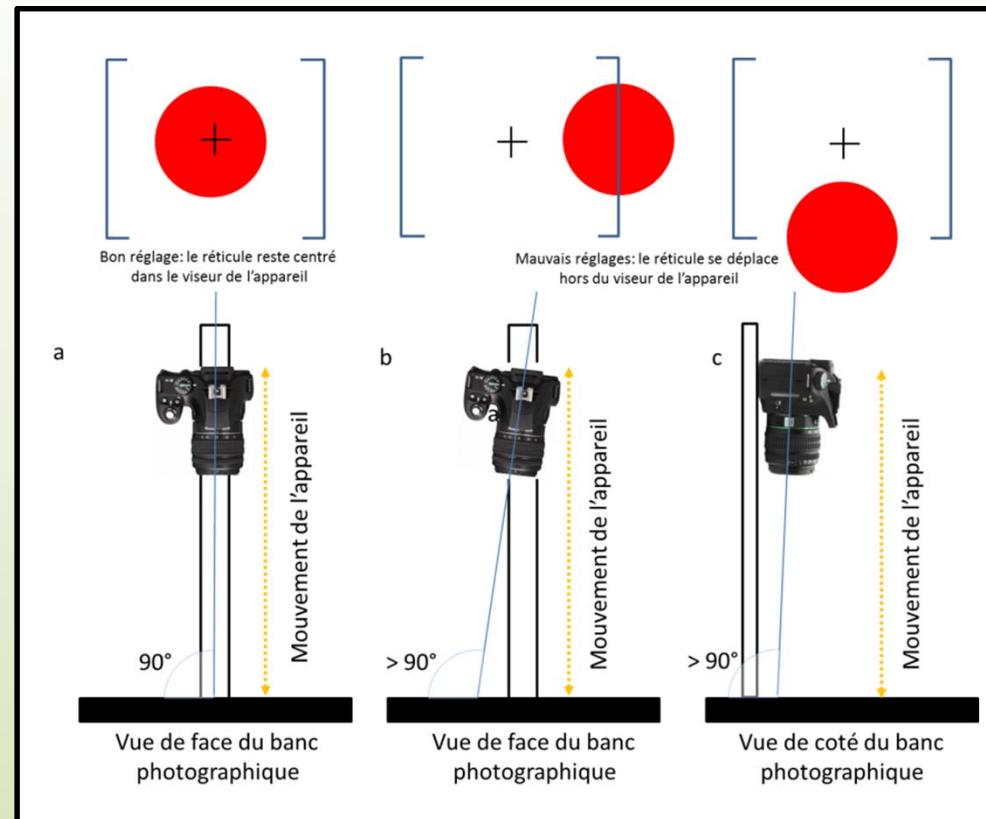
Syst. Biol. 60(2):188–203, 2011  
© The Author(s) 2011. Published by Oxford University Press, on behalf of the Society of Systematic Biologists. All rights reserved.  
For Permissions, please e-mail: journals.permissions@oup.com  
DOI:10.1093/sysbio/syq092  
Advance Access publication on January 13, 2011

Recent and Rapid Speciation with Limited Morphological Disparity in the Genus *Rattus*

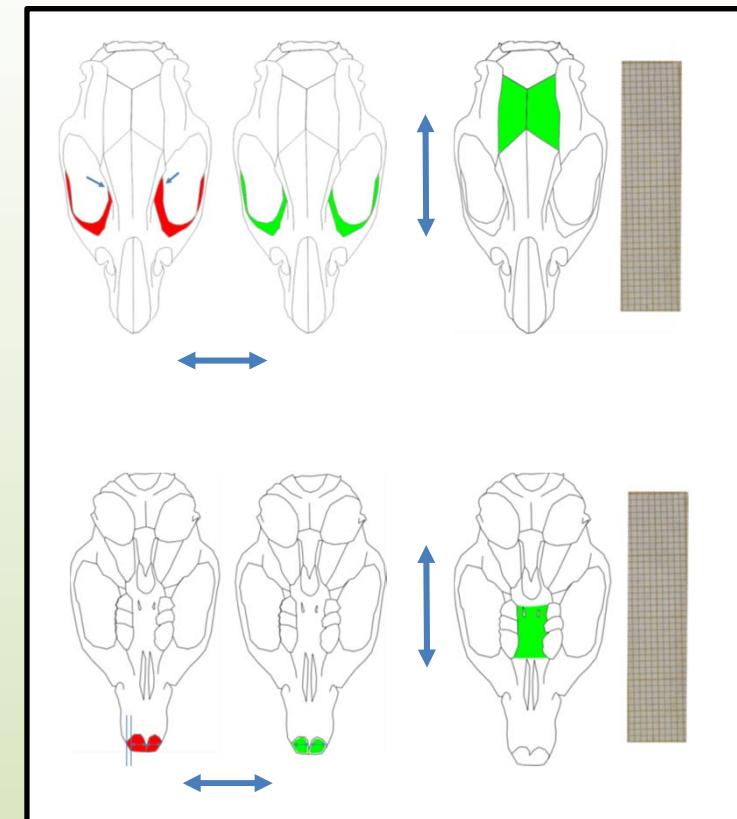
KEVIN C. ROWE<sup>1,2,3,\*</sup>, KEN P. APLIN<sup>4</sup>, PETER R. BAVERSTOCK<sup>3</sup>, AND CRAIG MORITZ<sup>1,2</sup>

## 5- prise en compte l'erreur de mesure: préparation des crânes/réglage appareil/positionnement des crânes

### Positionnement de l'appareil photo sur le banc photographique



### Positionnement du crâne sur le lit de sable

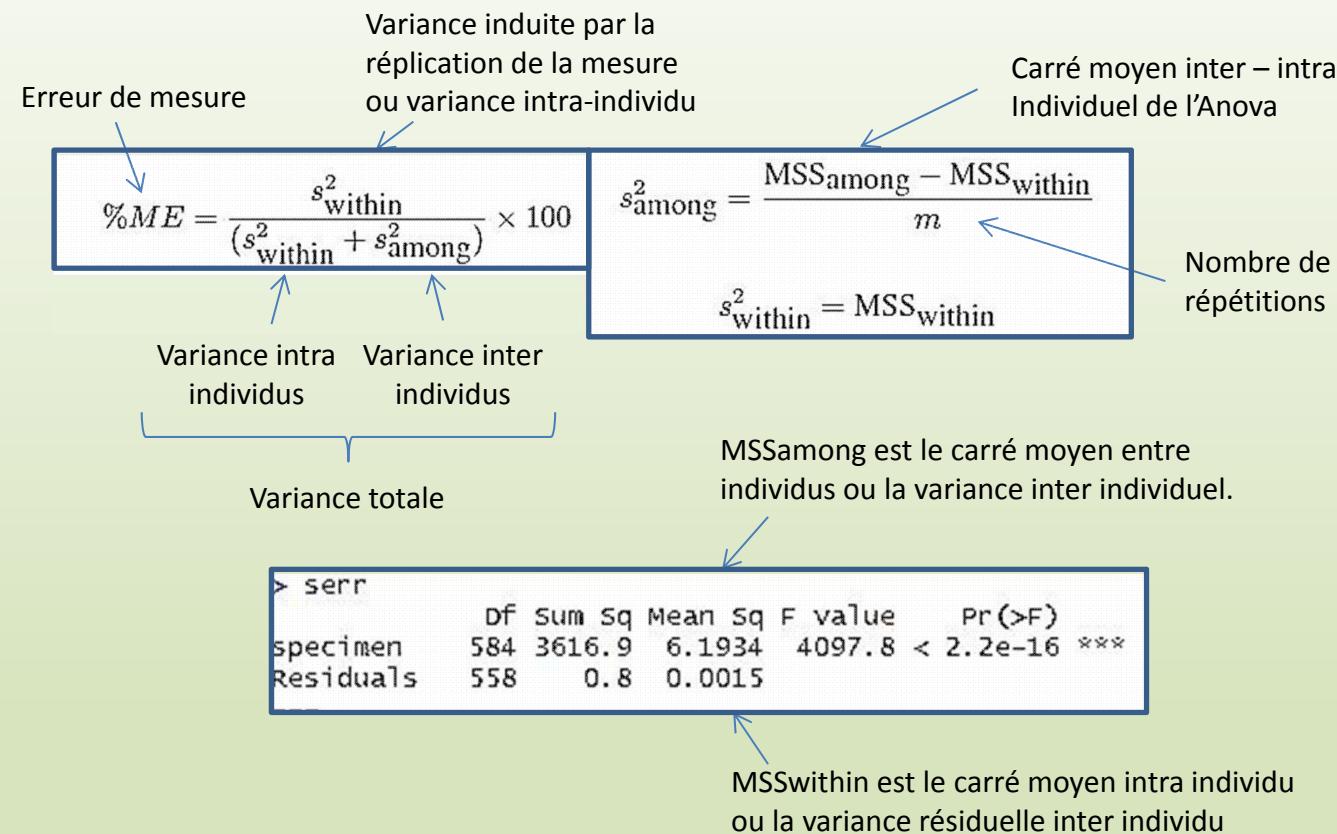


## 5- prise en compte l'erreur de mesure: erreur intra-opérateur, reproductibilité de la mesure

$$S^2_{\text{tot}} = S^2_{\text{inter-ind}} + S^2_{\text{intra-ind}}$$

La variance totale est égale à la somme des variances inter et intra-individuelle

La variance intra-individuelle est liée à l'erreur de mesure lors de la production des données.



Pour un utilisateur

$$S^2_{\text{tot}} = S^2_{\text{inter-ind}} + S^2_{\text{intra-op}}$$

Pour deux utilisateurs

$$S^2_{\text{tot}} = S^2_{\text{inter-ind}} + S^2_{\text{inter-op}} + S^2_{\text{intra-op}}$$

## 5- prise en compte l'erreur de mesure: effet « opérateurs ».

$$S^2_{\text{tot}} = S^2_{\text{inter-ind}} + S^2_{\text{intra-ind}}$$

$S^2_{\text{intra-ind}}$  est la variance totale générée par les opérateurs

Donc  $S^2_{\text{intra-ind}} = S^2_{\text{inter-op}} + S^2_{\text{intra-op}}$

$$S^2_{\text{tot}} = S^2_{\text{inter-ind}} + S^2_{\text{inter-op}} + S^2_{\text{intra-op}}$$

$S^2_{\text{intra-op}}$  est le carré moyen intra-op ou la variance résiduelle expliquée ni par la variance Inter-ind ni par la variance inter-op

$$S^2_{\text{inter-op}} = \frac{CM_{\text{inter-op}} - CM_{\text{intra-op}}}{2}$$

Pour deux opérateurs

$$S^2_{\text{inter-ind}} = \frac{CM_{\text{inter-ind}} - CM_{\text{inter-op}}}{4}$$

Pour deux répétitions par deux opérateurs

Pour comprendre comment évolue la morphologie on teste différents scénarios macro-évolutif pour voir s'ils décrivent mieux son évolution que le modèle Brownien.

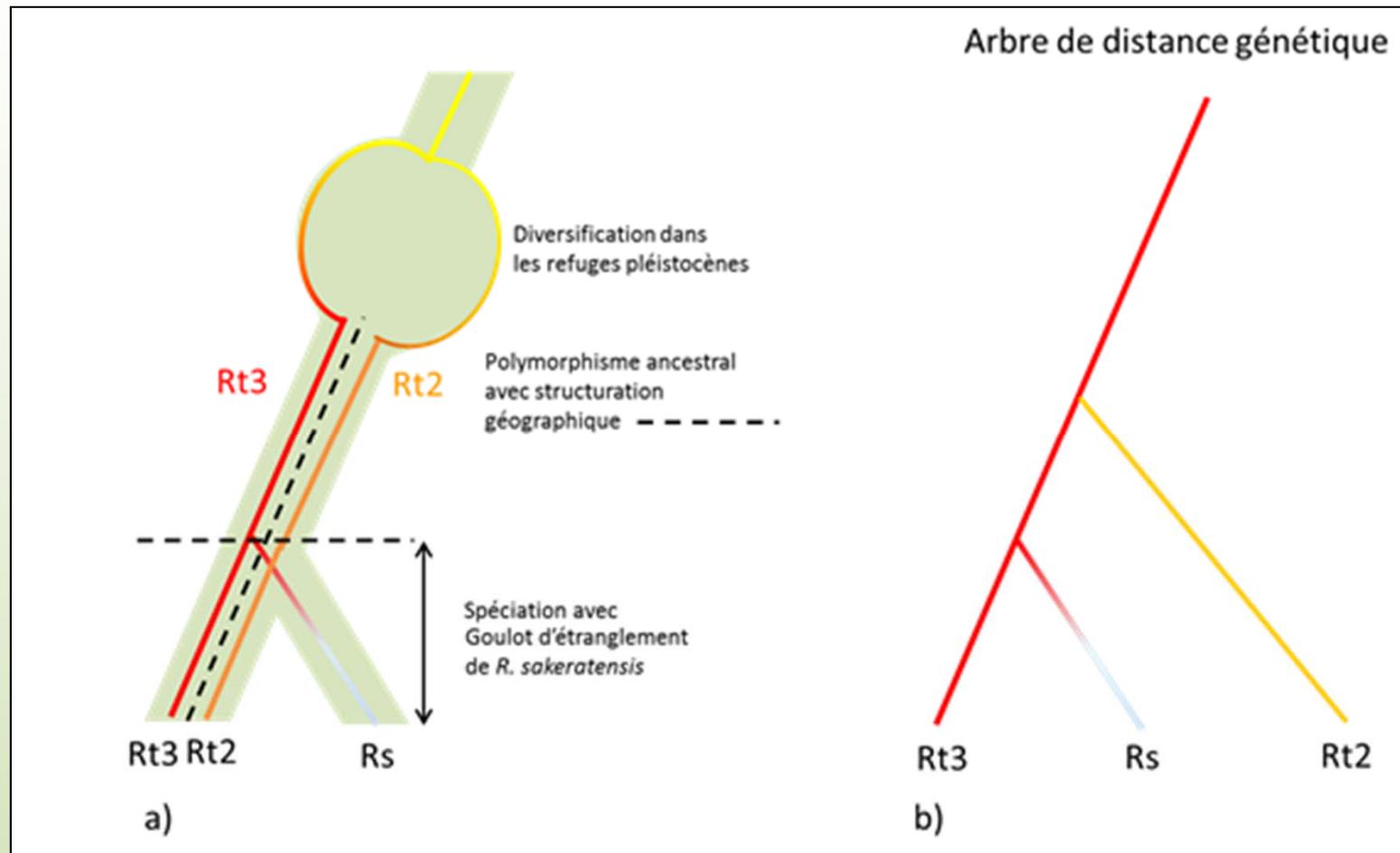
**Brownien:** évolution stochastique *unimodale* autour de la valeur ancestrale influencée *seulement par la dérive* ou par des forces sélectives variables.

**Brownien dirigé:** évolution *unimodale* dirigée. Une *force sélective de faible intensité* oriente l'évolution du trait (par ex.: espèces de plus en plus petites);

**Early burst:** modèle dans lequel le trait évolue de façon *exponentiel* en fonction du temps. Suivant la valeur du paramètre de changement, l'évolution sera rapide puis diminuera (*radiation adaptive*) ou l'évolution accélère dans les nœuds récente (*adaptation spécifique*).

**Ornstein-Uhlenbeck (OU):** évolution stochastique *bimodale* à tendance centrale. Une *force sélective stabilisante* maintient le trait à une valeur proche de l'optimum pour chacune des espèces.

**Modèle de Pagel:** un paramètre *Lambda* permet de tester la *contribution de la phylogénie* à l'évolution du trait, deux paramètres *Delta* et *Kappa* permettent une *mise à l'échelle* et *une transformation* de la phylogénie afin de tester son adéquation au modèle Brownien.

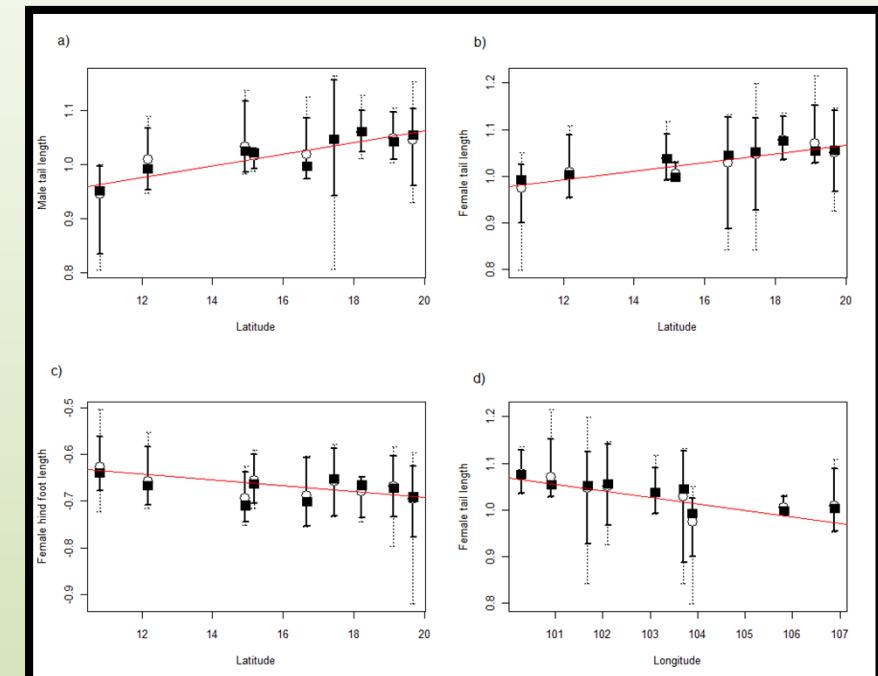
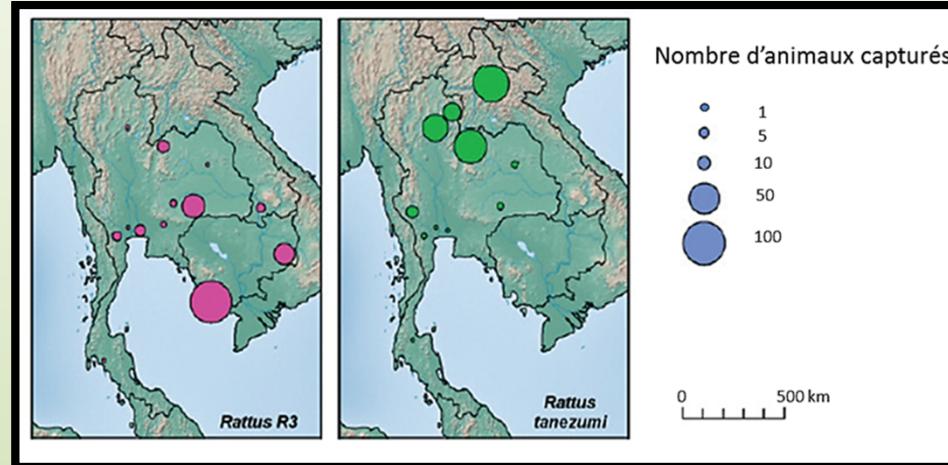


## 2- Délimitation d'espèce

- L'étude de la morphométrie externe à l'aide de log shape-ratio ne permet pas la mise en évidence d'un effet du mitotype sur la morphométrie.

Lorsque l'on regarde les variations morphologiques sans tenir compte du mitotype:

- augmentation de la longueur de la queue chez les mâles et les femelles avec la latitude;
- réduction de la longueur de la patte arrière et de la queue chez les femelles avec la longitude;



- Pas de plateau témoignant d'une morphologie hybride donc pas de zone hybride ou échantillonnage ne zone hybride.

## 2- Délimitation d'espèce

Au niveau de la morphologie crânienne.

Avec un échantillonnage de 34 individus pour le clade R3 et 38 pour R2

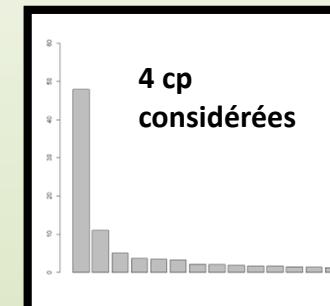
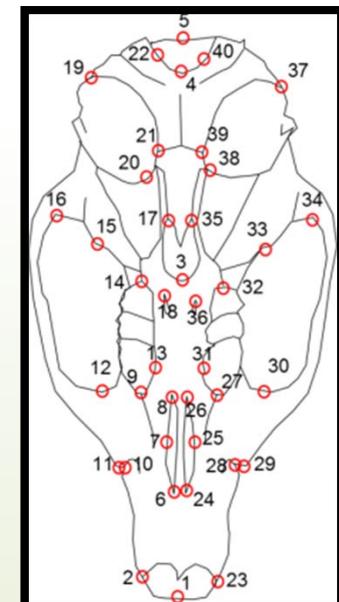
- L'âge et le sexe ont un effet significatif sur la taille centroïde du crâne
- Le mitotype n'a pas d'effet sur la taille centroïde du crâne

facteur	Df	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Pr(>F)
âge	2	38.12	19.062	86.556	< 2e-16***
sexe	1	1.91	1.910	8.674	0.00459**
mitotype	1	0.40	0.398	1.808	0.18381
âge:sexe	2	0.08	0.041	0.187	0.82984
âge:mitotype	2	0.38	0.189	0.859	0.42878
sexe:mitotype	1	0.08	0.084	0.383	0.53844
âge:sexe:mitotype	2	0.91	0.453	2.057	0.13674
Residuals	60	13.21	0.220		

- Seul l'âge à un effet significatif sur la conformation du crâne.

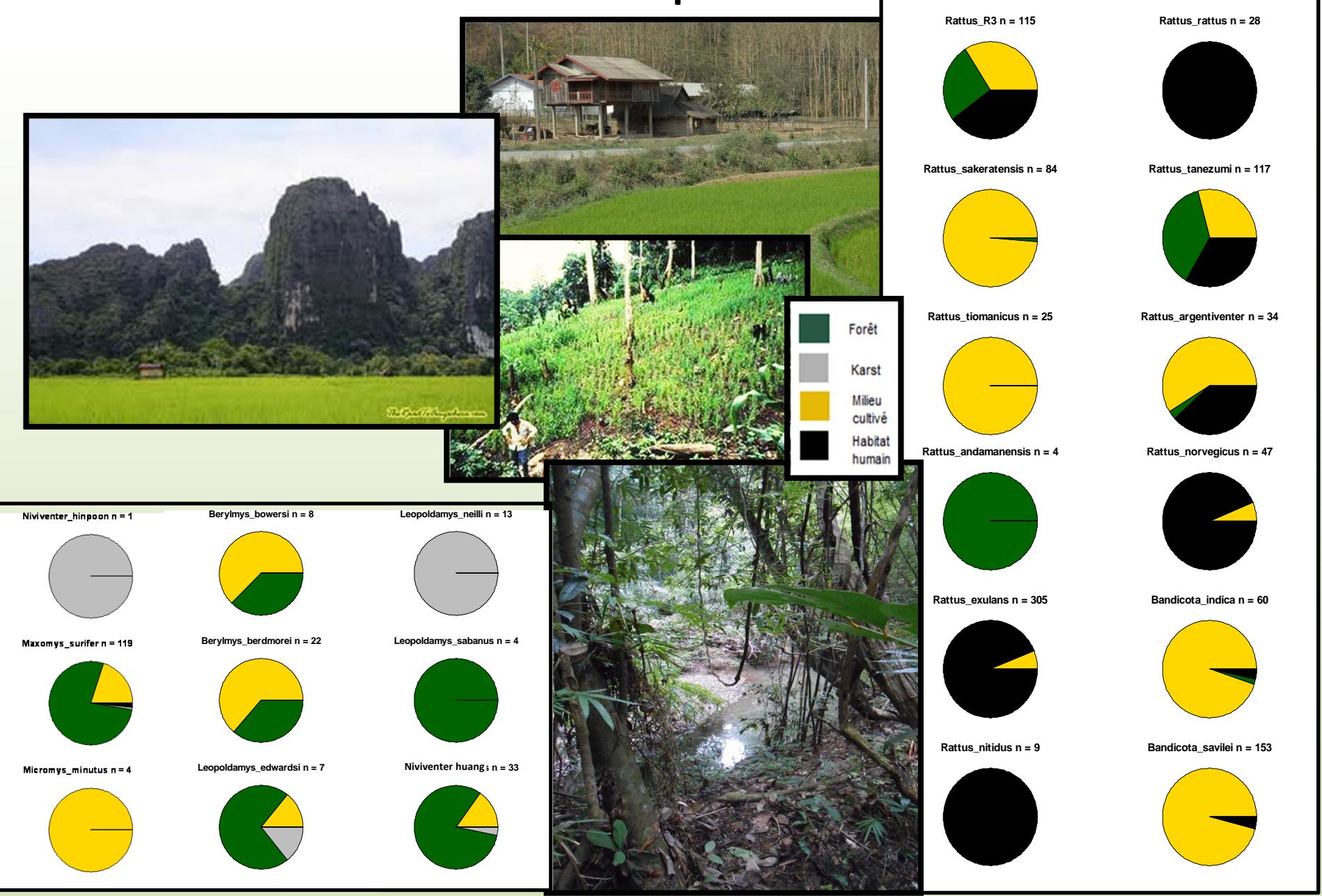
facteur	Df (facteur)	Pillai	Valeur de F	Df (num)	Df (individu)	Pr(>F)
âge	2	0.76416	8.9659	8	116	1.632e-09 ***
mitotype	1	0.05175	0.7777	4	57	0.5443
sexe	1	0.04018	0.5965	4	57	0.6667
âge:mitotype	2	0.19006	1.5227	8	116	0.1567
âge:sexe	2	0.09523	0.7249	8	116	0.6692
mitotype:sexe	1	0.07805	1.2064	4	57	0.3181
âge:mitotype:sexe	2	0.20164	1.6258	8	116	0.1248
Residuals	60					

- Conservation du polymorphisme ancestral ou introgression mitochondriale.



- R2 et R3 ont donc été considérés comme **conspécifiques** et regroupés sous le nom de *R. tanezumi*.

# Données sur le milieu de vies des espèces



# Représentation conjointe de la phylogénie, de la morphologie et du milieu de vie.

