



BioGeoPal - L3

Cours n° 4: Les fossiles pour étudier l'évolution



I. Rappel: La classification du vivant et la théorie de l'évolution

Cladistique, synapomorphie, homologie

II. Enregistrement fossile: une reconstitution de l'histoire du vivant

III. Les fossiles donnent des informations sur les modalités d'apparition et de disparition de nouveaux taxons (radiations et extinctions)

-Chainons manquants, exemple d'Archéoptéryx

-Notion d'exaptation

-Evolution de la vision de l'évolution: des lignes évolutives aux buissons, Exemple des Equidés

-Extinctions biologiques: quand? Quelle intensité? Qui est touché?

IV. Les fossiles pour améliorer la classification

Polarisation des caractères (dérivés vs ancestraux)

V. Les rythmes de l'évolution

A. Calibration des horloges moléculaires par les fossiles

B. Gradualisme et équilibres ponctués

I. Rappel: La classification du vivant et la théorie de l'évolution

Carl von Linné (1707 – 1778) est l'inventeur du système taxinomique

Les organismes vivants sont regroupés en catégories de plus en plus vastes imbriquées les unes dans les autres.

Les organismes sont regroupés en fonction de leurs ressemblances anatomiques. L'Homme au sommet de l'échelle des êtres

Les autres espèces : avec et sans...

Des agnathes,

Des invertébrés,

Des plantes sans fleurs...




Objectif de la classification :

Classer les espèces afin de révéler les degrés de l'échelle le long de laquelle Dieu a disposé la vie (*pour révéler la gloire de Dieu et comprendre ses dessins*).

Charles Darwin: théorie de la « descendance avec modifications »

Affirmation du concept de l'évolution

Les organismes ont une descendance modifiée (évoluent) :

- 
- c'est pourquoi ils se ressemblent, car ils dérivent d'un prototype ancestral ayant vécu dans un lointain passé. (Unité)
 - c'est pourquoi ils diffèrent, car ils ont accumulé, au fil du temps, des modifications pour s'adapter à divers milieux. (Diversité)

Les agents de l'évolution de la théorie néodarwinienne

Agents qui modifient les fréquences alléliques d'une population causant ainsi de la microévolution

1. Mutation: variabilité intraspécifique
2. Sélection naturelle
3. Migration
4. Dérive génétique (effet d'étranglement/effet fondateur)

⇒ « La seule classification valable, qui ait un sens est une classification qui reflète la phylogénie »

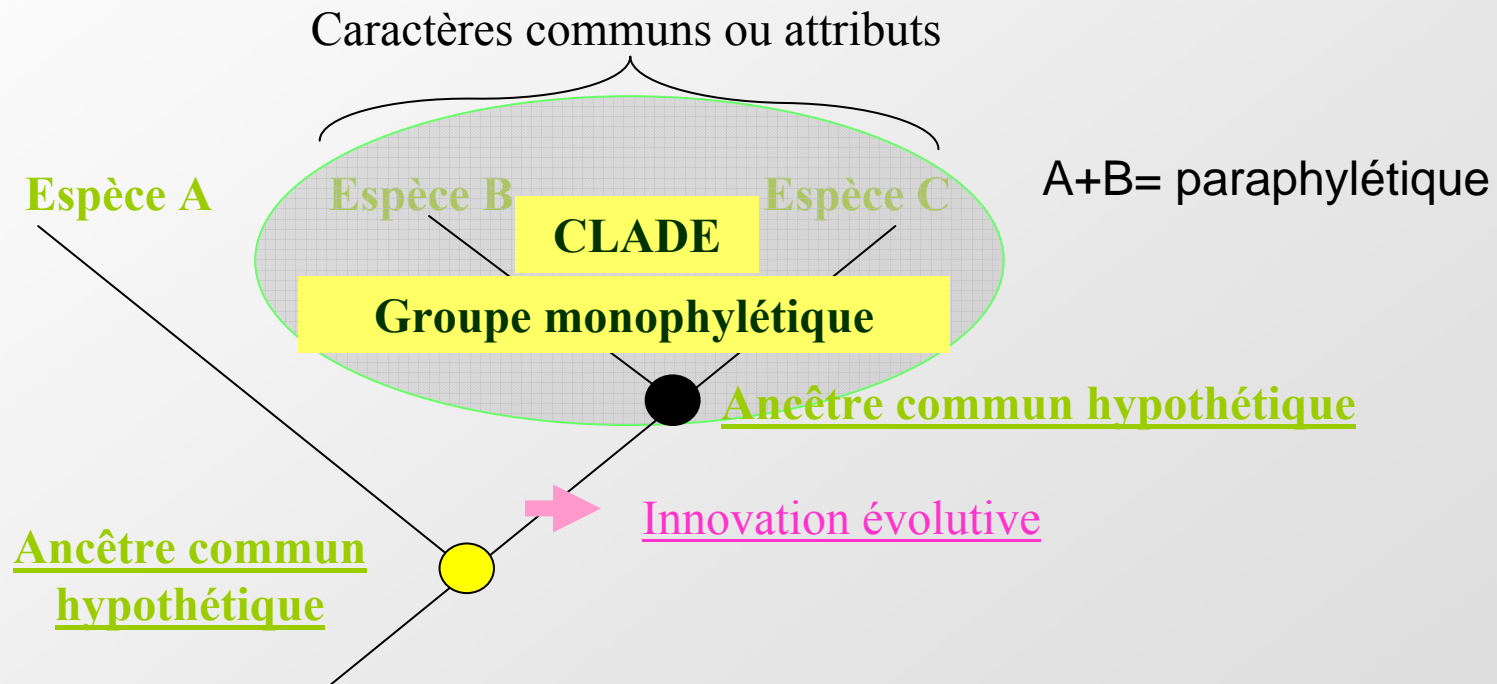
- L'objectif est de reconstituer une histoire évolutive.
- Pour cela on recherche les liens de parenté entre espèces
- Il s'agit de rechercher, pour une espèce donnée, le(s) groupe(s) avec lequel(s) elle partage un ancêtre exclusif.
- Cet ancêtre est hypothétique car il ne sera jamais identifiable. Par contre, on pourra déterminer certains de ses caractères, qu'il a transmis à ses descendants.

LA CLASSIFICATION PHYLOGENETIQUE : systématique cladistique

Objectif : classer les espèces en groupes monophylétiques ou clades = **un ancêtre et tous ses descendants.**

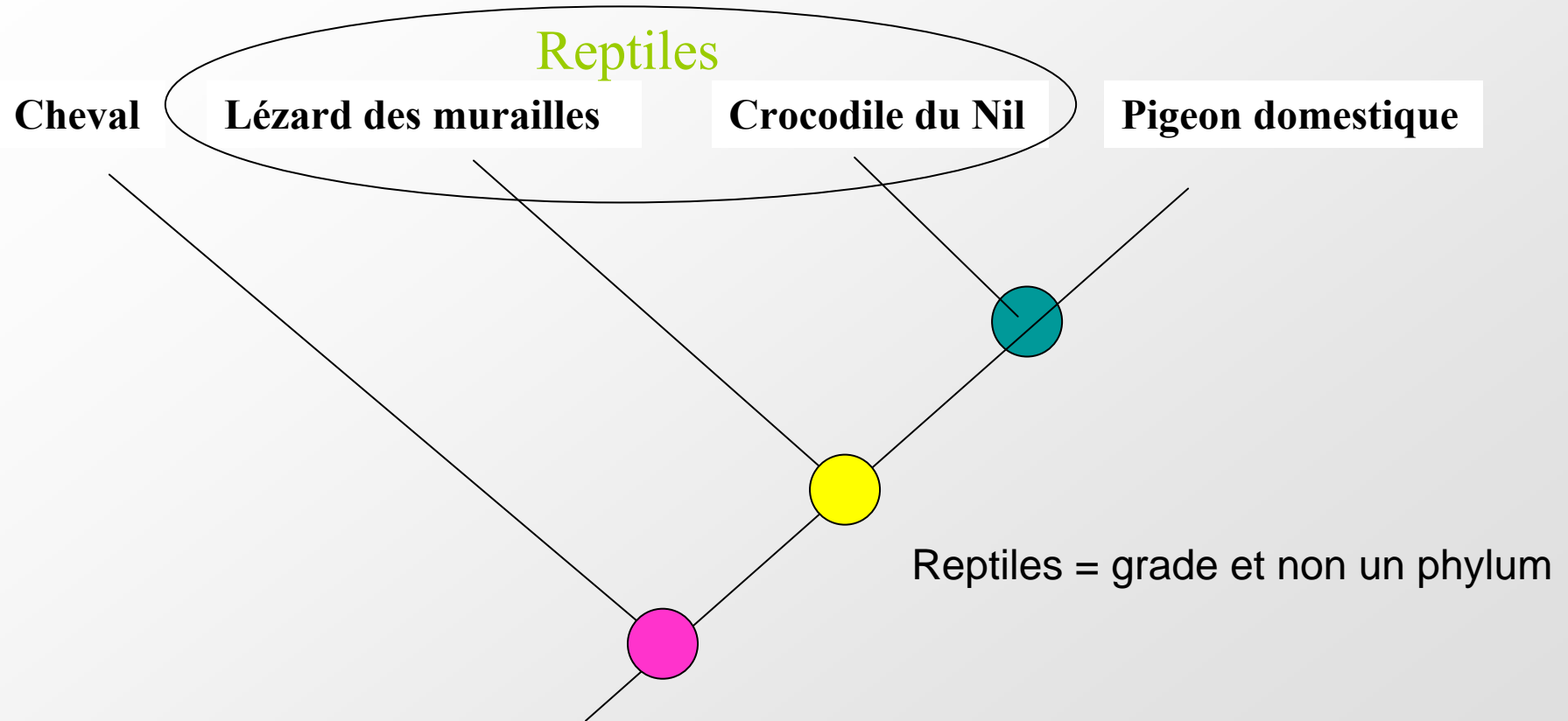
1 groupe est monophylétique si:

toute espèce lui appartenant est plus étroitement apparentée à n'importe laquelle des espèces du groupe qu'à tout autre espèce n'en faisant pas partie.



Les clades sont basés sur les SYNAPOMORPHIES = caractères **dérivés** (*nouveaux, évolués*) partagés par deux ou plusieurs taxons (actuels ou fossiles) et acquis par l'ancêtre commun.

LE GROUPE DES REPTILES EST PARAPHYLETIQUE – AUCUNE VALEUR PHYLOGENETIQUE

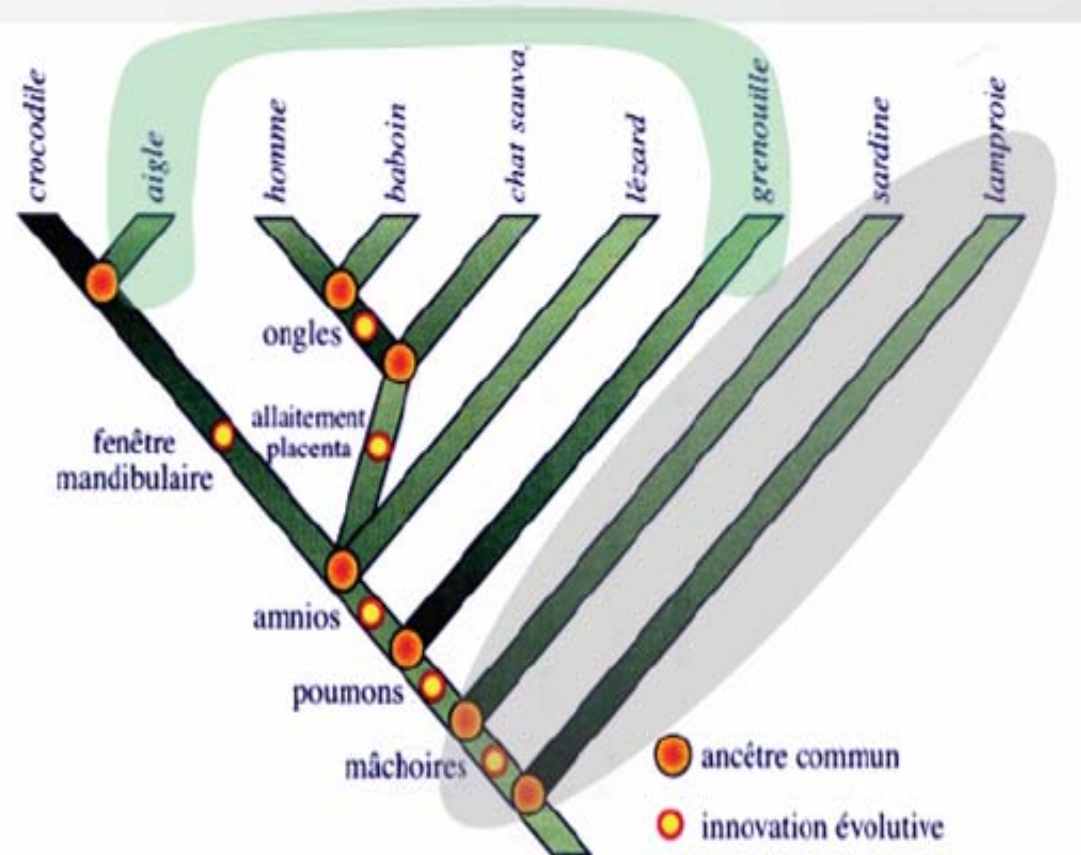


SYMPLESIOMORPHIE =

Caractère ancestral. Ne peut être utilisé pour déterminer les liens de parenté. Ici pour les reptiles, les écailles dermiques (critère utilisé pour les distinguer) est une simplésiomorphie (caractère présent chez l'ancêtre commun des oiseaux, crocodiles et lézards). Idem pour Agnathe, Invertébrés etc...

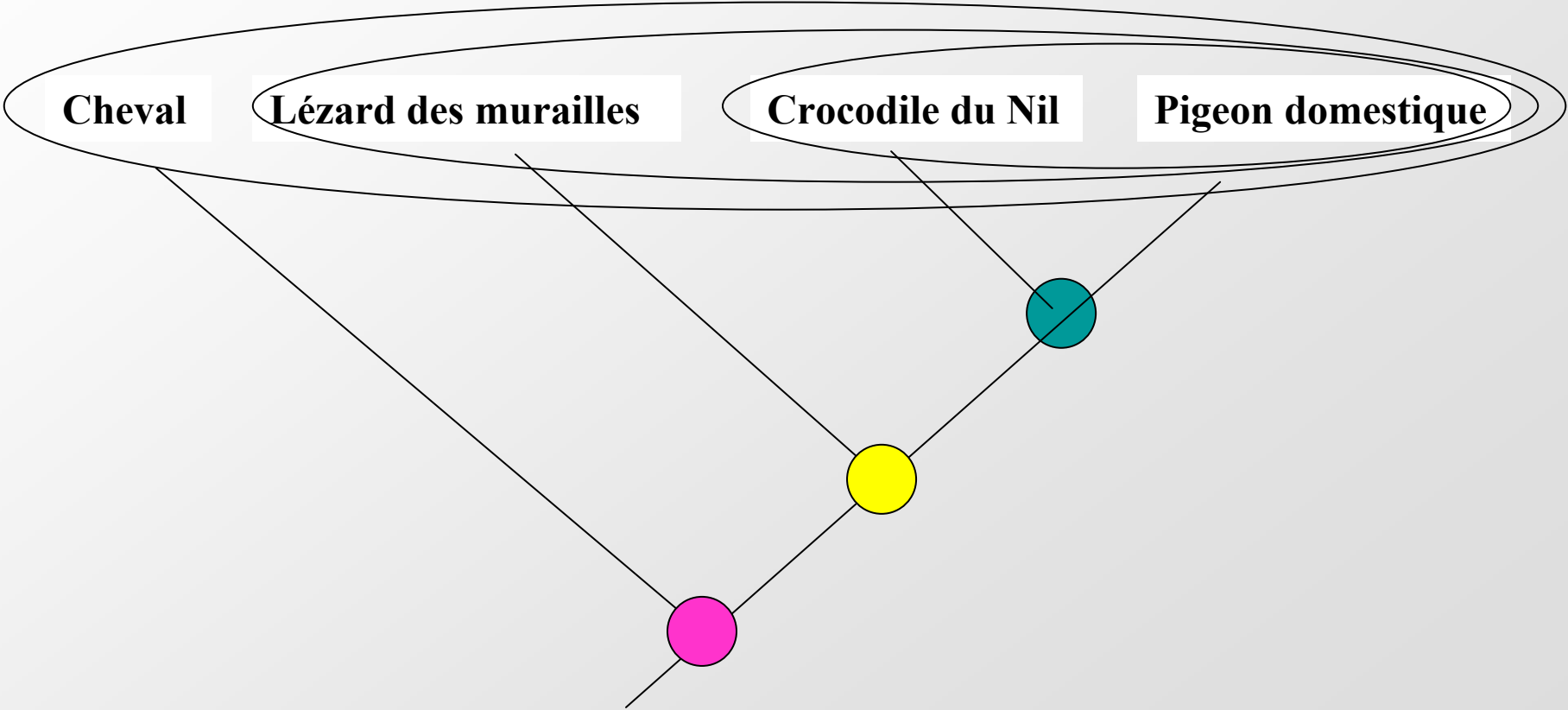
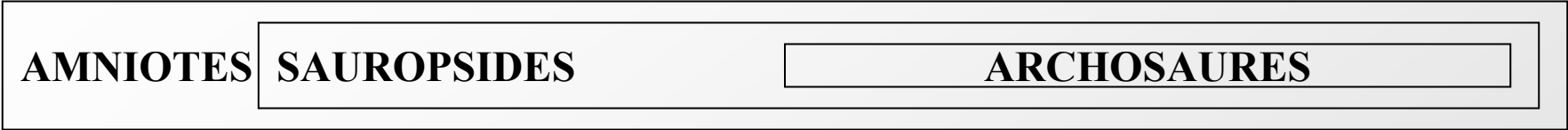
Groupe polyphylétique

Groupe paraphylétique



Chaque branche de cet arbre est justifiée par une nouveauté évolutive (apparition, disparition ou transformation d'un caractère). Cette innovation évolutive est apparue chez un organisme qui l'a transmise à tous ses descendants ; Cet organisme est donc un ancêtre commun exclusif à tous les organismes possédant cette innovation évolutive. Les nœuds de l'arbre représentent des populations d'ancêtres communs à partir desquels une divergence va s'observer entre ceux qui vont avoir acquis une nouveauté évolutive et ceux qui ne l'acquerront pas (les ronds jaunes correspondent aux populations de derniers ancêtres communs à deux groupes frères ; les cercles rouges correspondent aux innovations évolutives apparues chez des ancêtres communs).

DES GROUPES EMBOITES



Notion de caractères dérivés

Qu'est ce qu'un caractère ?

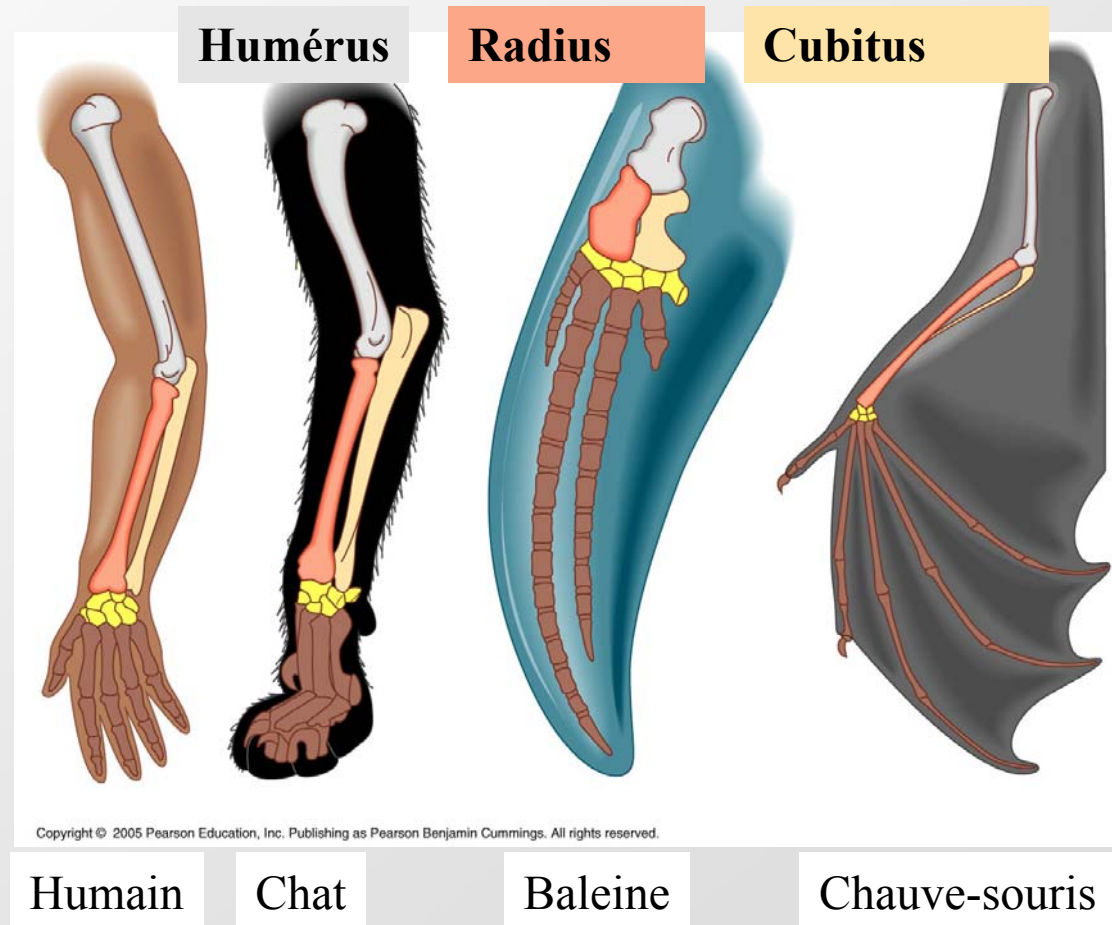
Tout structure observable, sur laquelle on peut faire une hypothèse d'homologie, a un caractère particulier (forme, composition biochimique).

Les membres antérieurs des vertébrés sont sur le même plan.

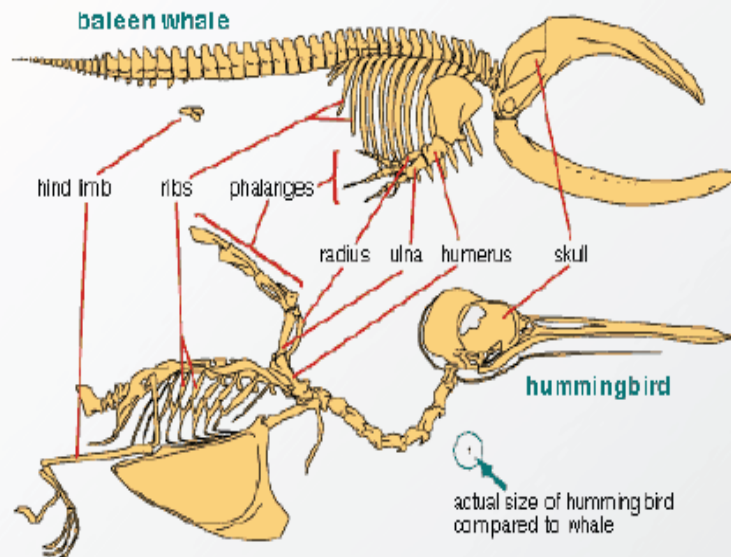
Notion d'homologie :

Lorsqu'on compare des organismes de même plan d'organisation, ces structures entretiennent les même connexions avec les structures voisines, et ce quelles que soient leurs formes et leurs fonctions.

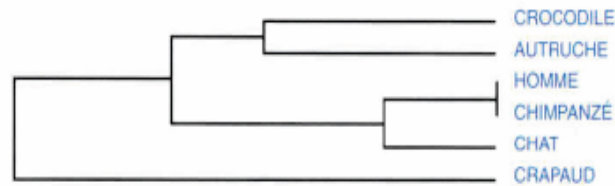
⇒ Elles sont héritées d'un ancêtre commun



Rappel : notion d'homologie - 1



SÉQUENCES DE LA CHAÎNE β DE L'HÉMOGLOBINE		CHAT	CHIM	HOMM	AUTR	CROC	CRAP
CHAT	EKGLVNLWGKVNVDVGGELGRLLVVYP	0					
CHIMPANZÉ	--SA-TA-----	4	0				
HOMME	--SA-TA-----	4	0	0			
AUTRUCHE	--Q- I S-----ADC-A--A-- I--	9	11	11	0		
CROCODILE	--Q- I GD--H--D-AHC-----S-M- I--	12	13	13	8	0	
CRAPAUD	DRQ- I -ST---LCAKT I-Q-----WT--	15	17	17	15	17	0



RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE SIX VERTÉBRÉS, établies par la méthode phénétique. Les séquences partielles de la chaîne β de l'hémoglobine des différentes espèces sont codées par des lettres, correspondant chacune à un type d'acide aminé. Les tirets indiquent un acide aminé identique à celui de la séquence du chat à la même position. Ces séquences sont très similaires : celles de l'homme et du chimpanzé sont identiques, et celles de l'homme et du crapaud, dont les lignées ont divergé depuis 400 millions d'années, ne diffèrent qu'en 17 positions sur 30. On a reporté dans une «matrice de dissimilitudes» le nombre de différences entre chaque paire d'espèces, puis on a construit une arborescence où la longueur des branches est proportionnelle aux dissimilitudes. Les phylogénies ainsi construites ne sont fiables que si la vitesse d'évolution moléculaire est la même chez toutes les espèces. Ce principe d'une «horloge moléculaire» étant rarement vérifié, les méthodes phénétiques ne sont plus utilisées.

Le Guyader H. (dir.), *L'évolution*. Belin-Pour la Science, 1998

- Homologie de position anatomique
- Homologie de séquence moléculaire

Rappel : notion d'homologie - 2



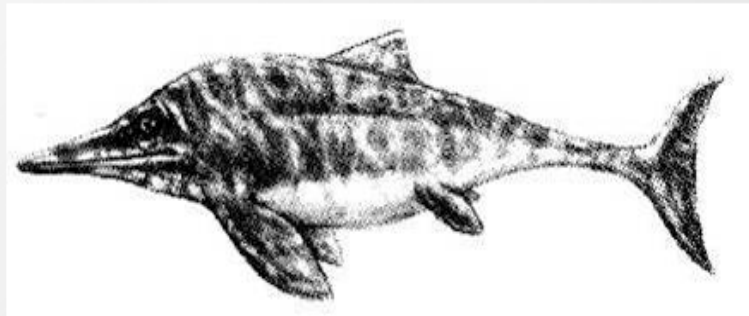
Geoffroy Saint-Hilaire
(1772-1844)



Charles Darwin
(1809-1882)

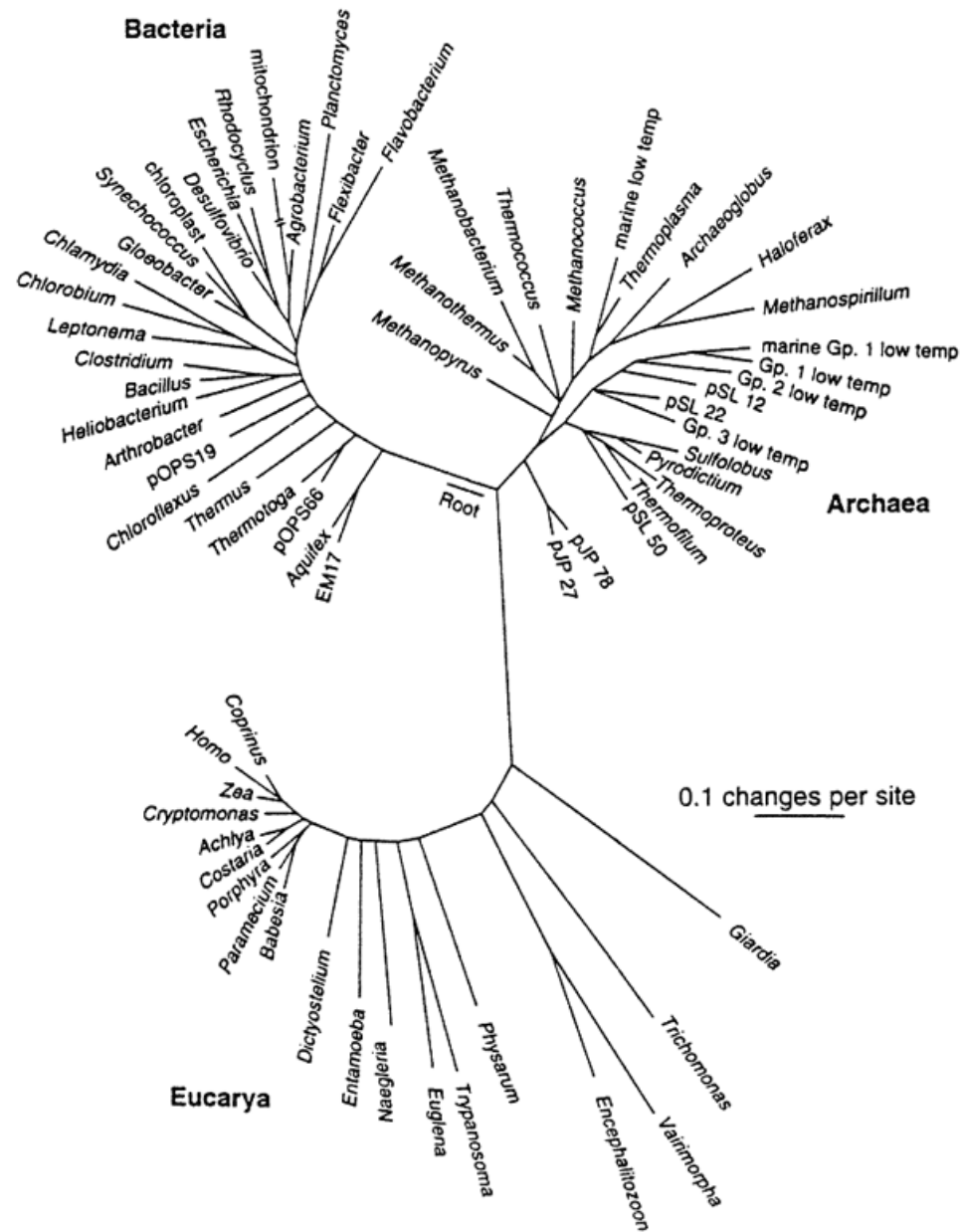
- **Homologie de position (homologie primaire) :**
 - Selon Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) « Deux structures sont homologues, bien qu'ayant [éventuellement] un aspect différent, si elles conservent la même organisation fondamentale (le même plan) et les mêmes connexions essentielles avec les organes avoisinants » (J-L. Morère & P. Pujol, *Dictionnaire raisonné de biologie*, 2003).
 - Pour Geoffroy St-Hilaire, la nature n'a, pour former les animaux, qu'un nombre limité d'éléments organiques qu'elle peut modifier sans en changer la disposition fondamentale.
- **Homologie de filiation (homologie secondaire) :**
 - Avec la théorie de Darwin (1859), la possession de deux organes homologues suppose que cet organe était présents chez l'ancêtre.
 - L'homologie de position devient une homologie de filiation : des organes (ou parties d'organes) sont homologues lorsqu'on peut présumer que leur correspondance de position et de connexions proviennent de l'héritage d'un ancêtre commun.

Convergences évolutives (analogies)



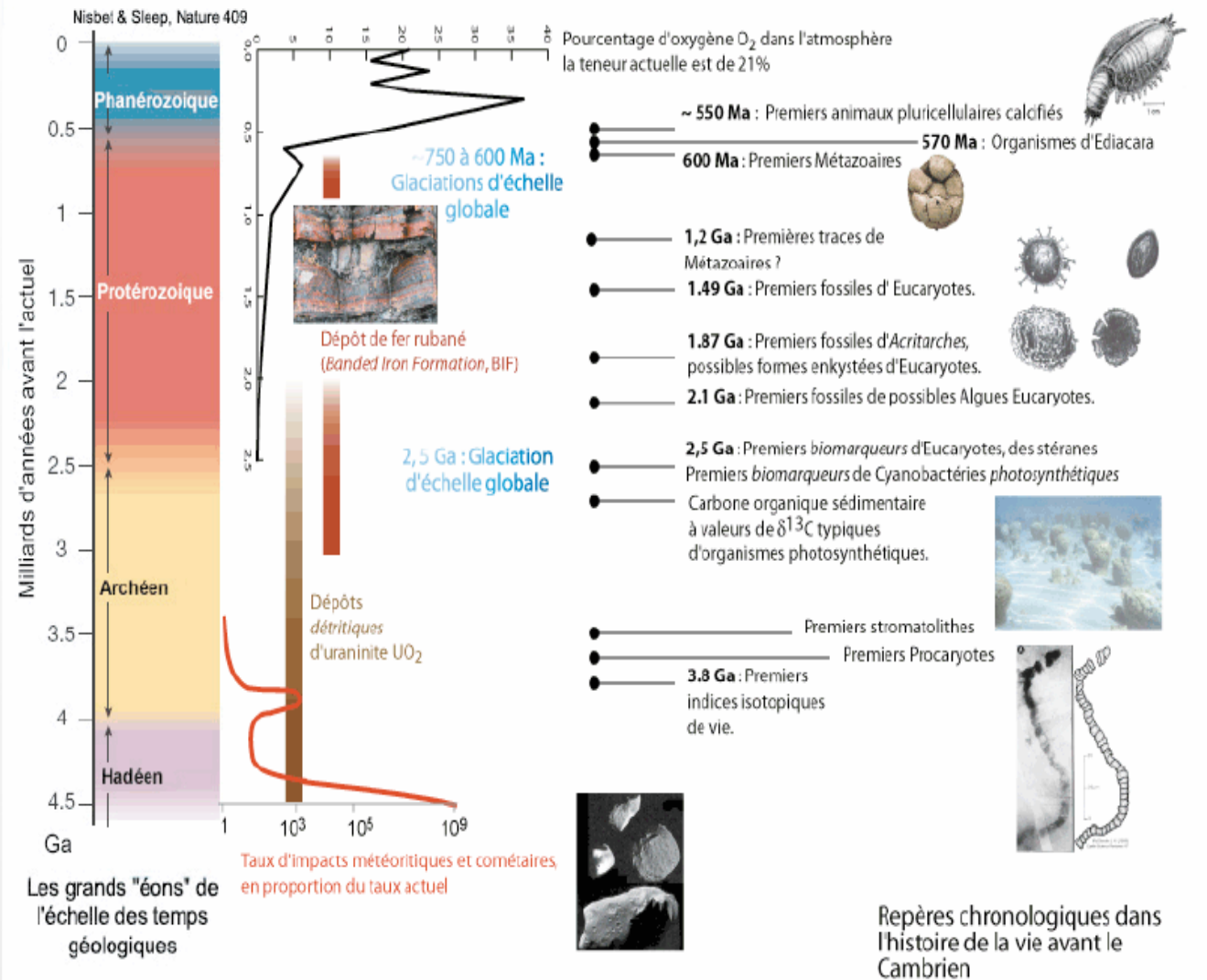
- Requins et Ichthyosaures
- Bivalves Rudistes et coraux Rugueux

The Tree of Life



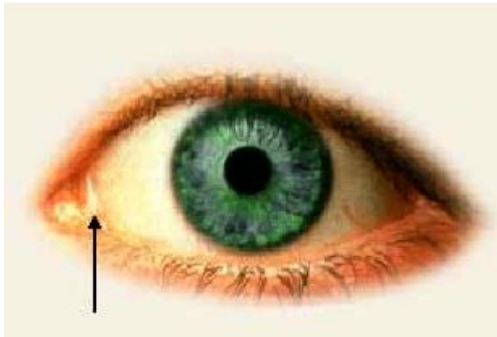
II. Enregistrement fossile: une reconstitution de l'histoire du vivant

Les âges des fossiles, preuves d'évolution

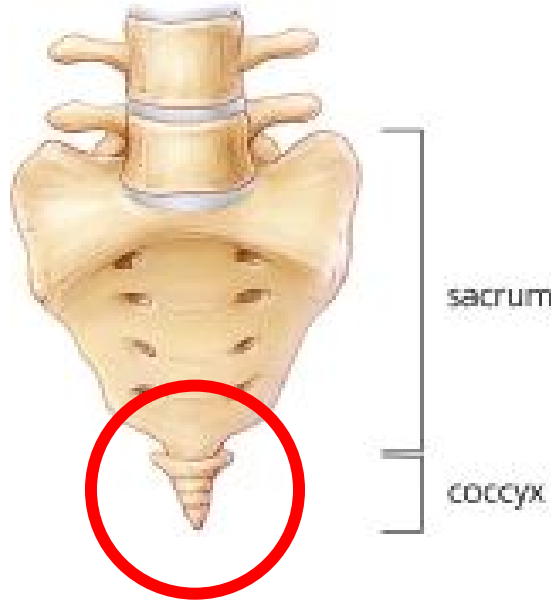


Cyril Langlois, 2004

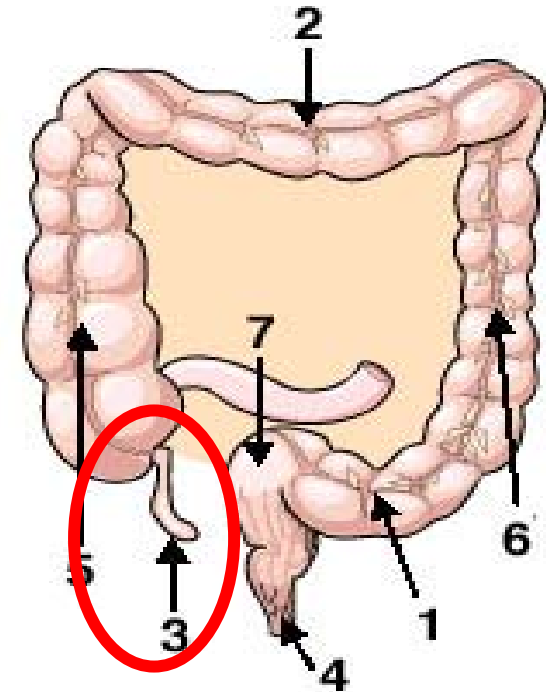
*Il reste des vestiges du bricolage évolutif
chez les organismes actuels....*



Les humains ont un **repli semi-lunaire** car leurs ancêtres reptiliens ont une troisième paupière.



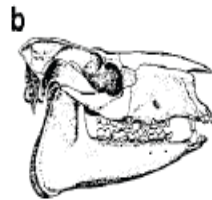
Les humains ont un **coccyx** car leurs ancêtres avaient une queue.



Les humains ont un **appendice** car leurs ancêtres avaient un caecum rempli de bactéries pour digérer la cellulose (comme certains herbivores actuels).

... Mais les fossiles sont d'autres documentations de cette histoire évolutive

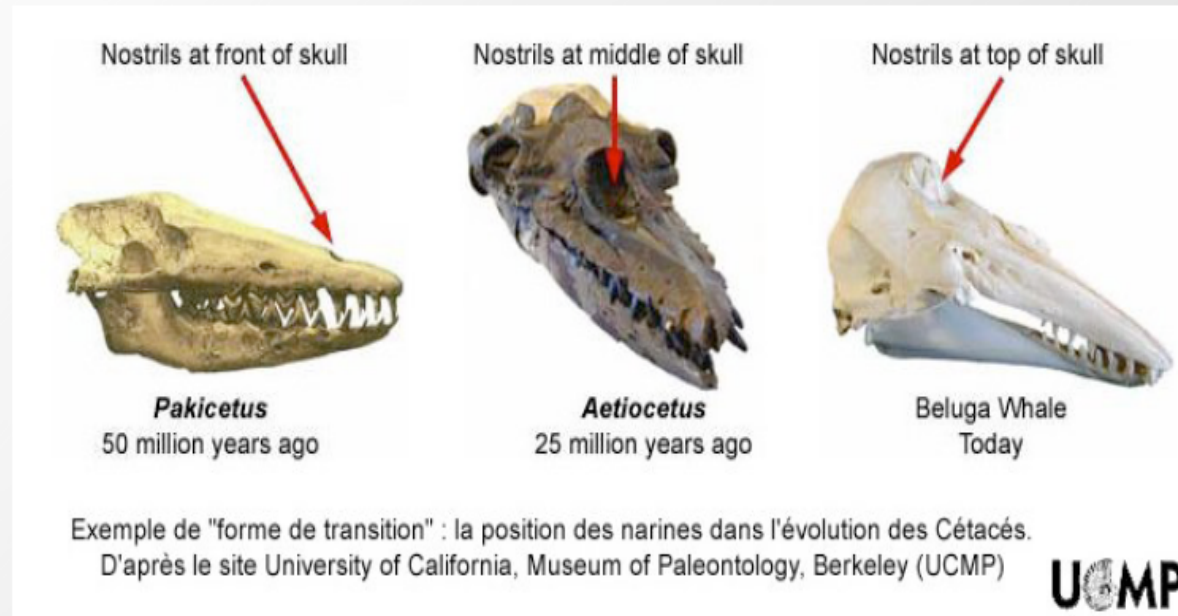
Diversification morphologique



- **Equidés** (a, *Hyrachotherium*),
- **Rhinocérotidés** (b, *Hyrachyus*),
- **Tapiridés** (c, *Heptodon*),
- **Titanothéridés** (d, *Eotitanops*)

...présentent des morphologies et des tailles similaires, alors que les représentants ultérieurs de chaque groupe sont bien différents.

Comparaison fossile / actuel et Evolution



- Position des narines chez les Cétacés actuels et fossiles
- Notion fondamentale : **l'homologie** (ici homologie anatomique)

Les fossiles, preuves d'évolution

Attention à la vision linéaire de l'évolution évoquée par ce transparent

III. Les fossiles donnent des informations sur les modalités d'apparition et de disparition de nouveaux taxons (radiations et extinctions)

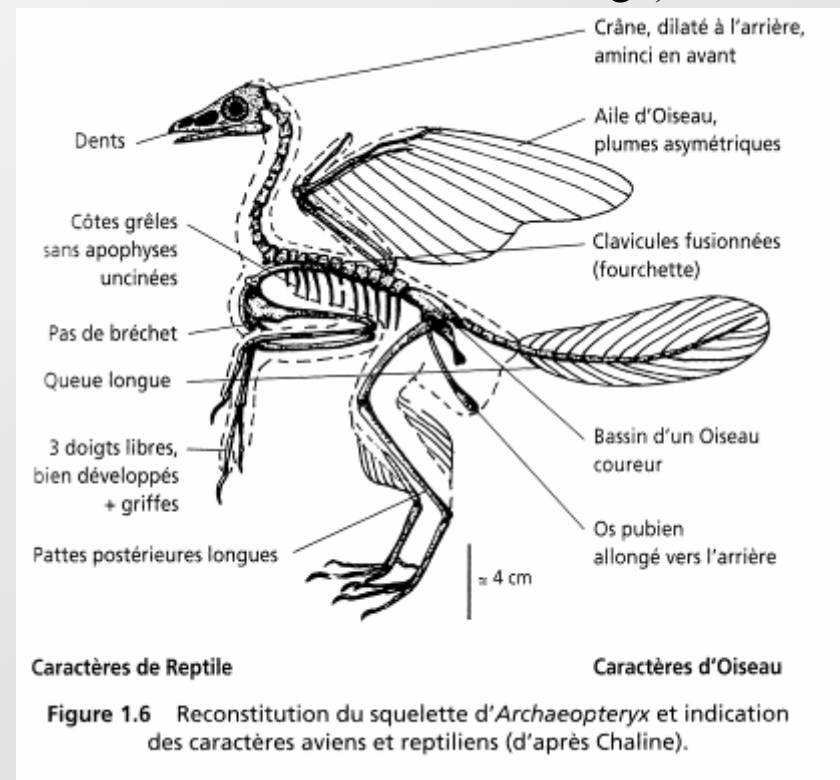
Un « chaînon manquant » célèbre: *Archaeopteryx* sp. (-160 Ma)

!!! Pas l'ancêtre direct des oiseaux modernes mais parmi les premiers oiseaux

Calcaire de Solnhofen (Bavière) du Jurassique. Plumes asymétriques \Rightarrow meilleure pénétration dans l'air = propriétés aérodynamiques nécessaires pour le vol battu. Pas d'*alula* comme les oiseaux modernes (ensemble de plumes soudé au pouce, vol à vitesse réduite), pas de bréchet. Pas d'apophyses reliant les côtes entre elles (meilleure résistance lors de l'atterrissage)

Mélanges de caractères de reptiles et d'oiseaux

De Bronckx, Evolution, Synthèse des faits et théories, Dunod



Attention au terme chaînon manquant!! Discussion de l'ancêtre commun...

Modalités de l'apparition de certains caractères : La notion d'exaptation

Pb de l'apparition de certaines structures! Comment évoluent-elles si elles ne sont pas fonctionnelles?

Fossiles chinois du Crétacé (120 Ma) ressemblent à *Archéopteryx*: dents, plumes, longue queue. Mais semblent plus archaïques : plumes symétriques, pas capables de voler.

Eoalulavis : -115Ma, Pyrénées espagnoles; alula.

Unenlagia : Crétacé sup. Patagonie, ne volait pas...

Fossiles... et apparition des caractères



Archaeopteryx, -160 Ma... était un oiseau



1. LA CHINE AU CRÉTACÉ INFÉRIEUR (il y a environ 120 millions d'années) : un groupe de *Beipiaosaurus* (dinosaures thérazinosauroides) sème la panique parmi divers autres animaux emplumés : à droite, le dinosaure théropode *Caudipteryx* ; à gauche, les dinosaures *Sinornithomimus* (*Sinornithomimus*) et *Sinornithomimus* (*Sinornithomimus*). Dans les branches, de vrais oiseaux (*Confuciusornis*). Cette reconsti-

tution de Luis Rey est fondée sur des spécimens récemment découverts dans le nord-est de la Chine. Ces fossiles remarquablement conservés montrent des traces de revêtements épidermiques, plumes ou filaments, qui conduisent à modifier profondément l'image que l'on se faisait de certains dinosaures – et qui confirment les prédictions faites par certains paléontologues depuis une vingtaine d'années.

■ L'évolution de la plume.

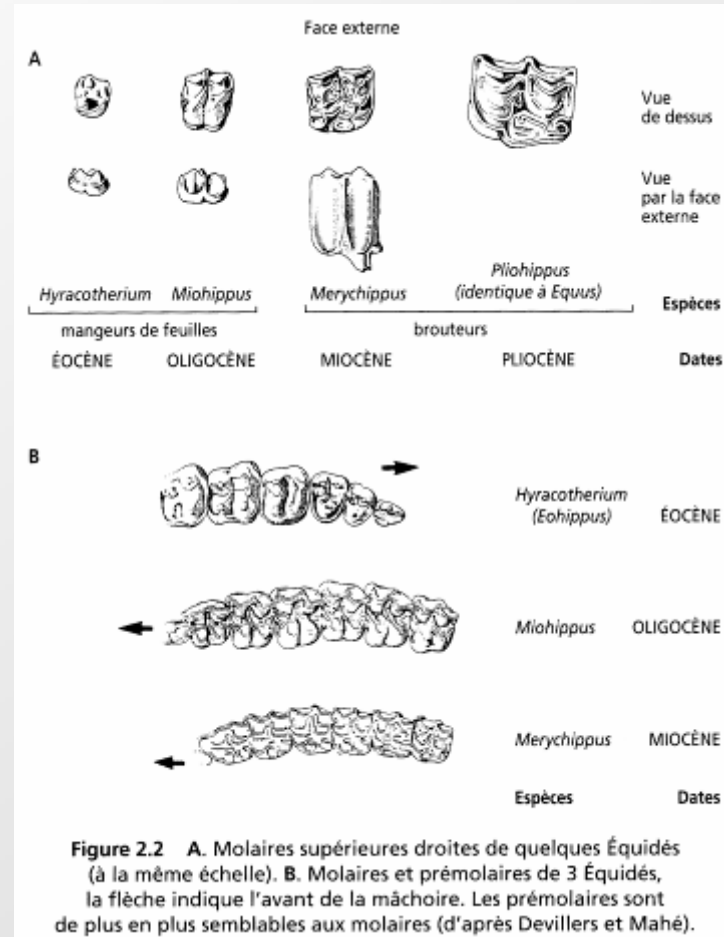
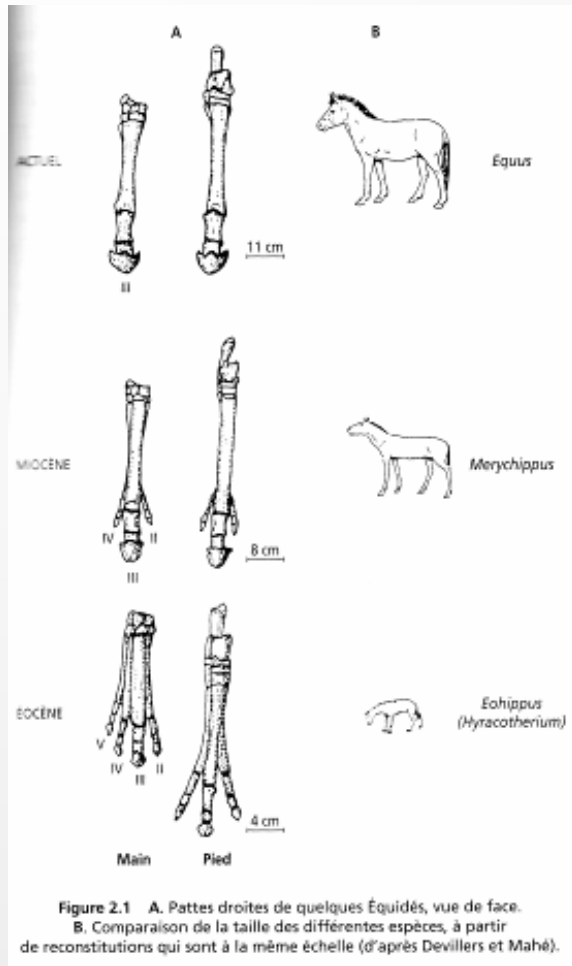
- La plume n'est pas propre aux Oiseaux
- La plume n'a pas été sélectionné « pour » le vol
- Elle apparaît avant les Oiseaux, chez certains dinosaures...
- Avec une autre fonction que le vol (thermorégulation ?). **Exaptation**
- Elle persiste ensuite dans d'autres groupes de Dinosaures

- Etat ancestral du caractère « plume » : duvet (rôle thermorégulateur)
- État dérivé 1 : rémige (rôle thermorégulateur + rôle stabilisateur + caractère sexuel secondaire ?)
- Etat dérivé 2 : rémige asymétrique, adaptation au vol.

La Chine au Crétacé : des dinosaures non-aviens et de vrais oiseaux... tous emplumés

La recherche de « séries évolutives »: exemple de la lignée des Equidés

- *Eohippus*, Eocène : -53 à -34 Ma, taille d'un renard, croissance des dents limitée. Forêt, se nourrit de feuilles d'arbres
- *Merychippus*, Miocène -24 à -5,3 Ma, tables d'usure des dents (croissance continue), savane et steppe (graminées= nourriture plus dure)
- *Pliohippus*, Pliocène -5,3 Ma à -1,65 Ma, ~cheval moderne mais taille de poney.



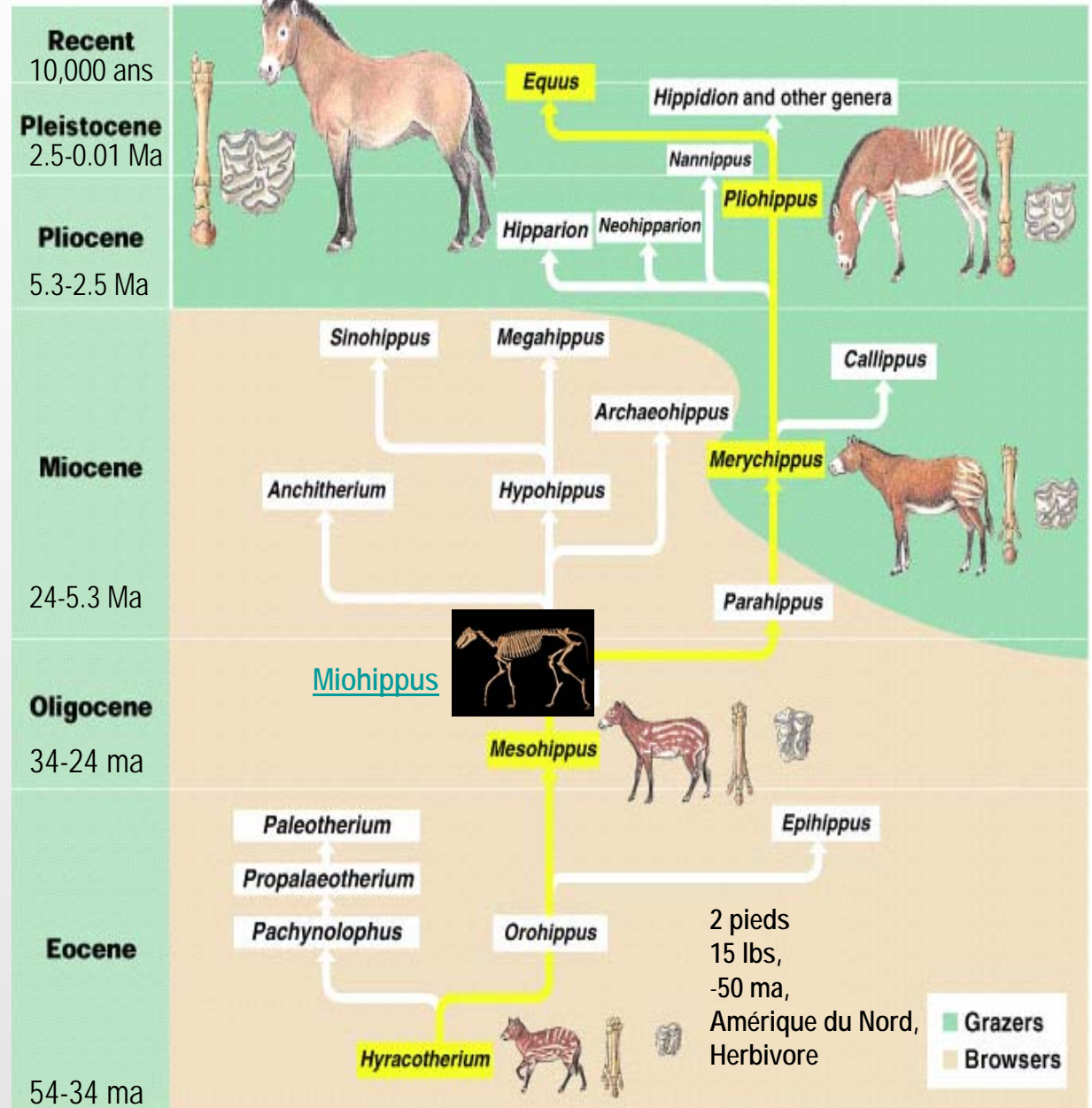
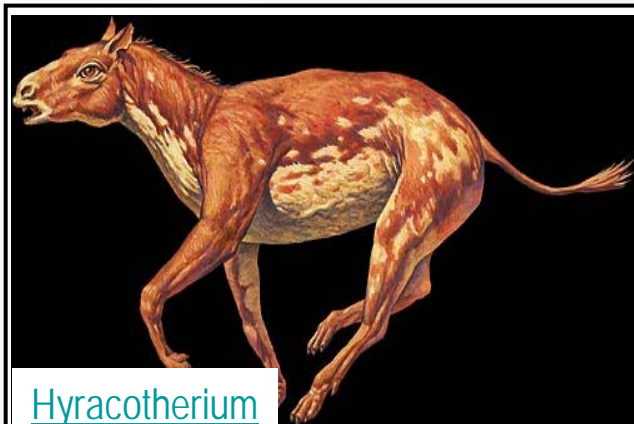
De Brondex, Evolution, Synthèse des faits et théories, Dunod

Evolution // changements de milieu de vie. Présenté par Simpson, paléontologue, comme un exemple typique d'une évolution gradualiste (lignée évolutive). Mais découvertes de nombreux autres fossiles d'Equidés...

Une vision buissonnante de l'évolution des Equidés

Campbell : 523 (2^eéd.) — Figure 24.24

D'une séquence linéaire (en jaune)
 À un buisson évolutif complexe
 D'une vision « progressiste » ... à une
 vision radiative intégrant les
 changements climatiques et
 écologiques



Déterminisme et contingence de l'évolution

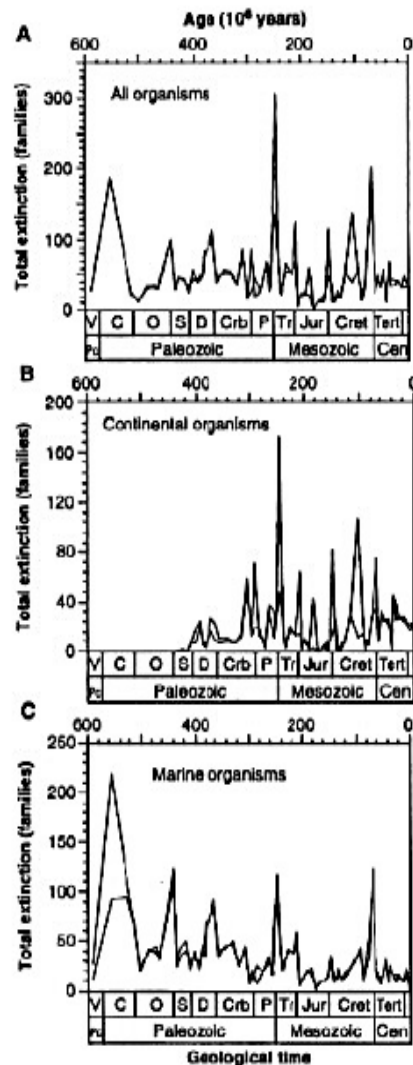


Fig. 4. Patterns of family extinctions through time plotted for all organisms (A), continental organisms (B), and marine organisms (C) in terms of the numbers of families that died out in each stratigraphic stage. Maximum and minimum curves are shown

Benton M. J., Science 268, 1995

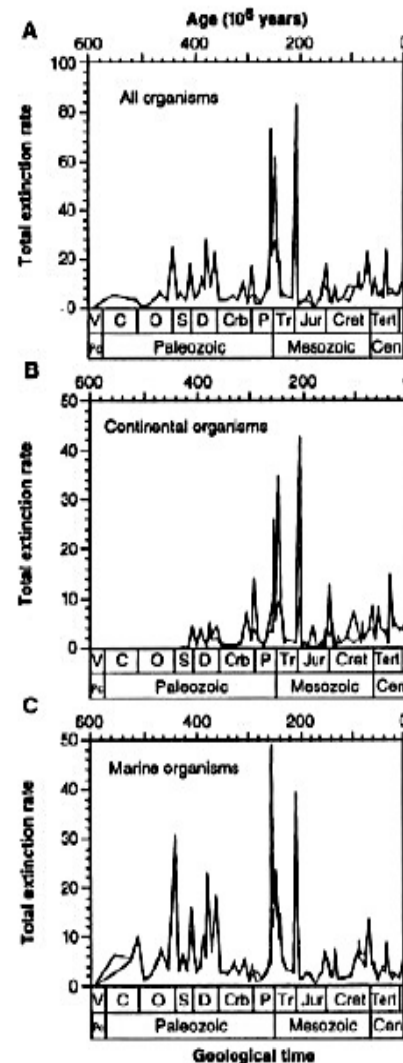
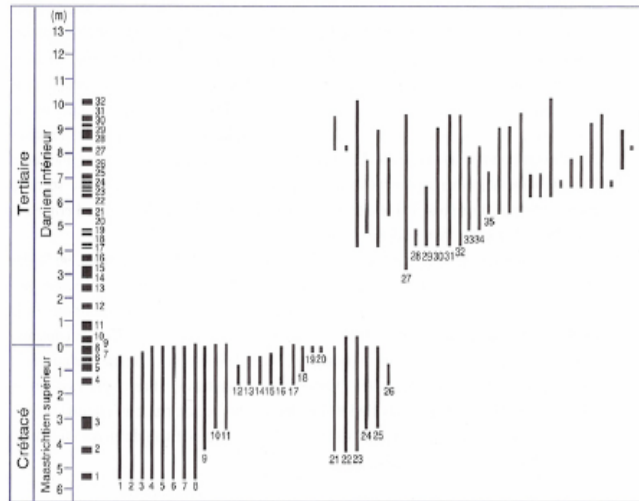


Fig. 6. Patterns of family extinctions through time plotted for all organisms (A), continental organisms (B), and marine organisms (C) in terms of the total extinction rate, that is, the numbers of families that died out in relation to the duration of each stratigraphic stage. Maximum and minimum curves are shown

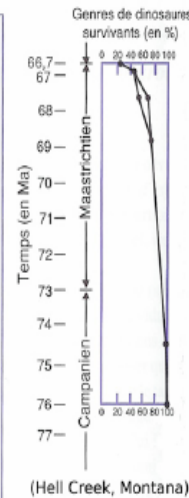
- Définition des crises par comptabilisation des apparitions et disparitions de taxa fossiles en fonction du temps.
- Caractère *contingent* de l'évolution du vivant : l'état de la biosphère à un moment dépend de tous les événements survenus avant (extinction, hasard...)

Fossiles et compréhension des extinctions

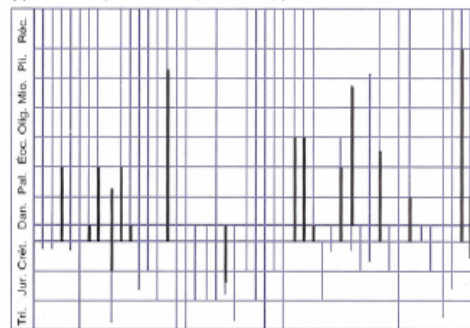
(a) Brachiopodes (Nye Kløv, Danemark)



(b) Dinosaures

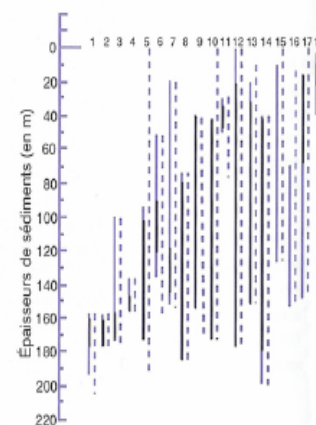


(c) Bivalves (Steven Klint, Danemark)



M. Ridley, Evolution biologique, De Boeck, 1997

(d) Ammonites (Zumaya, Espagne)



- Extinction brutale ou graduelle selon les groupes :
 - Causes d'extinction différentes ?
 - Groupes déjà appauvris vs. extinction « bad luck » ?
- Importance du hasard dans l'histoire évolutive.
- Causes des extinctions :
 - Catastrophes ?
 - Extinction « normale » par incapacité du groupe à s'adapter aux modifications écologiques ?

Conclusion: l'histoire de la vie doit être abordée dans un cadre historique
C'est cela aussi l'intérêt de l'étude des fossiles. Cf. prochain cours

IV. Les fossiles pour améliorer la phylogénie

Polarisation des états d'un caractère : Comment distinguer un caractère ancestral d'un caractère dérivé ?

= Déterminer dans quel sens s'est faite l'évolution

Rappel: seul l'état dérivé est fiable dans l'établissement des liens de parenté

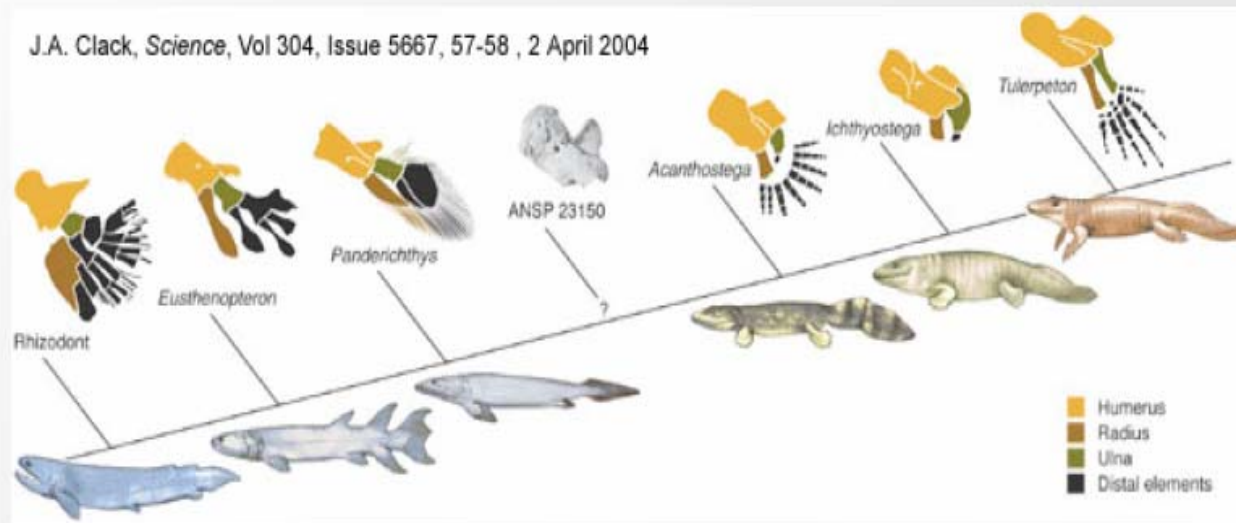
Relativité des termes «état ancestral» et «état dérivé»

Exemple : le membre à 5 doigts

Les fossiles sont 1 des sources d'information pour répondre à cette question

Polarisation des états d'un caractère : Comment distinguer un caractère ancestral d'un caractère dérivé ?

Apparition des premiers Vertébrés Tétrapodes au Dévonien



- Une série de fossiles documente certaines étapes de la transformation de la nageoire des Sarcoptérygiens en un membre chiridien chez les Tétrapodes.
- Les fossiles permettent de polariser les états de caractères : définition de l'état ancestral (« primitif ») et dérivé (« évolué ») d'un caractère.

Fossiles... et parentés entre organismes

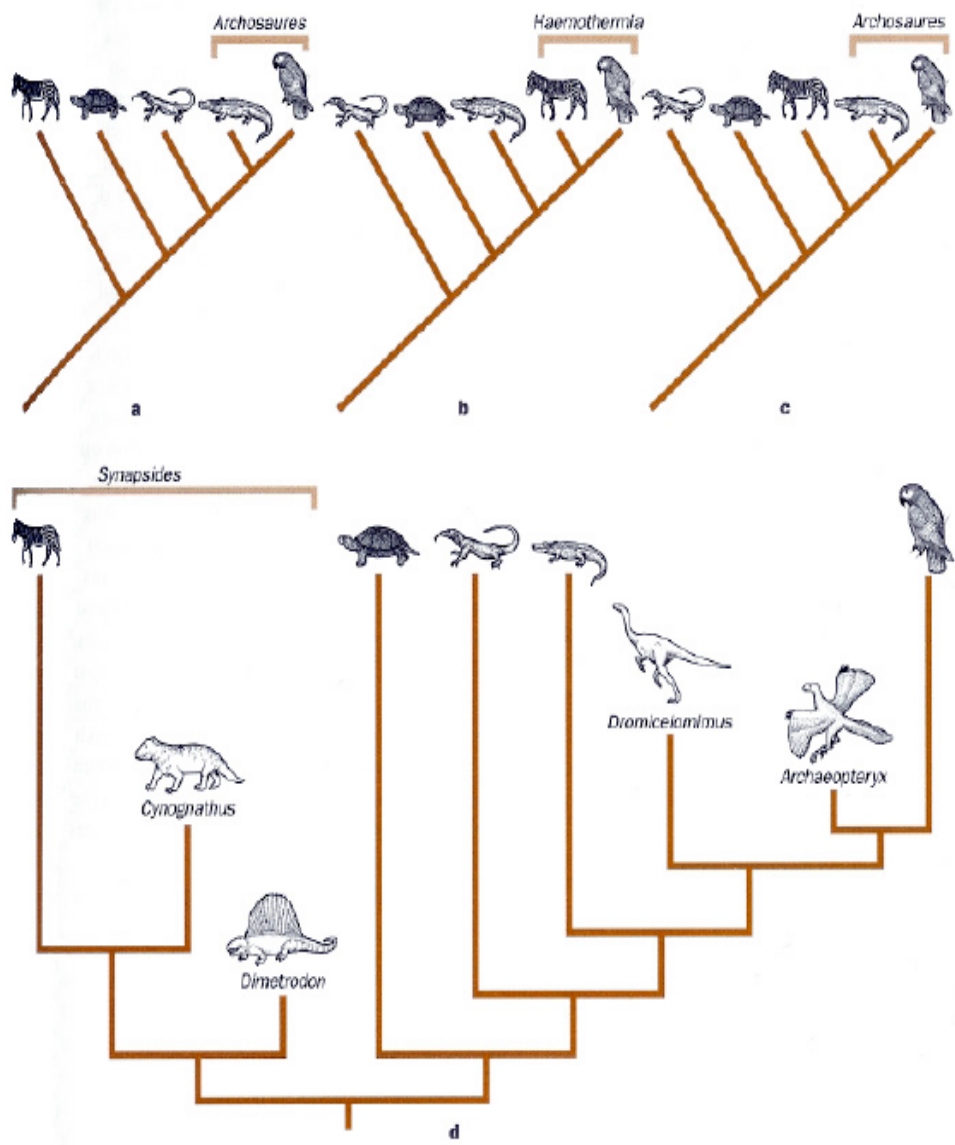
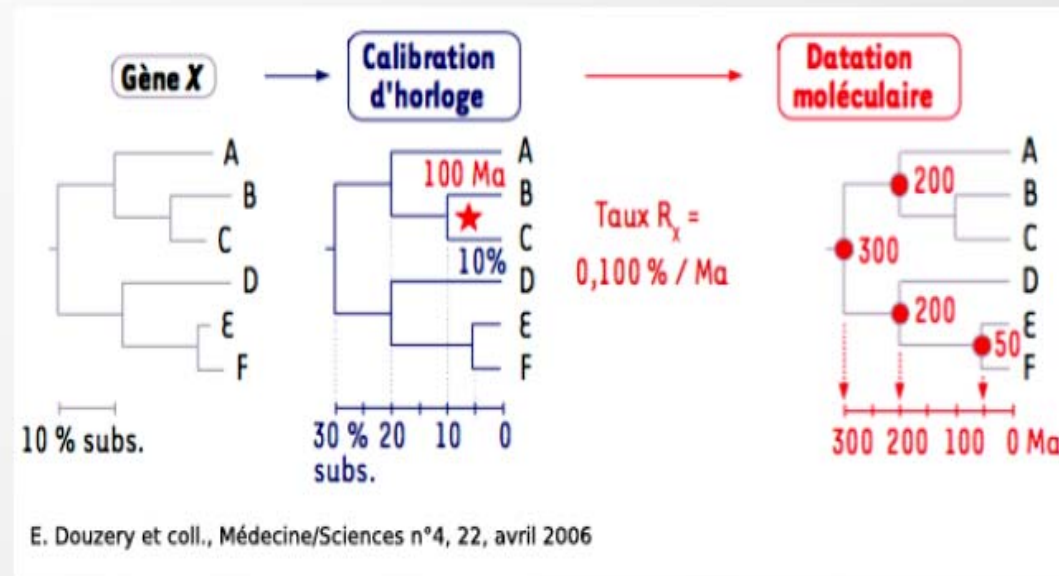


Figure 18. L'importance des fossiles en reconstruction phylogénétique. **a** : théorie classique des relations entre amniotes actuels ; **b** : relations de parenté obtenues par Gardiner sur la base des caractères des parties molles des actuels, puis sur des caractères mixtes incorporant des fossiles ; **c** : relations obtenues par Gauthier et ses collègues sur la base de 109 caractères osseux et des parties molles (dont ceux de Gardiner) des seuls amniotes actuels ; **d** : relations obtenues par Gauthier et ses collègues lorsqu'ils ajoutent les fossiles à la matrice précédente.

- Les fossiles pour améliorer et compléter les phylogénies.
 - Plusieurs hypothèses phylogénétiques divergentes sans les fossiles
 - Une phylogénie consensuelle en prenant en compte les fossiles.

G. Lecointre & H. le Guyader, 2006

Les rythmes de l'évolution



- **Les fossiles pour calibrer les horloges moléculaires.**
 - La quantité de divergence des séquences génétiques X entre les taxa B et C est connue
 - La date de séparation de B et C est **estimée par la paléontologie**
 - Le taux de divergence (nombre de changements / Ma) pour le gène X en est déduit et appliqué aux autres branches de l'arbre (en le supposant constant).

Les modalités de la spéciation

A. Le gradualisme = passage progressif d'une espèce à l'autre.

Spéciation par cladogenèse (\neq anagenèse):
Apparition de 2 ou plusieurs espèces à partir
d'une préexistante
Spéciation sympatrique

Vision gradualiste aussi proposée par
néodarwinisme

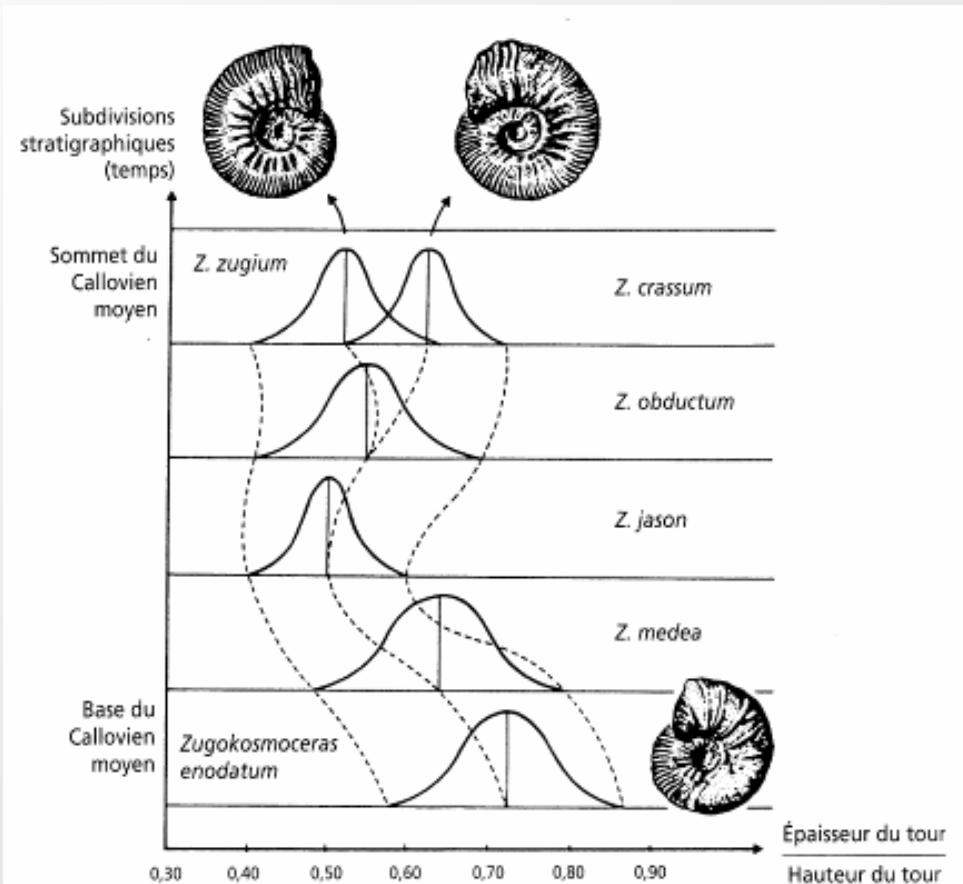
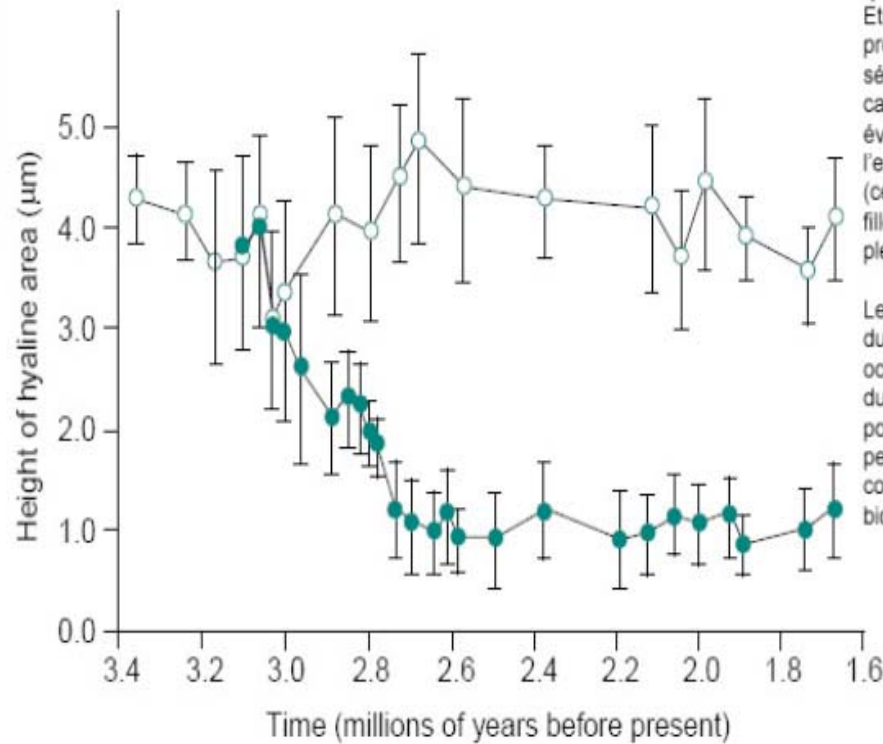


Figure 6.6 Évolution des distributions du rapport épaisseur/hauteur du tour des ammonites du genre *Zugokosmoceras*, au Jurassique (d'après Devillers et Mahé).

Pb de la définition de l'espèce paléontologique

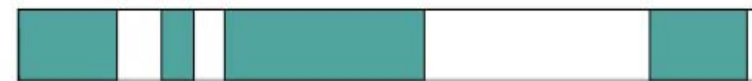
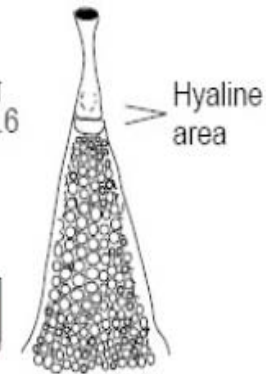
→ Autre exemple de gradualisme



Spéciation graduelle chez un Genre de Radiolaire planctonique, *Rhizosolenia*.

Etude sur 5000 spécimens provenant de huit carottes de sédiments marins. Toutes les carottes montrent la même évolution : la séparation de l'espèce parente *R. bergonii* (cercles ouverts) et de l'espèce-fille *R. praebergonii* (cercles pleins) à partir de 3,1 Ma.

Les Radiolaires ont une reproduction asexuée mais effectuent occasionnellement une reproduction sexuée. Les grandes populations de Radiolaires peuvent donc être considérées comme des espèces au sens biologiques.



Magnetochron

B. Les équilibres ponctués = phases de stabilité (=stases) ponctuées de phases de spéciation rapide (Eldredge et Gould)

Spéciation allopatrique par fondation:

Migration (séparation) de quelques individus d'une population mère puis dérive génétique

- (1): A colonise l'EST
- (2): B apparaît à partir de A1
- (3) B colonise les 2 milieux
- (4) C apparaît à partir de B et remplace B au centre

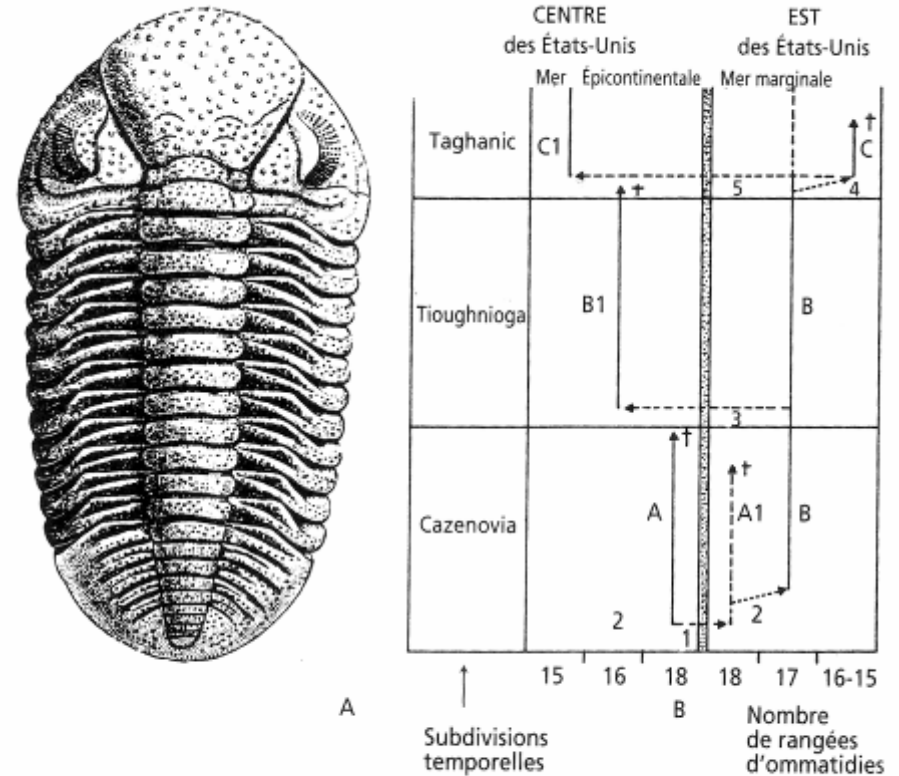


Figure 6.7 A. Le trilobite *Phacops*
B. Les successions de formes au Dévonien (d'après Devillers et Mahé).

Découplage entre mécanismes microévolutifs (mutations/sélection) et macroévolutifs (spéciation). Gènes homéotiques?

Que peut-on apprendre en reconstituant l'Histoire de la Vie?



*La Biodiversité actuelle,
Grande Galerie de l'Evolution*

D'où vient la biodiversité actuelle?

Quels sont les modalités de l'Evolution : y a-t-il un sens ou l'histoire de la vie est-elle une suite de contingences ?

Comment la vie répond-elle à des grands changements environnementaux ?

La vie a-t-elle changé le cours de l'histoire de la Terre?

→ **Les archives paléontologiques vont apporter de précieuses informations**