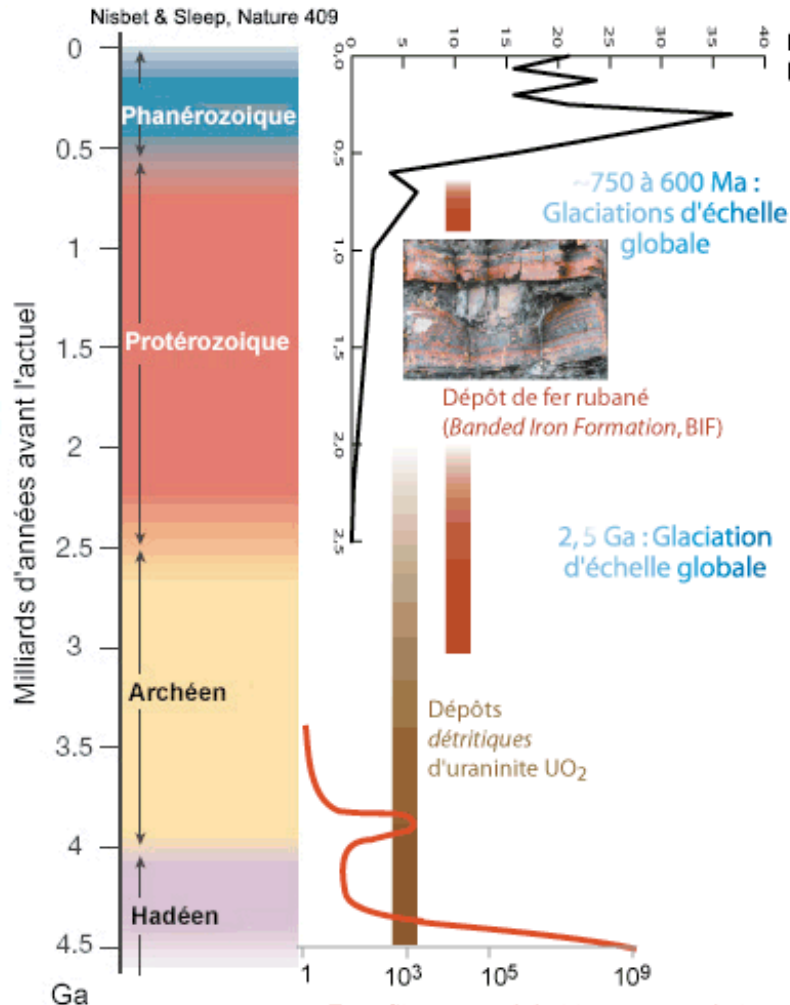


BioGeoPal - L3

Les fossiles pour étudier
l'Evolution

K. Benzerara - C. Langlois

Les âges des fossiles, preuves d'évolution



Les grands "éons" de l'échelle des temps géologiques

Pourcentage d'oxygène O_2 dans l'atmosphère
la teneur actuelle est de 21%

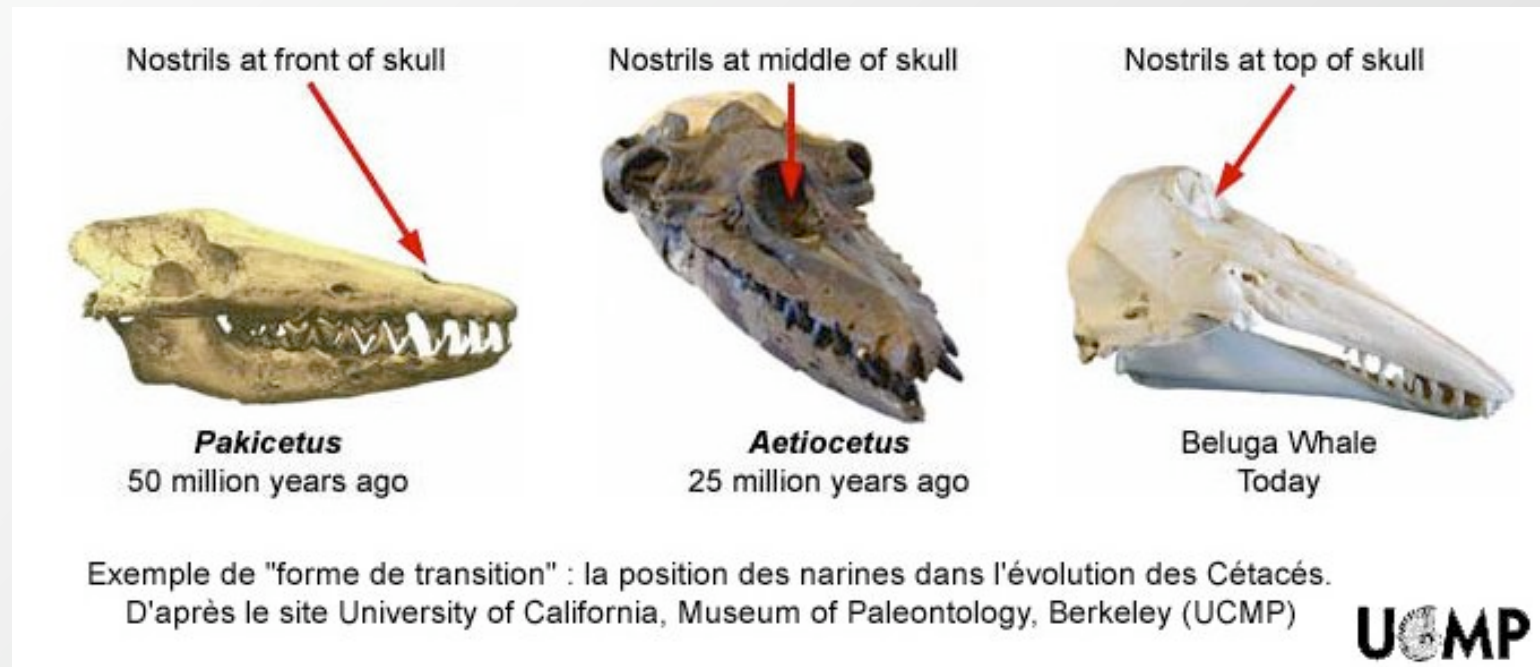
- ~ 550 Ma : Premiers animaux pluricellulaires calcifiés
- 570 Ma : Organismes d'Ediacara
- 600 Ma : Premiers Métazoaires
- 1,2 Ga : Premières traces de Métazoaires ?
- 1.49 Ga : Premiers fossiles d' Eucaryotes.
- 1.87 Ga : Premiers fossiles d'*Acritarches*, possibles formes enkystées d'Eucaryotes.
- 2.1 Ga : Premiers fossiles de possibles Algues Eucaryotes.
- 2,5 Ga : Premiers biomarqueurs d'Eucaryotes, des stéranes
Premiers biomarqueurs de Cyanobactéries photosynthétiques
- Carbone organique sédimentaire à valeurs de $\delta^{13}C$ typiques d'organismes photosynthétiques.
- Premiers stromatolithes
- Premiers Procaryotes
- 3.8 Ga : Premiers indices isotopiques de vie.



Repères chronologiques dans l'histoire de la vie avant le Cambrien

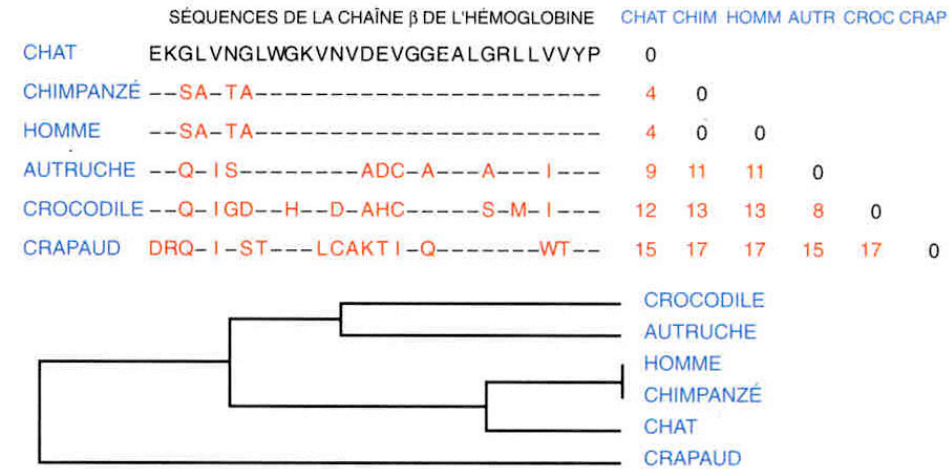
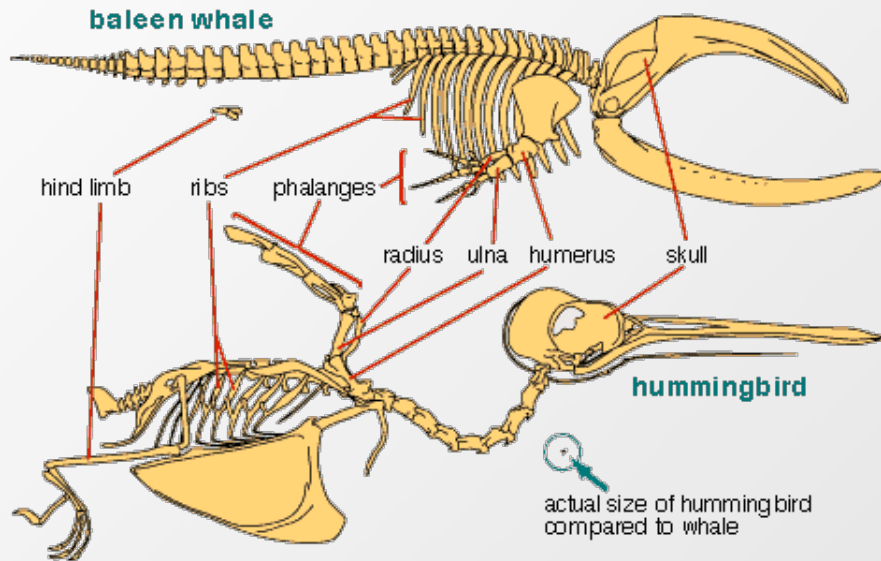
Cyril Langlois, 2004

Comparaison fossile / actuel et Evolution



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

Rappel : notion d'homologie - 1



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.

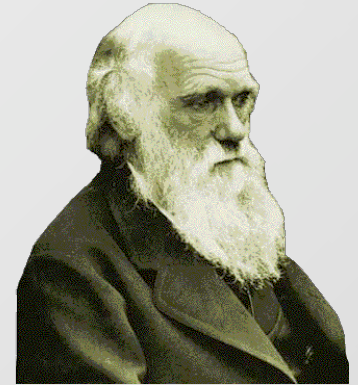
Le Guyader H. (dir.), *L'évolution*. Belin-Pour la Science, 1998

- Homologie de position anatomique
- Homologie de séquence moléculaire

Rappel : notion d'homologie - 2



Geoffroy Saint-Hilaire
(1772-1844)



Charles Darwin
(1809-1882)

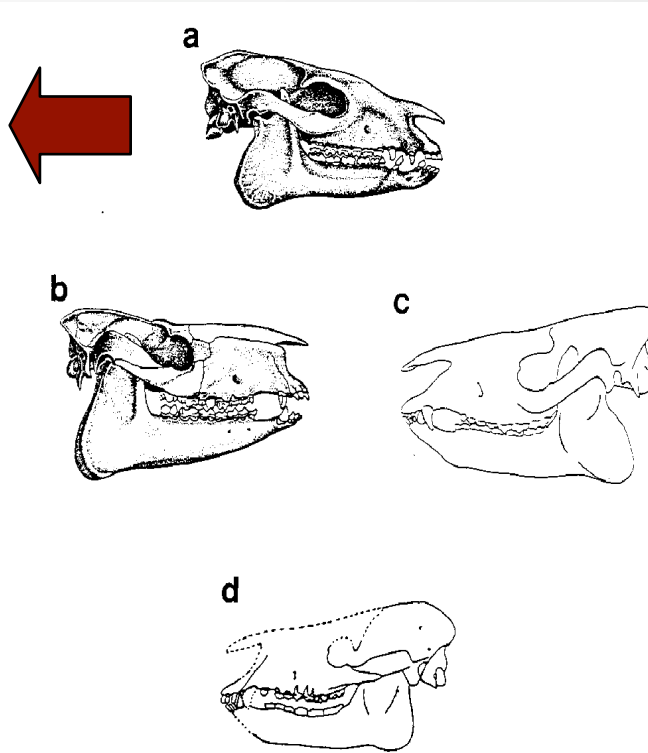
▪ **Homologie de position (homologie primaire) :**

- 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.**

Diversification morphologique

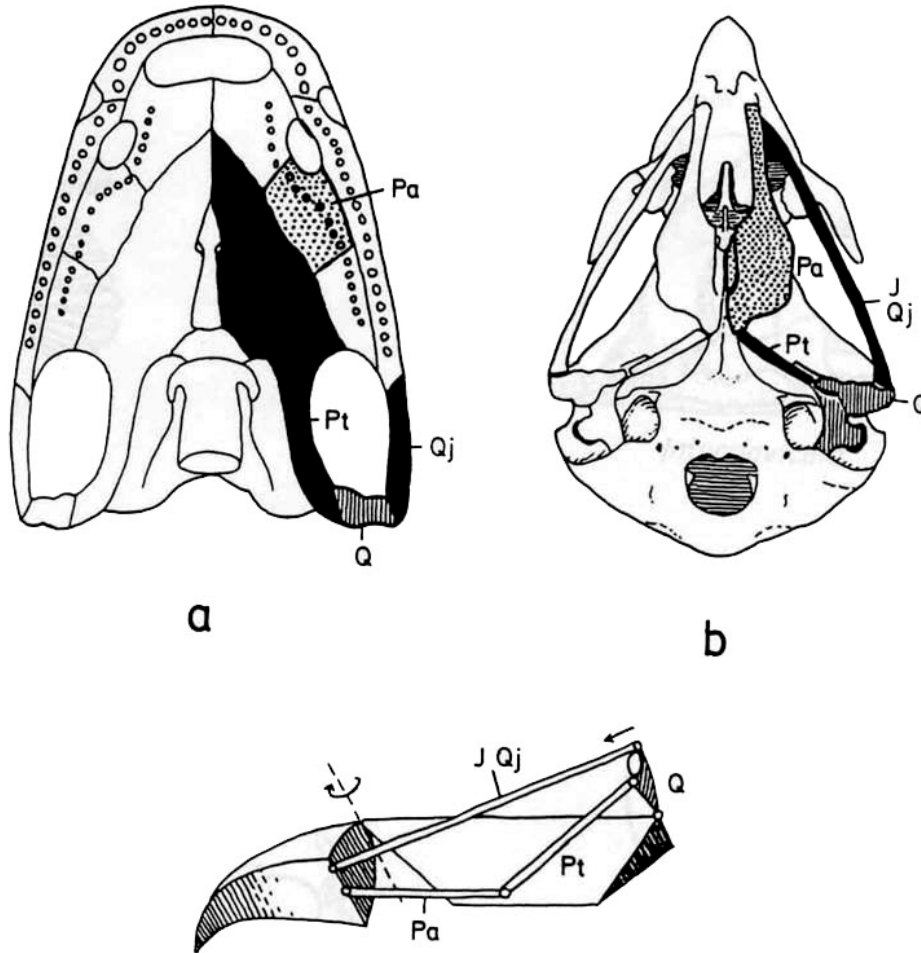


- **Equidés** (a, *Hyrachotheerium*),
- **Rhinocérotidés** (b, *Hyrachyus*),
- **Tapiridés** (c, *Heptodon*),
- **Titanothériidés** (d, *Eotitanops*))



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

Héritage et « bricolage » évolutif



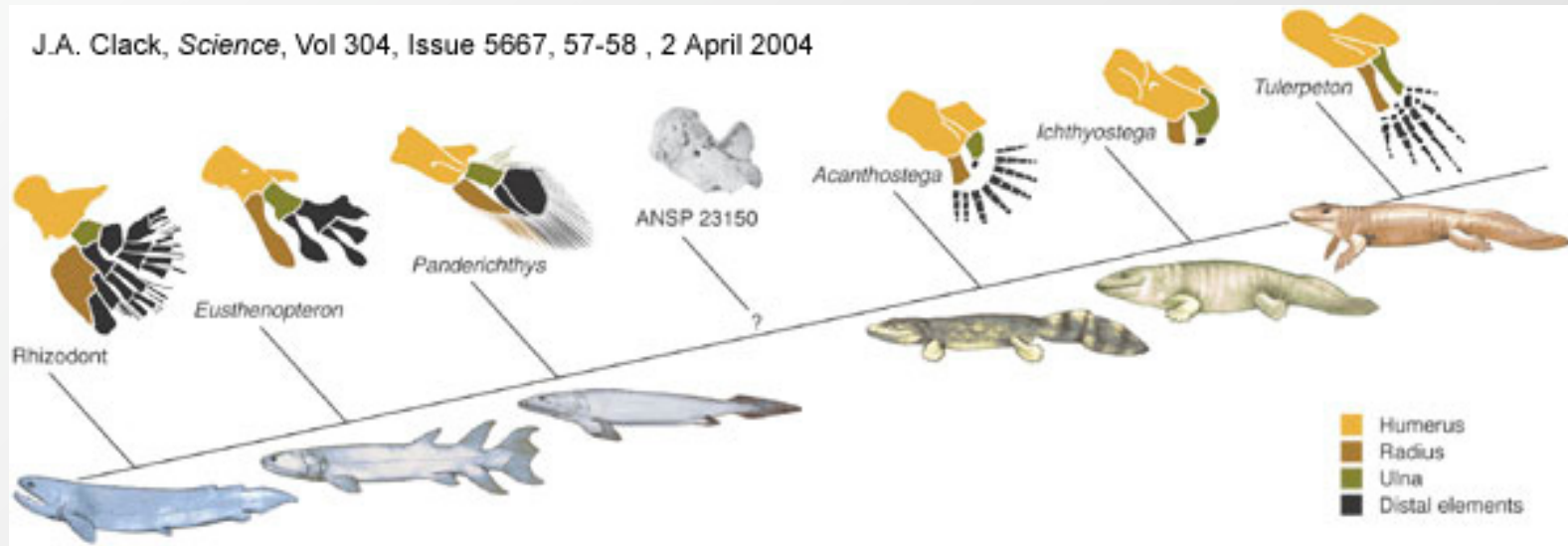
- La mécanique du bec des rapaces et les os des lointains ancêtres.
 - Une structure complexe pour réaliser un mouvement simple.
 - Une structure obtenue par spécialisation d'éléments osseux hérités.
 - héritage évolutif = contrainte
 - => « bricolage »

Transformation de la voute palatine ancestrale rigide en un squelette cinétique permettant le mouvement du bec supérieur chez les oiseaux.

a : *Ichtyostega*, Dévonien; b : *Falco eleonora*, actuel; en bas : mouvement du bec supérieur assuré par le muscle ptérygoïde.

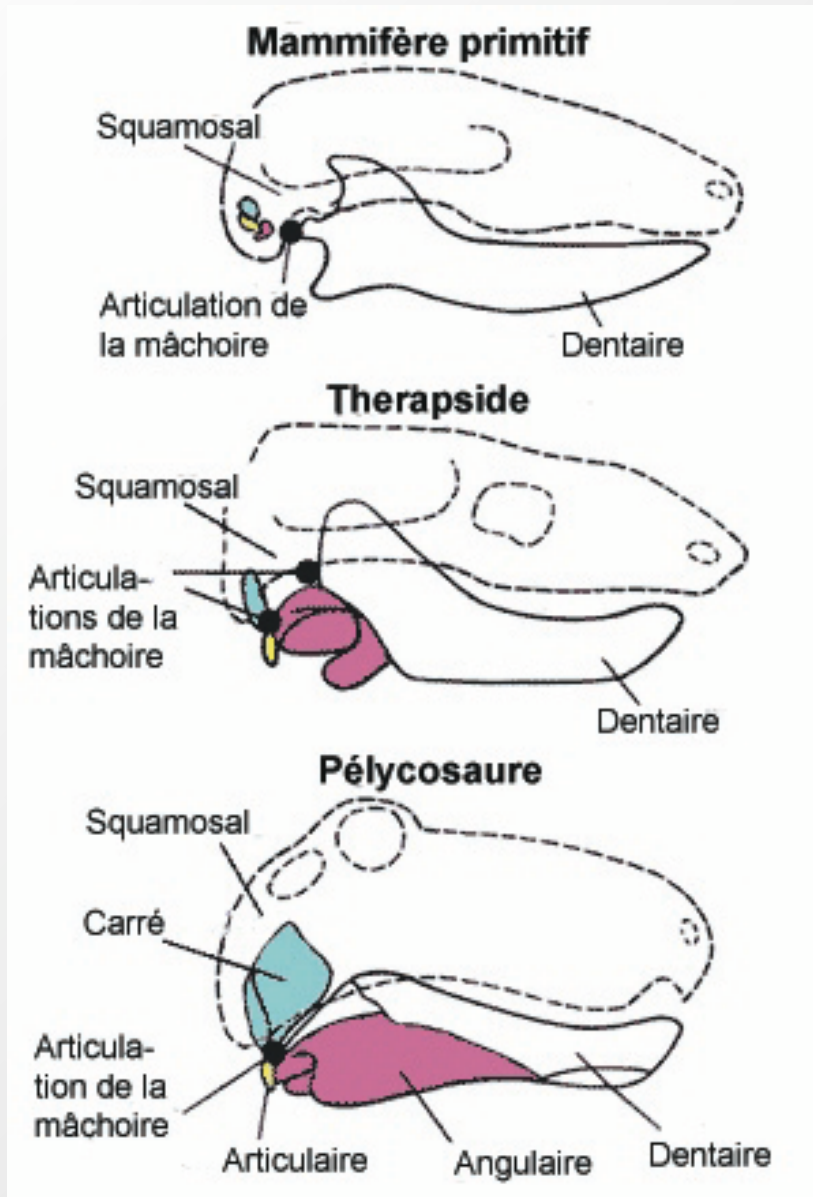
Q : Os carré ("Quadrate" en anglais); Qj : Quadratojugal; Pt : Ptérygoïde; Pa : Palatin; J : Jugal

Série de fossiles et « étapes évolutives » - 1



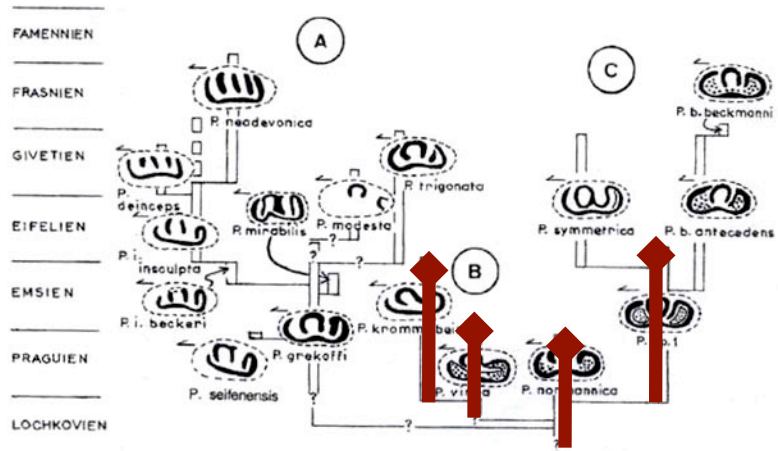
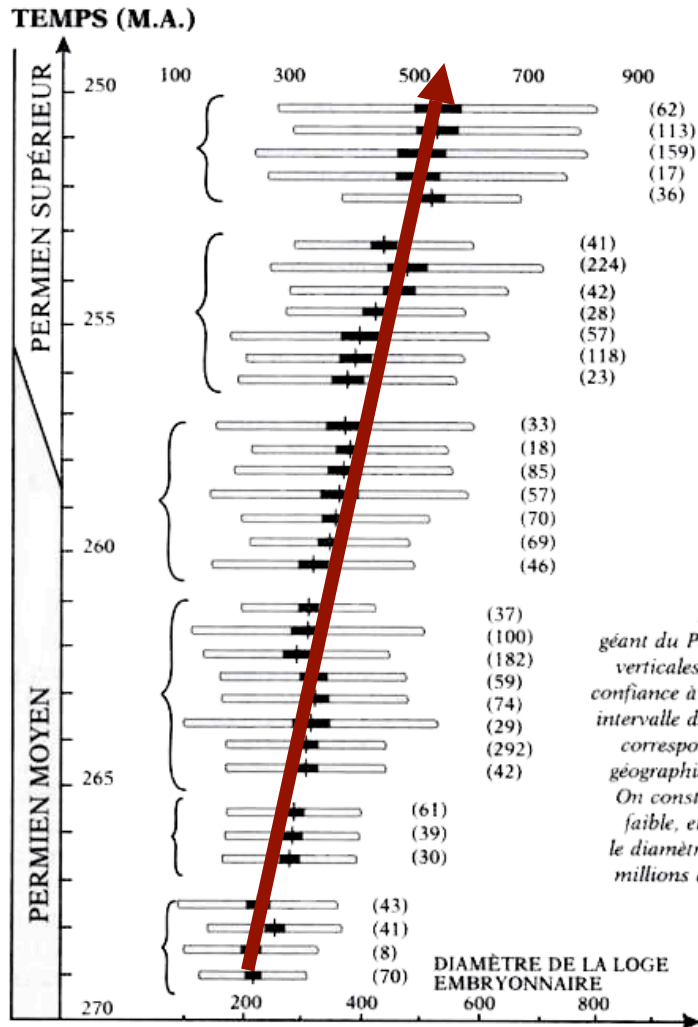
- Une série de fossiles documente certaines étapes de la transformation de la nageoire des Sarcoptérygiens en un membre chiridien chez les Tétrapodes.
- Les fossiles permettent de polariser les états de caractères : définition de l'état ancestral (« primitif ») et dérivé (« évolué ») d'un caractère.

Série de fossiles et « étapes évolutives » - 2



- Les fossiles de « reptiles mammaliens » (Pélycosaures et Théropsides) montrent la transformation de la mâchoire, du type « reptile » (plusieurs os) au type « mammifère » (un os unique, le dentaire).
 - Toute ces mâchoires sont fonctionnelles et efficaces.
 - Par contre, les osselets de l'oreille moyenne ont été une **innovation évolutive** qui a apporté une meilleure acuité auditive aux Mammifères.

Evolution « graduelle » ou « ponctuée »

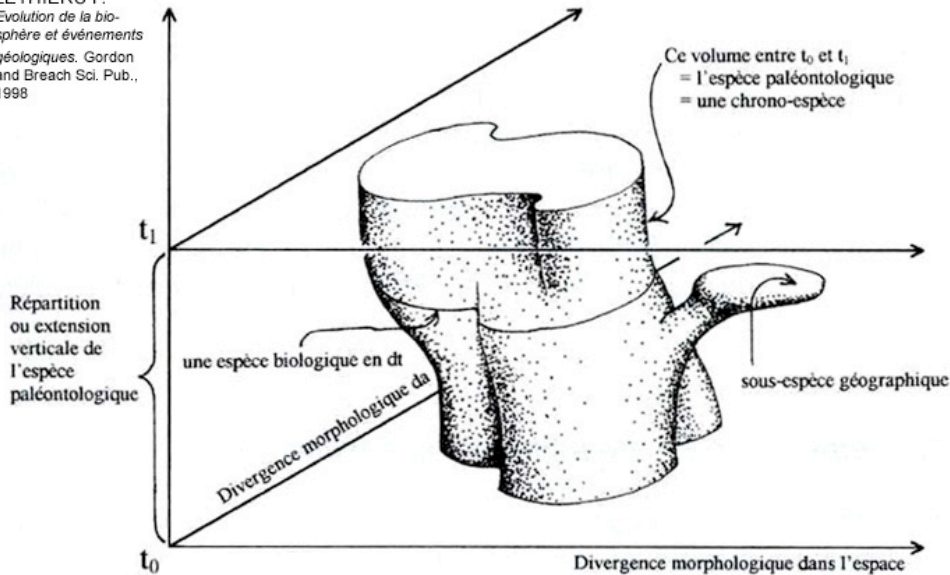


Evolution des espèces du genre d'ostracode *Polyzygia* dans le Dévonien de la Paléotéthys. Les trois lignées spécifiques sont obtenues par l'analyse qualitative de l'ornementation, appuyée sur l'analyse cladistique. A = lignée des espèces à sillons postérieurs subverticaux et dérivés. B = lignée de deux espèces à sillon continu. C = lignée des espèces à sillon postérieur onguliforme. Les silhouettes d'ostracodes schématisent des vues latérales, la petite flèche indiquant l'avant de la valve. L'espèce *P. insculpta* possède deux sous-espèces : *beckeri* et *insculpta*. L'espèce *P. beckmanni* possède deux sous-espèces : *antecedens* et *beckmanni*. La distance qui sépare deux répartitions verticales d'une même lignée donne une appréciation subjective de la parenté génétique (d'après Crasquin-Soleau, Lethiers et Tassy, 1994). A droite une reconstitution paléogéographique du globe terrestre au Givétien (d'après P. A. Ziegler, 1990) montre la situation de la Paléotéthys (= P) entre la Laurussia au Nord et le Gondwana au Sud.

Évolution du diamètre de la loge embryonnaire d'un foraminifère géant du Permien moyen et supérieur, *Lepidolina multiseptata*. Les barres verticales indiquent les moyennes ; les rectangles noirs les intervalles de confiance à 95% de ces moyennes. Les rectangles blancs correspondent à un intervalle de deux écarts types. Chaque ensemble regroupé par une accolade correspond à des populations contemporaines provenant de domaines géographiques distincts. Les chiffres entre parenthèses signalent l'effectif. On constate que la variation géographique pour chaque époque est très faible, et que l'évolution phylétique est importante, puisqu'elle double le diamètre de la loge embryonnaire dans un intervalle de temps de vingt millions d'années. Le taux d'évolution correspond ici à 46 millidarwins (d'après Eldredge et Gould, modifié).

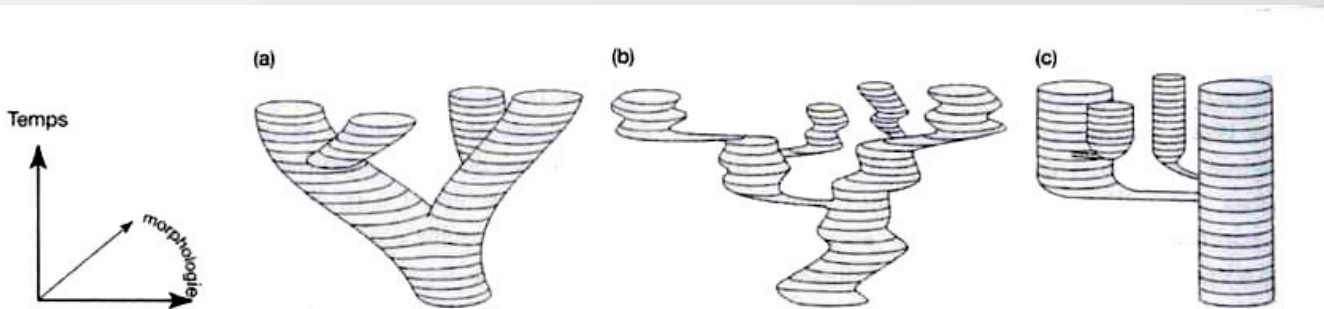
L'espèce en paléontologie

LETHIERS F.
Evolution de la biosphère et événements géologiques. Gordon and Breach Sci. Pub., 1998



Représentation schématique de l'espèce paléontologique.

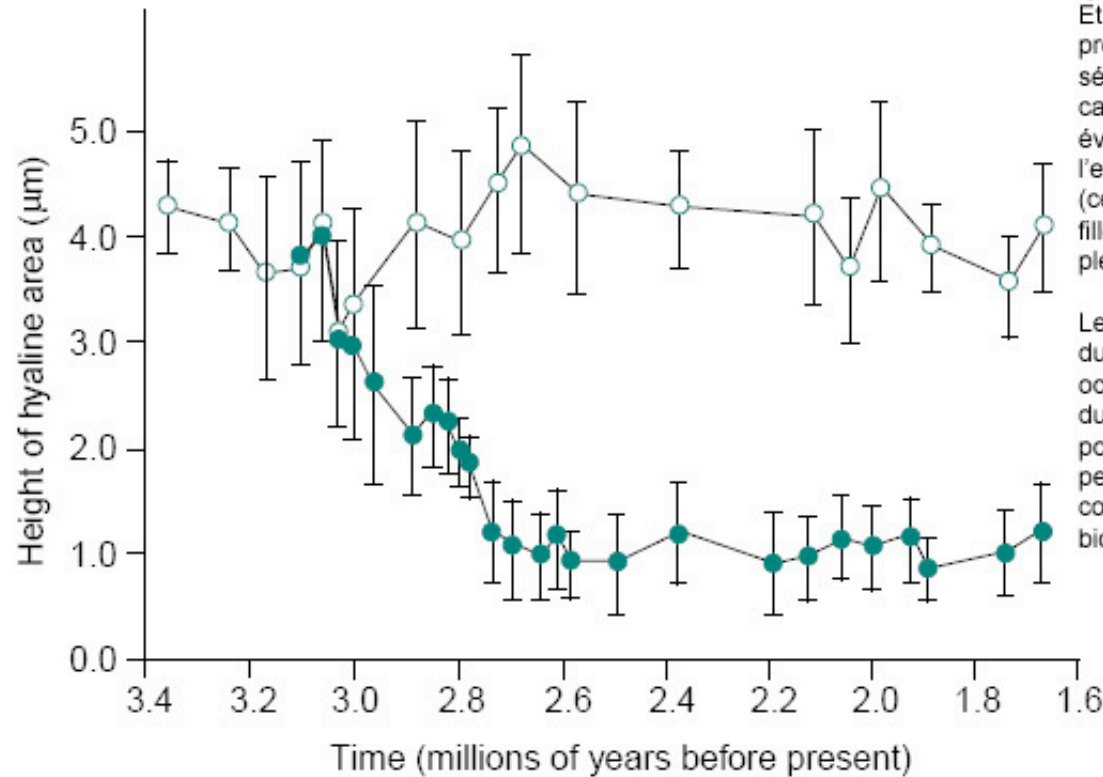
- L'évolution recouvre :
 - Des changements (génétique et morphologique) d'une espèce.
 - L'apparition d'une espèce à partir d'une population d'une autre espèce (spéciation).
- Selon l'importance relative de ces deux mécanismes, différents modèles évolutifs ont été proposés.
- Débat sous-jacent : l'espèce est-elle une notion transitoire ou une entité relativement stable ?



LES MODÈLES D'ÉVOLUTION DES ESPÈCES EN PALÉONTOLOGIE. a = gradualisme phylétique ; b = gradualisme ponctué ;

c = équilibres ponctués.

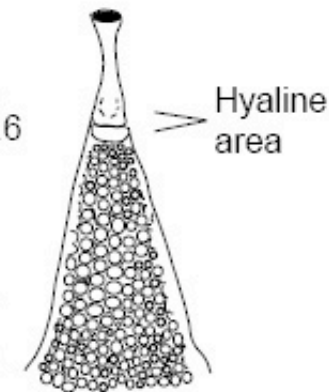
Spéciation chez les fossiles



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

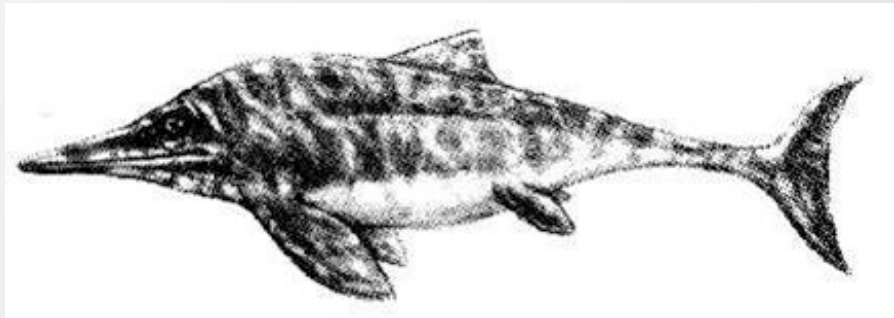
Etude sur 5000 spécimens provenant de huit carottes de sédiments marins. Toutes les carottes montrent la même évolution : la séparation de l'espèce parente *R. bergonii* (cercles ouverts) et de l'espèce-fille *R. praebergonii* (cercles pleins) à partir de 3,1 Ma.

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.



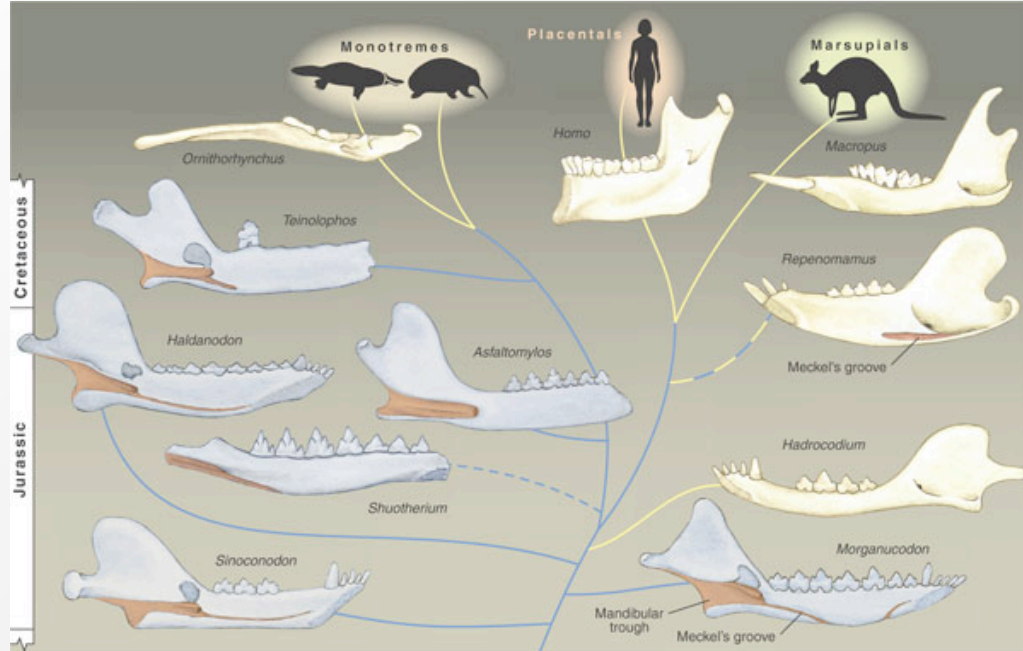
Magnetochron

Convergences évolutives (analogies)



- Requins et Ichthyosaures
- Bivalves Rudistes et coraux Rugueux

Convergences évolutives - 2

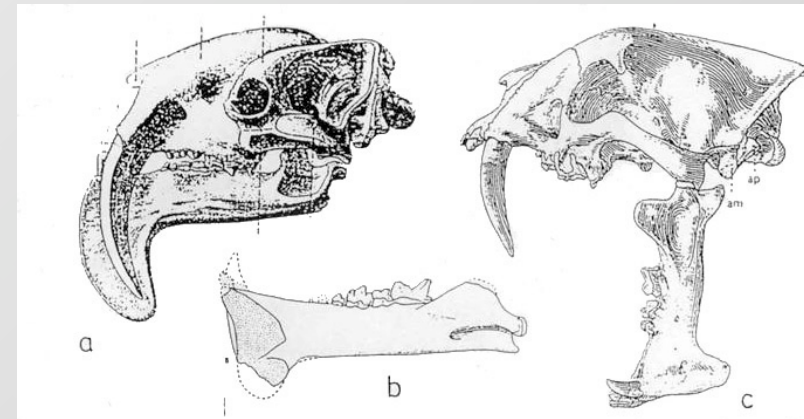


La séparation des os de l'oreille moyenne et de la mandibule est apparue indépendamment chez les Monotrèmes et les Thériens. On le déduit de la perte indépendante du cartilage de Meckel, qui assure la cohésion des osselets avec la mandibule. Les lignées mammaliennes archaïques (en gris) présentent, sur la mandibule, une fosse contenant le cartilage de Meckel (en brun).

Les lignées dérivées (en blanc crème) ont perdu cette fosse et la séparation des osselets et de la mandibule est complète. La ligne bicolore signale le cas où les osselets ne sont plus rattachés au niveau de la fosse mandibulaire mais restent reliés à la mandibule par le cartilage de Meckel.

Convergence d'organes ou de structures :

- Disparition indépendante d'un caractère dans plusieurs branches
 - La disparition indépendante du cartilage de Meckel chez les monotrèmes, les marsupiaux et les placentaires.
- Acquisition indépendante d'une forme identique
 - Les canines en dents de sabre des carnivores



Analogie des grands chat à dent de sabre: a) *Thylacosmilus* (marsupiaux); b) *Machaeroides* (créodontes); c) *Dinictis* (carnivores féliniformes).

Crises et Evolution

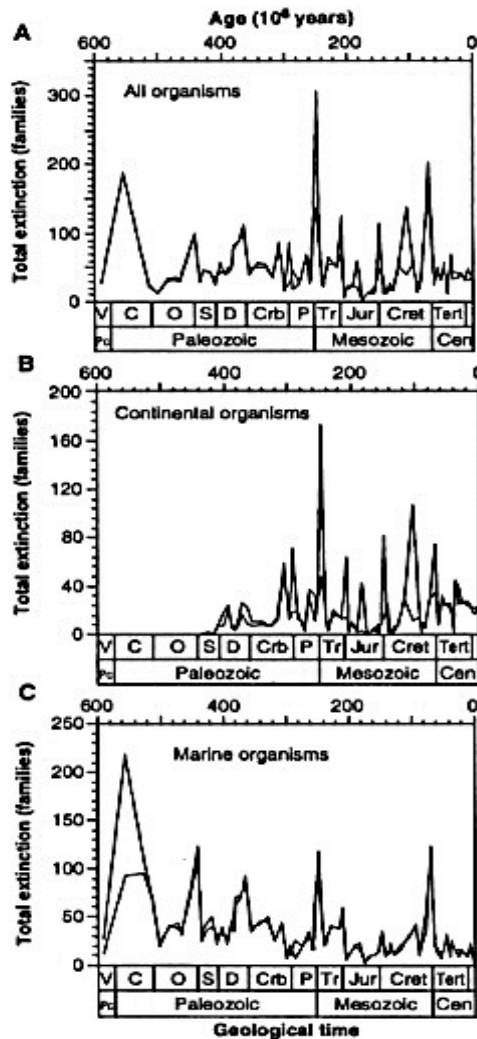


Fig. 4. Patterns of family extinctions through time plotted for all organisms (A), continental organisms (B), and marine organisms (C) in terms of the numbers of families that died out in each stratigraphic stage. Maximum and minimum curves are shown

Benton M. J., Science 268, 1995

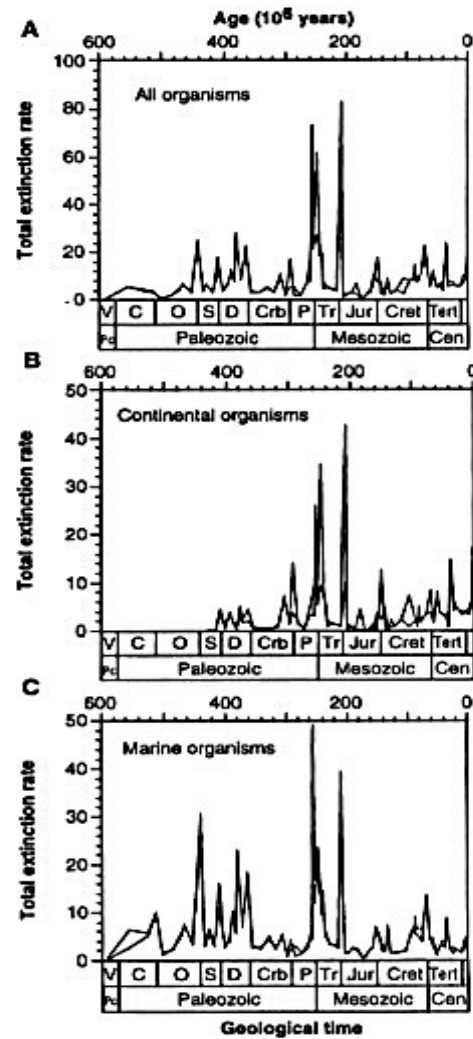
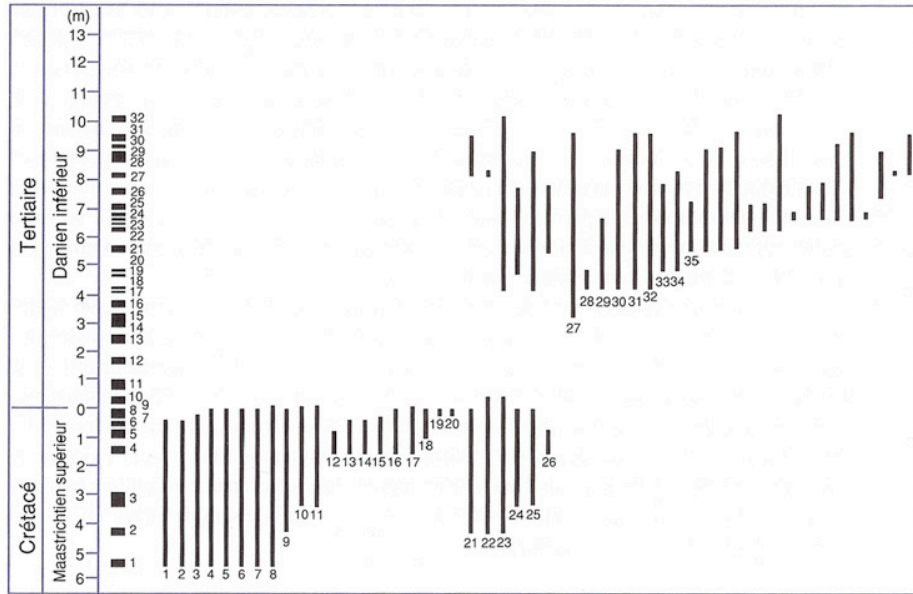


Fig. 6. Patterns of family extinctions through time plotted for all organisms (A), continental organisms (B), and marine organisms (C) in terms of the total extinction rate, that is, the numbers of families that died out in relation to the duration of each stratigraphic stage. Maximum and minimum curves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

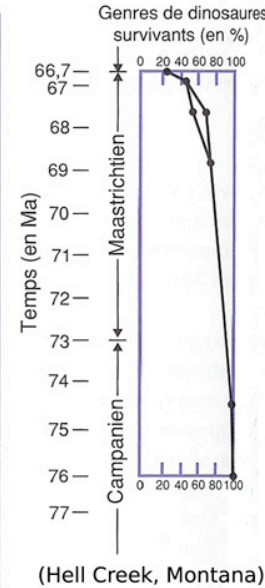
- Définition des crises par comptabilisation des apparitions et disparitions de taxa fossiles en fonction du temps.
- Caractère *contingent* de l'évolution du vivant : l'état de la biosphère à un moment dépend de tous les événements survenus avant (extinction, hasard...)

Fossiles et compréhension des extinctions

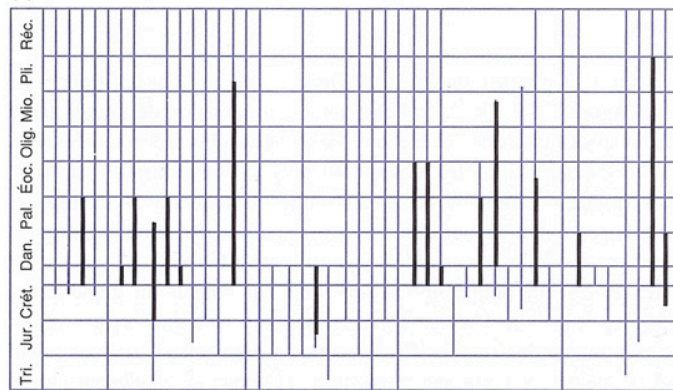
(a) Brachiopodes (Nye Kløv, Danemark)



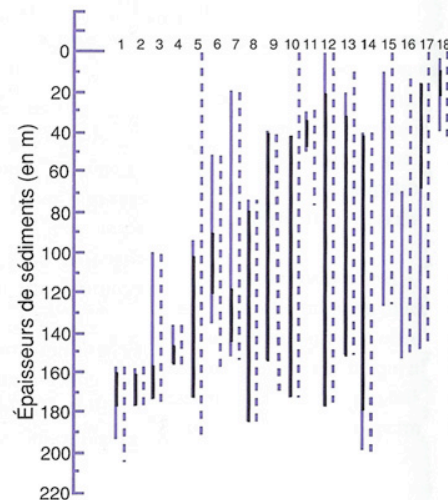
(b) Dinosaures



(c) Bivalves (Steven Klint, Danemark)

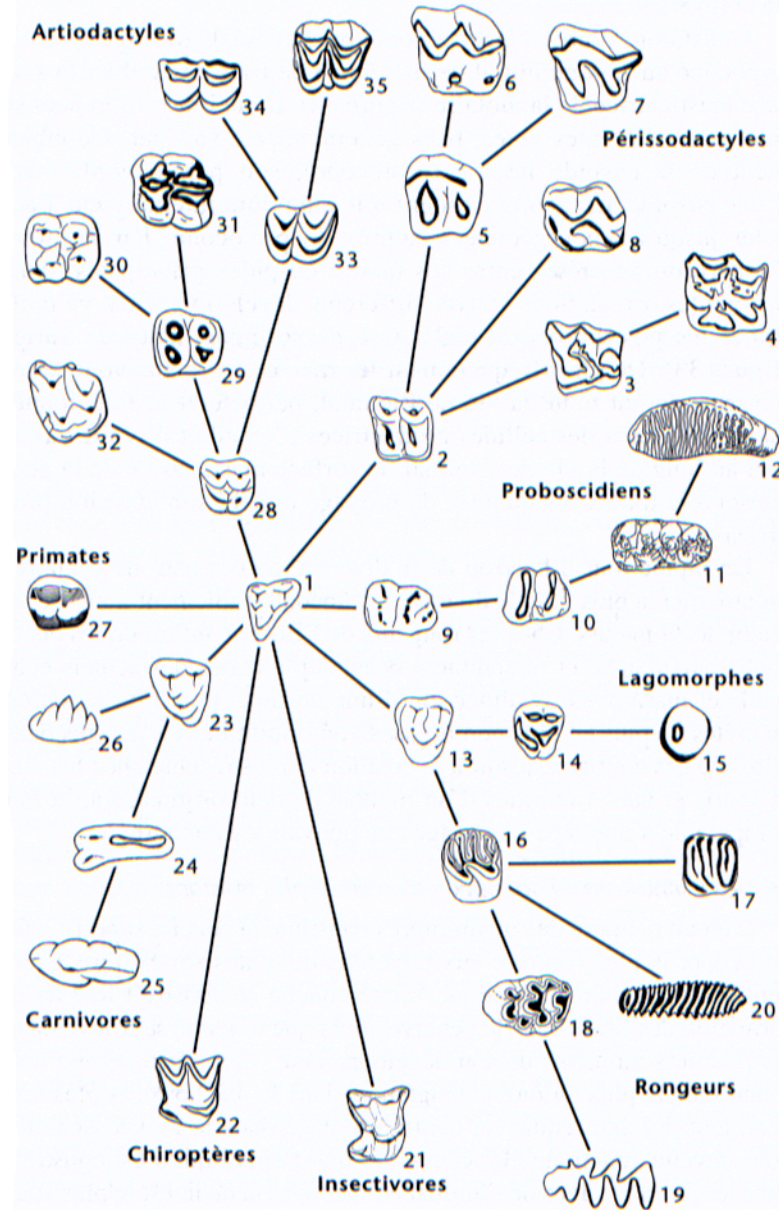
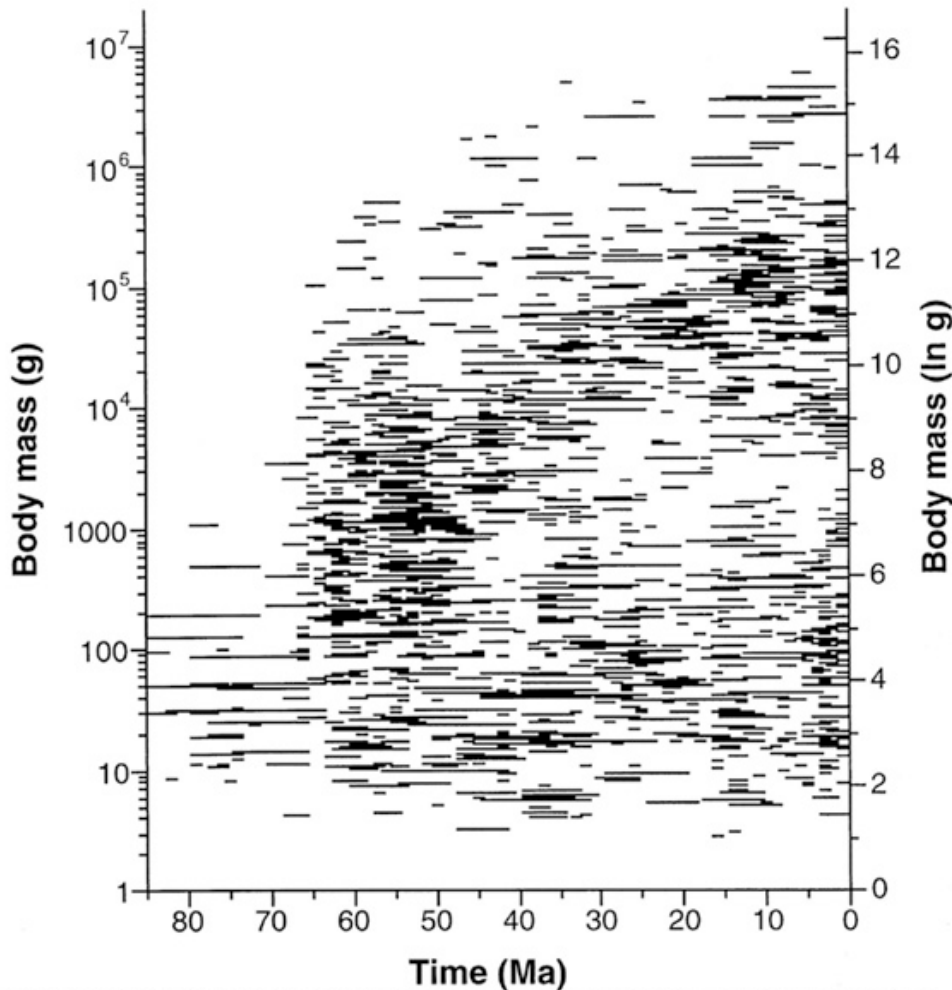


(d) Ammonites (Zumaya, Espagne)



- 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 ?

Radiations évolutives



Temporal distribution of Cenozoic mammalian species across the body mass spectrum. Age ranges were based on a multivariate ordination of faunal lists. Mass estimates were computed with the use of published regression coefficients for mass against m1 length \times width [Carnivora, Insectivora, Primates, and Rodentia] or against m1 length [Artiodactyla and Perissodactyla]. Coefficients for Primates were also used for Plesiadapiformes; coefficients for Carnivora were also used for Mesonychia. Proboscidean m1's are rarely described, and their lower cheek teeth all are relatively large; mass estimates based on m2 area measurements and the all-mammal regression for combined p4-m2 area agreed with earlier literature. The all-mammal m1 area regression was used for all remaining mammals.

m1: première molaire inférieure
Alroy J., Science 280 (5364), 1998

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* (dinosauriens thérazinosauroides) sème la panique parmi divers autres animaux emplumés : à droite, le dinosaure théropode *Caudipteryx* ; à gauche, les dinosauriens *Sinosauropteryx* (compsognathidés) et *Sinornithosaurus* (dromaeosauridés). 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 dinosauriens – et qui confirment les prédictions faites par certains paléontologues depuis une vingtaine d'années.

■ L'évolution de la plume.

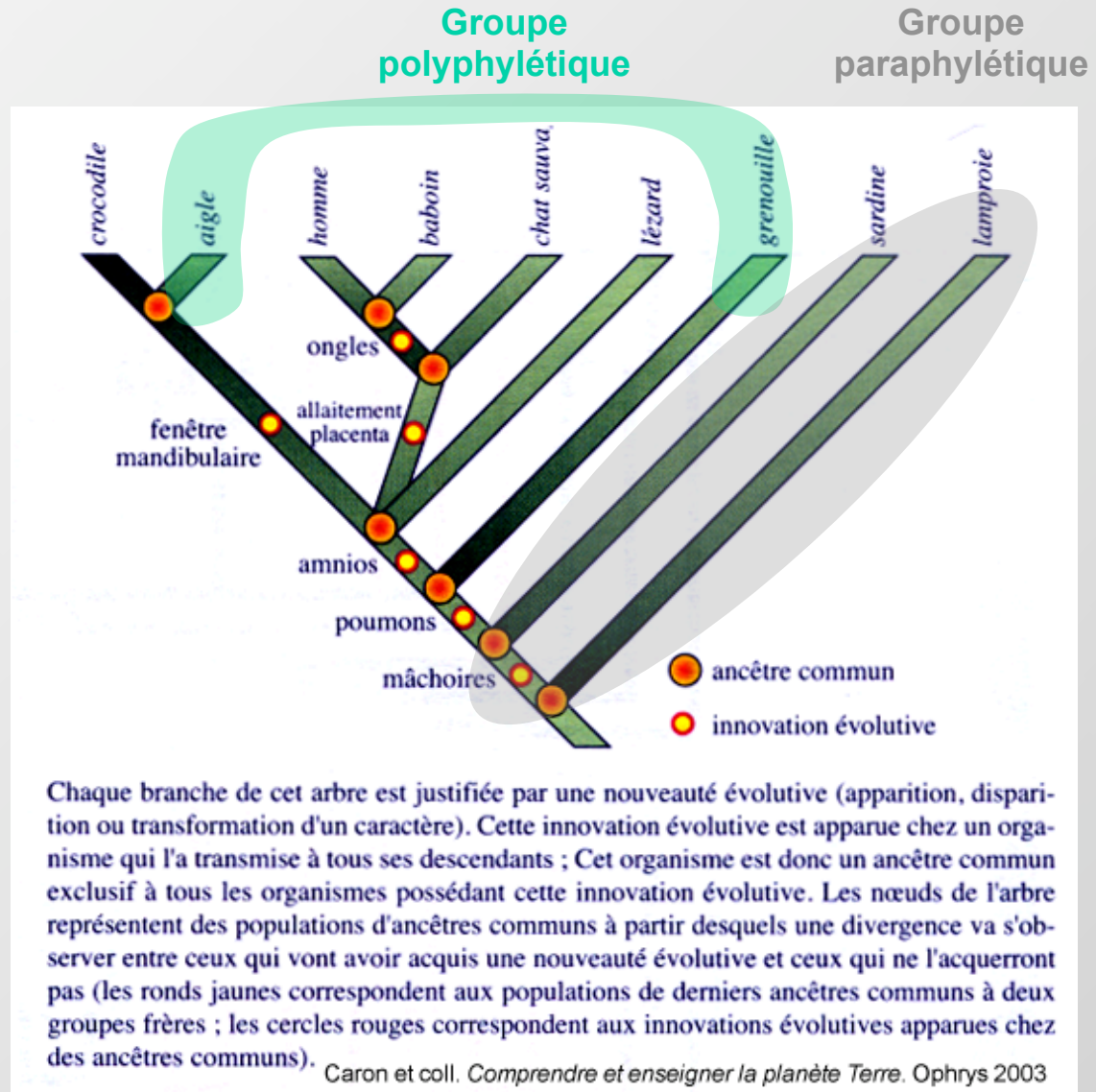
- La plume n'est pas propre aux Oiseaux
 - La plume n'a pas été sélectionné « pour » le vol
 - Elle apparaît avant les Oiseaux, chez certains dinosauriens...
 - Avec une autre fonction que le vol (thermorégulation ?). **Exaptation**
 - Elle persiste ensuite dans d'autres groupes de Dinosauriens
- Etat 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 dinosauriens non-aviens et de vrais oiseaux... tous emplumés

Les parentés : nouvelle méthode, nouveaux groupes

Les **phylogénies** actuelles sont obtenues par une méthode d'analyse particulière, la **cladistique**, qui ne considère que les regroupements dits **monophylétiques**, c'est-à-dire les ensembles qui contiennent **un ancêtre commun et tous ses descendants**.

Ces groupes (**clades**) se définissent par la possession d'une ou plusieurs innovations évolutives acquise par l'ancêtre, autrement dit **des états nouveaux** (= « dérivés » ou « évolués ») pour un ou plusieurs caractère(s) homologue(s)).



Fossiles... et parentés entre organismes

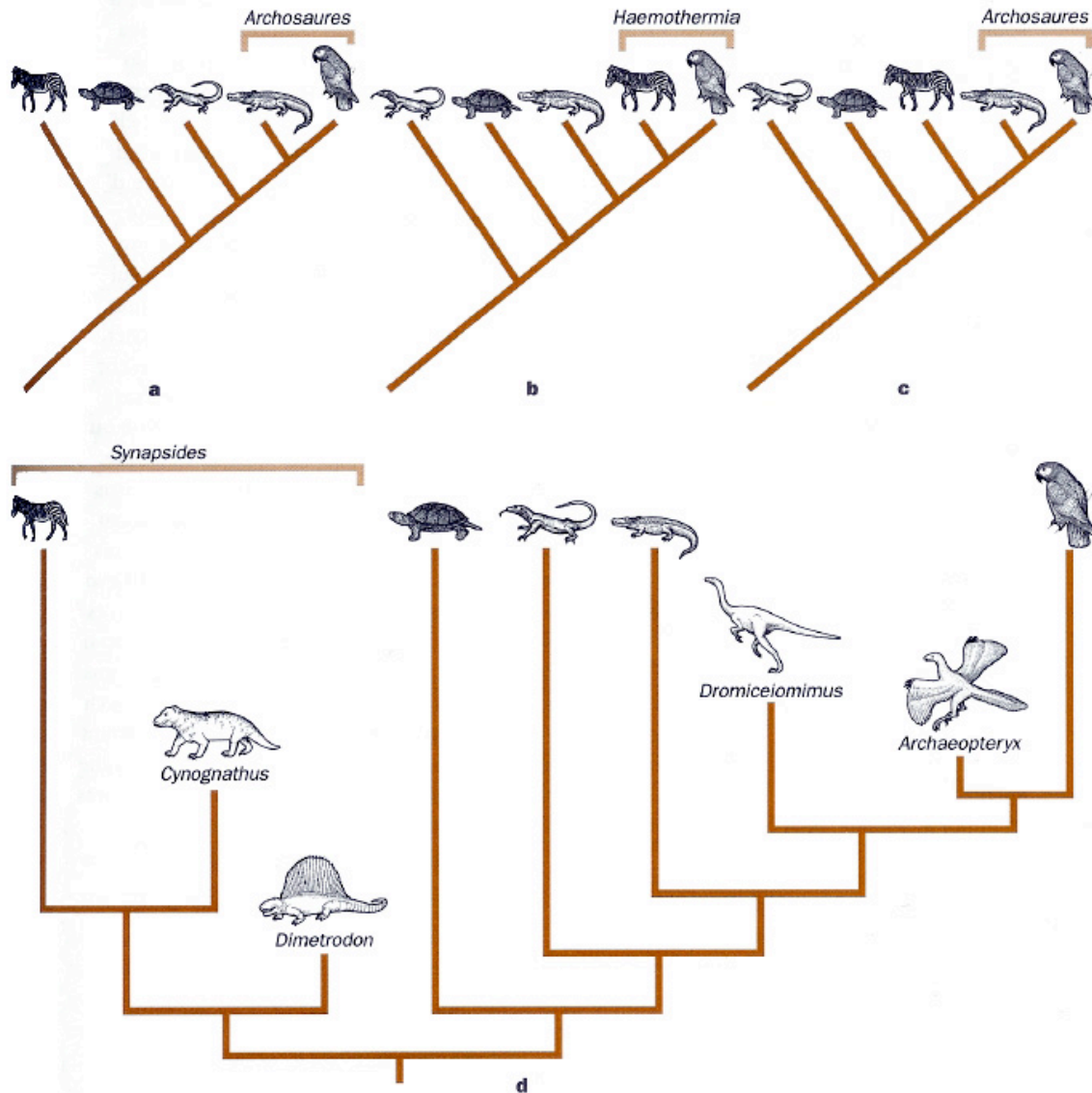
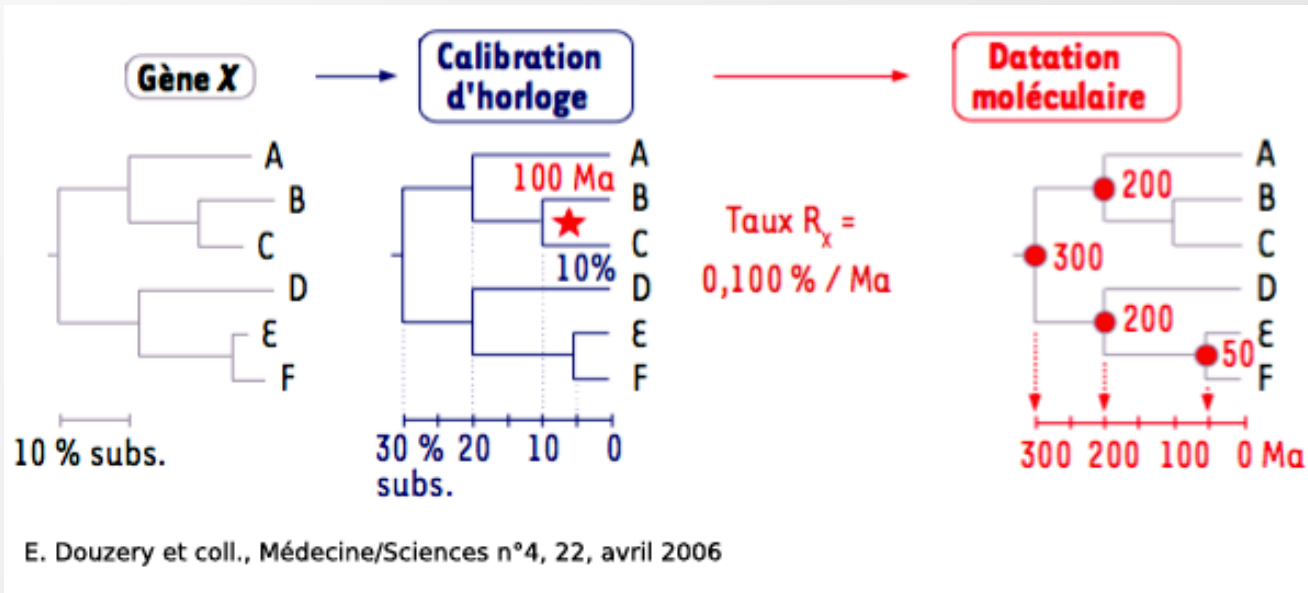


Figure 18. L'importance des fossiles en reconstruction phylogénétique. **a** : théorie classique des relations entre amniotes actuels ; **b** : relations de parenté obtenues par Gardiner sur la base des caractères des parties molles des actuels, puis sur des caractères mixtes incorporant des fossiles ; **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

Fossiles... et évolution moléculaire



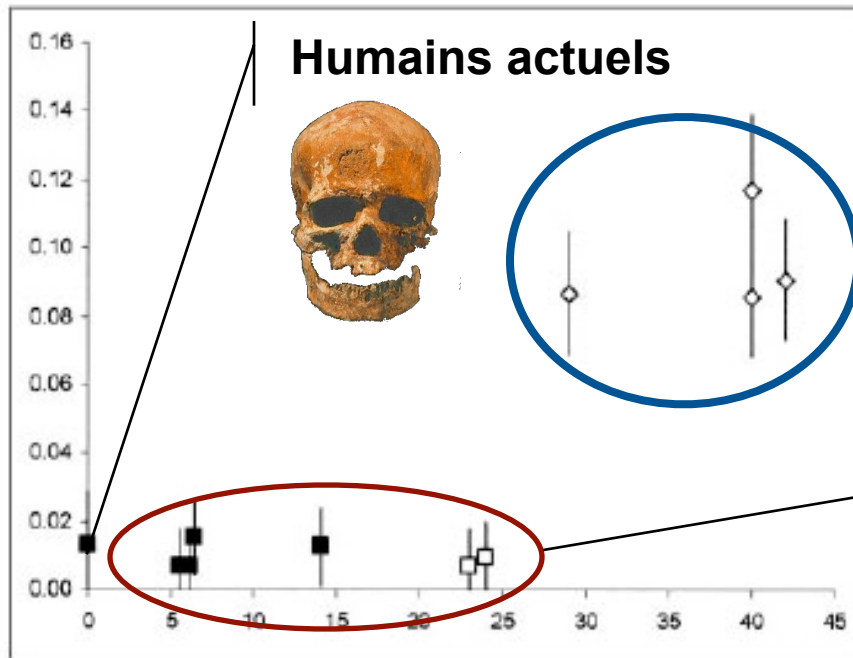
■ Les fossiles pour calibrer les horloges moléculaires.

- 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).

Molécules fossiles... et évolution

Evidence for a genetic discontinuity between Neandertals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans

David Caramelli[†], Carles Lalueza-Fox[‡], Cristiano Vernesi[§], Martina Lari[†], Antonella Casoli[¶], Francesco Mallegni[¶], Brunetto Chiarelli[†], Isabelle Dupanloup[§], Jaume Bertranpetit^{††}, Guido Barbujani[§], and Giorgio Bertorelle^{†††}

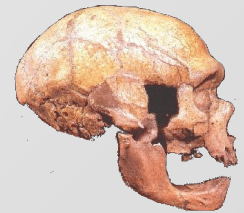


Average genetic distance between ancient and modern samples (2,566 sequences of modern Europeans; y axis), as a function of the samples' age (x axis, in thousands of years). Vertical lines represent two standard deviations above and below the mean. Squares, a.m.h. Diamonds, Neandertals. The Paglicci samples typed in this study are indicated by open squares. The point at 0 years indicates the average pairwise difference between present-day samples.

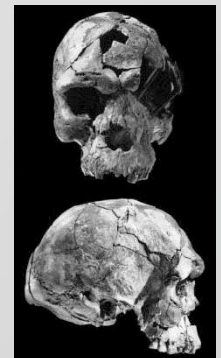
■ L'ADN ancien pour étudier les Néandertaliens.

- De l'ADN fossile de néandertaliens et d'*Homo sapiens* ancien a été récupéré par PCR
- Néandertalien et *H. sapiens* représenteraient bien deux espèces distinctes.

Néandertaliens



Sapiens « archaïques »



Fossiles... et évolution des idées sur l'Evolution

■ L'évolution du cheval.

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

