

Sur la piste du vivant

L'évolution... une suite d'innovations morphologiques dues aux changements de climat, de configuration des masses terrestres et au hasard : une longue course entre les espèces.

> PAR CHRISTIANE DENYS, DÉPARTEMENT SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTION, MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

L'ÉVOLUTION DES ESPÈCES • TDC N° 946 6

Selon la définition biologique, l'évolution concerne la descendance avec modification sous l'effet de la sélection naturelle. Cette définition s'applique à l'étude des changements de fréquence de gènes dans une population et de leur transmission à la génération suivante. Ce qui est moins facile à appréhender, c'est la façon dont la descendance de différentes espèces peut s'effectuer à partir d'un ancêtre commun au cours du temps, qui se mesure en millions d'années.

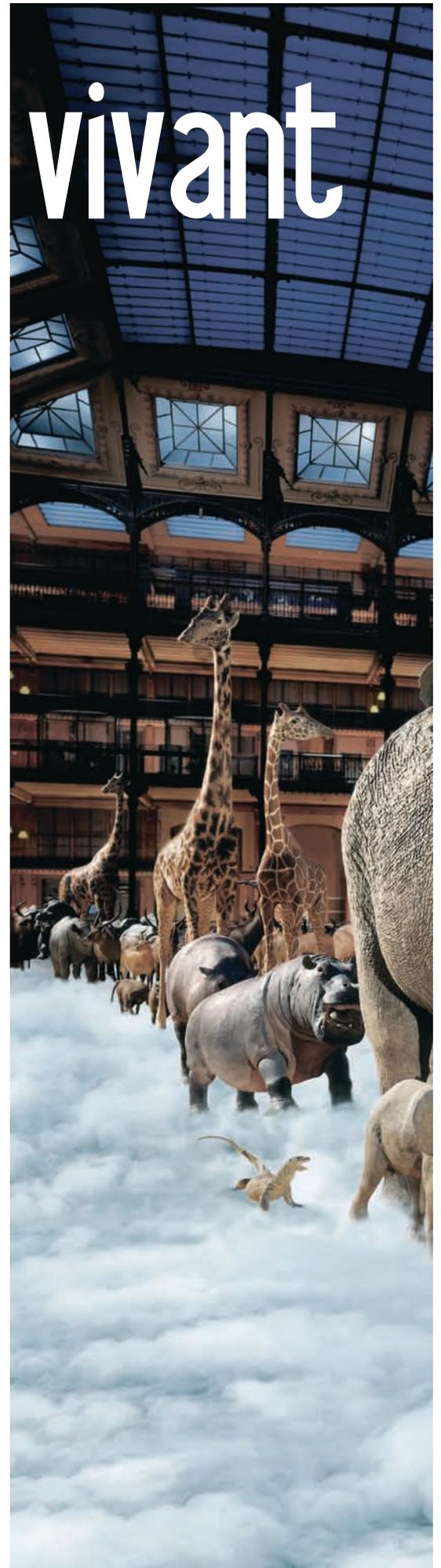
En effet, au cours des 4,6 milliards d'années que compte la Terre, une longue évolution des environnements et des organismes s'est opérée. Si la diversification de la vie a démarré il y a environ 3 milliards d'années avec les bactéries, en évoluant à partir d'organismes unicellulaires, il a fallu attendre les 600 derniers millions d'années pour que le monde terrestre soit enfin conquis.

Grâce aux archives fossiles, on peut retracer l'histoire, les modes et les rythmes d'évolution des espèces sur le globe. L'étude de la diversification des grandes lignées (phyla) appartient à une discipline nommée macroévolution. Ce dernier terme a été créé par l'Américain George Simpson en 1944 et désigne l'étude des

patrons et des processus cherchant à retracer l'histoire des grands groupes d'organismes en précisant les affinités entre taxons*. Grâce au développement foudroyant de la phylogénie moléculaire*, il devient en effet possible de retracer l'arbre du vivant avec une précision inégalée à ce jour, tandis que les témoins fossiles apportent leur contribution en fournissant des explications sur l'âge des divergences, les rythmes de diversification au sein des clades* en lien avec les grands événements biogéographiques et climatiques (voir p. 22-24).

Actuellement, une partie des débats concernant l'évolution porte sur les trois questions suivantes : la variation génétique actuelle est-elle le fait du hasard ou existe-t-il des directions privilégiées d'évolution dues aux contraintes évolutives ? Le hasard ou les processus de sélection interviennent-ils à tous les stades dans l'accumulation des changements évolutifs ? À quel niveau les processus de sélection agissent-ils : ADN, populations, espèces ou organismes ?

Nous verrons ici comment, à travers l'étude des archives paléontologiques et des arbres de phylogénie moléculaire, nous pouvons essayer de répondre à ces questions.





La marche irrésistible de l'évolution. L'étonnante histoire de l'évolution des espèces est retracée dans la Grande Galerie de l'Évolution et ses balcons annexes, où l'on peut voir un ensemble de 3 000 spécimens illustrant la variété des espèces depuis les origines de la vie.

© DIMITRI TOLSTOI

Quelle diversité dans les clades de l'arbre du vivant ? En examinant l'arbre du vivant, on s'aperçoit que la diversité est inégalement répartie dans certains clades. Les plantes et les insectes représentent plus de 2 millions d'espèces, les vertébrés seulement 0,2 million.

Ainsi, dans l'arbre des mammifères, qui comprend 5 416 espèces, certaines branches n'ont donné naissance que de un à cinq genres, comme les *Scandentia* et les *Dermoptera*, alors que d'autres, tels les rongeurs, rassemblent près de la moitié de la diversité du groupe avec 481 genres et 2 277 espèces.

LA DIVERSITÉ EST INÉGALEMENT RÉPARTIE

Cette inégalité suscite plusieurs questions : quels facteurs sont à l'origine de la diversification ? L'environnement peut-il offrir des conditions favorables à la différenciation de certains groupes ? Le mode de spéciation le plus courant s'effectuant de manière allopatrique, y a-t-il des conditions géographiques qui favorisent la diversification de certains clades ? Certains groupes peuvent-ils échapper à la prédation ou à la compétition ? Pour répondre à ces questions, il faut examiner les patrons de diversification des clades (stase, changement de caractère, spéciation, extinction) et leur processus (voir graphiques p. 9).

La stase : de nombreuses lignées de l'arbre du vivant montrent une stase morphologique, c'est-à-dire que la forme n'a pas changé sur une longue période. Ces lignées sont souvent appelées fossiles vivants, à tort car, pour certains taxons, des études génétiques ont révélé que si la morphologie subissait peu de transformations, ce n'était pas le cas du génome : on découvre de plus en plus d'espèces jumelles ayant ce découplage entre molécules et morphologie. Cependant, le coelacanth, qui appartient à la base du clade des vertébrés, ne présente pas ou peu de différence morphologique avec des fossiles datant de 80 millions d'années (Ma). La découverte en 1938, dans l'océan Indien, de ces animaux considérés comme disparus a fait la une des journaux.

Le changement de caractère : les lignées peuvent lentement ou rapidement changer de forme, dans une seule direction (le développement du membre des chevaux) ou de façon réversible par perte ou gain de segments (le membre à 5 doigts).

La spéciation ou cladogenèse : les patrons de diversification des clades peuvent s'observer à partir de phylogénies robustes, c'est-à-dire à partir de plusieurs gènes montrant si possible un consensus ●●●

* Les astérisques renvoient au lexique, p. 29.

●●● Le lien micro-macroévolution reste difficile à établir en raison du facteur temps

molécules-morphologie. Ainsi, le clade A montre des cladogènes fréquentes et un aspect buissonnant, le clade B se caractérise par une longue branche et peu d'événements de spéciation, et le clade C révèle l'existence de plusieurs lignées se différenciant en même temps.

L'extinction : les extinctions sont très fréquentes et importantes dans l'histoire de la vie. Elles peuvent arriver simultanément dans plusieurs taxons (on parle alors d'extinction de masse) ou être plus rares dans les lignées. *A priori*, 99% des espèces qui ont vécu sur la Terre se sont éteintes.

Au cours du temps, certains clades peuvent totalement disparaître : ainsi les trilobites il y a 225 Ma, les ammonites et les dinosaures il y a 65 Ma.

Les processus de diversification. Au lieu de ne regarder que les processus au sein d'une espèce, comme chez les drosophiles, il faut se tourner vers la phylogénie du clade *Drosophila* et sa position sur l'arbre du vivant. De plus, la compréhension de leur origine et de leur diversification nécessite de s'intéresser aux clades fossiles et aux conditions climatiques et géologiques qui existaient au moment de la diversification à partir de l'ancêtre commun. Cependant, les processus microévolutifs classiques peuvent permettre d'expliquer la macroévolution si l'on tient compte des paramètres temps et espace. Le lien micro-macroévolution reste difficile à établir en raison de l'importance du facteur temps, qui ne permet pas d'expérimenter, et de l'aspect très fragmenté des archives paléontologiques, où seule l'évolution morphologique est apparente.

Trois pressions évolutives majeures apparaissent comme le moteur de la diversification des espèces dans le temps et dans l'espace : la génétique des populations considère la mutation comme source de la variabilité, alors que la dérive génétique et la sélection sont des facteurs d'érosion de cette dernière.

La mutation : terme introduit par le Néerlandais Hugo de Vries en 1901 pour désigner un changement brusque et héréditaire de l'information génétique. Les mutations peuvent affecter la séquence des nucléotides*, l'arrangement des gènes ou encore la quantité de matériel génétique. En 1940, le généticien autrichien

**99%
DES ESPÈCES
SE SONT
ÉTEINTES**

Richard Goldschmidt a proposé l'hypothèse de l'existence de deux types d'événements génétiques susceptibles de jouer un rôle évolutif : les macromutations, qui ont un effet important sur le phénotype*, et les mutations systémiques, qui conduisent à un remaniement profond du génotype*. Dans les deux cas, les phénotypes nouveaux sont tellement différents des ancêtres qu'il les a qualifiés de « monstres ».

Cependant, si la plupart des « monstres » sont condamnés à disparaître, certains survivent et peuvent être à l'origine de lignées entièrement nouvelles. Il n'existe pas encore de preuves de ce type

de saut mutationnel, mais il semble de plus en plus possible que les mutations qui interviennent sur les gènes de développement des organismes puissent avoir un effet important en termes d'innovation morphologique.

La dérive génétique : ce terme désigne la fluctuation aléatoire des fréquences alléliques* d'une population en l'absence d'autres pressions sélectives. La dérive est d'autant plus efficace que la taille de la population est petite.

La sélection : c'est Charles Darwin, en 1858, qui a introduit le terme de sélection comme étant le processus entraînant une survie ou une reproduction supérieure ou inférieure chez certains individus du fait de leur génotype. La sélection peut être naturelle ou exercée par l'homme afin d'améliorer les espèces.

La sélection naturelle, qui produit de l'évolution sur les caractères en augmentant la variation au sein d'une population, peut être directionnelle, stabilisante ou disruptive. Elle est directionnelle quand un caractère est favorisé (procurant une meilleure *fitness*, c'est-à-dire plus de descendants) par une évolution dans un sens

FOCUS

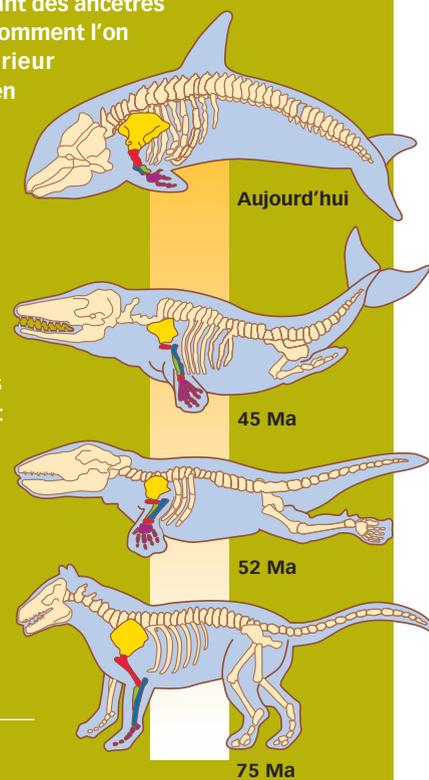
Des condylarthres aux cétacés

La transition dans la forme des membres menant des ancêtres condylarthres aux cétacés modernes montre comment l'on passe de manière lente d'un membre antérieur destiné à la marche à un membre transformé en nageoire (dessins ci-contre). Des fossiles présentant des stades intermédiaires ont été retrouvés, tel *Pakicetus* (Éocène du Pakistan, 52 Ma), un animal de la taille d'un loup, qui combine une tête de baleine, un corps d'artiodactyle et qui n'a plus d'équivalent actuel.

Vers 45 Ma sont apparus des animaux plus adaptés au milieu aquatique, comme *Rhodocetus balochistanensis*, qui mesurait 2,80 mètres de long, dont les membres postérieurs permettaient une propulsion dans l'eau, et qui devait avoir un mode de vie semblable à celui des phoques ou des dauphins.

Il existe peu d'exemples de transition dans les archives fossiles ; souvent, les changements apparaissent brusquement d'une couche géologique à l'autre. Certaines lignées de trilobites auraient ainsi développé, par convergence, l'augmentation du nombre de segments pendant plusieurs millions d'années.

► La conquête du milieu marin par les mammifères.





© GÉRARD LACZ/SUNSET

◀ **Le coelacanthe**, dernier représentant actuel des poissons crossoptérygiens. Il a peu évolué depuis 400 Ma. Ses nageoires à axe charnu et mobile préfigurent les membres des tétrapodes.

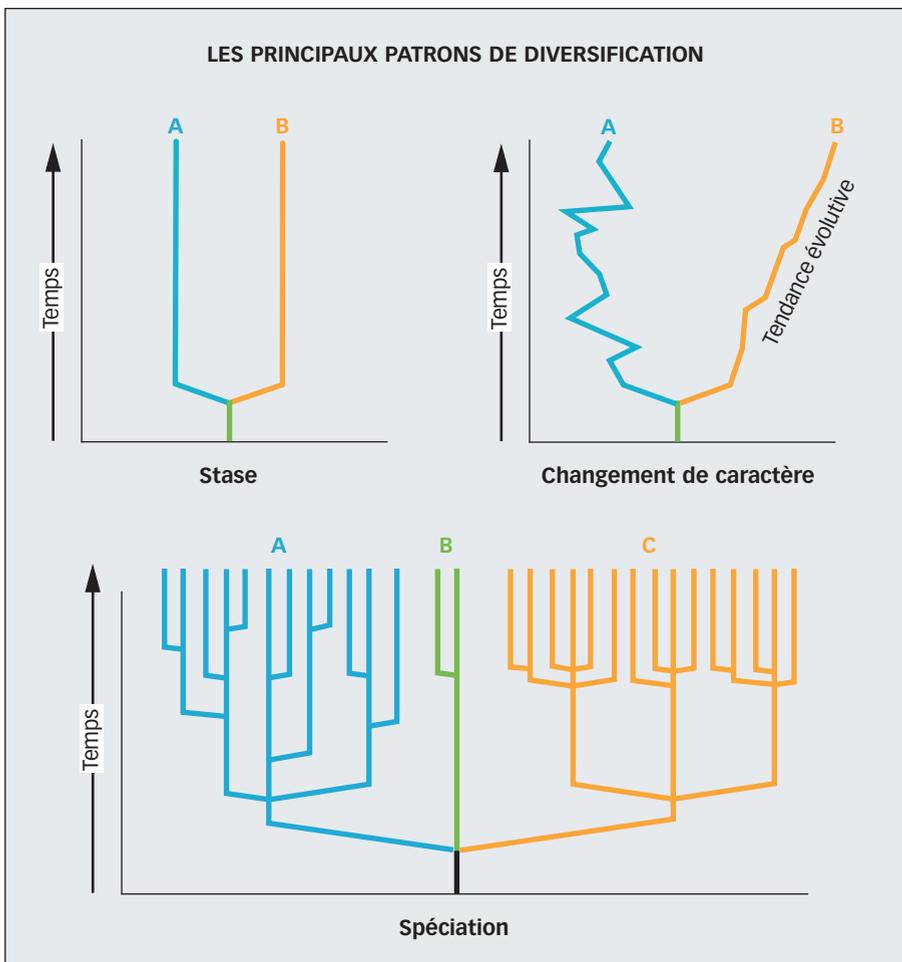
(des augmentations ou des diminutions de taille sont souvent observées). Si, au contraire, les individus intermédiaires d'une population possèdent une *fitness* supérieure, la sélection garde la population à taille constante, comme le poids des bébés humains à la naissance, calibré autour de 3 kilogrammes. Enfin, la sélection est disruptive quand les extrêmes sont favorisés; on parle alors de spécialisation. Un exemple concerne les pinsons, dont la taille du bec et les performances pour craquer des graines ont été mesurées (voir p. 22-24). Les poissons cichlidés des lacs africains se sont fortement spécialisés en très peu de temps en occupant diverses strates d'eau ou en se nourrissant différemment. Ce processus de divergence morphologique peut intervenir très rapidement (on compte moins de 20 000 ans dans le cas du lac Victoria).

Cependant, plusieurs auteurs ne reconnaissent pas le lien entre micro et macroévolution, et la littérature est plutôt muette sur ce sujet. Cela tient en partie au fait que les processus macroévolutifs ne peuvent être déduits que de l'observation des fossiles et/ou des arbres phylogénétiques, et que l'on parle alors uniquement d'évolution morphologique ou phénotypique, sans tenir compte de l'environnement ou des communautés du passé.

Les mécanismes sous-jacents de la macroévolution. À l'échelle supra-spécifique, plusieurs théories ont essayé de rendre compte de ces mécanismes.

Les équilibres ponctués : en 1972, Niles Eldredge et Stephen Jay Gould, deux paléontologues américains, proposent la théorie des équilibres ponctués selon laquelle les changements morphologiques constatés dans les successions temporelles de fossiles sont discontinus. Après une période de stase intervient un bref épisode de diversification morphologique (ponctuation) au cours duquel apparaissent de nouvelles lignées. Selon eux, la stase, qui serait la règle observée au cours du temps chez les fossiles, serait due aux contraintes de développement. En cas de rupture de cet équilibre, les génotypes déviants sont isolés du reste de la population et la séparation brusque des flux de gènes mène à la fondation d'une nouvelle espèce, morphologiquement différente de la première.

Des exemples chez les trilobites ou les escargots du lac Turkana (Kenya- ●●●



© DR

●●● **Des crises importantes ont eu lieu plusieurs fois au cours de l'histoire de la vie**

Éthiopie) semblent corroborer cette hypothèse. Cependant, les partisans du gradualisme* montrent aussi l'existence de séries continues de transformations morphologiques, et l'évolution semble s'accommoder des deux modes de divergence remarqués dans les archives paléontologiques, sans renier la sélection naturelle.

LA PROBABILITÉ D'EXTINCTION EST CONSTANTE

La coadaptation et la coévolution : Darwin avait parlé de coadaptation pour expliquer comment une fleur et une abeille sont adaptées l'une à l'autre. C'est le biologiste américain Leigh Van Valen, en 1973, qui parlera le premier de coévolution. Après avoir établi des courbes de survie d'une cinquantaine de groupes d'êtres vivants, il constate que, quelle que soit la durée de chaque groupe, la probabilité d'extinction est constante. Pour expliquer cette constance, il propose que le moteur de la macroévolution dépende de la compétition interspécifique au sein des communautés et que celles-ci soient maintenues en équilibre par une course aux adaptations pour résister aux changements continus de l'environnement. C'est l'hypothèse de la Reine Rouge, par analogie avec la course d'Alice et de la Reine Rouge dans le livre de Lewis Carroll, *Alice au pays des merveilles*. Dans sa théorie, des changements de l'environnement physique ne sont pas nécessaires, les facteurs biotiques suffisant à produire un mouvement continu et autodirigé de l'environnement et des espèces.

La sélection d'espèces : terme créé en 1980 par Elisabeth Vrba. La paléontologue américaine fait partie d'un groupe d'auteurs qui proposent la théorie suivante : l'évolution des espèces serait découplée des processus de sélection qui agissent sur l'organisme ; les espèces vivant dans des environnements hautement changeants survivent par leur immunité à ces changements. C'est la théorie du « plus

ça change, plus c'est la même chose », qui est une explication de la stase évolutive. Une autre explication fournie notamment par l'anthropologue américain Daniel Lieberman en 1995 est que les pressions de sélection interviennent dans différentes parties de la population, comme une sorte de tampon qui conserve l'équilibre. La rupture de celui-ci serait due à d'importantes perturbations environnementales ou à l'isolement et à la dérive génétique ou bien encore à des mutations

génétiques. En 1992, Vrba émet l'hypothèse que les phénomènes climatiques et environnementaux jouent un rôle pour expliquer les grandes phases d'extinction et d'innovation dans les lignées. Elle montre, en effet, que certaines forces abiotiques* peuvent, au cours du temps, sélectionner des espèces mieux adaptées que d'autres aux modifications de l'environnement. Selon ce chercheur, les populations animales traquent leur habitat préféré et le suivent lors des grands changements cli-



© ILLUSTRATION DE MARK A. KLINGER/CARNÉGIE MUSEUM OF NATURAL HISTORY, PITTSBURGH

► **Un rescapé : le kha-nyou.** En 2006, une équipe de chercheurs américains découvrait au Laos *Laonastes aenigmamus* (kha-nyou en laotien), un rongeur appartenant à une famille que l'on croyait disparue depuis au moins 20 Ma, les *Diatomyidae* (www.rinr.fsu.edu/rockrat/).

matiques. S'il disparaît, les espèces n'ont plus que deux solutions : s'éteindre ou s'adapter en changeant d'habitat. Cette théorie permet d'expliquer les tendances évolutives observées dans certains taxons supérieurs et s'accommode avec les théories de la microévolution, ces phénomènes n'étant pas incompatibles avec la compétition interspécifique.

Les grandes crises génératrices de macroévolution ? L'histoire de la Terre est ponctuée de plusieurs phases d'extinction massive des espèces. On pense aux dinosaures et à la crise Crétacé-Tertiaire (KT) dont il est admis qu'elle résulte d'une collision de notre planète avec une météorite récente. Mais des crises beaucoup plus importantes ont eu lieu plusieurs fois au cours de l'histoire de la vie et leurs causes ne sont pas encore élucidées.



© J.-M. LABAT ET Y. LANGEAU/PHONE

▲ **Le nautilus et sa coquille en spirale.** Cet animal proche des ammonites, qui se déplace par réaction en projetant de l'eau, a peu évolué depuis 400 Ma.

Depuis 1970, les paléontologues américains David Raup et John Sepkoski ont commencé à quantifier précisément les extinctions en comptant les genres qui s'éteignent à chaque période temporelle. Leurs études ont montré qu'en plus d'une courbe continue certaines périodes relativement brèves étaient marquées par des «pics», ou extinctions de masse. Dans les années 1980, ils ont continué cet inventaire et ont recherché des rythmes et des cycles en fonction du climat et du forçage astronomique*. Sept grandes crises ou

événements biotiques ont été recensés à ce jour, qui correspondent, par convention, à des périodes où environ 75% des espèces se sont éteintes.

Précambrien-Cambrien (555-545 Ma) : disparition de la faune d'Ediacara (méduses, algues acritarches*, plancton). Cette période est marquée par une régression globale du niveau des océans, une chute de l'oxygène dans l'eau et des traces de glaciation.

Cambrien inférieur (523-520 Ma) : extinction des éponges archéocytes et de plusieurs familles de trilobites. Dans ce cas assez mal connu, les causes environnementales suggèrent une augmentation du niveau des eaux et une forte réduction du carbone avec des conditions très particulières affectant la productivité du phytoplancton à la fin de l'Ordovicien

(440 Ma) : environ 28% des familles et 85% des espèces disparaissent ; les graptolites (fossiles en forme de branche, qui vivaient en colonies) frôlent la disparition ; les trilobites, les céphalopodes nautiloïdes, les conodontes (sortes d'anguilles du Trias), les brachiopodes et les échinodermes fixés sont très affectés. Un grand refroidissement climatique global a été invoqué pour expliquer cette crise (glaciation sur le supercontinent du Gondwana, placé au pôle Sud, baisse du niveau marin et diminution des teneurs en oxygène des eaux marines).

Limite Dévonien-Carbonifère (365 Ma) : extinction de 75% des espèces marines, disparition des récifs, réduction de la diversité de 86% des brachiopodes, des trilobites, des ostracodes et des conodontes, extermination quasi massive des

FOCUS

L'origine des extinctions de masse

Dans le monde scientifique, les causes des grandes extinctions sont âprement discutées. Il semble cependant qu'aucun de ces épisodes n'ait été réellement instantané. Les archives paléontologiques montrent que ces grandes crises ont souvent été le coup de grâce donné après des successions de plusieurs événements de moindre intensité. Les causes sont multiples et la seule explication qui peut être donnée est la suivante : un certain seuil de perturbation de l'environnement peut amener à un effondrement global des écosystèmes.

À la recherche d'une cause unique pour expliquer les extinctions de masse, les paléontologues américains Fisher et Arthur ont proposé, en 1977, la théorie selon laquelle le climat global alternerait des phases d'effet de serre provoqué par de hauts niveaux de CO₂ avec des glaciations ayant des bas niveaux de CO₂, ces fluctuations étant liées aux cycles de Milankovitch*. Cependant, les impacts météoritiques semblent être imprévisibles et toutes les crises ne suivent pas ce modèle climatique. Il faut noter la grande instabilité de l'écosystème global et le fait qu'aucune extinction de masse n'ait fait disparaître toutes les espèces.

foraminifères benthiques, disparition des tentaculites et des récifs de corail. Sur terre, la faune ne semble pas affectée. Des impacts météoritiques pourraient avoir provoqué cette crise. L'eau devait être très chaude et un effet de serre marqué pourrait caractériser cette période. Enfin, la fermeture de la Paléothéthys occidentale – océan ouvert au nord du Gondwana – peut avoir, en modifiant les circulations océanique et atmosphérique, réchauffé le climat et amené des eaux peu ou pas oxygénées sur les plateaux continentaux.

Permo-Trias (245 Ma) : c'est la crise la plus sévère. Elle aurait éliminé 96% des espèces vivantes, dont environ 95% des espèces marines. On assiste à la disparition des trilobites et graptolites ; les foraminifères benthiques et les récifs disparaissent. Pour le plancton marin, ●●●

► **Piégé dans l'ambre, un insecte vieux de 40 Ma.** Grâce à leurs ailes, les insectes seront restés les maîtres incontestés des airs pendant près de 80 Ma.

les radiolaires et les acritarches voient leur diversité diminuer; les ammonoïdes sont décimés d'environ deux tiers de leurs espèces; 90% des genres de brachiopodes s'éteignent. De même, ne survivent que très peu de genres d'échinodermes et les ostracodes. Par contre, dans les eaux profondes et les eaux douces, les mollusques bivalves sont peu affectés. Cette crise touche également la flore continentale, tandis qu'on assiste à un pic de biodiversité fongique. La diversité des insectes chute drastiquement et plus de 70% des vertébrés de l'époque (amphibiens et reptiles mammaliens) disparaissent. Cette crise aurait plusieurs causes: une modification du climat avec le développement d'une forte aridité et un climat contrasté de type continental, plus un réchauffement important dû à l'augmentation des gaz à effet de serre sur la Pangée, qui



●●● Il faut environ 10 Ma après une crise pour que la biodiversité reprenne son niveau antérieur

regroupe presque tous les continents actuels. Ce changement climatique s'accompagne d'une des plus importantes régressions du niveau marin et de grands dépôts de sel sur les plateaux continentaux. De plus, une crise volcanique se déclenche avec d'énormes coulées de lave ou traps, augmentant ainsi l'effet de serre et les pluies acides.

Trias supérieur (215-200 Ma) : cette crise est moins connue, alors qu'elle a provoqué la disparition d'environ 75% des espèces marines, l'extinction des conularides, des récifs et des conodontes, un recul des mollusques bivalves et des ammonoïdes, une réduction de la diversité des pollens, l'extinction des amphibiens labyrinthodontes et des grands reptiles herbivores, tandis que les crocodiliens, les ptérosaures et les dinosaures se diversifiaient rapidement. Plusieurs phénomènes sont invoqués: baisse du niveau des océans et de leur salinité, aridité continentale, traps volcaniques aux États-Unis et en Afrique du Sud, impact météoritique du Manicouagan, au Québec.

Crétacé-Tertiaire (65 Ma) : c'est la crise la plus connue, avec 76% d'extinction

des espèces, dont les dinosaures et les ammonites, ainsi qu'une très forte réduction des bivalves rudistes, de certains échinodermes et des coraux. Sur terre, 60% des espèces d'angiospermes s'éteignent et l'on constate un pic de spores de fougères durant cette période. Les changements abiotiques de l'époque sont très nombreux, provoqués par des phénomènes comme l'impact d'une comète, suivi d'un tsunami massif, et une intense activité volcanique en Inde (traps du Deccan). La période est aussi marquée par une forte régression du niveau marin, des réductions de carbone et de probables refroidissements climatiques.

Période actuelle : on assisterait aujourd'hui à une nouvelle crise d'extinction de la biodiversité, d'une ampleur comparable voire supérieure à celles du passé. Deux facteurs conduisent à cette extinction: la modification profonde du milieu (agriculture, urbanisation, déforestation, effet de serre) et la colonisation par les espèces envahissantes, transportées par l'homme volontairement ou involontairement.

L'origine des nouveaux taxons de rang supérieur. C'est une question tou-

jours débattue. En réduisant la biodiversité de manière rapide, les grandes crises laissent à certaines espèces survivantes le champ libre pour reconquérir les niches écologiques restées vides. Cela aurait pour conséquence de favoriser les innovations morphologiques ou adaptations clefs permettant à certains groupes, dans l'ombre des autres, d'envahir soudainement toute la planète et de mener une « explosion » de leur diversité. Ainsi, deux chercheurs américains, James Kirchner et Anne Weil, ont montré, en 1995, qu'il faut environ 10 Ma après une crise pour que la biodiversité récupère son niveau antérieur, avec cependant des communautés animales et végétales transformées. De plus, la biodiversité semble augmenter régulièrement depuis ses origines, malgré le « bruit de fond » des extinctions régulières.

Parmi les exemples classiques de diversification explosive, on trouve l'explosion

► **Arbre phylogénétique des mammifères** (actuels et fossiles).

Il montre qu'en 20 Ma la diversification des groupes a été très rapide.



© ALFRED PASIEKA/SPL/COSMOS

cambrienne (faune de Burgess) qui intervient sans crise d'extinction antérieure dans un monde où les conditions de vie n'ont pas changé, et la radiation des plantes à fleurs et des mammifères qui aurait été permise par l'extinction des dinosaures et la crise KT.

L'origine des mammifères est l'une des transitions les mieux connues grâce aux archives fossiles et constitue un cas d'école. Pendant une centaine de millions d'années, des patrons morphologiques complexes révèlent une augmentation dans le temps du nombre des caractères qui distinguent les mammifères : l'oreille interne, le palais, les os du bassin, la dent tribosphénique, sans que l'on puisse mettre en évidence l'invention du placenta, de l'hétéothermie ou des mamelles caractérisant le groupe actuel.

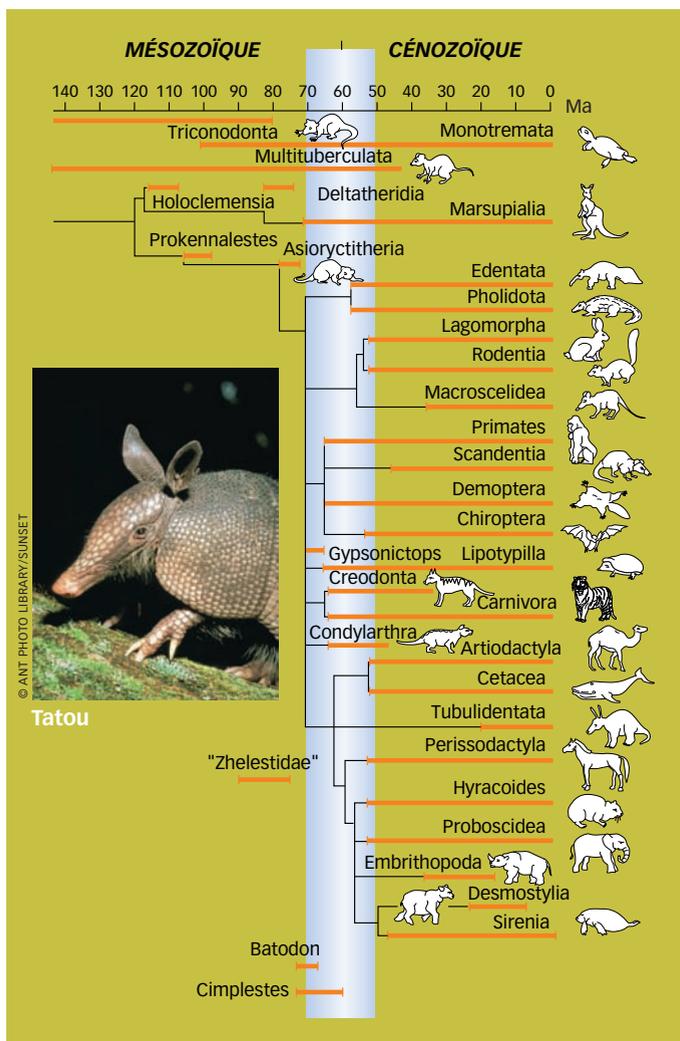
L'étude des caractères des taxons fossiles montre une succession d'acquisitions des caractères mammaliens en partant de petits reptiles carnivores. Il n'existe pas d'indication d'une seule adaptation clef permettant une accélération des lignées

qui permettent de les définir actuellement, et les arbres moléculaires confirment cette hypothèse de radiation adaptative. De plus, des travaux récents prouvent que les grands groupes de mammifères ont bien une origine géographique différente et auraient divergé par vicariance* dans un monde où les continents sont fragmentés.

Comment apparaissent les grandes mutations. Certaines, comme l'aile des oiseaux (voir DÉCRYPTAGE, p. 14-15) ou l'astragale en double poulie des *Cetartiodactyla*, sont aussi appelées des adaptations clefs. Elles permettent l'invasion et la rapide expansion au sein d'une nouvelle zone adaptative, qui conduit souvent à la différenciation d'un nouveau taxon de rang supérieur.

Les mécanismes à l'origine de ces innovations ne sont pas encore bien connus, mais les progrès de la génétique moléculaire et de la biologie du développement commencent à lever le voile sur ces aspects de la macroévolution. Ainsi, selon Stephen Jay Gould, les hétérochronies* seraient des moteurs d'innovation. Certains gènes qui contrôlent la segmentation et le plan d'organisation des organismes lors du développement subiraient des mutations et favoriseraient ces modifications importantes. Des événements de polyploïdie* auraient causé la multiplication des génomes. Selon le chercheur britannique Tom Kemp, l'accumulation de changements au sein d'une lignée évolutive (tendance évolutive) pourrait également être la source d'une diversification des taxons de rang supérieur.

Ainsi la Terre continue-t-elle d'évoluer. Des prédictions indiquent que, dans 200 Ma, les continents seront de nouveau réunis en une super-Pangée. Des extinctions de masse auront pu avoir lieu et les indications sur la vitesse d'évolution des taxons ou la durée de vie des espèces montrent que la biodiversité sera extrêmement modifiée. Il semble difficile d'établir des lois générales de la macroévolution tant les scénarios sont multiples et les jeux de hasard nombreux. Cependant, n'oublions pas que la crise d'extinction actuelle, liée à l'augmentation de la population et à la dégradation de l'écosystème global, pourrait modifier fortement cette évolution future.



SAVOIR +

- DAVID Patrice, SAMADI Sarah. *La Théorie de l'évolution : une logique pour la biologie*. Paris : Flammarion, 2000 (coll. Champs université).
- GOULD Stephen Jay (sous la dir. de). *Le Livre de la vie*. Paris : Seuil, 1993 (coll. Science ouverte).