

Évolution : approches paléontologique et génomique

Journée académique APBG

Cyril Langlois

Université Bordeaux 1

17 décembre 2008



Première partie I

Introduction, références et exemples d'évolution





Introduction

« *Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.* » Théodosius Dobzhansky (1900–1975)



Références bibliographiques

D'abord :

-  Darwin C., *L'Origine des espèces*, 1859
-  Gould S.-J., *La structure de la théorie de l'évolution*. NRF Gallimard, 2006
-  Lethiers F., *Évolution de la biosphère et événements géologiques*. Gordon & Breach Science Publishers, 1998
-  Ridley M., *Évolution biologique*. De Boeck, 1999



Références bibliographiques

Et aussi :

-  Picq P., *Faits et causes pour l'Évolution*. Pour la Science, juillet 2007
-  La Recherche, dossier 27, *L'évolution*, Mai-Juin 2007
-  La Recherche, dossier 19, *L'histoire de la Vie*, Mai-Juillet 2005
-  Pour la Science, dossier spécial *La valse des espèces*, juillet 2000



Références bibliographiques

Mais encore :



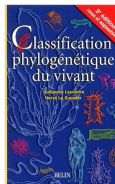
Benton M.-J., *Vertebrate Palæontology*. Blackwell, 2000



G. Lecointre & H. Le Guyader, *Classification phylogénétique du vivant*, Belin - Pour la Science, 2006



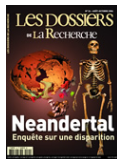
Y. Coppens & P. Picq (dir.), *Aux origines de l'humanité*, Fayard, 2001



Références bibliographiques

Évolution humaine

-  Crubézy É, Braga J. & Larrouy G., *Anthropobiologie*. Masson, 2002.
-  Pour la Science dossier spécial *Sur la trace de nos ancêtres*, octobre 2007
-  La Recherche, dossier 24, *Néanderthal, enquête sur une disparition*, Août-Octobre 2006
-  La Recherche, dossier 32, *La nouvelle histoire de l'Homme*, Août 2008



La théorie de l'évolution : quelques noms

XVIII^e siècle



Georges-Louis
Leclerc, comte
de Buffon (1707
– 1788)

Grand âge de la
Terre



Jean-Baptiste
Lamarck (1744
– 1829)

Première
théorisation
de l'évolution



Georges Cuvier
(1769 – 1832)

Anatomie com-
parée



Étienne Geoffroy
Saint-Hilaire
(1772 – 1844)

Homologies



La théorie de l'évolution : quelques noms

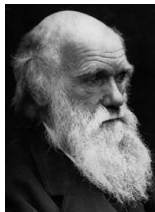
XIX^e siècle



Sir Richard
Owen (1804 –
1892)



Alfred Russell
Wallace (1823
– 1913)



Charles Darwin
(1809 – 1882)



Thomas Henry
Huxley (1824 –
1895)

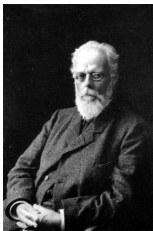
Paléontologie

Sélection naturelle



La théorie de l'évolution : quelques noms

XX^e siècle



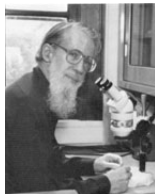
August Weismann (1834 – 1914)

Plasma germinatif, sélection hiérarchique



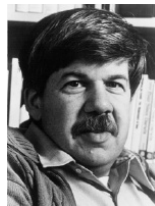
Georges Gaylord Simpson (1902 – 1984)

La paléontologie et la Théorie Synthétique



Leigh Van Valen (1935 –)

Théorie de la « Reine Rouge »

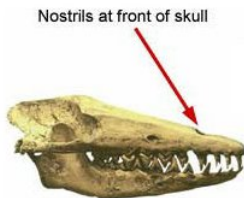


Stephen Jay Gould (1941 – 2002)

Sélection hiérarchique, équilibres ponctués, exaptations...



L'évolution des Cétacés



Pakicetus
50 million years ago



Aetiocetus
25 million years ago



Beluga Whale
Today

Exemple de "forme de transition" : la position des narines dans l'évolution des Cétacés.

D'après le site University of California, Museum of Paleontology, Berkeley (UCMP)

UCMP



A photograph of a dark brown, irregularly shaped, and textured object, likely a piece of dried or processed meat, set against a white background. The object has a rough, fibrous appearance with some internal structure visible. It is positioned diagonally, with a shadow cast to its right.

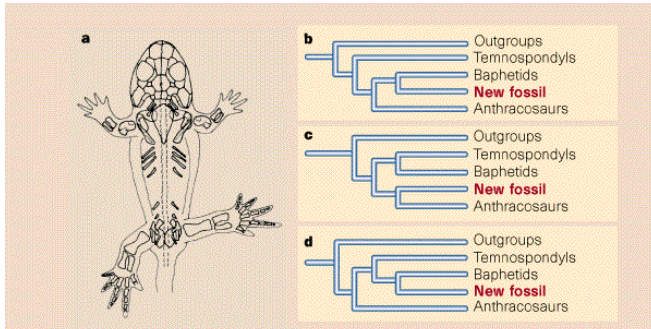
A phylogenetic tree illustrating the evolutionary relationships among early tetrapods. The tree is rooted on the left and branches out to the right. The taxa shown, from top to bottom, are:

- Ichthyostega*: Shown with a skull reconstruction (green and black) and a body reconstruction (green and black).
- Acanthostega*: Shown with a skull reconstruction (green and black) and a body reconstruction (green and black).
- Tiktaalik*: Shown with a skull reconstruction (green and black) and a body reconstruction (green and black).
- Panderichthys*: Shown with a skull reconstruction (green and black) and a body reconstruction (green and black).
- Eusthenopteron*: Shown with a skull reconstruction (green and black) and a body reconstruction (green and black).

The tree shows a series of branching events, with a red segment highlighting a specific part of the lineage. The taxa are arranged vertically, with *Ichthyostega* at the top and *Eusthenopteron* at the bottom.



Formes « de transition »



***Eucritta melanolimnetes*, a 334-million-year-old fossil amphibian.**

Palaeontological mix-up, **a**. The skeleton of the new amphibian described by J.A. Clack has features that have previously been used to distinguish three major groups of early tetrapod **b**, **c**, **d**. This mosaic of characters leads to at least three different phylogenetic interpretations.

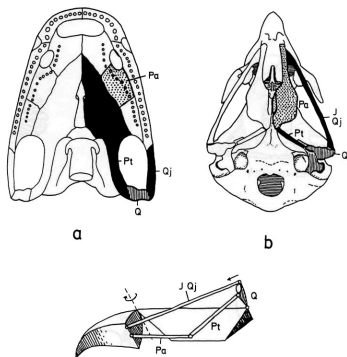
Nature 394, 66 - 69 (02 July 1998)

Un tétrapode fossile « copié-collé », combinant des caractères considérés comme typiques de plusieurs groupes de Tétrapodes primitifs.





Bricolage évolutif



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

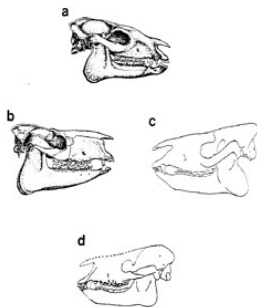
Exemple : la mécanique du bec des rapaces



La diversification des Périssodactyles



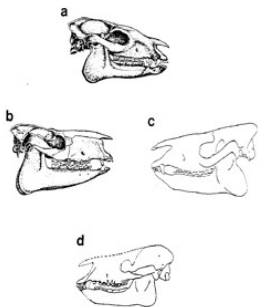
La diversification des Périssodactyles



Périssodactyles de l'Éocène



La diversification des Périssodactyles

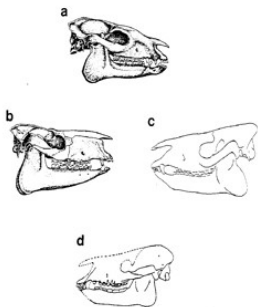


Périssodactyles de l'Éocène

- Équidés (a, *Hyrachotherium*);



La diversification des Périssodactyles

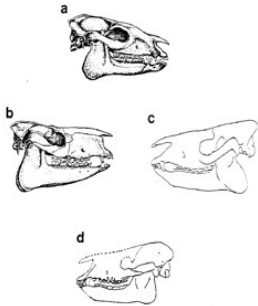


Périssodactyles de l'Éocène

- Équidés (a, *Hyrachotherium*) ;
- Rhinocérotydés (b, *Hyrachyus*) ;



La diversification des Périssodactyles

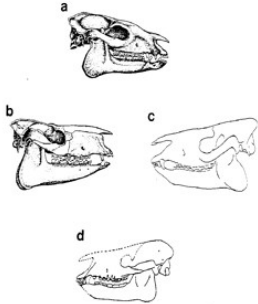


Périssodactyles de l'Éocène

- Équidés (a, *Hyrachotherium*) ;
- Rhinocérotydés (b, *Hyrachyus*) ;
- Tapiridés (c, *Heptodon*) ;



La diversification des Périssodactyles

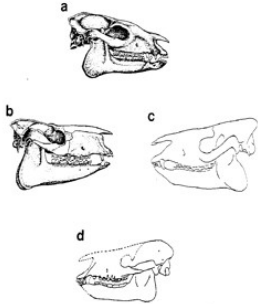


Périssodactyles de l'Éocène

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



La diversification des Périssodactyles



Périssodactyles de l'Éocène

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



Les premières formes rattachées aux quatre familles de Périssodactyles présentent des morphologies et des tailles très similaires, alors que leurs représentants ultérieurs sont bien différents.



Deuxième partie II

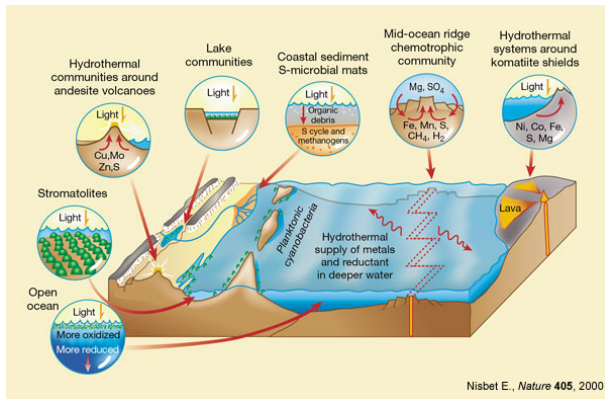
Évolution biologique, évolution géologique



La vie archéenne

Les endroits où la vie archéenne a pu s'épanouir :

- **Rides médio-océaniques** (chimiotrophes et hyperthermophiles) ;
- **Systèmes hydrothermaux** près des boucliers komatiitiques et des volcans d'arc insulaire (chimiotrophes / photosynthétiseurs) ; **systèmes hydrothermaux profonds** ?
- **Eaux peu profondes** (photosynthèse oxy- et anoxygénique) ;
- **Océan ouvert** (plancton photosynthétique) ;
- **Boues du fond marin** (méthanogènes / utilisateurs du cycle du soufre).



Les flèches indiquent le mouvement des fluides. L'atmosphère de l'époque était probablement riche en CO₂ et N₂, avec un peu de NO, SO_x et CH₄.



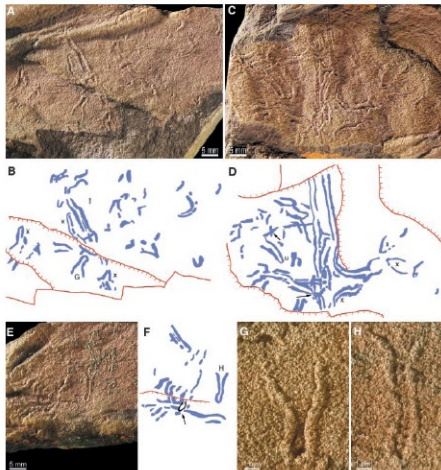
Premières traces de multicellulaires

Inde, -1,1 Ga



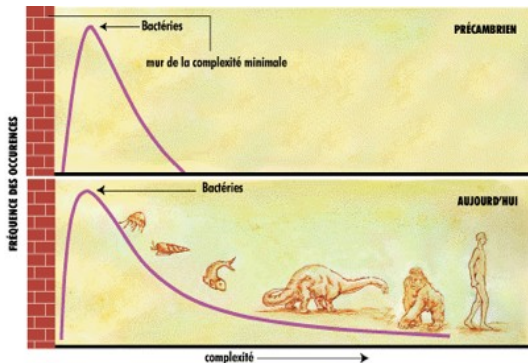
Australie, -1,2 Ga

Rasmussen B. *et al.*, Science **296**, 10 mai 2002



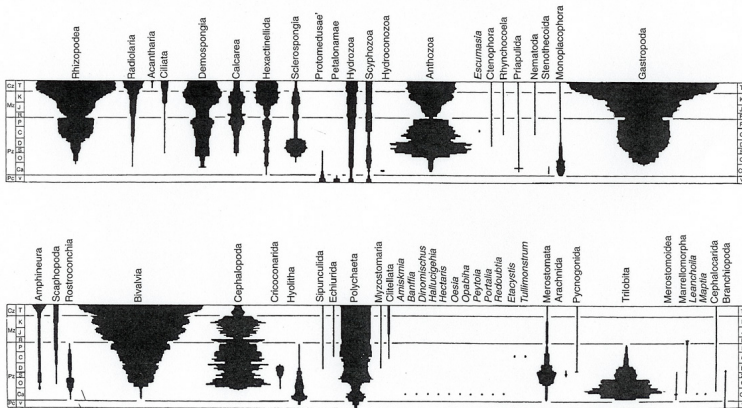
La vie terrestre type : la bactérie

- L'apparition de formes complexes peut s'expliquer par une « marche au hasard » à partir d'une distribution limitée d'un côté (à gauche).
- En terme numérique, le **mode** de la complexité du vivant reste celui de la **Bactérie**.



La diversité d'histoire des Métazoaires

A variety of spindle diagrams depicting numbers of families within orders through time. Several patterns are evident: bottom-heavy (trilobites, etc.), top-heavy (gastropods, etc.), parallel-sided (polychaetes, etc.), and multiphased (anthozoa, etc.). (After Sepkowski and Hulver 1985.)



T. S. Kemp, Fossils & Evolution, 1999



Invasion des continents

Les premiers

réseaux

trophiques

continentaux

Les données manquent pour le Cambrien et l'Ordovicien inf.. Toutes les données proviennent du continent Euraméricain.

E., Eo-archéen ; M.,

Méso-archéen ; Meso.,

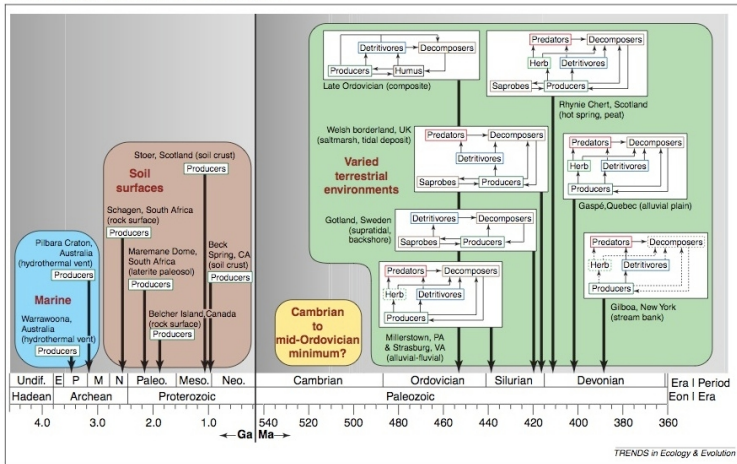
Méso-protérozoïque ; N.,

Néo-protérozoïque ; P.,

Paléo-archéen ; Paléo.,

Paléo-proterozoïque.

TRENDS in Ecology and Evolution Vol.20 No.5 May 2005

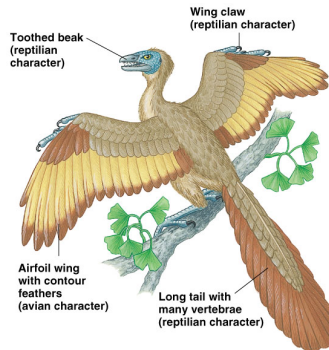


TRENDS in Ecology & Evolution

Dinosaures et Oiseaux



Microraptor, -128 Ma, (~30 cm de long) n'est pas un Oiseau...

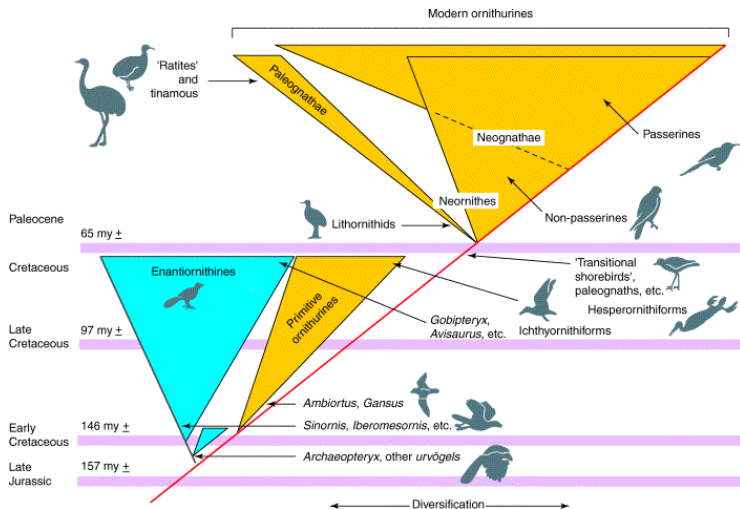


Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

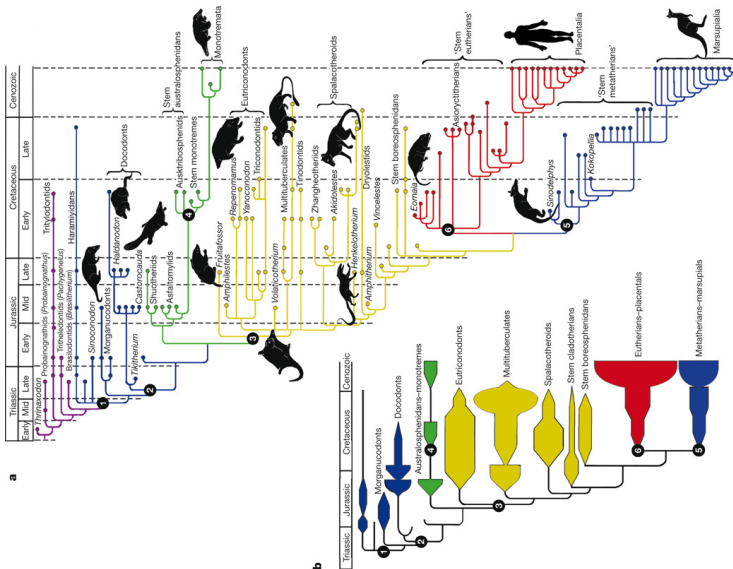
Archæopteryx, -160 Ma, est un Oiseau.



Les Oiseaux et la crise K-T

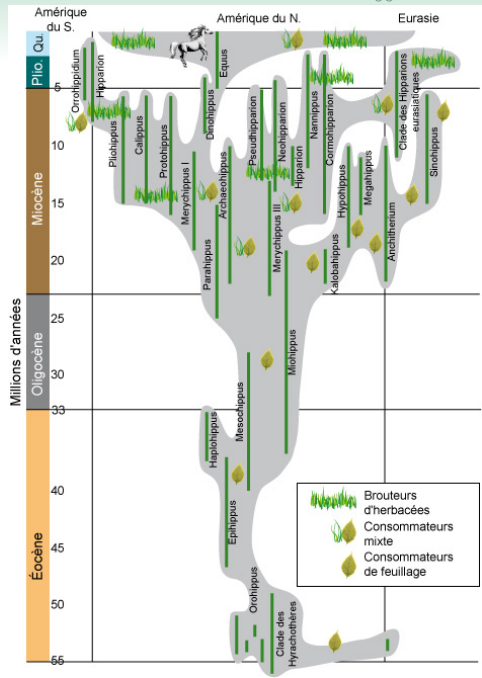


Mammifères du Crétacé



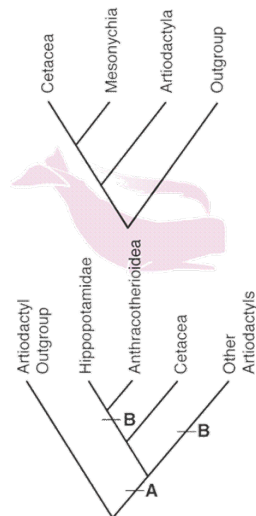
Equus : dernier genre d'un groupe florissant

- Une évolution essentiellement réalisée en Amérique.
- Diversification du groupe au Miocène, $\pm$ reliée à l'expansion des prairies à graminées (plantes C4).
- Disparition en Amérique, retour avec les espagnols au XVI^eS.



L'origine des Cétacés

- Désaccord entre phylogénies moléculaires et traditionnelles (incluant les fossiles).
 - Jusqu'à 2000, les paléontologues rapprochaient les Cétacés d'un groupe éteint, les Mésonychidés ;
 - Les phylogénies moléculaires sur les animaux actuels rapprochaient les Cétacés des Artiodactyles, surtout des Hippopotames ;
- Les premiers Hippopotames fossiles ne datent que de **15 Ma**, alors que les premiers Cétacés remontent à **50 Ma**, avec *Pakicetus inatus* et *Indohyus*.



L'origine des Cétacés

- Désaccord entre phylogénies moléculaires et traditionnelles (incluant les fossiles).
 - Jusqu'à 2000, les paléontologues rapprochaient les Cétacés d'un groupe éteint, les Mésonychidés ;
 - Les phylogénies moléculaires sur les animaux actuels rapprochaient les Cétacés des Artiodactyles, surtout des Hippopotames ;
- Les premiers Hippopotames fossiles ne datent que de **15 Ma**, alors que les premiers Cétacés remontent à **50 Ma**, avec *Pakicetus inatus* et *Indohyus*.



Illustration by Carl Buell, and taken from <http://www.neoucom.edu/Depts/Anat/Pakicetid.html>.

Pakicetus inatus, Cétacé primitif terrestre, 50 Ma, Pakistan



L'origine des Cétacés

- Désaccord entre phylogénies moléculaires et traditionnelles (incluant les fossiles).
 - Jusqu'à 2000, les paléontologues rapprochaient les Cétacés d'un groupe éteint, les Mésonychidés ;
 - Les phylogénies moléculaires sur les animaux actuels rapprochaient les Cétacés des Artiodactyles, surtout des Hippopotames ;
- Les premiers Hippopotames fossiles ne datent que de **15 Ma**, alors que les premiers Cétacés remontent à **50 Ma**, avec *Pakicetus inatus* et *Indohyus*.



Indohyus, Cétacé le plus archaïque connu, représentant du groupe-frère de tous les autres Cétacés, Éocène, Inde



L'origine des Cétacés

- Désaccord entre phylogénies moléculaires et traditionnelles (incluant les fossiles).
 - Jusqu'à 2000, les paléontologues rapprochaient les Cétacés d'un groupe éteint, les Mésonychidés ;
 - Les phylogénies moléculaires sur les animaux actuels rapprochaient les Cétacés des Artiodactyles, surtout des Hippopotames ;
- Les premiers Hippopotames fossiles ne datent que de 15 Ma, alors que les premiers Cétacés remontent à 50 Ma, avec *Pakicetus inatus* et *Indohyus*.

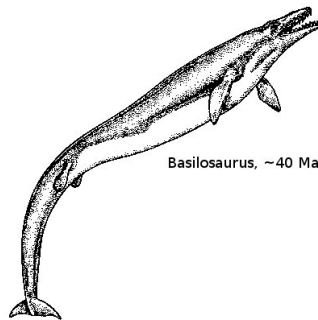


Rhodocetus, Cétacé primitif
semi-aquatique, 45 Ma, Pakistan



L'origine des Cétacés

- Désaccord entre phylogénies moléculaires et traditionnelles (incluant les fossiles).
 - Jusqu'à 2000, les paléontologues rapprochaient les Cétacés d'un groupe éteint, les Mésonychidés ;
 - Les phylogénies moléculaires sur les animaux actuels rapprochaient les Cétacés des Artiodactyles, surtout des Hippopotames ;
- Les premiers Hippopotames fossiles ne datent que de **15 Ma**, alors que les premiers Cétacés remontent à **50 Ma**, avec *Pakicetus inatus* et *Indohyus*.



Basilosaurus, ~40 Ma

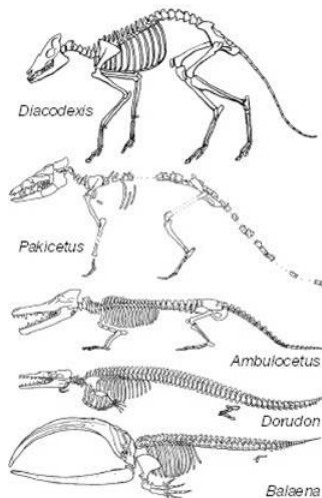
Basilosaurus isis, Cétacé aquatique, 40 Ma, Égypte



L'origine des Cétacés

La parenté Artiodactyles-Cétacés

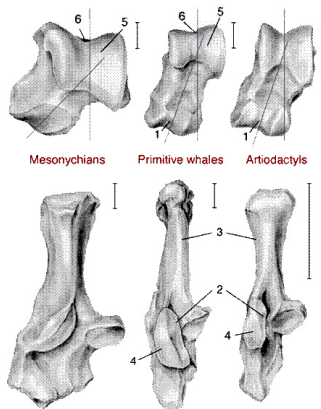
- La découverte de nouveaux fossiles au Pakistan a confirmé la relation Artiodactyle-Cétacé.



L'origine des Cétacés

La parenté Artiodactyles-Cétacés

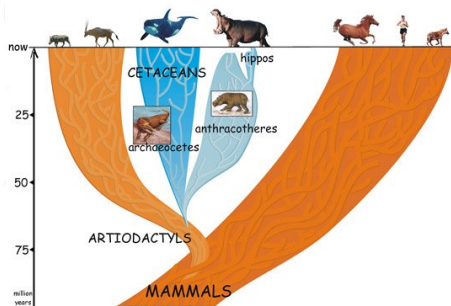
- La découverte de nouveaux fossiles au Pakistan a confirmé la relation Artiodactyle-Cétacé.
 - L'astragale de *Pakicetus* présente la morphologie en « double poulie » des Artiodactyles, **absente chez les Mésonychidés** ;
 - D'autres caractères de l'oreille interne confirme cette affiliation ;



L'origine des Cétacés

La parenté Artiodactyles-Cétacés

- La découverte de nouveaux fossiles au Pakistan a confirmé la relation Artiodactyle-Cétacé.
 - L'astragale de *Pakicetus* présente la morphologie en « double poulie » des Artiodactyles, **absente chez les Mésonychidés** ;
 - D'autres caractères de l'oreille interne confirme cette affiliation ;
- D'où viennent alors les Hippopotames ?
 - des Anthracothères.



J. R. Boisserie, 2005



Troisième partie III

Modalités et modèles d'évolution biologique



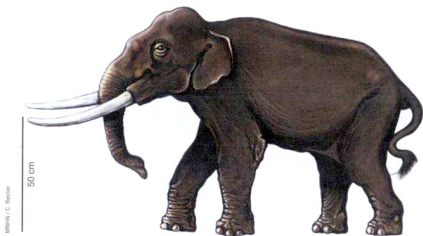
Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Nanisme :



Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Nanisme :



LE PLUS PETIT DES ÉLÉPHANTS NAINS A VÉCU EN SICILE, au milieu du Quaternaire. Il mesurait environ 70 centimètres de haut. Ce sont les crânes fossiles de cet animal qui ont probablement inspiré la légende du Cyclope d'Ulysse.

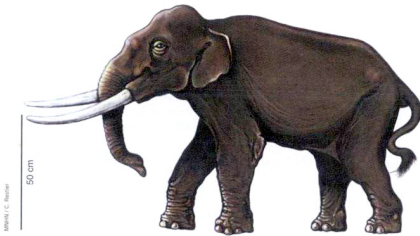
Pour la Science, dossier hors série La valse des espèces, Juillet 2000

Éléphant nain de Sicile du Quaternaire.
À l'origine de la légende des Cyclopes ?



Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Nanisme :



LE PLUS PETIT DES ÉLÉPHANTS NAINS A VÉCU EN SICILE, au milieu du Quaternaire. Il mesurait environ 70 centimètres de haut. Ce sont les crânes fossiles de cet animal qui ont probablement inspiré la légende du Cyclope d'Ulysse.

Pour la Science, dossier hors série La valse des espèces, Juillet 2000

Éléphant nain de Sicile du Quaternaire.
À l'origine de la légende des Cyclopes ?



H. floresensis, Homininé nain de l'île de Florès.

-95 000 à -13 000 ans



Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Gigantisme :



Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Gigantisme :



Amblyrhiza, cobaye géant des
Caraïbes (- 80000 ans).

De 70 kg (haut niveau marin, faible
surface habitable) à 230 kg (bas niveau
marin).



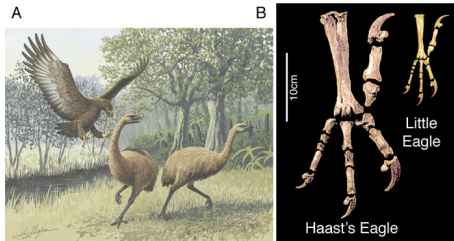
Évolution insulaire : petits gros et géants nains

Gigantisme :



Amblyrhiza, **cobaye géant des Caraïbes** (- 80000 ans).

De 70 kg (haut niveau marin, faible surface habitable) à 230 kg (bas niveau marin).



A - Reconstruction artistique de l'aigle de Haast (*Harpagornis moorei*) attaquant des moas. B - Taille comparée de la serre de *H. moorei* et de celle de son proche parent, le Petit Aigle, *Hieraaetus morphnoides*. Bunce M. et al., PLoS Biology 3(1), Janvier 2005.

Un **aigle géant** de Nouvelle-Zélande (Quaternaire récent).

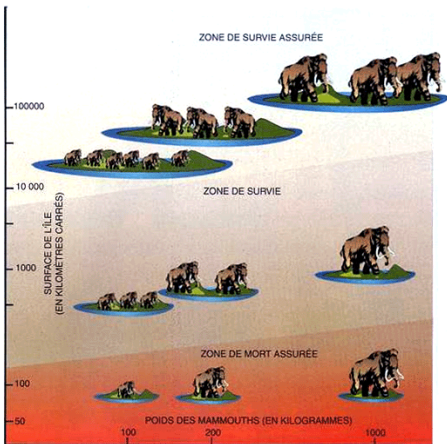
Phylogénétiquement proche d'un petit aigle continental.



Interprétation du nanisme insulaire

Étagement des surfaces insulaires nécessaires pour qu'une population d'environ 500 mammouths de poids moyens 100, 200 et 1000 kg se maintienne 1000 ans.

Ces résultats montrent qu'une population de mammouths pouvait mieux survivre sur une île si ses individus étaient de tailles réduites. Les mammouths insulaires n'étaient pas confrontés aux gros prédateurs, comme leurs congénères continentaux. Ils survivaient donc d'autant mieux qu'ils étaient petits et donc plus facilement rassasiés. C'est pourquoi les espèces insulaires de mammouths ont toutes évolué vers le nanisme.

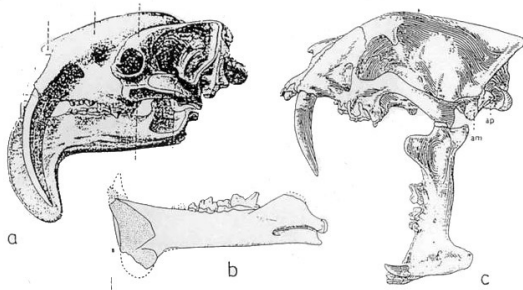


HARTENBERGER J.-L., La mort des Mammifères des îles. Pour la Science 276, Oct. 2000



L'importance de la convergence évolutive

Acquisition indépendante d'une forme semblable :



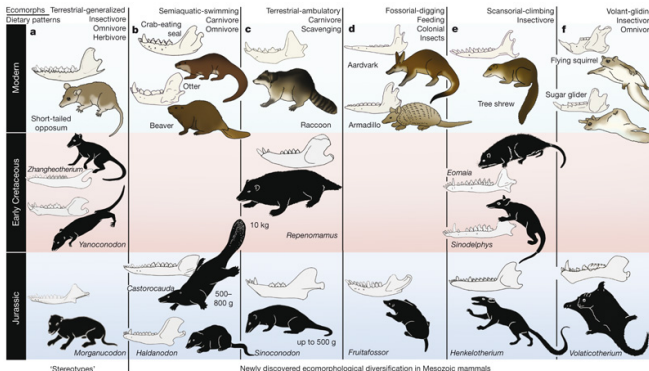
Analogie des grands chat à dent de sabre: a) *Thylacosmilus* (marsupiaux);
b) *Machaeroides* (créodontes); c) *Dinictis* (carnivores féliniformes).

Les canines en dents de sabre des carnivores.



L'importance de la convergence évolutive

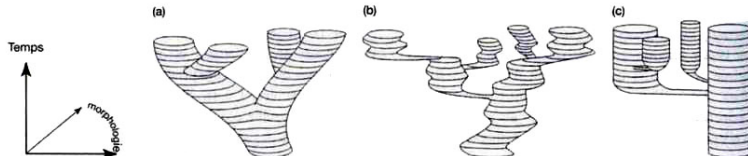
Acquisition indépendante d'une forme semblable :



Les types écologiques de mammifères crétacés et plus récents. (Luo, Nature 450, 2007)



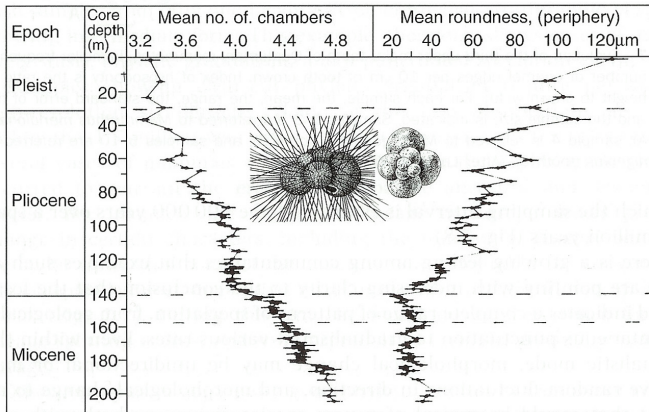
Les deux modèles d'évolution et de spéciation



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



Évolution graduelle

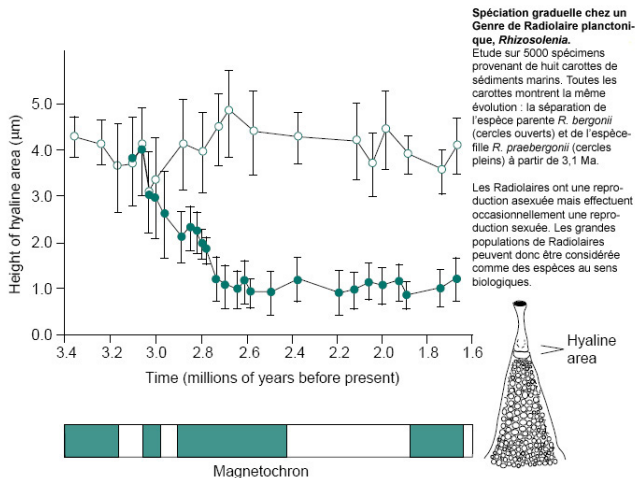


Evolution of the foraminiferan *Globorotalia conoidea* in the Deep Sea Drilling Project core DSDP 284. (After Malmgren and Kennett 1981.)

T.S. Kemp, *Fossils & Evolution*. Oxford, 1999



Une spéciation visible dans le registre fossile



Le modèle des équilibres ponctués

La théorie de Niles Eldredge et Stephen Jay Gould (1972) propose, sur la base du registre fossile de différents groupes, que :

- une espèce apparaît en un temps **géologiquement court**, souvent assez court pour que le déroulement de la spéciation ne puisse pas être enregistré dans les sédiments (« **ponctuation** ») ;



Le modèle des équilibres ponctués

La théorie de Niles Eldredge et Stephen Jay Gould (1972) propose, sur la base du registre fossile de différents groupes, que :

- une espèce apparaît en un temps **géologiquement court**, souvent assez court pour que le déroulement de la spéciation ne puisse pas être enregistré dans les sédiments (« **ponctuation** ») ;
- une fois apparue (= discernable des autres espèces, en particulier de l'espèce ancestrale), **la nouvelle espèce reste inchangée** durant toute son existence (« **stase** »), puis s'éteint (après avoir éventuellement « donné naissance » à d'autres espèces). **La stase est beaucoup plus longue que l'épisode de spéciation** ;



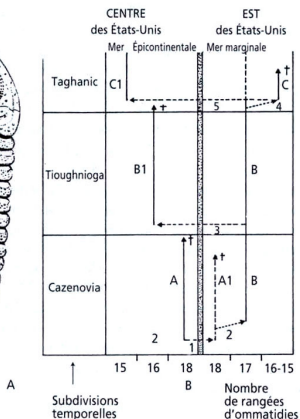
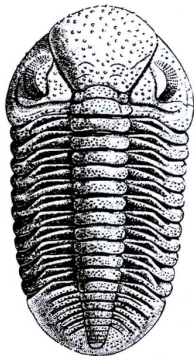
Le modèle des équilibres ponctués

La théorie de Niles Eldredge et Stephen Jay Gould (1972) propose, sur la base du registre fossile de différents groupes, que :

- une espèce apparaît en un temps **géologiquement court**, souvent assez court pour que le déroulement de la spéciation ne puisse pas être enregistré dans les sédiments (« **ponctuation** ») ;
- une fois apparue (= discernable des autres espèces, en particulier de l'espèce ancestrale), **la nouvelle espèce reste inchangée** durant toute son existence (« **stase** »), puis s'éteint (après avoir éventuellement « donné naissance » à d'autres espèces). **La stase est beaucoup plus longue que l'épisode de spéciation** ;
- La spéciation ponctuée est un phénomène de **cladogenèse** et de **diversification** : elle aboutit à une nouvelle espèce, distincte de l'espèce ancestrale, **sans que cette dernière ne disparaisse** : espèce-fille et espèce-mère peuvent coexister dans le temps et l'espace.



Des exemples « d'équilibres ponctués »



A

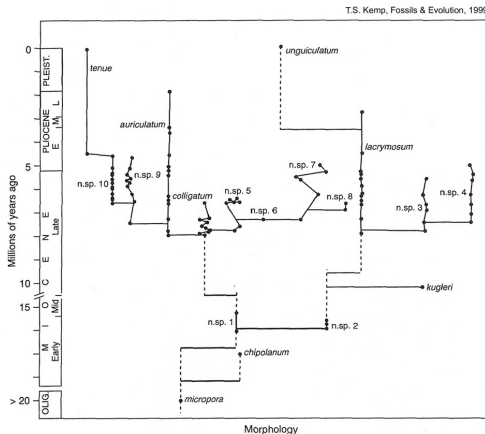
A. Le trilobite *Phacops*

B. Les successions de formes au Dévonien (d'après Devillers et Mahé).

Un exemple « historique » :
les trilobites **Phacops**.
C'est l'un des premiers cas
d'équilibres ponctués mis en
avant par les concepteurs de
ce modèle.



Des exemples « d'équilibres ponctués »



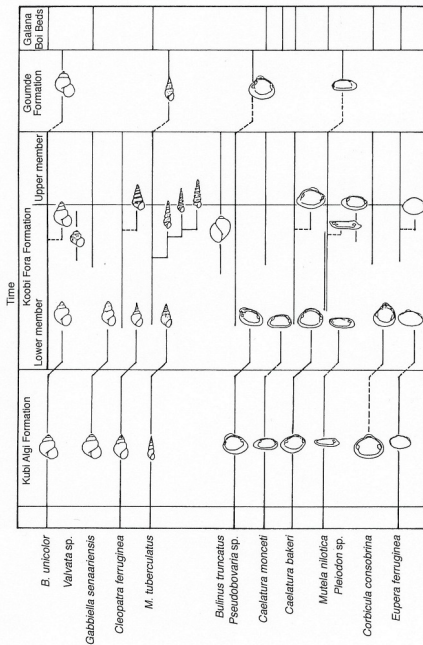
Evolution of the Tertiary bryozoan genus *Metrarabdotos*. (After Cheetham 1986.)

Un exemple très approfondi :
les bryozoaires **Metrarabdotos**



La stase évolutive

Les mollusques Plio-pléistocène
du lac Turkana (4,5 à 1,3 Ma)

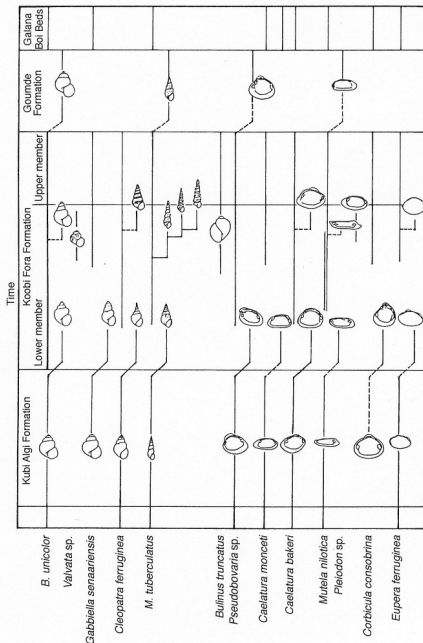


The pattern of evolution of Lake Turkana Plio-Pleistocene mollusks. (After Williamson 1981.)

La stase évolutive

Les mollusques Plio-pléistocène du lac Turkana (4,5 à 1,3 Ma)

- Des stases évolutives claires et longues (4 Ma) dans un environnement changeant (niveau du lac...);
- De brefs épisodes d'apparitions de nouvelles formes;
- Explications des épisodes de spéciation ?

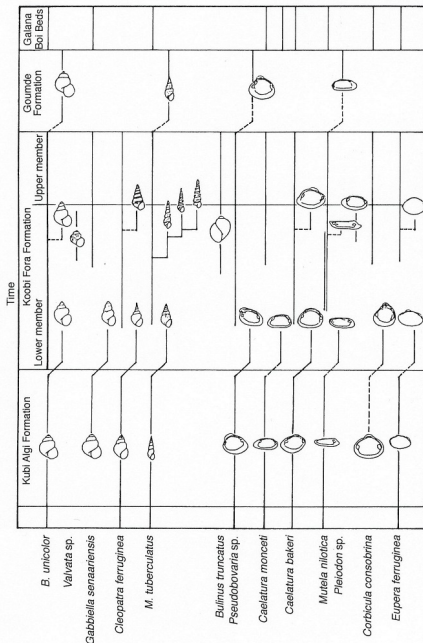


The pattern of evolution of Lake Turkana Plio-Pleistocene mollusks. (After Williamson 1981.)

La stase évolutive

Les mollusques Plio-pléistocène du lac Turkana (4,5 à 1,3 Ma)

- Changements environnementaux ?
- Passage d'une sélection stabilisante à une sélection diversifiante ?
- Migration d'espèces apparentées ?
- Simple variation écophénotypique sans spéciation réelle ?



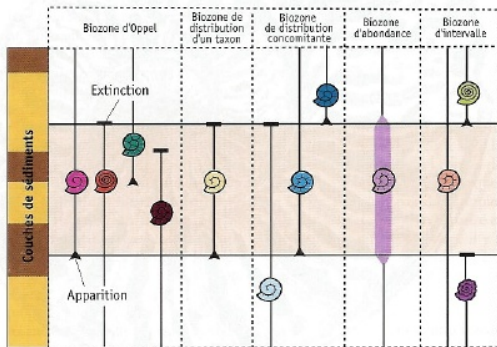
The pattern of evolution of Lake Turkana Plio-Pleistocene mollusks. (After Williamson 1981.)

Précisions et corollaires du modèle ponctué

- La stase morphologique sur plusieurs Ma n'empêche pas des fluctuations phénotypiques importantes sur des échelles de temps plus petites : la forme moyenne ne change pas statistiquement sur le long terme ;
- Les espèces fossiles sont des réalités objectives, pas des découpages arbitraires ;
- Une espèce apparaît, subsiste (stase), puis disparaît ;
- Ce modèle permet d'envisager, au moins en théorie, des processus de **sélection au niveau de l'espèce**, proprement macro-évolutifs.



Registre fossile réel et biostratigraphie



2. LES BIOZONES sont des tranches de sédiments caractérisées par leur contenu en fossiles. La biozone dite d'Opel est définie par une association unique de fossiles que l'on ne retrouve nulle part ailleurs. La biozone de distribution d'un taxon est la zone où une espèce (ou un groupe) donnée est exclusivement présente. La biozone de distribution concomitante est définie, à sa base, par la disparition d'une espèce et, à son sommet, par l'apparition d'une autre. La biozone d'abondance correspond aux sédiments où une espèce est abondante, sans être nécessairement absente au-dessus et en dessous. Enfin, la biozone d'intervalle est limitée par deux événements (d'apparition ou de disparition).

Pour la Science, dossier Le temps des datations, Janvier 2004



Vitesse des spéciations et stase

- Les spéciations « ponctuées » à l'échelle des temps géologiques peuvent représenter plusieurs centaines ou milliers d'années ;
- On ne peut plus les considérer comme des artefacts dus à une absence de sédimentation ;
- Une spéciation « graduelle » serait invisible à l'échelle de temps humaine ou même historique ;
- Reste à expliquer les mécanismes de maintien de la stase, laquelle représente 50 à 100 fois plus de temps que la spéciation.



- Les cas de gradualisme bien démontrés concernent des microorganismes (Foraminifères, Diatomées, Radiolaires) à reproduction asexuée (clonale), regroupant de vastes populations ;
- Peut-on alors comparer l'évolution d'un ensemble de souches clonales à celle d'une espèce sexuée ?
- Ce gradualisme pourrait être une tendance d'ensemble, alors que les clones évolueraient, à leur niveau, par ponctuations et stases.



Quatrième partie IV

Évolution du rameau humain



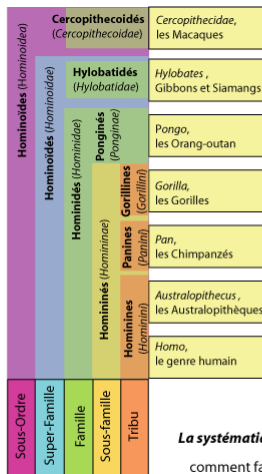
L'imbroglia classifications / phylogénies



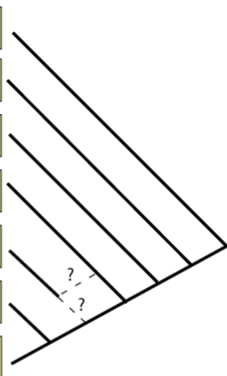
Y. COPPENS & P. PICQ dir. (2001)
Aux origines de l'Humanité



E. CRUBEZY et coll. (2002)
Anthropobiologie



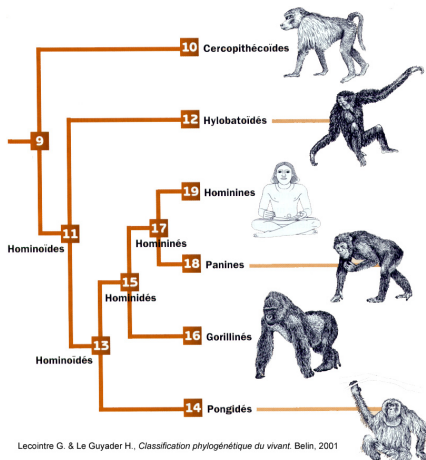
M. J. BENTON (2000)
Vertebrate Paleontology



La systématique interne de l'Ordre des Primates
ou
comment faire correspondre le cladogramme
des Primates
au carcan des catégories linéennes ?
3 exemples



L'imbroglia classifications / phylogénies



Lecointre G. & Le Guyader H., *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, 2001

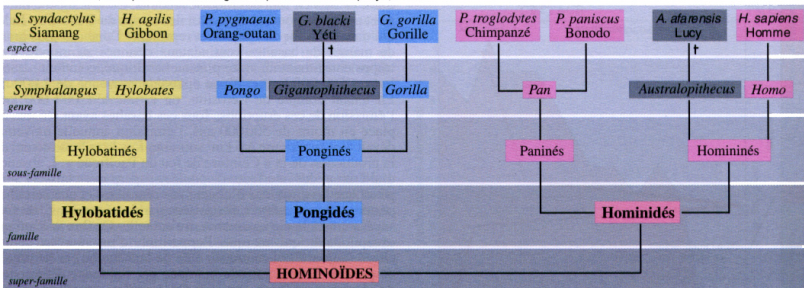
Une systématique conforme à la phylogénie :

- Phylogénie entièrement dichotomique ;
- Un nœud $\Leftrightarrow$ un nom de clade.



L'imbroglia classifications / phylogénies

Caron M. et coll., Comprendre et enseigner la planète Terre. Ophrys, 2003.



Classification des Hominoïdes.

Systématique inadaptée à la phylogénie : la trichotomie des Hominoïdes supprime la catégorie « Hominoïdés » et décale toutes les catégories systématiques en aval.



L'imbroglia classifications / phylogénies

On s'en sort comment ?

On emploiera ici le terme **Homininés** pour la branche humaine, comme indiqué par les programmes de l'Éducation Nationale.

Quoi qu'il en soit :

- Vu l'absence quasi-totale de fossiles attribués aux lignées des chimpanzés et des gorilles, nos connaissances sur l'évolution de la seule « branche humaine » valent pour l'ensemble du groupe (Homme - Chimpanzé - Gorilles) ;
- Donc parler d'évolution des Hominines, des Homininés ou des Hominidés revient, de fait, à la même chose, compte tenu du matériel disponible.

Vol 437/1 September 2005 | doi:10.1038/nature04008

First fossil chimpanzee

Sally McBrearty¹ & Nina G. Jablonski²

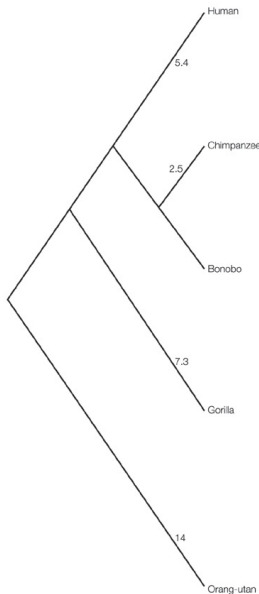


Phylogénie moléculaire des Hominoidés

Les chiffres indiquent les durées estimées entre l'actuel et le dernier nœud, en Ma. Ces estimations sont basées sur l'hypothèse d'une divergence entre humain et orangs-outans depuis 14 Ma et de vitesses des horloges moléculaires identiques dans toutes les lignées.

La séparation chimpanzé-bonobo n'est pas bien calibrée par les données de séquences : l'estimation proposée se base sur des données fragmentaires.

Maynard V. Olson & Ajit Varki, *Nature Reviews Genetics* 4, Janvier 2003.



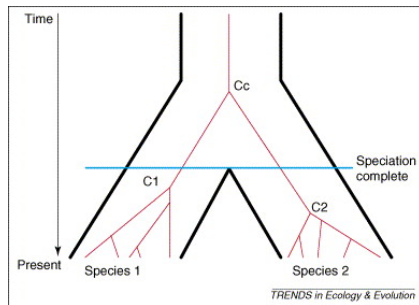
Phylogénie de gènes ou d'espèce et horloge moléculaire

Les espèces 1 et 2 proviennent d'un ancêtre commun (**en noir**).

Arbres rouges : liens phylogénétiques entre séquences d'ADN dans chaque espèce. Les fossiles utilisés pour calibrer l'âge du nœud de l'arbre ont vécu après l'épisode de spéciation (sous le **trait bleu**).

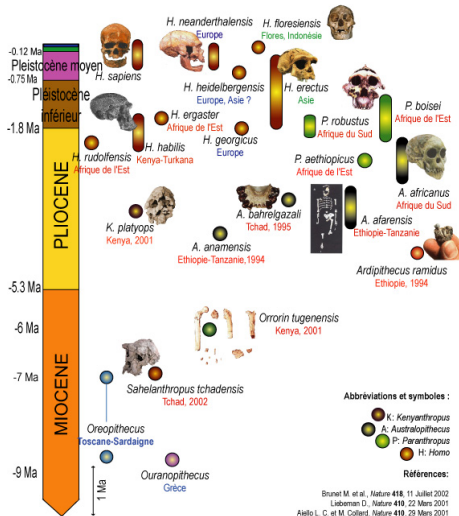
L'âge du gène ancestral (Cc) se situe au dessus de la ligne bleue. L'ancêtre Cc peut être beaucoup plus ancien que la spéciation. Les différences génétiques entre espèces reflètent le temps passé depuis Cc.

La différence entre les dates de divergence génétique et spécifique sera proportionnellement plus grande si la spéciation est récente ⇒ accélération apparente de l'horloge moléculaire.



Les principales espèces fossiles d'Homininés

- Les plus anciens : *Sahelanthropus tchadensis* (7 Ma), *Orrorin tugenensis* (6Ma), *Ardipithecus kaddaba* (5,5 Ma);
- Les australopithèques (s.l.) : genres *Australopithecus* et *Paranthropus* ;
- Le genre *Homo* : commence officiellement avec *H. habilis* (mais place discutée); puis *H. erectus/ergaster* et contemporains, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*.



Les fossiles d'homininés : combien d'individus ?

• Anciens Homininés :

- *S. tchadensis* : 1
- *O. tugenensis* : 1
- *Ar. kaddaba* : 11
- *Ar. ramidus* : 18

• Australopithèques & Kenyanthropes :

- *A. anamensis* : ~10
- *A. afarensis* : > 100
- *A. africanus* : > 100
- *A. bahrelgazali* : 1
- *A. gahri* : 1
- *K. platyops* : 2

• Paranthropes :

- *P. aethiopicus* : 3 ?
- *P. boisei* : ≥ 10 ?
- *P. robustus* : ≥ 15 ?

• Homo :

- *H. habilis* : ≤ 60 ?
- *H. erectus* (s.s.) : ~ 20
- *H. ergaster* : ≤ 60 ?
- *H. georgicus* : 5
- *H. antecessor* : 10 ?
- *H. neanderthalensis* : > 200
- *H. floresiensis* : 2



Répartition et âge des fossiles

- Des Homininés anciens africains ;
- Surtout dans la vallée du rift et ses prolongements ;
- Mais aussi à l'ouest, au Tchad.



Notre espèce, Homo sapiens

● Traits morpho-anatomiques :

- Propriétés du crâne (boîte crânienne et face) ;
- Formes du corps et du thorax ;
- Colonne vertébrale en S ;
- Colonne vertébrale fixée sous le crâne ;
- Dimensions du pelvis ;
- Faible longueur relative des membres antérieurs ;
- Ponces allongés et doigts relativement courts ;
- Pilosité réduite ;
- Présence d'un menton ;
- Petites canines.

● Traits de développement et comportementaux

- Taille relative du cerveau ;
- Topologie du cerveau ;
- Ontogenèse et durée de vie longues ;
- Langage ;
- Fabrication d'outils sophistiqués.



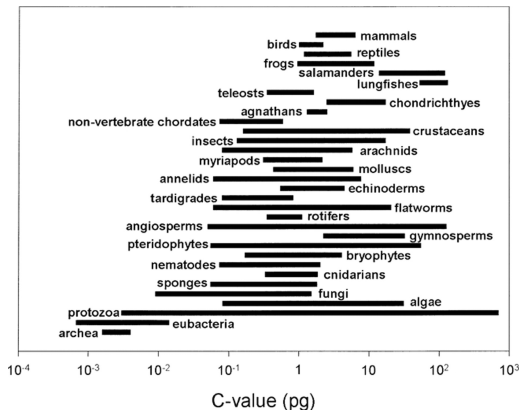
L'Homme, organisme génomiquement banal

Quantité d'ADN d'un noyau haploïde ("valeur C") dans divers organismes, en picogrammes.

H. sapiens : un génôme de ~3 milliards de paires de bases (3 Gpb).

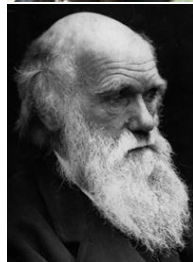
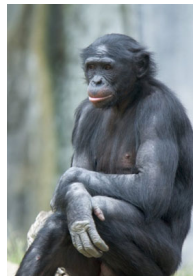
1 pg d'ADN $\Leftrightarrow$ 0,978 Gpb

$$C_H = \frac{3}{0,978} = 3,067$$

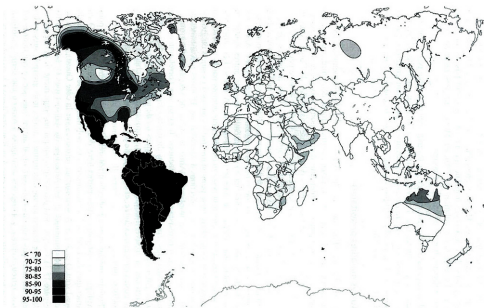


L'Homme, organisme génomiquement banal

- Entre l'**ADN total** de l'Homme actuel et du Chimpanzé : < 2% de différences ;
- Au sein de l'espèce *H. sapiens* actuelle : 0,05 à 0,1% de différences ($\sim 3 \cdot 10^6$ nucléotides).



L'espèce humaine et ses populations



Distribution du groupe O dans le monde. (Modifié d'après Mourant et al.)

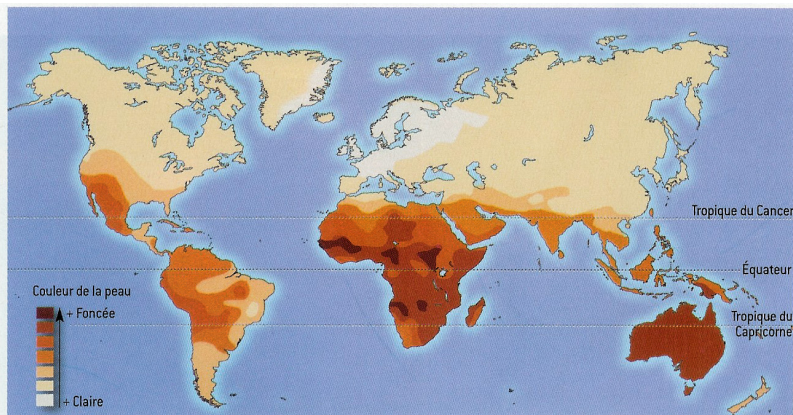
Prévalence du groupe O en Amérique du Sud.

Interprétée comme une sélection active du groupe O lié aux maladies parasitaires (ankylostomes et ascaris) :

- Parasites porteurs d'antigènes "A-like" et "B-like" $\Rightarrow$ anticorps anti-A et anti-B chez les O ;
- Fort taux d'anticorps dans les sécrétions vaginales $\Rightarrow$ contre-sélection des spermatozoïdes porteurs d'antigènes A ou B.



L'espèce humaine et ses populations



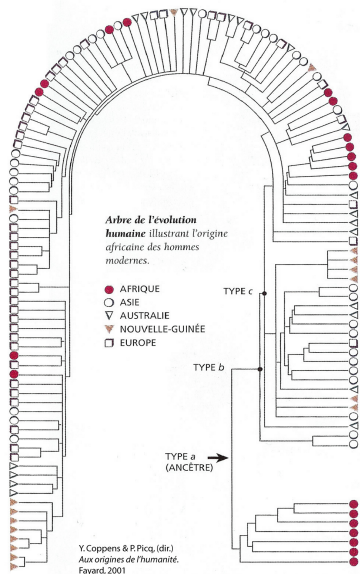
Les couleurs moyennes de la peau (mesurées sur des populations actuelles, mais que l'on suppose autochtones depuis des millénaires) sont liées aux variations de l'ensoleillement local : les couleurs

sont plus foncées dans la zone intertropicale, où le rayonnement solaire est le plus fort, et s'éclaircissent à mesure que l'on s'éloigne de l'équateur et que l'ensoleillement diminue.

Compromis entre protection contre les UV et synthèse photo-induite de vitamine D.



“Eve mitochondriale” et “Adam” Y



Analyse des ADNmt de R. Cann & A. Wilson (1987)

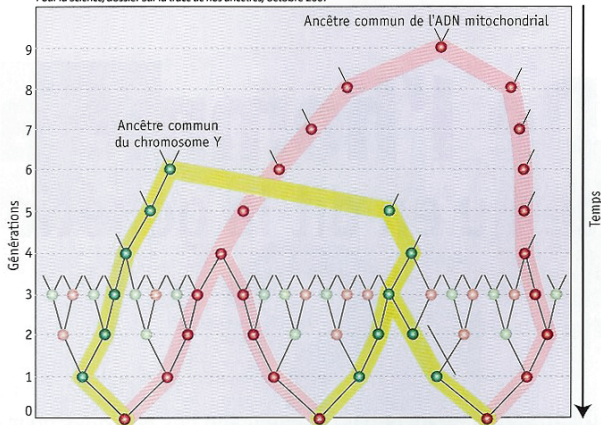
- Les haplotypes africains sont les plus diversifiés et s'enracinent en base de l'arbre ⇒ origine africaine des populations humaines ?
- Horloge moléculaire
⇒ reconstitution d'une séquence ancestrale et datation
⇒ « Eve » mitochondriale, -200 000 ans.

Résultats très discutés ! ADNmt neutre ?
Échantillons suffisants ?



“Eve mitochondriale” et “Adam” Y

Pour la Science, dossier Sur la trace de nos ancêtres, octobre 2007

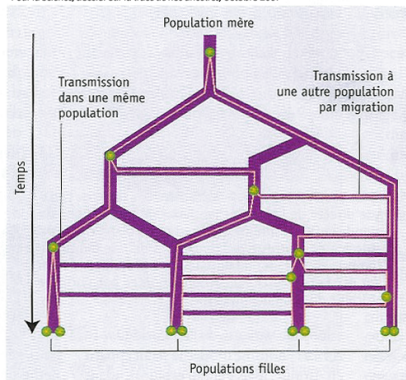


DES GÈNES INDÉPENDANTS ont des « ancêtres » communs différents. Les individus qui les portaient ont probablement vécu en des lieux et en des temps distincts. Dans cet exemple, les généalogies des gènes de l'ADN mitochondrial, transmis uniquement par voie maternelle, et des gènes du chromosome Y, transmis uniquement par voie paternelle, remontent à deux ancêtres communs qui n'ont pas le même âge. Pourtant, elles sont compatibles avec la généalogie de trois individus.



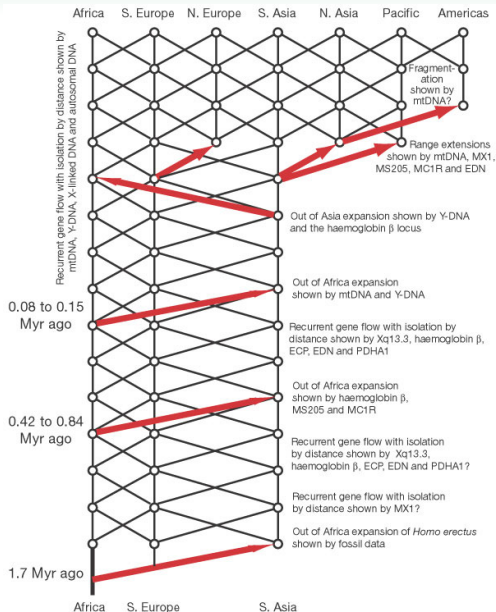
Évolution génétique et démographique

Pour la Science, dossier Sur la trace de nos ancêtres, octobre 2007



L'**HISTOIRE DES GÈNES** diffère de celle des populations. L'arbre d'un gène particulier (*en vert*) est imbriqué dans l'arbre des populations (*en violet*). Un autre gène aurait une généalogie différente à l'intérieur du même arbre des populations. Les gènes sont transmis soit aux descendants d'une même population, soit aux descendants d'une population différente, par des échanges lors de migrations : contrairement aux arbres des gènes, les arbres des populations incluent alors des ramifications horizontales entre les branches, que l'on ne peut pas reconstituer à partir des seules généalogies de gènes.



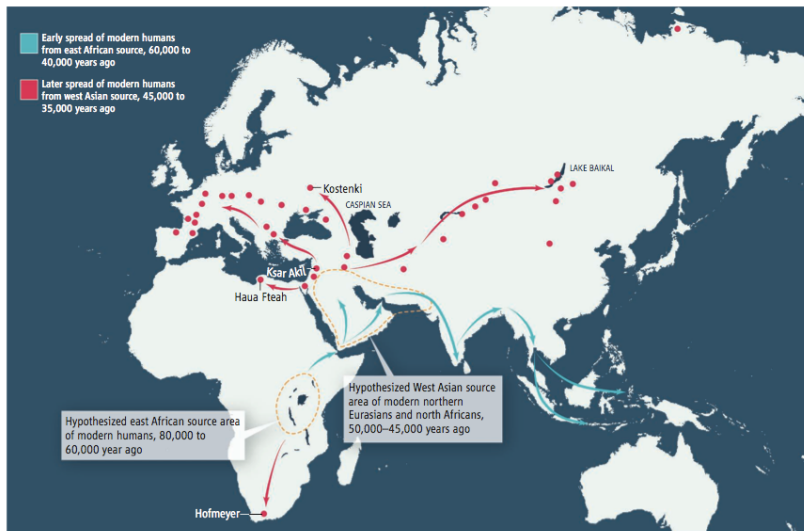


Évolution génétique et démographique

Modèle de l'évolution humaine récente (descendance génétique en ligne verticale, flux géniques en diagonale) et épisodes migratoires hors d'Afrique et d'Asie (flèches rouges).

- Modèle basé sur l'analyse de nombreux gènes ;
- Importance de l'Afrique comme région d'origine de *H. sapiens* et comme source de migrations durant tout le Quaternaire.

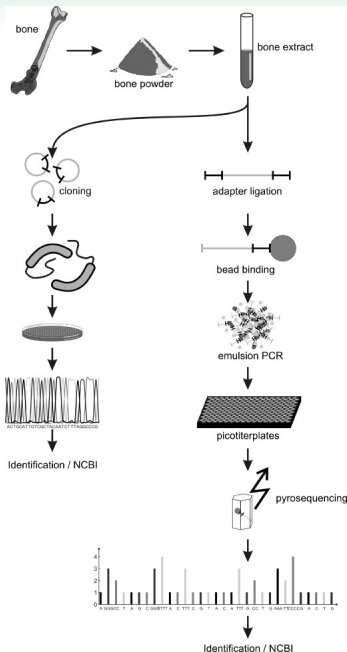




Human pathways. Reconstructed spread of modern humans during the late Pleistocene, and locations of some key early Upper Paleolithic archaeological sites. Grine *et al.*, Olivieri *et al.*, and Anikovich *et al.* provide new evidence confirming that early modern humans spread from southwestern Asia into northern Africa, Europe, and Russia about 45,000 to 40,000 years ago.

T. Goebel *et al.*, *Science* 315, 2007.





Obtention de séquences génomiques d'ADN ancien à partir de bibliothèques génomiques (à gauche) ou d'un séquençage 454 direct (à droite).

Un extrait d'ADN est obtenu à partir d'un os (ou d'une autre source). Pour le clonage bactérien, les extrémités endommagées des fragments d'ADN sont réparées, puis chimiquement liées dans des plasmides, tandis qu'une culture bactérienne est réalisée. Les bactéries sont multipliées en colonies, les plasmides sont isolés de chaque colonie et les séquences des inserts sont déterminées, en général par séquençage Sanger. Lors d'un séquençage 454, des amorces d'ADN double brin sont liées chimiquement aux deux extrémités des fragments d'ADN ancien, ceux-ci sont attachés individuellement à de petites billes et chaque portion d'ADN accrochée à chaque microbille est amplifiée séparément par PCR dans une émulsion de gouttelettes d'huile en milieu aqueux. Les billes sont ensuite chargées sur une plaque comportant des puits de dimension picométrique, et la séquence de chaque fragment est déterminée par pyroséquençage.

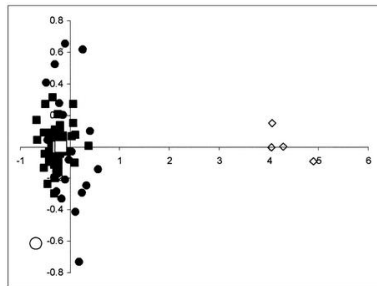
M. Hofreiter, *C. R. Palevol* vol. 7 (2-3), avril 2008.



La signature mitochondriale néanderthalienne

Résultats de comparaison de séquences mitochondriales de divers Hommes fossiles et Hommes actuels.

Représentation statistique multivariée (*Multidimensional scaling*, MDS) dans laquelle la distance entre deux points est proportionnelle à la distance génétique entre les deux séquences correspondantes. Sont représentés les résultats de la comparaison de la région hypervariable 1 de la boucle D de l'ADN mitochondrial de quatre *H. neanderthalensis* (losanges), deux *H. sapiens* ancestraux (disque et carrés blancs), et de nombreux *H. sapiens* actuels (symboles noirs).

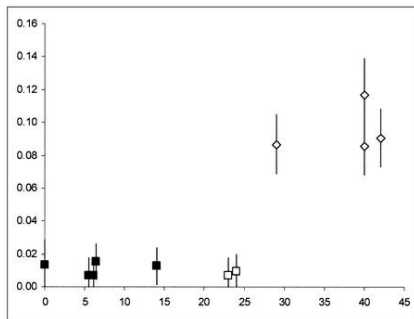


Caramelli *et al.*, PNAS 100, 2003



La signature mitochondriale néanderthalienne

Distance génétique moyenne entre échantillons anciens et modernes (2566 séquences d'ADNmt, en ordonnées) en fonction de l'âge de l'échantillon (en abscisse, en ka). Les lignes verticales représentent deux écart-types au-dessus et au-dessous de la moyenne. Mêmes symboles que le graphique précédent.



Caramelli *et al.*, PNAS 100, 2003



La signature mitochondriale néanderthalienne



Répartition géographique des Néandertaliens.

La répartition précédemment reconnue sur la base de la morphologie des fossiles est indiquée en gris foncé ; la répartition estimée grâce à l'ADNmt est représentée en gris clair.

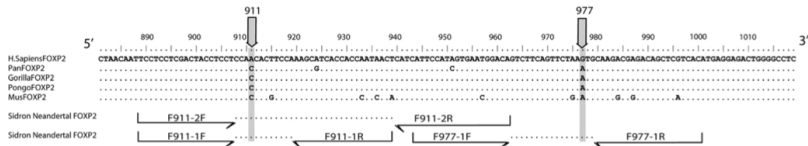
Les sites où des séquences d'ADNmt néanderthaliennes avaient été détectées auparavant sont signalés par des cercles ouverts, et les deux nouveaux sites présentés dans cette étude par des disques noirs.

Krause J., Orlando L. et al., Nature 449, 18 octobre 2007



Néanderthal étudié par la génétique

Exemple : le gène FOXP2



Sequence Alignment of Nucleotide Positions 880-1020 from the FOXP2 Gene

The two nonsynonymous nucleotide substitutions on the human lineage are indicated by arrows. Identical positions in the alignment are given as dots. The three primer pairs used to retrieve the two substitutions from the El Sidron Neandertals are indicated by arrows.

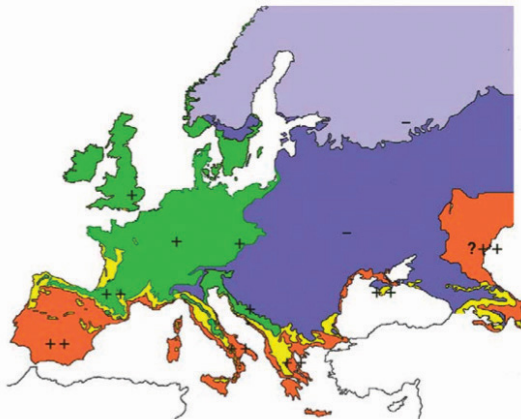
J. Krause et al., Current Biology 17, 2007

Gène impliqué dans le développement du langage chez *H. sapiens* actuel. Également présent chez *H. neanderthalensis*, mais rôle identique ?



Les Néanderthaliens et le climat

Finlayson C., *Trends in Ecology & Evolution* vol. 20, n° 8, 2005



Distribution des Néanderthaliens en relation avec le climat.

Orange : climat méditerranéen - **Jaune** : sub-méditerranéen - **Vert** : tempéré océanique - **Bleu foncé** : tempéré continental - **Bleu pâle** : boréal.

++ : occupation permanente ; **+** : occupation durant les périodes de climat doux ; **-** : jamais occupé.



Néanderthal en Europe : une évolution “en anneau” ?

M.-H. Moncel, J.-L. Voisin / C. R. Palevol 5 (2006) 183–192

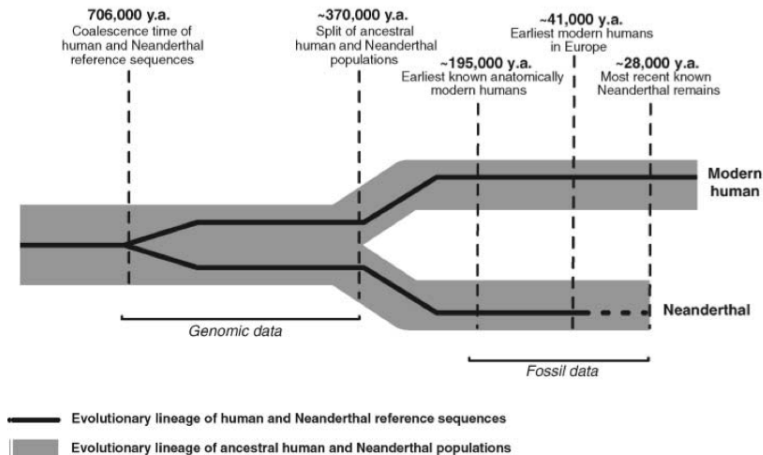


Schéma du gradient des caractères néanderthaliens en Europe et localisation géographique de quelques “industries de transition”.

Les néanderthaliens de 40 ka à 30 ka formeraient un **cline morphologique et culturel** du Moyen-Orient à l'Europe occidentale ;
Hypothèse : une spéciation par distance (en anneau) des néandertaliens de l'Est vers l'Ouest ?
Corollaire : une hybridation avec *H. sapiens* envisageable à l'est, mais pas à l'ouest ?



Néanderthal et sapiens : deux espèces



Divergence estimates for human and Neanderthal genomic sequences and ancestral human and Neanderthal populations, shown relative to dates of critical events in modern human and Neanderthal evolution (2, 22, 25). The branch lengths are schematic and not to scale. y.a., years ago.

Noonan J. P. et al., Science 314, 17 nov 2006



L'évolution humaine, évolution classique

- Les Hominines, un groupe florissant au miocène ; un seul survivant actuel, *H. sapiens* ⇒ cf. évolution des Équidés.
- *H. floresensis*, un cas possible d'évolution insulaire ⇒ évolution normale d'un "gros" mammifère ;
- Évolution et spéciation par effet fondateur, échantillonnage et dérive génétique ;
- Vraie nouveauté évolutive : **la culture**.



Erreurs tenaces

- Pas d'évolution linéaire (cf. évolution humaine).



Erreurs tenaces

- Pas d'évolution linéaire (cf. évolution humaine).



- Pas d'évolution « prévisible », pas plus chez l'Homme que chez d'autres organismes.



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...
- **Vision lamarckienne** de l'évolution.



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...
- **Vision lamarckienne** de l'évolution.
- L'espèce humaine actuelle montre



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...
- **Vision lamarckienne** de l'évolution.
- **L'espèce humaine actuelle montre**
 - De très grandes populations ;
 - Une disparition des barrières physiques aux flux géniques (peuvent rester des barrières culturelles / ethniques / religieuses...) ;



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...
- **Vision lamarckienne** de l'évolution.
- **L'espèce humaine actuelle montre**
 - De très grandes populations ;
 - Une disparition des barrières physiques aux flux géniques (peuvent rester des barrières culturelles / ethniques / religieuses...) ;
- ⇒ espèce quasi-panmictique ;



Evolution humaine future ?

Les clichés sur l'évolution future de *Homo sapiens* sont-ils plausibles ?

- Cerveau toujours plus gros ;
- Disparition du petit orteil
« inutile »...
- **Vision lamarckienne** de l'évolution.
- **L'espèce humaine actuelle montre**
 - De très grandes populations ;
 - Une disparition des barrières physiques aux flux géniques (peuvent rester des barrières culturelles / ethniques / religieuses...) ;
 - ⇒ espèce quasi-panmictique ;
 - ⇒ structure génétique stable ;
 - ⇒ **Stase** phénotypique.

