

Évaluation des rythmes et des vitesses d'évolution chez les Mammifères

Jean-Louis Hartenberger

Institut des sciences de l'évolution, université Montpellier-2, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

Reçu le 3 septembre 2002 ; accepté le 28 octobre 2002

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Abstract – An approach to the tempo of evolution among fossil mammals. The natural selection proceeds to very different time paces according to the hierarchical level of the observations. Two methods are used by palaeontologists for reporting how fast is evolution through geological time: the taxonomical and the morphological rates of evolution. However, the interpretation and the understanding of these rates of evolution are not easy. So, there were and still are many debates, and even controversies, concerning the tempo of the history of life as depicted by fossils. Examples from European Palaeogene fossil mammals illustrate some aspects of this problem. *To cite this article: J.-L. Hartenberger, C. R. Palevol 1 (2002) 439–448.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

rates of evolution / extinctions / originations / Mammalia / Palaeogene / Europe

Résumé – La sélection naturelle procède à des pas de temps très différents suivant le niveau hiérarchique considéré. Pour rendre compte de la vitesse de cette évolution biologique, les paléontologues usent de deux approches : la méthode des taux taxonomiques d'évolution, et celle des taux morphologiques. Leur lecture et les interprétations qu'on leur prête ne sont pas aisées, et ce type de réflexion a donné lieu à des débats très animés, et même des controverses très nourries se sont fait jour. Des exemples puisés chez les mammifères du Paléogène d'Europe illustrent certains aspects de ces recherches. *Pour citer cet article : J.-L. Hartenberger, C. R. Palevol 1 (2002) 439–448.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

taux d'évolution / extinctions / apparitions / Mammalia / Paléogène / Europe

Abridged version

How to appreciate the tempo of evolution is still a central question in palaeontology. The fossil record of the Palaeogene mammals of Europe offers a unique source of data for improving studies concerning their rates of evolution through time. With this aim, two main approaches have been in use: the studies of the taxonomic and morphological rates of evolution. A first example is given which illustrates modifications through time of the morphology and size of deciduous and permanent dentition of some rodents. In the successional chronospecies of the Theridomyid and Glirid families (Mammalia, Rodentia), the allometric relation of dP4/P4 has been modified: in more recent species, the dP4 is larger and with more cusps and lophs (Fig. 1). This should suggest that juvenile stage could be longer in more recent species. Thus, it can be proposed that reproductive strategy of these rodents has been modified through time, and this could be linked to the 'Grande Coupure' event at the Eocene–Oli-

gocene boundary, which marked an important modification of climatic conditions at global scale [9].

Taxonomic rates can be a useful tool for the understanding of the tempo of the extinction and origination of genera of mammals during the Palaeogene. Up to now, no less than 280 genera of mammals have been described in the Palaeogene of Europe, and their geographical and chronological distribution has been extensively studied in recent years [1]. The studies of the rates of extinction and origination of these taxa from the Palaeocene (–60 Ma) to the end of the Oligocene (–25 Ma) illustrate the different crises they suffered [7]. However, it must be noticed that following the calibration of the used geological scales, the variations of the origination/extinction rates look very different. When time intervals are considered equal, the main event is situated in the Early Eocene, but with a time intervals calibrated with available radiometric data, it is the 'Grande Coupure', at the Eocene–Oligocene boundary, which appears as the most important crisis (Fig. 2).

The curves of survivorship of the successive mammalian faunal strata offer a different point of view (Fig. 3). It appears that near the Eocene/Oligocene boundary, all the faunal strata are concerned, and so the ‘Grande Coupure’ must be considered as a major biotic catastrophe [8]. As a paradox, if all faunal strata are concerned, this event must be considered as non-selective.

The curves of survivorship of the mammalian orders show that these orders have very different survival characteristics (Fig. 4). The mean duration life of the genera varies from 2.6 Ma for Condylarthra to 13.1 Ma in Chiroptera; the average for all European Palaeogene mammals is 5.8 Ma. However, the notion of life duration of taxa must be used very carefully: in palaeontology, taxa are discrete entities, and we must be concerned that the main goal of palaeontology is the study of variation through time.

In this perspective, the rates of morphological evolution picture more suitably the tempo of evolution. Generally, this type of study concentrates on the variation through time of a character, mostly its dimensions. Authors generally use two kinds of units: the darwin [6] and the haldane [5]. The darwin corresponds to a change of the dimensions of a character ($\times 2 - \times 1$) by a factor e ($= 2.718$) by million years. The haldane takes into account the standard deviation of the dimensions of the considered character, and the temporal reference is the number of generations. Using these methods for fossils, it has been shown that evolution looks very slow at the geological scale, and only very small rates have been noticed, from 0.01 to 2.0 darwin or a little more for the highest. At the opposite, experimental studies made by geneticists have found very high rates: from 12 000 to 200 000 darwin. Gingerich suggested that this paradox is the consequence of the very different temporal scales used by palaeontologists on the one hand, and geneticists on the other one [3–5]. The same author concludes that these observations demonstrate that evolutionary changes observed at small

scale (microevolution) can explain evolutionary events, as observed above the species level (macroevolution). However, as fossils are imbedded in sediments, their history can be understood only if the history of the sediments themselves has been previously understood. In this perspective, I make a first remark concerning the incomplete record we have concerning both the history of sedimentation and the history of life. Authors who studied successively rates of sedimentation [12] and rates of evolution [5] as measured with different time spans (from day to million years) have shown that there is an inverse relationships between rates and time spans (Fig. 5). The main conclusion that must be drawn up concerns the incompleteness of both records.

Consequently, it appears that the fossil record is unable to solve the gradualist versus punctualist debate. The famous aphorism of Elredge and Gould, “Stasis is data” [2], which summarises the point of view of these authors who think that evolution is a sporadic event, cannot be verified because of the incompleteness of the fossil record. As illustrated in Fig. 6, recent studies of the variation of fitness in populations of *Escherichia coli* according to the number of generations offer a very different view of the tempo of evolution following the time span of measurements [10]. With measurements made every 100 generations time span, authors obtain a gradualist curve, but punctualist with measurements made every 500 generations time span. The most striking fact is that in both cases, populations show a level of stability, i.e. that they are in stasis. Recent molecular studies could explain this form of ‘canalisation’ of phenotypes resisting to genetic and environmental changes [11]. The understanding of the tempo of evolution is not easy, and the comparisons of evolutionary rates made at different time scale have different meanings. Nevertheless, the uniqueness of the fossil record makes it the most valuable source for understanding the tempo and mode of evolution of life through time.

1. Introduction

En géologie, le temps qui sert de trame à la relation des événements est d’usage simple, car il est astronomique, cyclique. Quelques éléments choisis dans le tableau de Mendeleïev parmi la centaine que l’on y trouve ont les qualités nécessaires, par leurs propriétés physico-chimiques d’instabilité, pour aider à situer dans le temps un événement géologique. Grâce à des lois simples, on pourra apprécier l’ancienneté de certains faits géologiques majeurs avec une approximation suffisante (quelques millions d’années).

Toute autre est l’évolution biologique : son irréversibilité en fait l’originalité. Elle concerne des millions d’êtres vivants tous différents, et la sélection naturelle qui l’anime agit à des pas de temps très inégaux suivant le niveau hiérarchique, l’avatar, que l’on a choisi d’observer [13]. Au niveau du génome, ce pas de temps

est de l’ordre de quelques secondes à quelques heures ; les individus conservent une stabilité morphologique, qui est de quelques jours à quelques années ; pour les populations, il est de l’ordre de quelques mois jusqu’à quelques années ; les espèces fossiles ont des durées de vie moyennes – au moins chez les mammifères – de l’ordre de 10^6 années ; pour les communautés de mammifères, leur stabilité est de l’ordre de 10^7 années. Seules ces deux dernières unités sont accessibles aux études de paléontologie.

Les fossiles, témoins historiques de l’évolution biologique, sont inclus dans des sédiments : en cela, ce témoignage est tributaire des événements géologiques du passé, et en retour, il peut aussi contribuer à les situer dans le temps astronomique. Il faudra cependant se garder de confondre le rythme d’enfouissement des fossiles lié aux phénomènes de sédimentation avec celui de l’évolution elle-même.

Je me propose d'analyser quelques exemples pris chez les Mammifères pour contribuer à apporter quelques réponses à cette question centrale en paléontologie : à quelle vitesse évoluent les espèces ? Ce court essai n'a pas d'autre but que d'apporter quelques éclairages à une question difficile et complexe, et d'explicitier quelques-uns des sous-entendus, qui se transforment vite en pièges, si l'on n'y prend garde. Avant d'entrer dans le vif du sujet, la vitesse de l'évolution perçue au travers des taux taxonomiques et taux morphologiques d'évolution, je souhaite donner un premier exemple, qui permettra de faire une incursion sur un type de modification au cours du temps que j'ai pu observer chez des Rongeurs du Paléogène, et qui a trait au temps interne de l'espèce.

2. Modification d'un caractère lié au temps cyclique : le changement de stratégie de reproduction dans une lignée de Rongeurs au franchissement de la Grande Coupure (–34 Ma)

Tous les mammifères ont deux dentitions successives : à sa naissance et tout au long de sa croissance, le jeune possède une dentition lactéale qui, à l'âge adulte, est remplacée par la dentition définitive. Chez les Rongeurs, dont la dentition est très réduite (1 incisive et 4 ou 3 dents jugales par demi-mâchoire), le jeune à sa naissance possède à l'état fonctionnel, outre l'incisive, une prémolaire lactéale et une ou deux molaires (D4 et M1–M2). Au stade adulte, la prémolaire définitive (P4) remplace la D4, et la M3 se met aussi en place. On a pu constater qu'une relation allométrique simple existait entre D4 et P4, qui régissait la forme et la taille de ces deux dents successives. Rappelons pour mémoire que, chez l'embryon au stade où les bourgeons dentaires apparaissent dans les mâchoires (10^e jour environ) et alors que se dessine déjà la forme de la dent de lait, il existe à la base de ce bourgeon un diverticule, constitué d'un groupe de cellules qui sont l'ébauche de la dent définitive qui succèdera.

Au cours de mes recherches sur les Rongeurs éocènes et oligocènes d'Europe, il m'est apparu que, dans l'une des lignées les plus fréquentes, appartenant au genre *Theridomys*, qui franchit la Grande Coupure (= GC) à la limite Éocène–Oligocène (–34 Ma), alors que les évolutions morphologiques et de taille étaient assez faibles entre les populations situées de part et d'autre de cet événement majeur, la relation allométrique D4–P4 se trouvait, à l'inverse, largement modifiée (Fig. 1) [9]. Pour résumer, on constate que les D4 des populations ante GC présentent un patron dentaire et une taille qui font qu'elles sont une réduction de la P4 ;

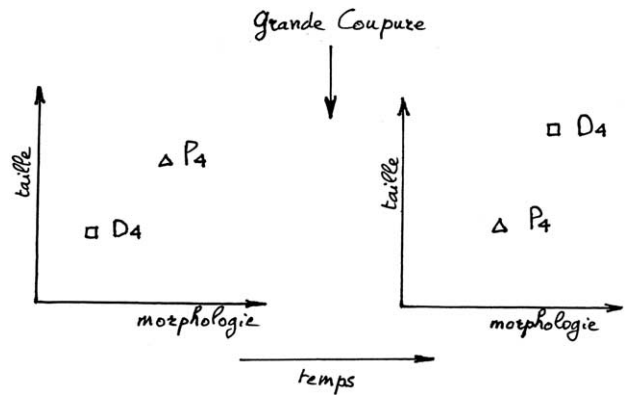


Fig. 1. Modification des relations allométriques (morphologie et taille) des P4 et D4 de *Theridomys* (Rodentia) provenant de gisements situés de part et d'autre de la Grande Coupure (–34 Ma).

Fig. 1. Modification of allometric relations (morphology and size) between P4 and D4 of *Theridomys* (Rodentia) from localities on either sides of the 'Grande Coupure' (–34 Myr).

dans les populations post GC, la D4 est d'une taille voisine de la P4 qui lui succèdera, et surtout la morphologie de D4 est beaucoup plus complexe que celle de P4, possédant souvent un anticlinal d'émail supplémentaire, au moins des crêtes accessoires plus nombreuses. C'est dire qu'au cours du temps, les jeunes *Theridomys* post GC ont eu la possibilité d'un usage accentué et prolongé de la D4 par rapport à leurs ancêtres ante GC. Il est dès lors possible de conclure que la croissance du jeune, chez l'une et l'autre population, se faisait à un rythme différent, et que chez les *Theridomys* post GC cette croissance du jeune était prolongée.

Sans avoir de valeur absolue, il est reconnu qu'il existe, pour les espèces animales, deux grands types de stratégie de reproduction : d'une part, pour atteindre un optimum de densité sur un territoire et, d'autre part, pour assurer leur descendance. Les stratégies K ont une vie adulte longue, une croissance lente, une fécondité mesurée et au total une densité stable. À l'inverse, les stratégies r connaissent un temps d'élevage court et ont une maturité sexuelle précoce, leur vie adulte est brève, leur fécondité élevée, et ils ont une densité variable. En schématisant, on peut dire que le castor a adopté la stratégie K, les souris la stratégie r. Il me semble qu'il est possible d'avancer que les *Theridomys* ante GC étaient des animaux r et qu'ils ont ensuite adopté une stratégie K.

Quant à envisager la ou les causes de cette modification dans la stratégie de reproduction de ces *Theridomys*, on peut échafauder de nombreuses hypothèses. La GC est marquée par une transition climatique majeure qui affecte la végétation ; de nombreuses extinctions se produisent au sein des faunes et il y a

aussi de nombreuses immigrations. Pour s'adapter à ces nouveaux milieux et partenaires, on peut penser que les *Theridomys* ont eu comme solution de modifier leur stratégie de reproduction. C'est donc un caractère lié au temps cyclique de ces animaux qui s'est trouvé modifié, une de leurs particularités récursives, comme le sont les rythmes nycthémeraux, les rythmes de croissance et, dans ce cas, le rythme de reproduction. Bien que participant à la sélection naturelle, ces modifications ne sont pas à mettre sur le même plan que celles de structure, de forme ou de taille, qui seront évoquées plus avant. On ne peut non plus les ranger dans les hétérochronies qui affectent le programme de développement.

Est-ce une adaptation réversible ? Je n'ai pas la réponse, mais c'est probable, et je soupçonne que ce type de modification correspond à la plasticité éco-phénotypique des espèces, et témoigne du fait que certaines de leurs caractéristiques sont très malléables. Ce qui est intéressant en l'occurrence est qu'il est montré ici que la paléontologie n'est pas démunie pour rendre compte de ce type de modification.

3. Taux taxonomiques d'évolution

« À quelle vitesse et à quel rythme évoluent les espèces ? » est la question la plus fréquemment posée aux paléontologues. Pour y répondre, l'idéal serait de pouvoir comptabiliser, par unité de temps, la somme des changements génétiques qui ont des conséquences directes sur les frontières des espèces. L'une des approches consiste à utiliser les unités systématiques, les taxons, comme représentant des quantités de changement équivalentes suivant le niveau taxonomique considéré (ordre, famille, genre, espèce). Ainsi, la taxonomie fournit-elle une base de données aisément utilisable, qui permettra une approche quantifiable des événements d'extinction et d'apparition, et aussi de mesurer et de comparer la diversité des faunes que l'on étudie, et en dernier lieu de rendre compte de leurs qualités de survie. En utilisant des techniques directement dérivées des études de démographie, on trace, à l'aide de ce corps de données, les courbes qui rendent compte du rythme des naissances et des décès des espèces, genres, familles, donc du rythme d'apparition et d'extinction en fonction du temps, ou de l'évolution de la diversité taxonomique au cours des âges, et des qualités de survie de tel ou tel taxon (espèce, genre, famille, ordre), ou de telle ou telle strate faunique (l'ensemble des espèces ou des genres apparus au temps t et qui se sont éteintes au temps $t + n$).

Les exemples que je vais donner sont pris dans des études sur les taux d'extinction–apparition et les courbes de survie des Mammifères du Paléogène issus de mes travaux [7, 8]. Ce sont les genres (= ensembles de

chrono-espèces) qui se sont avérés être les unités les plus commodes pour mener ce type d'étude, alors que les subdivisions chronologiques qui constituent les repères temporels correspondent aux niveaux repères, dont la succession constitue l'échelle biochronologique en usage chez les paléomammalogistes. Rappelons que Louis Thaler [17] fut l'initiateur de cette méthode de zonation. Les niveaux repères actuellement en usage dans le Paléogène, à l'issue de différentes réunions scientifiques [1, 14], sont maintenant désignés par les sigles MP 1 à MP 29.

3.1. Taux d'extinction — apparition des genres de Mammifères du Paléogène d'Europe

La courbe des taux d'extinction et d'apparition des genres qui est présentée ici (Fig. 2) rend compte de la fréquence et de l'amplitude de ces phénomènes au cours du Paléogène (entre –60 et –25 Ma).

Le premier constat, à mes yeux le plus important, est que l'on peut dire qu'à des pics élevés d'extinction correspondent des pics d'apparition de même amplitude (leur décalage d'un niveau repère est dû à la méthode de comptage). Autrement dit, tout au long du Paléogène, c'est-à-dire environ 25 Ma, des apparitions de genres ont « compensé » les extinctions.

Mais on constate aussi que cette courbe d'extinction/apparition des genres de mammifères revêt des allures très différentes suivant l'unité de temps choisie. Deux solutions sont ici illustrées. Dans un cas (Fig. 2A), il est envisagé que les niveaux repères sont séparés par des espaces de temps égaux. Dans l'autre (Fig. 2B), grâce aux quelques indications radiométriques disponibles, les niveaux repères ont pu être étalonnés à ces données, et des espaces proportionnels au temps astronomique les séparent. Dans le premier cas, l'événement le plus important d'extinction/apparition qui est mis en évidence se situe à l'Éocène inférieur, alors que c'est la Grande Coupure, à la limite Éocène–Oligocène, qui est l'événement majeur sur la courbe étalonnée.

Ainsi, suivant les intervalles de temps choisis – la précision de l'étalonnage chronologique –, la vision que l'on a de l'amplitude des événements d'extinction et d'apparition est bien différente. Alors que des discours très tranchés sont tenus sur les qualités de différents événements d'extinction (et surtout sur leur amplitude), qui tous se fondent sur des études de taux taxonomiques d'extinction et d'apparition, il n'est pas inutile de rappeler cette notion arithmétique simple : pour un même nombre, un petit diviseur implique un certain quotient ; si le diviseur croît, le quotient diminue et inversement. Autrement dit, le pouvoir de résolution chronologique joue un rôle considérable dans l'appréciation que l'on peut faire d'un événement d'extinction/apparition à l'échelle géologique.

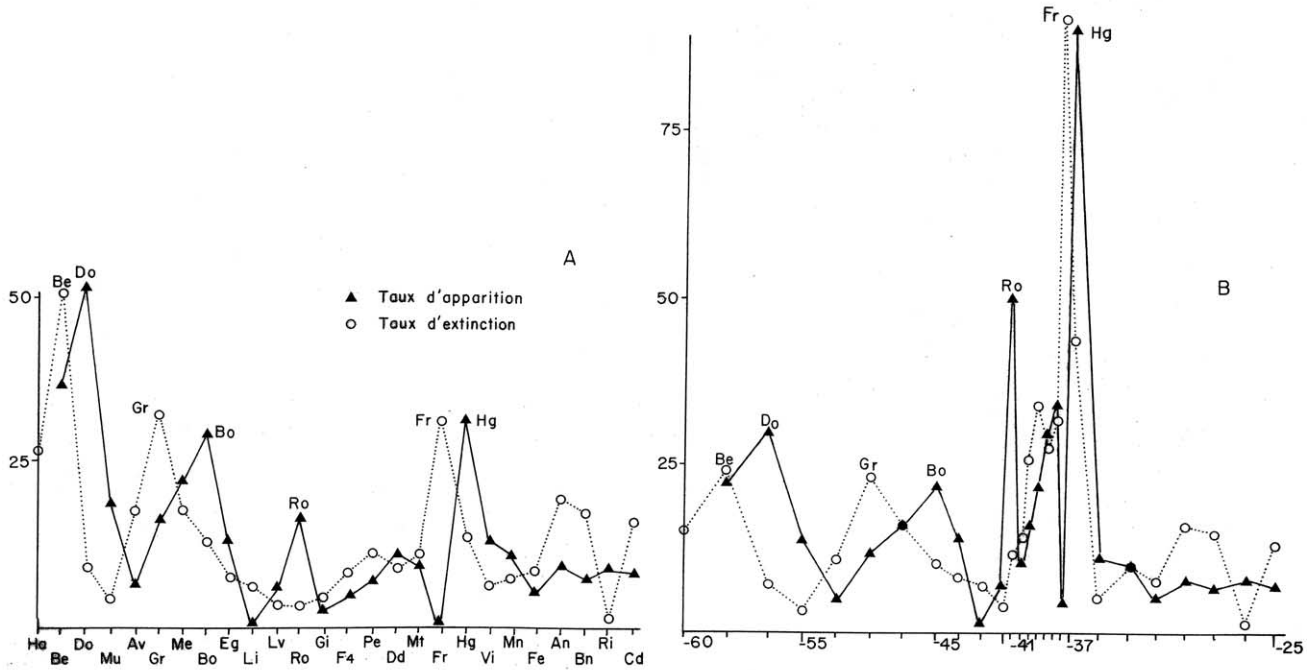


Fig. 2. Variation des taux d'extinction et d'apparition des genres de Mammifères au cours du Paléogène en Europe. En **A**, les intervalles de temps entre niveaux repères ont été considérés égaux ; en **B**, les indications radiométriques disponibles ont permis d'établir des intervalles de temps effectifs.

Fig. 2. Variation through the Palaeogene in Europe of the rates of extinction and origination. In **A**, time intervals are considered equal; in **B**, time intervals are calibrated with available radiometric data.

3.2. Qualités de survie des Mammifères du Paléogène d'Europe

3.2.1. Étude des strates fauniques

Ce ne sont pas moins de 280 genres de mammifères qui ont été signalés dans le Paléogène d'Europe. Pour étudier leurs qualités de survie, deux approches ont été réalisées : l'étude de la survie des strates fauniques, et l'étude de la longévité des genres. Rappelons qu'une strate faunique, terme proposé par Simpson [16], est constituée par l'ensemble des genres qui apparaissent dans un niveau repère. Pour étudier les qualités de survie de cet ensemble apparu à l'instant t , on comptabilisera le pourcentage de ces genres qui survivent dans les strates suivantes, $t + 1$, $t + 2$, etc. On peut constater, à ce sujet, que ces strates fauniques ont des qualités de survie assez différentes, certaines présentant des qualités de longévité plus ou moins longues. Mais ces courbes éclairent aussi sur les « accidents » que ces strates ont eu à connaître, et il apparaît clairement que *toutes*, sans exception, sont largement affectées, ployées, au moment de la Grande Coupure (Fig. 3). Autrement dit, cet événement de la Grande Coupure apparaît ici comme très général : toutes les strates fauniques éocènes connaissent des extinctions, *quelle que soit l'appartenance taxonomique de leurs membres*. Ainsi, et à cette échelle de perception, cet événement peut être

considéré comme non sélectif, puisqu'il les affecte toutes, et mérite donc l'appellation de catastrophe.

3.2.2. Survie des genres de Mammifères et notion de durée de vie d'un genre

Les courbes de survie qui rendent compte de la longévité des genres qui constituent les différents ordres présents dans les gisements du Paléogène d'Europe ont été tracées (Fig. 4) [8]. Elles permettent de mettre en évidence une notion souvent utilisée, et pas toujours à bon escient, la notion de durée de vie des taxons. En effet, le plus souvent, ces courbes de survie sont transcrites sous forme linéaire en mode semi-logarithmique, suivant la formule :

$$S_t = S_0 e^{-qt}$$

l'échelle temps étant en millions d'années. S_0 est le nombre de genres répertoriés au moins une fois dans la période considérée, que, pour cette raison, on considère avoir une durée de vie minimale de 1 Ma. La courbe est ensuite tracée en notant les pourcentages de genres qui survivent durant 2, 3, 4 Ma, etc. Le facteur q est le taux d'extinction dans l'unité de temps choisie. C'est-à-dire que cette valeur correspond à l'inverse de la durée de vie moyenne des taxons, exprimée dans la même unité de temps.

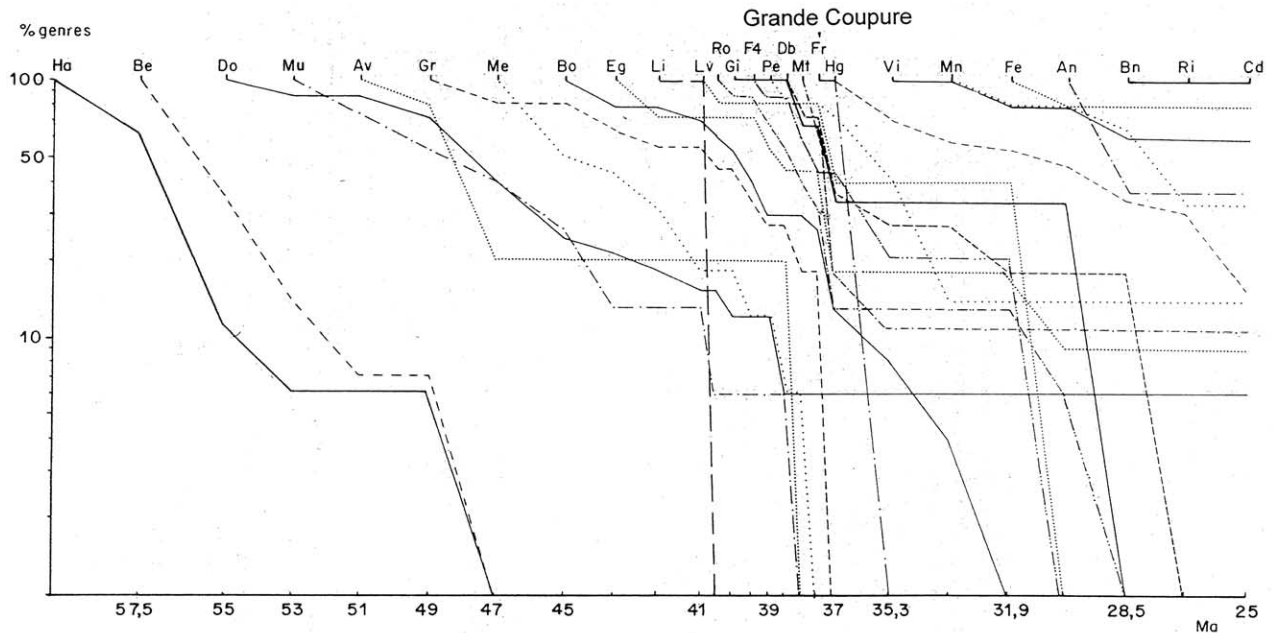


Fig. 3. Courbes de survie des strates fauniques des Mammifères du Paléogène d'Europe. Niveaux repères et équivalence avec la zonation des Mammifères du Paléogène (MP). **Ha**: Hainin (MP 1–5); **Be**: Berru (MP 6); **Do**: Dormaal (MP 7); **Mu**: Mutigny (MP 8); **Av**: Avenay (MP 9); **Gr**: Grauves (MP 10); **Me**: Messel (MP 11); **Bo**: Bouxwiller (MP 13); **Eg**: Egerkingen (MP 14); **Li**: Lissieu; **Lv**: La Livinière (MP 15); **Ro**: Robiac (MP 16); **Gi**: Grisolles; **F4**: Fons 4 (MP 17a); **Pe**: Perrière (MP 17b); **Db**: La Débruge (MP 18); **Mt**: Montmartre (MP 19); **Fr**: Frohnstetten (MP 20); **Hg**: Hoogbutsel (MP 21); **Vi**: Villebramar (MP 22); **Mn**: Montalban (MP 23); **Fe**: La Ferté (MP 24); **An**: Antoingt; (MP 25–26); **Bn**: Boningen (MP 27); **Ri**: Rickenbach (MP 29); **Cd**: Coderet (MP 30).

Fig. 3. Survivorships curves of faunal strata for the Palaeogene mammals of Europe. Marker levels and corresponding mammalian zonation of the Palaeogene (MP). **Ha**: Hainin (MP 1–5); **Be**: Berru (MP 6); **Do**: Dormaal (MP 7); **Mu**: Mutigny (MP 8); **Av**: Avenay (MP 9); **Gr**: Grauves (MP 10); **Me**: Messel (MP 11); **Bo**: Bouxwiller (MP 13); **Eg**: Egerkingen (MP 14); **Li**: Lissieu; **Lv**: La Livinière (MP 15); **Ro**: Robiac (MP 16); **Gi**: Grisolles; **F4**: Fons 4 (MP 17a); **Pe**: Perrière (MP 17b); **Db**: La Débruge (MP 18); **Mt**: Montmartre (MP 19); **Fr**: Frohnstetten (MP 20); **Hg**: Hoogbutsel (MP 21); **Vi**: Villebramar (MP 22); **Mn**: Montalban (MP 23); **Fe**: La Ferté (MP 24); **An**: Antoingt; (MP 25–26); **Bn**: Boningen (MP 27); **Ri**: Rickenbach (MP 29); **Cd**: Coderet (MP 30).

On constate que, suivant les ordres, les durées de vie moyenne observées varient de 2,6 Ma (Condylarthres) à 13,1 Ma (Chiroptères), la moyenne pour l'ensemble des Mammifères d'Europe du Paléogène s'établissant à 5,8 Ma. Je rappelle que l'exemple donné ici concerne un territoire réduit (l'Europe de l'Éocène et de l'Oligocène), et une période d'une durée d'environ 25 Ma, marquée, comme je l'évoquais plus haut, par l'événement de la Grande Coupure. Ainsi, pour les Primates, la durée de vie moyenne mise en évidence est tronquée, du fait que tous les Primates d'Europe s'éteignent lors de cet événement.

La première remarque que l'on peut faire est que cette approche a pour corollaire le fait que l'on considère que les taxons sont des entités discrètes. Elle a donc une connotation fixiste.

La deuxième, plus importante à mes yeux, est qu'il ne faut pas oublier la signification de ces durées de vie moyenne : de fait, elles rendent compte de la stabilité des caractères morphologiques sur lesquels les différentes unités taxonomiques sont fondées. Ainsi sont mises en évidence les caractéristiques de survie,

durabilité des types adaptatifs que les paléontologues ont classés en genres, familles ou ordres. Ces entités recouvrent une réalité biologique certaine et sont issues du constat qu'au cours du temps, il est certains modèles qui persistent plus ou moins longtemps, et traversent plusieurs millions d'années. Beaucoup disparaissent à jamais, d'autres sont remplacés ou « rénovés ». Mais l'on peut voir ici l'hétérogénéité des courbes de survie obtenues pour des ordres différents. Profitant de ce même exemple, il faut ajouter que ce type de réflexion ne s'adresse qu'au seul registre fossile, celui des formes disparues. Il n'est pas question de faire figurer dans ces schémas les genres actuels, car, si l'on connaît leur date de première occurrence, on ignore encore celle de leur disparition.

J'ajouterai que cette même notion de durée de vie d'un taxon perd de sa pertinence lorsqu'elle est utilisée pour l'unité systématique qu'est l'espèce paléontologique. Ces dernières sont de fait le plus souvent des *chronospecies*, c'est-à-dire qu'elles ont été définies initialement sur un lot de spécimens récoltés dans un lieu donné. Toute définition d'une *chronospecies* contient, et

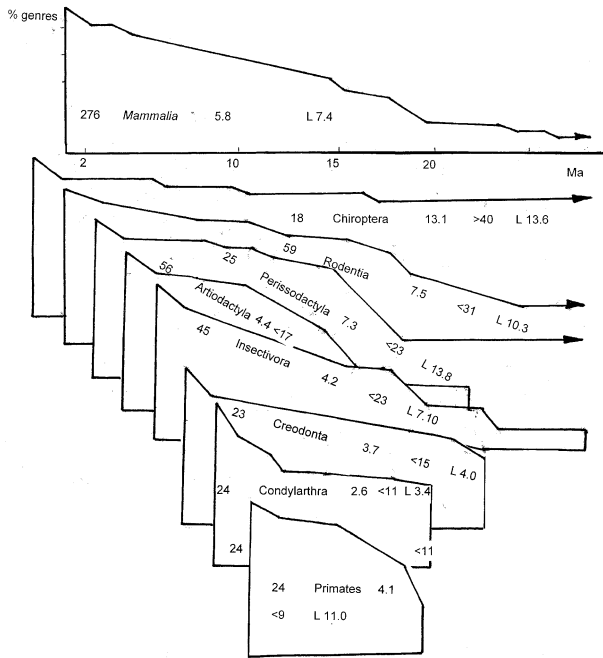


Fig. 4. Courbes de survie des ordres de Mammifères du Paléogène d'Europe. Le premier chiffre est le nombre de genre par ordre, le deuxième correspond à la moyenne arithmétique, le troisième à la durée de vie maximale observée, le quatrième à la moyenne de Lyell.

Fig. 4. Survivorship curves of the genera of mammals of the Palaeogene of Europe. First number is the number of genera in the considered order, the second is the arithmetic mean, the third the maximum life duration, the fourth the Lyellian mean.

ce n'est pas tout à fait un pléonisme que de le redire, une part d'arbitraire, qui varie considérablement d'un auteur à l'autre, d'un groupe zoologique à un autre.

De la critique de la notion de durée de vie d'un taxon qui est attachée au calcul des taux taxonomiques, nous allons passer maintenant à celle de la notion de taux morphologiques d'évolution.

4. Taux morphologiques d'évolution

D'une façon générale, ce type d'étude se concentre sur la mise en évidence de la variation au cours du temps d'un caractère, le plus souvent un caractère dimensionnel (taille des membres ou des dents). Pour les mammifères fossiles, l'initiateur de ces études fut sans aucun doute Simpson [15]. Par la suite, Gingerich a apporté des contributions majeures à ces réflexions [4,5], alors que Escarguel a proposé quelques idées novatrices [3] afin d'étudier, non pas la variation d'un seul caractère dimensionnel, mais celle d'un complexe de caractères. Ainsi ces auteurs se sont-ils attachés à quantifier les modifications au cours du temps des dimensions d'un organe, en l'occurrence une molaire, ou d'un complexe d'organes, ainsi que les proportions de ces molaires dans la rangée dentaire.

Des critiques se sont fait jour sur les qualités d'information de ces caractères dimensionnels, certains minimisant leur portée. Pour ma part, je crois que les variations de ces caractères dimensionnels méritent qu'on les étudie de près. Chez les mammifères, entre les dimensions métriques de certains éléments anatomiques et le poids corporel de l'animal, il existe une relation allométrique simple. Le poids corporel d'un mammifère n'est pas un caractère anodin : toute une série de paramètres physiologiques, comportementaux et écologiques, au sens large du terme, y sont liés. Aussi, toute modification de taille, donc de poids, a des répercussions importantes sur le mode de vie des animaux, depuis la stratégie de reproduction jusqu'aux besoins énergétiques. Ainsi, tout changement de taille dans l'histoire d'une lignée peut être interprété comme le signe de bouleversements importants, de transformations physiologiques, comportementales ou écologiques notables.

Afin de mesurer les transformations par unité de temps, les auteurs ont été amenés à définir des taux morphologiques d'évolution. Deux types d'unité attachées à ces problèmes de taux d'évolution sont le plus souvent utilisés, dont la référence temporelle diffère : le *darwin* [6] et l'*haldane* [5]. Le darwin correspond à un changement des dimensions d'un caractère ($x_2 - x_1$) par un facteur $e (= 2.718)$ par million d'années. La formule est :

$$\text{darwin} = (\ln x_2 - \ln x_1) / \Delta t$$

L'haldane prend en compte la déviation standard des dimensions du caractère considéré, et la référence temporelle est le nombre de générations. Sa formule est :

$$\text{haldane} = [(\ln x_2) / (s \ln x) - (\ln x_1) / (s \ln x)] / (t_2 - t_1)$$

Pour le premier, son promoteur, Haldane, l'applique, dans la publication initiale, à la célèbre lignée *Hyracotherium-Equus*, et constate d'emblée que le taux moyen obtenu a une faible valeur : 40 millidarwin. Le même constat devait être fait par d'autres auteurs qui ont étudié des lignées fossiles, qu'il s'agisse d'Invertébrés ou de Vertébrés : les taux qu'ils observaient étaient toujours relativement peu élevés, et souvent étaient exprimés en millidarwins. À l'inverse, dans les études de sélection expérimentale, ce qui consiste à suivre l'évolution de lignées sur quelques dizaines de générations, voire quelques centaines, il fut mis en évidence des taux d'évolution très élevés, de l'ordre de 12 000 à 200 000 darwins (voir revue in [4]). Autrement dit, à l'échelle des temps géologiques, l'évolution apparaît comme un phénomène étonnamment lent par rapport à ce qui est observé dans les études expérimentales, les résultats obtenus en quelques générations dans le domaine de la domestication des plantes ou des animaux venant à l'appui de ce constat.

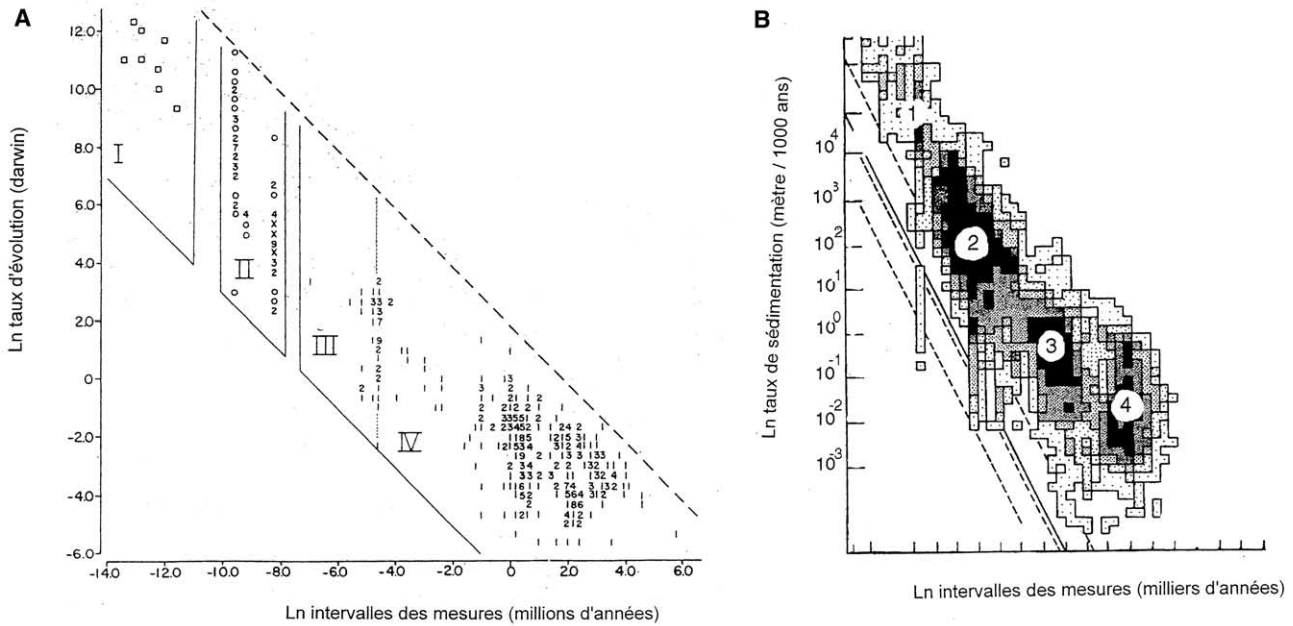


Fig. 5. Relation inverse des taux d'évolution (A) et des taux de sédimentation (B) en fonction des intervalles de temps auxquels ils ont été observés. En A, les zones délimitées correspondent aux taux d'évolution observés dans : I, les expériences de sélection en laboratoire ; II, les événements de colonisation récents ; III et IV, lors de la réoccupation des faunes (mammifères) lors des glaciations post-Pleistocène et chez les Invertébrés et Vertébrés fossiles. En B, les chiffres correspondent aux zones d'observation des taux de la sédimentation : 1 = observation continue ; 2 = observation discontinue dans des stations d'enregistrement ; 3 = taux observés en relation avec des datations au radiocarbone ; 4 = taux observés dans les études de biostratigraphie avec étalonnages radiométriques K/Ar.

Fig. 5. Inverse relationships of the evolutionary (A) and sedimentary rates (B) and time spans over which they were measured. In A, the limited domains correspond to evolutionary rates as observed: I, in laboratory selection experiments; II, in historical colonisation events; III and IV, post-Pleistocene recovery from glaciation and fossil Invertebrates and Vertebrates. In B, numbers correspond to rates of sedimentation as observed: 1, in continuous observations; 2, in reoccupation of survey stations; 3, in relation with radiocarbon dating; 4, in biostratigraphy calibrated with K/Ar radiometry.

Ce paradoxe a été en partie résolu par Gingerich [4], qui a montré en faisant une compilation des taux observés chez les fossiles (mammifères du Cénozoïque et du Quaternaire), dans les expériences de colonisation et dans celles de sélection artificielle (Fig. 5A). Il a constaté que si, on reporte ces données sur un diagramme bilogarithmique (axe $\ln x$ = taux en darwin, axe $\ln y$ = intervalle de temps en million d'années), il existe une forte corrélation log-linéaire négative entre les taux observés et l'intervalle de temps auquel ils sont constatés. Je n'entrerai pas dans le débat qui suivit pour savoir si une telle corrélation est ou non un artefact ou, comme le suggère Gingerich et d'autres auteurs, si elle vient confirmer que les phénomènes de microévolution sont tout à fait assimilables, si ce n'est identiques, à ce qui est observé à l'échelle de la macroévolution. Je souhaite ici rapprocher le résultat de Gingerich d'un autre, obtenu dans le domaine de l'étude du phénomène sédimentaire, où, dans ce cas aussi, les données que l'on a pu récolter sur la vitesse de la sédimentation l'ont été à des échelles de temps très hétérogènes : de l'ordre de la journée ou de l'année, jusqu'à celui de plusieurs millions d'années. Faisant un travail de compilation des

taux de sédimentation rencontrés à ces différentes échelles de temps, Sadler [12] a obtenu un schéma tout à fait comparable à celui de Gingerich : à des intervalles de temps rapprochés, on observe des taux élevés de sédimentation (de l'ordre de $10^2 \times 10^4$ m/jour-mois), alors qu'avec des intervalles de temps espacés, de l'ordre de 10^6 années, on obtient des taux très bas (10^{-2} à 10^{-3} m/an). Il existe une forte corrélation négative entre ces données (Fig. 5B).

Ainsi, les schémas obtenus dans ces domaines si différents que sont, d'une part, l'évolution biologique et, d'autre part, la sédimentation s'avèrent quasi superposables.

Ces figures illustrent les principales qualités du phénomène sédimentaire, d'une part, et de celui de l'évolution tels que nous pouvons les percevoir, d'autre part : l'enregistrement des deux phénomènes est très incomplet, les deux sont affectés de discontinuités d'enregistrement, d'autant plus grandes que les intervalles de temps auxquels l'on opère sont longs. Aussi est-il illusoire de poser à l'aide de l'un comme de l'autre de ces registres des questions que par nature ils

n'aideront pas à résoudre. Et ce n'est pas être pessimiste que de proclamer que ce grand débat qu'ont lancé Elredge et Gould [2] et qui anime la communauté scientifique depuis 25 ans : « L'évolution procède-t-elle par sauts évolutifs ou est-elle lente et graduelle ? » ne trouvera pas de réponse à l'aide du registre fossile. Ces auteurs n'ont jamais donné une claire définition de ce qu'ils nomment équilibres ponctués, hors des exemples, nombreux certes, qu'ils ont proposés, mais qui ne constituent pas en eux-mêmes un cadre théorique. Cependant, il faut souligner que la question de fond qu'ils ont soulevée est aussi vieille que la biologie évolutive. En son temps, Alcide d'Orbigny y apporta des réponses, et contribua à alimenter un débat né avec le Siècle des lumières. De nos jours, on reconnaît plusieurs facettes au problème. La première porte sur les mécanismes de l'évolution : est-ce que les observations que l'on fait dans le domaine de la microévolution peuvent seules expliquer les événements de macroévolution ? Autrement dit, la variation intra-spécifique suffit-elle à rendre compte des grands événements d'évolution que constatent les paléontologues ? Par ailleurs, la formation des espèces est-elle liée à des transformations morphologiques significatives ? Le dernier volet de la question a trait au modèle qui prévaut dans ces processus : les modifications sont-elles lentes et graduelles ou, au contraire, sont-elles brutales et correspondent-elles à de véritables sauts évolutifs ?

Les principales critiques faites à leurs propositions ont porté d'abord sur le lien obligé qu'Elredge et Gould établissent entre spéciation (naissance d'espèces filles) et transformation morphologique, et qui a pour implication que la sélection d'espèces soit élevée au rang de moteur le plus puissant de l'évolution. Bien des biologistes, et non des moindres, ont rejeté cette idée. Mais, chez les paléontologues, ce qui a déclenché le plus de controverse est l'idée qu'il faut considérer périmé le gradualisme, si cher non seulement à Charles Darwin lui-même, mais aussi à la grande foule des chercheurs de fossiles. En proposant leur modèle d'évolution ponctuée, Elredge et Gould soulignent que le registre fossile regorge d'exemples où l'on observe que les espèces sont stables sur de longues périodes, et que les nouvelles espèces surgissent brutalement. L'un de leur refrain est : *stasis is data*, invitant les paléontologues à prêter plus d'attention à un aspect de l'évolution qu'ils ont trop négligé, selon eux. De leurs écrits, il ressort qu'ils pensent que les espèces paléontologiques constituent des entités discrètes, qui peuvent rester stables durant plusieurs millions d'années. À l'opposé de ce constat, de nombreuses observations ont été faites de changements (augmentation de taille par exemple) se produisant chez des espèces successives à taux constant

pendant de longues périodes. Aussi s'est posée la question de savoir s'il était pertinent de confronter des résultats (en l'occurrence des taux d'évolution) obtenus à des échelles de temps très différentes suivant le corps de données disponibles. Des études expérimentales récentes, conduites par des généticiens sur la très célèbre *Escherichia coli*, paraissent très instructives sur ces problèmes d'échelle de temps et de continuité (ou discontinuité) d'enregistrement. Par leur capacité de multiplication, ces organismes offrent bien des avantages qu'on rechercherait en vain chez les fossiles. Observer quelques milliers de générations qui se succèdent dans les boîtes où on les élève est à la portée de tout microbiologiste. Ainsi Richard Lenski et Michael Travisano [10] ont-ils observé l'évolution de 10 000 générations successives d'une douzaine de colonies *E. coli* au cours d'une période de quatre ans. C'est l'évolution de la taille de leurs cellules et de la valeur sélective (*fitness*) des colonies de ces microorganismes qu'ils ont testée. Ils constatent que les courbes qui rendent compte de cette évolution sont très différentes, suivant que l'on effectue des prélèvements et mesures toutes les 100 générations ou toutes les 500 générations (Fig. 6). Dans le premier cas, on obtient une courbe en escalier, conforme au modèle de Elredge et Gould ; dans le deuxième, la courbe est une asymptote, et suggère une évolution graduelle (Fig. 6). On voit donc que ce type de représentation graphique est trompeur, et surtout qu'il ne dit rien du mode évolutif sous-jacent aux transformations qu'il illustre. On ne peut pas à l'aide de ce type de document décider de l'évolution graduelle ou ponctuelle d'un taxon. Par ailleurs, les expérimentations de Lenski et Travisano [10] montrent à leur issue que, dans les deux cas, un palier de stabilité, une stase, est atteint. Le fameux *stasis is data* d'Elredge et Gould paraît ici démontré : des caractères peuvent rester stables pendant des périodes plus ou moins longues. Cependant, stabilité d'un ou plusieurs caractères n'est pas synonyme de stabilité de l'espèce qui les porte, loin de là !

Les causes de stase sont peut-être à rechercher au niveau de la cellule, de son mode de fonctionnement et surtout de son développement. Récemment, l'importance du mode opératoire d'une protéine (Hsp 90) a fait l'objet d'une mise au point [11]. Suivant l'expression employée, cette protéine « chaperonne » les protéines régulatrices de la morphogenèse, et elle a un fort pouvoir de stabilisation vis-à-vis du milieu, protégeant les phases instables de ses aléas. Ainsi canalise-t-elle les événements de développement. Dans le même temps, c'est une protéine thermo-sensible, qui dès lors peut épisodiquement ne plus assurer ses fonctions : sporadiquement, la variation génétique se trouve débr-

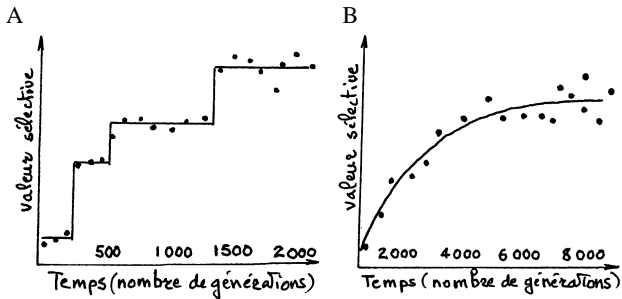


Fig. 6. Variation de la valeur sélective en fonction du nombre de générations dans des populations d'*Escherichia coli*. En **A**, les prélèvements des mesures ont été faits toutes les 100 générations ; en **B**, toutes les 500 générations.

Fig. 6. Variation of fitness according to the number of generations in populations of *Escherichia coli*. In **A**, measurements have been done with 100-generation time span; in **B**, the time span is 500 generations.

dée, et devient sensible aux fluctuations externes. C'est peut-être là le premier pas qui permettra de mieux comprendre la stase et d'en mesurer les effets.

5. Conclusion

On a pu voir dans tous les exemples précédents que la plupart des méthodes, si ce ne sont toutes, qui ont été proposées pour « mesurer » la vitesse de l'évolution à l'aide des fossiles ou pour apprécier et comparer l'importance des événements d'extinction ou d'apparition contiennent des pièges. D'une façon générale, on peut dire que toutes souffrent du même mal : l'hétérogénéité des échantillons qu'elles testent, en l'occur-

rence l'hétérogénéité des intervalles de temps auxquels sont faites les observations, est une caractéristique le plus souvent gommée, oubliée dans la suite des raisonnements et discussions que ces résultats suscitent.

Le temps n'est pas une donnée simple, que l'on intègre aisément, pas plus dans la vie quotidienne que dans les expériences scientifiques, et moins encore dans notre imagination prospective. Il n'empêche qu'à partir des études sur les taux d'évolution, qu'il s'agisse de taux taxonomiques ou morphologiques, des avis très tranchés ont été émis. Qui plus est, l'utilisation d'un vocabulaire où fleurissent les oxymores a contribué à travestir des faits qui restent mal compris. Ainsi, les usages immodérés qui sont faits de termes tels que « révolution » (ou catastrophe) opposée à uniformité, ponctualisme opposé à gradualisme, me paraissent peu adaptés pour rendre compte des événements paléontologiques tels qu'ils sont perçus à l'échelle des temps géologiques. Au final, notre compréhension des rythmes de l'évolution biologique à travers les méthodes en usage ont amené souvent les auteurs sur des pistes où les mirages ont fait perdre pied aux plus raisonnables. Comme aimait à le souligner Louis Thaler, il ne faut pas confondre l'Évolution et son image [18]. Celles que nous traçons sont forcément réductrices, et ce n'est rien de dire que les miroirs qui la reflètent sont déformants. Pour autant, il ne faut pas perdre de vue que les données paléontologiques sont uniques, et que grâce à elles, erreur après erreur, peu à peu nous avançons dans la compréhension des modalités de l'évolution de l'histoire des espèces.

Références

[1] J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux (Eds.), Actes du congrès Biochrom 1997, École pratique des hautes études, Mémoire 21, 1997, Montpellier.

[2] N. Elredge, S.J. Gould, Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in: T.J.M. Schopf (Ed.), Models in Paleobiology, Freeman, San Francisco, 1972, pp. 82–115.

[3] G. Escarguel, Implications phylétiques et applications biochronologiques de l'« analyse mandibulaire ». Études de cas pour différents ordres : Marsupiaux, Insectivores, Rongeurs, Périssodactyles, in: J.-P. Aguilar, S. Legendre, J. Michaux (Eds.), Actes du Congrès Biochrom'97, École pratique des hautes études, Mémoire 21, 1997, pp. 83–96.

[4] P.D. Gingerich, Rates of evolution: effects of time and temporal scaling, *Science* 222 (1983) 159–161.

[5] P.D. Gingerich, Rates of evolution on the time scale of evolutionary process, *Genetica* 112–113 (2001) 127–144.

[6] J.S.B. Haldane, Suggestions as to quantitative measurements of rates of evolution, *Evolution* 3 (1949) 51–56.

[7] J.L. Hartenberger, Modalités des extinctions et apparitions chez les Mammifères du Paléogène d'Europe, *Mém. Soc. géol. France* 150 (1987) 133–144.

[8] J.-L. Hartenberger, Études sur la longévité des Mammifères du Paléogène d'Europe, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 306 (1988) 1197–1204.

[9] J.-L. Hartenberger, Observations sur la morphologie comparée des prémolaires déciduales et définitives de rongeurs fossiles, *Géobios, mémoire spécial* 12 (1989) 199–205.

[10] R. Lenski, M. Travisano, Dynamics of adaptation and diversification: a 10 000 generation experiment with bacterial populations, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 91 (1994) 6808–6814.

[11] C. Queitsch, T.A. Sangster, S. Lindquist, Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation, *Nature* 417 (2002) 618–624.

[12] P.M. Sadler, Sediment accumulation rates and the completeness of stratigraphic sections, *J. Geol.* 89 (1981) 569–584.

[13] T.J.M. Schopf, Rates of evolution and notion of 'living fossils', *Rev. Earth. Planet. Sci.* 12 (1984) 245–292.

[14] N. Schmidt-Kittler (Ed.), International Symposium on mammalian biostratigraphy and paleoecology of European Paleogene, *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 (1987).

[15] G.G. Simpson, Rates of evolution in animals, in: G.L. Jepsen, G.G. Simpson, E. Mayr (Eds.), *Genetics, Paleontology and Evolution*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1949, pp. 205–228.

[16] G.G. Simpson, *La géographie de l'évolution*, Masson, 1969.

[17] L. Thaler, Sur l'utilisation des Mammifères dans la zonation du Paléogène de France, *Mémoire BRGM* 28 (1964) 985–989.

[18] L. Thaler, Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives, *Colloques internationaux du CNRS n° 330, « Modalités, rythmes et mécanismes de l'Évolution biologique »*, 1983, pp. 327–335.