

La vie est apparue dans les océans, dans un passé si lointain qu'il nous est presque impossible à imaginer. L'âge exact de la vie sur terre est débattu car la nature des structures qui avaient été interprétées comme les plus anciens fossiles (restes anciens d'organismes vivants ou les traces d'activité qu'ils ont laissées) a été remise en question. Les premiers organismes vivants étaient très simples et ressemblaient aux bactéries actuelles, entre autres à celles qui forment les stromatolithes, dont les fossiles les plus anciens datent d'environ 3 Ga. Des stromatolithes se forment encore dans quelques régions côtières. Néanmoins, il est largement admis que pendant au moins les premiers 1,5 Ga, la vie est demeurée dans son environnement aquatique d'origine. Pendant la plus grande partie de l'histoire de la biosphère, la vie n'a existé que dans l'eau, elle y a évolué et s'est adaptée à de nombreuses niches écologiques. Les mers grouillaient de vie avant que le premier animal ne s'aventure sur les continents.

Dans les dernières centaines de millions d'années (Ma), la vie a commencé à s'aventurer hors de l'eau. Cette conquête fut très graduelle ; elle commença avec des formes très simples, comme les bactéries, puis des formes de plus en plus complexes s'aventurèrent sur les continents, indépendamment les unes des autres : lichens, plantes simples (ressemblant aux mousses, prêles et lycopodes), arthropodes (arachnides, insectes, crustacés, etc.), mollusques (limaces, escargots, etc.), annélides (vers de terre, sangsues), et finalement, vertébrés. Malgré son arrivée tardive dans ce nouvel environnement, c'est le groupe des vertébrés qui nous intéresse davantage et qui sera traité dans ce livre, car non seulement nous en faisons partie, mais les vertébrés incluent la quasi-totalité de nos animaux domestiques (chiens, chats, oiseaux divers) et d'élevage (vaches, porcs, chevaux, etc.).

La conquête de l'environnement terrestre est un problème évolutif fascinant car tous les systèmes et organes de nos ancêtres lointains avaient été adaptés à l'environnement aquatique au cours de centaines de millions d'années d'évolution passées dans cet environnement. C'est sans doute un des épisodes de l'histoire de la vie qui est le plus difficile à comprendre, mais c'est sans doute aussi, pour la même raison, un des plus intéressants. Les difficultés que nos ancêtres aquatiques durent surmonter lors de cette transition évolutive étaient telles que certains créationnistes les ont exploitées pour tenter de semer des doutes sur l'approche scientifique de l'étude de l'histoire de la vie et pour proposer une « explication » (terme un peu

problématique dans ce contexte) créationniste de la vie. Nous verrons cependant que les scientifiques ont formulé de nombreuses théories qui permettent d'expliquer cette fascinante histoire et que les défis de la paléontologie moderne consistent surtout à départager ces diverses théories à l'aide de tests plus ou moins indirects.

Cet ouvrage tente donc de raconter ce que l'on sait de cette histoire, sans cacher les lacunes qui persistent dans nos connaissances. Par la même occasion, il exposera les méthodes utilisées par les paléontologistes, ces « détectives » de l'histoire de la vie, pour étudier notre passé lointain. Pour éviter les simplifications excessives qui réduisent trop souvent ce type d'ouvrage à de véritables « contes scientifiques », ce livre introduit quelques termes techniques essentiels, pour lesquels il n'existe pas de termes vernaculaires équivalents. Le lecteur est invité à consulter le lexique qui devrait constituer un aide-mémoire précieux ; malgré l'organisation modulaire de cet ouvrage, il est recommandé de lire le chapitre « Comment reconstituer l'évolution ? » avant de se plonger dans les autres chapitres. Une brève section traitant des vertébrés actuels démontre la quantité surprenante d'enseignements que nous pouvons tirer de l'étude des espèces contemporaines, mais l'emphase porte évidemment sur les fossiles et l'évolution des premiers vertébrés terrestres. Finalement, dans la conclusion, le lecteur découvrira que contrairement au stéréotype « Indiana Jones », le paléontologiste ne passe pas forcément beaucoup de temps à excaver des fossiles et qu'une bonne partie des découvertes les plus fondamentales en paléontologie résulte d'études de fossiles décrits par les générations antérieures ou d'analyses sophistiquées de compilations de données précédemment publiées.

Cet ouvrage est surtout destiné aux étudiants de sciences de la vie et de sciences de la Terre de premier et second cycle qui souhaitent acquérir des notions de base sur la paléontologie, la systématique et la biologie évolutive modernes, ou qui s'intéressent à l'histoire de la conquête de l'environnement terrestre par les vertébrés. Il requiert peu ou pas de connaissances préalables dans ce domaine. Même si certains points sont couverts avec suffisamment de détails pour donner au lecteur une idée du fonctionnement de ces sciences, cet ouvrage ne tente pas de couvrir tous les faits qui pourraient être pertinents. Ceux qui veulent en savoir plus trouveront dans la bibliographie une introduction à la littérature ; ils peuvent également consulter les exhaustives revues de Clack (2002, 2006). Une autre synthèse récente très technique (Hall, 2007) couvre la diversité, la fonction et l'évolution des nageoires et des membres des vertébrés et présente des points de vue variés qui ne sont pas tous compatibles avec les hypothèses présentées dans cet ouvrage (Laurin, 2007).

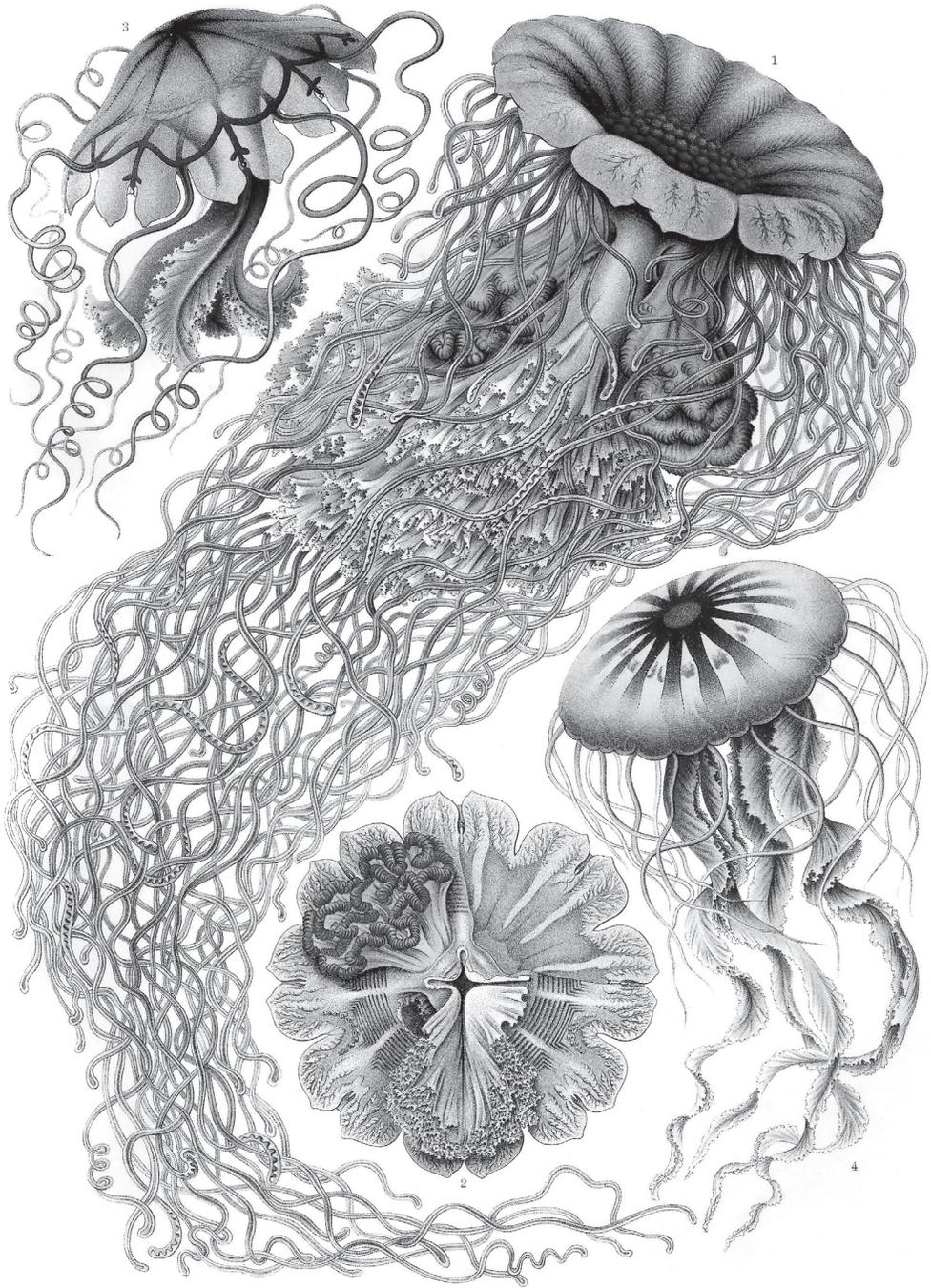


Figure 1. Cnidaires.

Les premiers métazoaires étaient tous marins. Parmi les plus anciens et les plus simples d'entre eux, on trouve les cnidaires. Reproduit de Haeckel (1904).

Au lecteur qui se demanderait à quoi peut bien servir la recherche paléontologique, je répondrai simplement qu'elle nous permet de connaître notre histoire. Tout comme l'archéologie, la paléontologie est une science historique. Cette recherche ne permet généralement pas de déposer des brevets, mais elle permet de satisfaire notre curiosité naturelle et elle a joué un rôle important dans le développement de la science-fiction, spécialement depuis la découverte des grands dinosaures du Mésozoïque. Depuis le *Voyage au centre de la terre* (1864) de Jules Verne (figure 2) au fameux film *Jurassic Park* (1993) de Steven Spielberg, la paléontologie a joué un rôle important dans l'imaginaire collectif. À la lecture de cet ouvrage, le lecteur découvrira que la réalité peut être aussi fascinante que la fiction.

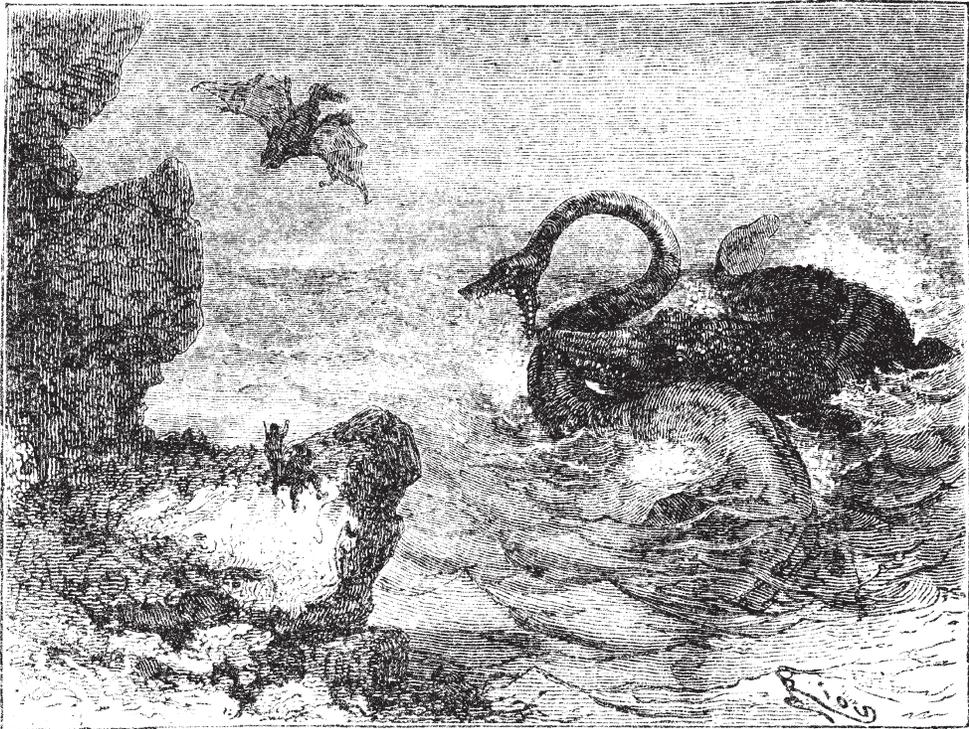


Figure 2. Voyage au Centre de la terre.

Gravure d'un animal préhistorique illustrant un roman de Jules Verne. Reproduit de Verne (1864).

Je remercie les collègues qui m'ont aidé à rédiger ce livre. Joseph Segarra m'a fait de nombreux commentaires sur l'ensemble de cet ouvrage. Plusieurs collègues (Vivian de Buffrénil et Louise Zylberberg) et étudiants (Aurore Canoville, David Marjanović, Laëtitia Montes) de l'équipe « Squelette des Vertébrés » ont relu divers chapitres et je les en remercie chaleureusement. Mon ancien directeur de thèse, Robert R. Reisz, a joué un rôle indirect mais capital en attirant mon attention sur les stégocéphales du Paléozoïque et en me communiquant son enthousiasme pour l'étude de cette phase de l'évolution des vertébrés. Je dédie ce livre à mes parents, qui ont toujours activement soutenu mes études et même le projet assez téméraire (que j'avais conçu dès les années 1970) de devenir paléontologue.

Chapitre 1. Comment reconstituer l'évolution ?

Nos premiers ancêtres étaient tous aquatiques. En effet, les plus anciens vertébrés datent d'environ 500 Ma, alors que les premiers vertébrés potentiellement terrestres datent de moins de 350 Ma. Pendant plus de 150 Ma, nos ancêtres se déplaçaient à l'aide de nageoires et respiraient à l'aide de branchies ; sur la terre ferme, ces structures étaient très inefficaces. Les organes sensoriels ne pouvaient pas fonctionner (ou seulement très mal) dans l'air sans modifications plus ou moins importantes. En effet, les yeux de nos ancêtres étaient dépourvus de paupières ou de glandes lacrymales et pouvaient se dessécher rapidement ; leur oreille ne permettait pas de bien entendre les sons transmis dans l'air, comme les vocalisations de nombreuses grenouilles, oiseaux ou mammifères ou la voix humaine. Pourtant, tous ces problèmes furent surmontés et les quelques espèces de vertébrés qui réussirent à s'adapter à ce nouvel environnement il y a environ 320 Ma donnèrent naissance aux plus de 25 000 espèces de vertébrés terrestres actuels.

Pour reconstituer cette histoire, il faut des méthodes objectives qui permettent d'exploiter l'information indirecte sur l'évolution fournie par les fossiles ou la biodiversité actuelle, ainsi que des principes de nomenclature qui permettent d'établir des classifications. Ces techniques et concepts sont utilisés dans une bonne partie de la biologie évolutive moderne. Ainsi, la phylogénétique fournit les arbres évolutifs qui sont le point de départ d'analyses comparatives ou de biodiversité, quel que soit le problème évolutif ou le taxon concerné. La nomenclature biologique fournit des règles permettant aux systématiciens de présenter des taxonomies qui résument les liens évolutifs entre les espèces et permettent d'ordonner notre connaissance du vivant. Des développements récents importants en phylogénétique et (dans une moindre mesure) en nomenclature biologique ont déclenché un véritable renouveau en paléontologie et en biologie évolutive. Les paléontologues reconstituaient les arbres évolutifs mentalement (et selon des critères qu'ils n'énonçaient pas toujours de façon explicite) jusque dans les années 1970, environ. Depuis, l'introduction de la cladistique, puis de logiciels permettant de bénéficier de la puissance de traitement des ordinateurs, permit d'utiliser des méthodes plus objectives et falsifiables (car les données utilisées pour produire les arbres sont généralement publiées), ce qui déclencha une prolifération d'études phylogénétiques qui remirent en question une bonne partie des hypothèses antérieures sur l'ensemble du vivant. Nous disposons maintenant de phylogénies bien plus détaillées, même si elles demeurent toujours

des hypothèses plus ou moins bien étayées. Ces méthodes sont présentées d'une façon simplifiée dans ce chapitre ; les lecteurs souhaitant obtenir plus d'information trouveront ci-dessous des références utiles.

1. Classification et nomenclature biologique

1.1. Nomenclature linnéenne

Un système de classification est fondamental pour gérer de l'information, quelle que soit sa nature. L'homme classe les animaux depuis l'Antiquité, car même dans la Bible, il est écrit que « L'Éternel Dieu forma de la terre tous les animaux des champs et tous les oiseaux du ciel, et il les fit venir vers l'homme, pour voir comment il les appellerait, et afin que tout être vivant portât le nom que lui donnerait l'homme » (Genèse, 2:19). Depuis Aristote (384-322 av. J.-C.), de nombreux auteurs ont proposé des classifications des êtres vivants. En biologie, on désigne sous le nom de taxonomie (ou taxinomie) l'activité qui consiste à nommer, définir et délimiter les groupes d'organismes vivants (les taxons), ainsi que les classifications ainsi produites. Ainsi, la taxonomie existe depuis l'Antiquité (sous une forme assez différente de la taxonomie moderne), mais initialement, seuls des noms vernaculaires (faisant partie du vocabulaire normal d'une langue, par opposition aux noms formels, souvent connus des seuls scientifiques) étaient utilisés.

L'inconvénient de l'utilisation de noms vernaculaires est que le sens de tels noms peut varier d'un endroit à l'autre, dans le temps (comme le sens de nombreux mots de la plupart des langues), et qu'il n'y a souvent pas de synonyme exact dans une autre langue. Ainsi, le terme de poisson a déjà englobé les baleines (jusqu'au XIX^e siècle), qui sont aujourd'hui exclues de ce groupe car on sait qu'elles sont en fait des mammifères redevenus aquatiques. Le terme anglais équivalent « *fish* » a historiquement également inclus (au moins dans son acception la plus large) des animaux aquatiques qui ne sont pas considérés comme étant des poissons (par les francophones, ou par les anglophones d'aujourd'hui) et qui en sont souvent assez éloignés, tels des échinodermes (« *starfish* » désigne une étoile de mer), des arthropodes (« *crayfish* » ou « *crawfish* » désigne une écrevisse), des mollusques (« *cuttlefish* » désigne une seiche), ou même des cnidaires (« *jellyfish* » désigne une méduse). Ces deux termes (« *fish* » et « poisson »), bien que généralement considérés comme synonymes, n'ont donc pas toujours décrit tout à fait le même groupe d'animaux.

On peut donc concevoir que l'utilisation de termes vernaculaires ne soit pas adaptée à l'usage scientifique, à cause de la plus ou moins grande variabilité du sens de ces noms dans une langue donnée (selon l'époque ou les régions) et la correspondance imparfaite entre les noms utilisés dans diverses langues (Minelli *et al.*, 2005). Les scientifiques ont donc cherché, dès le XVIII^e siècle, à développer

des taxonomies précises, qui sont fondées sur des noms qui auraient exactement le même sens pour tous les scientifiques, quelle que soit la langue qu'ils parlent ou la période pendant laquelle ils vivent. Une telle démarche était rendue plus que jamais nécessaire par la véritable explosion de notre connaissance de la biodiversité résultant de l'exploration d'autres continents pendant le XVIII^e siècle, à laquelle de nombreux biologistes participèrent. Le botaniste suédois Linné (1707-1778) fut le premier à proposer une taxonomie qui fut adoptée par de nombreux scientifiques. Ses noms étaient fondés sur le latin et le grec ancien, des langues mortes (donc ne changeant plus) qui étaient connues d'une partie importante des scientifiques du XVIII^e siècle (les œuvres de Linné, et même ses lettres à ses collègues allemands, sont toutes écrites en latin ou en suédois). Comme il y a beaucoup d'espèces, il proposa d'utiliser un nom composé de deux mots pour les désigner, un nom de genre et un épithète spécifique. Ainsi, notre espèce appartient au genre *Homo* et porte l'épithète *sapiens*. De plus, chaque genre appartient à un ordre, chaque ordre à une classe, et chaque classe à un règne. Pour notre espèce, les taxons de ces rangs sont donc Primates (ordre), Mammalia (classe) et Animalia (règne). Ainsi, Linné utilisait les catégories espèce, genre, ordre, classe et règne, qui correspondent à des groupes de plus en plus grands. Plus récemment, des catégories supplémentaires ont été introduites, comme la famille entre le genre et l'ordre. Pour certains rangs, il existe aujourd'hui des terminaisons standards. Ainsi, en zoologie, les noms des taxons de rang famille se terminent par -idae. Le radical du nom de la famille provient d'un nom de genre de cette famille. Le nom de notre famille (Hominidae) est donc dérivé du nom de notre genre (*Homo*) et du suffixe -idae. Pour une sous-famille, le suffixe est -inae, ce qui explique que notre sous-famille se nomme Homininae. Voici donc une classification de notre espèce dans ce système :

Règne Animalia
Sous-règne Metazoa
Superembranchement Deuterostomia
Embranchement Chordata
Sous-embranchement Vertebrata
Superclasse Gnathostomata
Classe Mammalia
Sous-classe Eutheria
Ordre Primates
Sous-ordre Haplorhini
Superfamille Hominoidea
Famille Hominidae
Sous-famille Homininae
Tribu Hominini
Sous-tribu Hominina
Genre *Homo*
Espèce *Homo sapiens*

Bien après Linné, les taxonomistes ont établi des règles qui permettent de déterminer comment appliquer les noms ; il s'agit de la nomenclature. Une nomenclature explicite fut rendue nécessaire dès le XIX^e siècle par l'explosion de la connaissance sur la biodiversité (on connaît actuellement environ 2 000 000 d'espèces). La nomenclature utilisée par la plupart des taxonomistes est dite linnéenne car elle s'inspire en partie des travaux de Linné, mais elle en diffère par l'utilisation de types, qui sont soit des individus (un animal préservé dans un bocal d'alcool ou un squelette, par exemple), qui servent à définir des espèces, soit des taxons de rang inférieur, qui servent à définir des taxons de rang supérieur. Ainsi, un genre est défini à l'aide d'une espèce-type alors qu'une famille est définie à l'aide d'un genre-type (figure 1.1).

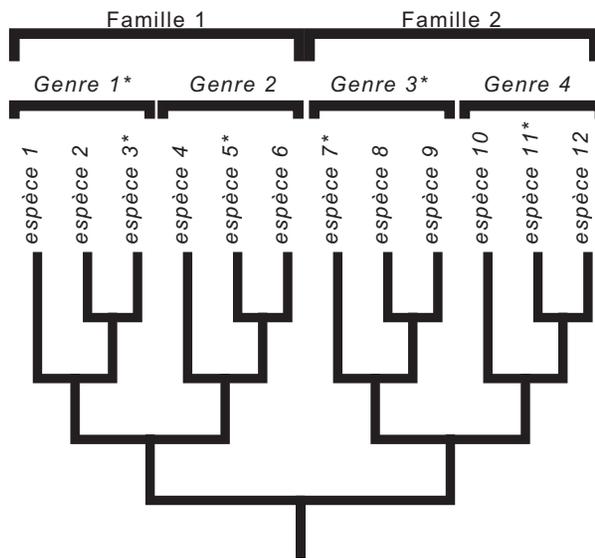


Figure 1.1. Délimitation des taxons en nomenclature linnéenne.

Phylogénie hypothétique de douze espèces. Les types sont désignés par des astérisques (*). Les espèces-types définissent des genres et des genres-types définissent des familles.

Délimitation des taxons en nomenclature linnéenne

En nomenclature linnéenne, les taxons sont délimités à l'aide de leur type et de leur rang. Ainsi, les taxons de rangs inférieurs sont inclus dans des taxons de rangs supérieurs, mais pas l'inverse, et un taxon d'un rang déterminé ne peut pas être inclus dans un autre taxon de même rang. Un règne inclut donc des classes et ces dernières des ordres, mais pas l'inverse. Ce système repose donc en bonne partie sur des rangs absolus, aussi appelés catégories linnéennes, qui sont subjectifs. En effet, aucun critère objectif n'a été utilisé pour déterminer le rang des taxons dans plus que quelques études (Laurin, 2005). L'âge géologique des taxons a été utilisé à quelques reprises pour déterminer les rangs, mais il a été rapidement abandonné car ceci résulterait en un bouleversement des rangs traditionnellement attribués à de nombreux taxons. Par exemple, les familles d'arthropodes sont souvent aussi anciennes que la classe Mammalia (qui inclut les mammifères) ; les familles de mammifères ne sont pas plus anciennes que la plupart des tribus d'arthropodes.

1.2. Évolution et taxonomie des vertébrés : il n'y a plus de poissons !

Lorsque Linné proposa sa classification, l'évolution biologique n'était pas acceptée de la plupart des scientifiques (il était d'ailleurs créationniste). Cette théorie a été proposée, débattue et acceptée (par les scientifiques) dès la fin du XIX^e siècle. Les biologistes n'ont que récemment commencé à changer leurs taxonomies pour refléter cette révolution scientifique, et les règles de nomenclature linnéenne n'ont presque pas changé depuis plus d'un siècle.

La théorie de l'évolution a conduit les biologistes à inclure dans chaque taxon tous les descendants du dernier ancêtre commun des espèces qu'il inclut. Un groupe délimité ainsi est objectif puisque les espèces étroitement apparentées qui y sont réunies partagent non seulement une histoire commune, mais aussi de nombreuses similitudes. Un tel taxon est dit monophylétique, par opposition à un groupe paraphylétique (figure 1.2A), qui exclut une partie des descendants, ou à un groupe polyphylétique, qui inclut des espèces qui ne sont pas étroitement apparentées (figure 1.2B). Ainsi, le taxon Pisces (les « poissons ») n'est plus reconnu par la plupart des biologistes car ce taxon exclut des descendants de « poissons », comme les tétrapodes (figure 1.3). Le problème avec les taxons paraphylétiques est qu'ils sont artificiels, que leur délimitation est arbitraire. Ils ont été érigés à une époque pendant laquelle les biologistes classaient les organismes en se fondant sur leurs similitudes et sur les discontinuités observées dans la nature. Cependant, ces discontinuités, comme la lacune morphologique séparant les « poissons » des tétrapodes dans la nature actuelle, résultent de l'extinction des formes intermédiaires. Les fossiles permettent jusqu'à un certain point de réduire cette lacune, mais pas complètement puisque seule une

faible proportion des espèces ayant existé est représentée par des fossiles dans les collections des musées. Ces deux types de discontinuités ne sont que des artéfacts reflétant des lacunes dans notre connaissance de la nature. En effet, pourquoi exclure les seuls tétrapodes du groupe des « poissons » ? Pourquoi n'exclurait-on pas de ce groupe les dipneustes et le cœlacanthe aussi ? Le taxon Pisces est donc paraphylétique (figure 1.3), et il est préférable d'utiliser le taxon monophylétique le plus similaire, dans ce cas, celui des vertébrés. Un groupe monophylétique est considéré naturel car il correspond à un individu au sens philosophique du terme ; il a une naissance (l'apparition de l'ancêtre) et une fin (l'extinction de l'ensemble des descendants de l'ancêtre). Cependant, les codes linnéens (qui stipulent les règles d'application des noms) ne requièrent pas que les taxons soient monophylétiques.

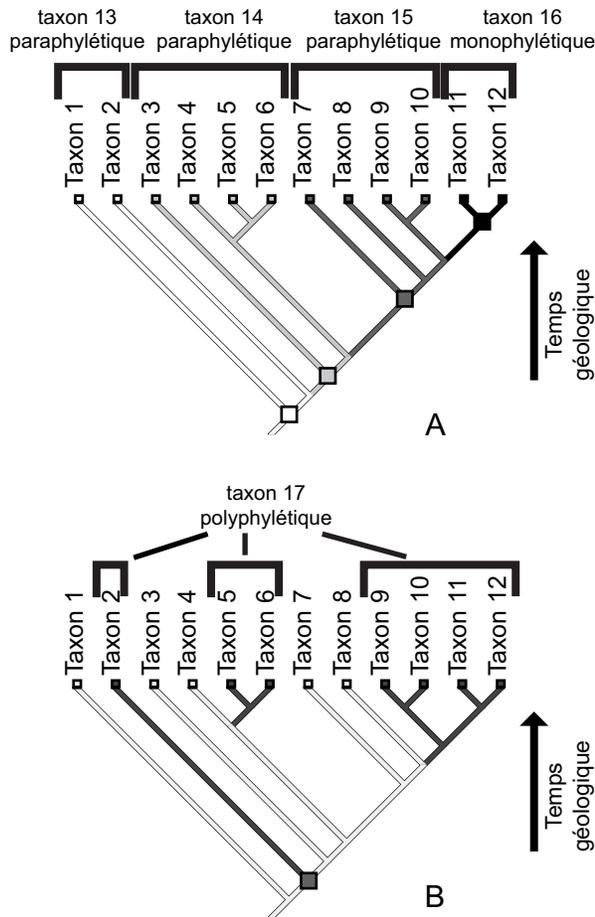


Figure 1.2. Monophylie, paraphylie et polyphylie.

Exemple hypothétique de taxons mono-, para- (A) et polyphylétiques (B). Les derniers ancêtres communs des taxons 13–17 sont indiqués par des carrés de la couleur correspondant à leur taxon. Le contenu des taxons 13–17 est identifié par des crochets et un ton de gris.

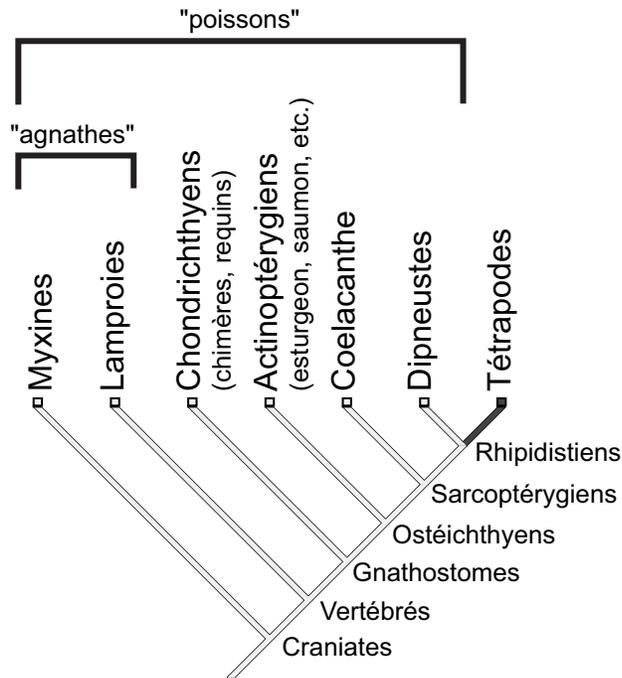


Figure 1.3. Phylogénie et classification des vertébrés.

Notez que les groupes des « poissons » et des « agnathes » sont paraphylétiques, donc invalides, selon la plupart des taxonomistes actuels. Tous les autres taxons sont monophylétiques, donc valides. L'axe temporel sur ce diagramme est vertical, avec le passé en bas et le présent en haut. Ainsi, chaque nœud de la phylogénie (point où l'arbre bifurque) correspond au dernier ancêtre commun de deux taxons.

La classification du vivant a été profondément changée par l'application de ces principes. Ainsi, il était coutumier de diviser les vertébrés munis de membres chiridiens¹ (nommés tétrapodes par certains auteurs, mais désignés par le terme de stégocéphales dans ce livre ; les deux groupes ne sont pas strictement synonymes) en amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères, mais deux de ces groupes étaient paraphylétiques (figure 1.4). Aujourd'hui, certains auteurs prônent l'élimination des noms de taxons paraphylétiques, comme Reptilia (qui inclut les tortues, les serpents, et les crocodiles, mais non les oiseaux, qui sont les plus proches parents survivants des crocodiles), mais d'autres auteurs préfèrent redélimiter ces taxons pour les rendre monophylétiques. Ainsi, Amphibia n'inclut plus les premiers vertébrés munis d'un membre chiridien, comme *Ichthyostega* du Dévonien, datant d'environ 360 Ma (millions d'années), car ce dernier n'est pas plus étroitement apparenté aux amphibiens actuels (grenouilles, salamandres, etc.) qu'aux mammifères. Le taxon Reptilia est monophylétique s'il inclut les oiseaux (figure 1.4), ce que prônent certains auteurs.

1 Membres munis de doigts.