



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 423–433



Évolution

Le débat macroévolutif : apports de la disparité morphologique

Pascal Neige

*Centre des sciences de la Terre et UMR CNRS 5561 Biogéosciences-Dijon, université de Bourgogne,
6, bd Gabriel, 21000 Dijon France*

Reçu le 19 mai 2003 ; accepté le 17 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

La théorie macroévolutive est abordée sous des aspects historiques, puis sous un de ses aspects plus novateurs, qui aboutit à l'élaboration d'un programme de recherche initié par différentes équipes depuis une dizaine d'années : il consiste à découpler les composantes taxinomiques (diversité) et morphologiques (disparité) de la biodiversité, lors de l'étude de ses fluctuations. Plusieurs études suggèrent des découplages temporels fréquents entre ces deux métriques au cours de l'histoire des clades. La confrontation des deux apparaît comme une démarche féconde qui a permis d'explorer en termes de *patterns*, mais également de processus, les fluctuations de la biodiversité à large échelle. **Pour citer cet article : P. Neige, C.R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The macroevolutionary debate. Several historical as well as more recent aspects of macroevolutionary theory are discussed, in connection with a research program initiated by several working groups over the last ten years: it consists in dividing the taxonomic (diversity) and morphologic (disparity) components of biodiversity when studying its fluctuations through time. Studies have frequently shown a dissociation between the two metrics through the history of clades. Comparing diversity and disparity is a productive approach, which is leading to an exploration of large-scale biodiversity fluctuations in terms of both patterns and processes. **To cite this article: P. Neige, C.R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : macroévolution ; disparité morphologique ; diversité taxinomique

Keywords: macroevolution; morphological disparity; taxonomic diversity

Adresse e-mail : pascal.neige@u-bourgogne.fr (P. Neige).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.09.019

Abridged English version

1. Introduction

When the modern synthesis was first formulated it was assumed that evolution resulted from a three-stage process: (1) genetic material is subject to modification (during its replication or transmission) which is (2) expressed in the phenetic variation of organisms within populations. Thereafter, (3) natural selection picks out only the best adapted variants. It was supposed that this process shaped the patterns observed at species level and above [58]. Some authors [e.g. 9, 14, 15, 17, 31–32, 38, 59, 63–64] have criticised the modern synthesis on the evidence of fossil successions, arguing that it is an oversimplification because it fails to make allowance for the hierarchical structure of life. This hierarchical structure means that some processes may operate at a higher (macroevolutionary) scale in contrast with those occurring at an *infraspecies* (microevolutionary) level. The modern synthesis can therefore be extended. This paper deals mostly with macroevolutionary theory, briefly defining it and describing how it arose before turning to look at two separate metrics for describing present and past biodiversity (a taxonomic and a morphological metric). By comparing diversity and disparity (the taxonomic and morphologic metrics, respectively) it is possible to investigate large-scale (macroevolutionary) fluctuations in biodiversity in terms of both patterns and processes.

2. Aim and focus of macroevolutionary theory

Eldredge and Gould (16,32) launched one of the earliest pragmatic criticisms of the modern synthesis with the publication of their punctuated equilibrium theory. This theory holds (1) that species have their own evolutionary histories and (2) that the basic event of evolution is speciation. This punctuated equilibrium theory also argues that the fossil record may serve as a tool for investigating evolution. This is a particularly significant point and contrasts sharply with the modern synthesis for which the fossil record was basically considered to contain so many gaps that it could never yield any evidence of phyletic trends [27, 59]. Punctuated equilibrium may be seen as a liberating concept enabling the development of a macroevolutionary

theory involving large-scale patterns and processes. Even if the micro/macroevolutionary split is still a subject of much debate [2, 34], palaeontologists now own different tools and concepts for exploring and interpreting large-scale data [1]. Among them (following Gould [28–29] and others, e.g., [36]) is the concept of morphological disparity, which entails investigating biodiversity through its morphological component alone, and which complements the taxonomic diversity metric.

3. A reference metric: taxonomic diversity

This metric uses the number of elements (taxa) at a given level of the Linnaean classification to quantify biodiversity. It has been successfully used for establishing the general pattern of diversity fluctuations over time [5, 55]. This metric is biased [see 4] in part because fossils represent only a sample of past life, their discovery and study depending on extraneous factors [see 3–4, 23, 35, 54, 57], and in part by taxonomic practices [see 47, 51, 56]. Such biases may be investigated and allowed for, leading some to consider that taxonomic diversity is a valid tool for studying palaeontological data [4, 23]. However, diversity does not express all the information fossils hold: for example, one outcrop may yield more species than another but still not display the same variety of shapes.

4. A complementary metric: morphological disparity

This metric was largely developed as a result of Gould's work [28–29] and is now widely used to study the first appearance, increase or decline of morphologies over time at the macroevolutionary scale. It has largely benefited from morphometric techniques [6, 40, 60] enabling shapes and shape differences to be quantified precisely. First an empirical morphospace is constructed that ordines the studied shapes [and see 11, 42, 45 for the theoretical morphology approach]. This morphospace may then be subdivided on the basis of different criteria: e.g. time [12, 18, 46], space [44, 53] or ontogeny [7, 13, 67]. Finally certain characteristics of these subspaces are characterised [8, 18, 20] (e.g. amount of morphospace occupied) and then compared.

5. A macroevolutionary research program: comparing diversity and disparity

One of the main objectives in separating out diversity and disparity is to compare and contrast them. These two metrics clearly represent different components of biodiversity even if they are in part correlated. The temporal aspect of their relationship have been studied extensively over the last decade [e.g. 12, 18, 20, 65–66]. The main conclusion is that the two metrics are frequently discordant. For example, the disparity peak generally precedes the diversity peak within a radiation ([12, 66] but see [20] for the opposite pattern). Rare studies based on comparison of biogeographical units report similar discordance [44, 53]. Relationships between them can also be studied using models based on idealised clade histories [20, 28, 44, 52], for example during diversification or decline phases. These models are useful for interpreting taxonomic and morphological trends in time and/or space as observed in fossil or Recent taxa. More recently some authors have also advocated exploring developmental constraints via the disparity based approach as a way of understanding macroevolutionary patterns [7, 12, 67].

As Jablonski [38] notes, it is still largely speculative to connect macroevolutionary models or observed patterns with evolutionary mechanisms. However, by combining diversity with disparity it may be feasible to identify some recurrent radiation and extinction patterns regardless of the systematic position of the taxa under study. This would lead to the discovery of general rules shaping biodiversity fluctuations at large-scales.

6. Conclusions

By integrating the hierarchy theory, macroevolution opens up significant perspectives in debates within evolutionary biology and provides palaeontology with a conceptual and theoretical framework, which was largely missing from the modern synthesis [31]. The search for recurrent large-scale patterns when combining diversity with disparity should lead to the discovery of ‘laws’ (even if not easily recognisable [30, 41]) that shape the observed patterns. This is clearly a nomothetic approach [see 26]. As a consequence, palaeontology must not be artificially confined to the simple recording of facts about fossils but should contribute more broadly to the exploration of evolutionary patterns and processes.

1. Introduction

Dans le cadre initial de la théorie synthétique de l’évolution et en simplifiant quelque peu, le fait évolutif était considéré comme la résultante de trois étapes : (1) le matériel génétique subit des modifications (e.g., mutations) lors de sa réplication et/ou de sa transmission qui (2) sont transcrites en une variation phénotypique entre les individus au sein des populations. Se produit alors (3) un tri déterministe (par opposition à un tri aléatoire) par le processus de sélection naturelle qui a pour effet de sélectionner les individus les mieux adaptés au regard des conditions ambiantes. Ainsi, à tout moment et en tout lieu, le couple mutation/sélection conduit au phénomène d’adaptation permettant aux individus de rester le mieux adaptés possible aux conditions environnementales du lieu où ils vivent. Dans les premières étapes de la théorie synthétique, ces processus ont été considérés suffisants pour expliquer l’ensemble des *patterns* observés dans les archives fossiles, qu’ils soient au niveau des espèces ou au-delà [58]. Certains auteurs, par l’analyse des données paléontologiques (e.g. [9, 14, 15, 17, 31–32, 38, 59, 63, 64]), ont critiqué cette vision très large des effets des processus impliqués au niveau de l’individu, au sein des populations, dans la théorie synthétique de l’évolution. Sous cet aspect, cette dernière fut alors qualifiée de réductionniste, puisqu’elle ne prenait pas en compte la dimension hiérarchique du monde vivant [voir 33]. Cette vision initiale de la théorie synthétique est enrichie si l’on tient compte de cette organisation hiérarchique, permettant de présupposer des processus évolutifs opérant à large échelle : à l’échelle macroévolutive. En outre, il est intéressant de noter que d’autres données que celles issues de la paléontologie plaident pour une prise en compte de cette hiérarchie : la macroécologie qui associe écologie et évolution à large échelle en est un exemple frappant (e.g. [24, 25, 43]).

D’autres processus venant enrichir la théorie synthétique de l’évolution ont également été démontrés (e.g., au plan moléculaire, la dérive génétique est un mécanisme alternatif à la sélection naturelle permettant d’expliquer le fait évolutif). Même si, pour certains auteurs, ces aspects ne sont pas entièrement indépendants de la théorie macroévolutive (voir par exemple les développements de Kimura [39] qui lie la théorie neutraliste de l’évolution et la macroévolution),

seul le deuxième aspect (macroévolution) est considéré dans le présent article : il s'agira de retracer brièvement l'émergence et les différentes conceptions de la théorie macroévolutive, puis d'envisager en détail deux métriques (taxinomique et morphologique) permettant de décrire et de quantifier les faits évolutifs observables à de larges échelles, notamment dans les séries fossilifères. Finalement, nous verrons que la comparaison entre ces métriques de description de la biodiversité offre des perspectives importantes dans la compréhension – en termes de processus – des *patterns* évolutifs à large échelle, qu'ils soient envisagés dans le temps ou dans l'espace.

2. Objectifs et champs d'application de la théorie macroévolutive

D'un point de vue pragmatique, l'une des critiques de la théorie synthétique fut portée par Eldredge et Gould [16, 32] lors de la publication de la théorie des équilibres ponctués. Comme l'a expliqué Gould [27, 31], cette dernière n'était pas proposée a priori comme une théorie biologique générale. Elle venait affirmer que les périodes de stases dans les archives fossiles sont des faits communs, et que les événements de modifications morphologiques correspondent à des spéciations. Cette théorie des équilibres ponctués sous-entend en fait (1) que les espèces sont des entités qui suivent des modalités évolutives propres et (2) que l'événement fondamental de l'évolution est la spéciation. Elle sous-entend également que les archives fossiles sont exploitables pour analyser le fait évolutif, dans ses rythmes et ses modalités, en particulier à une échelle large couvrant des clades entiers. Il est à noter que les exceptions à la règle du changement graduel, trouvées dans les archives fossiles, furent longtemps considérées comme des biais dus à la nature même des données paléontologiques, jugées alors beaucoup trop partielles pour documenter quelque processus évolutif que ce soit [27, 59]. Même s'il est bien évident que ces deux propositions ne sont pas exemptes de problèmes (voir ci-après), la théorie des équilibres ponctués et ses implications peuvent donc être vues comme un événement libérateur qui a permis le développement d'une théorie dite macroévolutive. Elle s'intéresse à un niveau hiérarchique au-delà de l'espèce, par opposition à la théorie dite microévolutive où la population est le niveau central de l'évolution. Ce développement ne

signifie d'ailleurs pas que l'échelle macroévolutive n'avait jamais été abordée avant l'apparition de la théorie des équilibres ponctués, mais qu'elle pourra dorénavant l'être sous des aspects descriptifs (*patterns*) et mécanistes (processus).

Différentes définitions de l'objectif et du champ d'application de cette théorie macroévolutive peuvent être trouvées dans la littérature (voir [31] pour un développement). On la qualifie généralement d'analyse des *patterns* et des processus évolutifs à l'échelle de l'espèce et au-delà [17], ou encore d'analyse de l'évolution due à la spéciation et à la sélection entre les espèces [59]. Dans ce cadre, l'espèce devient un niveau opérationnel de l'évolution. Cette conception, en se fondant en particulier sur l'observation des innovations morphologiques au cours des temps géologiques, propose que le processus de sélection naturelle qui agit sur les individus, ne peut à lui seul expliquer le *pattern* évolutif observé dans les archives fossiles [17, 59]. Depuis maintenant une trentaine d'années, de nombreux aspects (en termes de *patterns* ou de processus) de la macroévolution ont été documentés (voir [13, 31] pour une bibliographie et des développements abondants) : l'existence de tendances dans la dynamique d'apparition et d'extinction des espèces, l'existence de radiations évolutives, ou encore le processus de sélection spécifique [10]. Un autre point de vue peut être illustré par les travaux de Levinton [41] qui, sans pour autant abandonner l'idée d'une théorie macroévolutive, critique ces définitions. Il les juge réductionnistes, puisqu'elles se fondent sur une dichotomie a priori entre micro- et macroévolution, alors que cette dichotomie est pour lui inutile et infondée. Il considère que la discipline macroévolutive doit conduire à la compréhension des processus impliqués dans les changements taxinomiques de grande ampleur, mais il reste persuadé que les *patterns* macroévolutifs observés peuvent être générés par les processus évolutifs impliqués dans la théorie synthétique.

Quelles que soient les conceptions des différents auteurs, il est clair que la théorie macroévolutive s'intéresse au fait évolutif par l'analyse des *patterns* à large échelle et la recherche des processus les ayant façonnés, que ces processus soient propres à cette échelle ou non. C'est là l'objet classique du débat concernant les relations microévolution/macroévolution. Au-delà de ces définitions, de nombreuses questions restent aujourd'hui encore débattues, notamment sur l'exis-

tence même du découplage entre micro- et macroévolution [2, 34]. De nombreuses méthodes ont été élaborées afin de mettre en évidence et d'interpréter les *patterns* macroévolutifs [1] : par exemple, en étudiant les innovations morphologiques, leur histoire et leur devenir au cours des temps géologiques, ou encore en analysant les rythmes de spéciation et d'extinction. Depuis une dizaine d'années, et en partie grâce aux travaux de Gould [28, 29], le concept de disparité morphologique (qui passe par la définition d'une métrique de diversité des organismes basée sur la morphologie) est venu élargir la palette des méthodes efficaces pour étudier ces *patterns* évolutifs à large échelle. Cette métrique morphologique vient en complément de la métrique taxinomique qui s'est longtemps imposée comme la plus adaptée à l'analyse des fluctuations de la biodiversité au cours des temps géologiques [61].

3. Une métrique établie : la diversité taxinomique

L'histoire des clades a été particulièrement étudiée à travers le système descriptif le plus fédérateur à l'échelle du vivant : la classification linnéenne. Ce système fondamentalement hiérarchique permet de dénombrer les éléments contenus à un rang taxinomique et de suivre leurs fluctuations au cours des temps géologiques (cependant d'autres types de mesures basées sur l'analyse des phylogénies : comptage de lignées ou de groupes monophylétiques, peuvent être utilisés). Cette mesure de la biodiversité peut être qualifiée au sens large de diversité taxinomique. À l'échelle macro-évolutive, cette diversité a permis de mettre en évidence des extinctions majeures, ainsi que de documenter globalement les modalités d'augmentation des espèces au cours des temps phanérozoïques [5, 55]. Il en ressort que les modalités de diversification varient selon différents paramètres comme le milieu de vie [5] : la diversification continentale semble être contrôlée par un modèle exponentiel, alors que celle en mer le serait par un modèle logistique comportant une (ou des) phase(s) de plateau (phase d'équilibre entre les extinctions et les spéciations).

Les auteurs de ces études insistent généralement sur la nature fondamentalement incomplète et/ou biaisée de leurs données. Les *patterns* de diversité à l'échelle macro-évolutive doivent donc être vus comme des étapes transitoires nécessitant la prise en compte des biais lors de leur analyse. Ces biais peuvent être regroupés

en deux grands ensembles : l'un concerne la nature des fossiles et de leur découverte, et l'autre la nature de la taxinomie. Ceux liés à la nature des fossiles sont, par exemple, le volume de sédiments à l'affleurement par tranche de temps, ou par zone écologique (e.g., les sédiments abyssaux datés du Cénozoïque étant rarissimes à l'affleurement, la diversité des organismes de cette zone et de cet âge sera perçue comme étant très faible, qu'elle le soit réellement ou non), les conditions de préservation et de partition des sédiments [3, 35], l'intérêt paléontologique des taxons (nombre de spécialistes contribuant à la connaissance d'un groupe [57]), ou encore l'origine paléogéographique des organismes (certaines zones paléogéographiques ont été largement étudiées, d'autres sont encore largement inexplorées). Puisque ces biais sont susceptibles de modifier notre perception de la biodiversité fossile, certains auteurs se sont clairement questionnés sur la pertinence des bases de données à large échelle construites à partir de données paléontologiques (e.g., [4]). Des résultats montrent, cependant, que ces biais ne sont pas réducteurs et que les études à large échelle peuvent répondre de manière pertinente à de nombreuses questions générales de l'histoire de la vie [4, 23]. Sepkoski [54] par exemple, a démontré que les résultats issus de sa base de données sur les familles marines fossiles n'étaient pas significativement modifiés après dix ans de données et d'analyses paléontologiques supplémentaires (nouvelles découvertes paléontologiques, révisions taxinomiques et augmentation de la résolution stratigraphique).

Les biais liés à la pratique taxinomique sont d'un autre ordre : on peut s'interroger par exemple sur la pertinence de l'utilisation – particulièrement en paléontologie – d'une taxinomie qui inclut de nombreux groupes paraphylétiques. Patterson et Smith [47], par exemple, démontrent que la périodicité des extinctions envisagée par d'autres auteurs chez différents taxons, n'est valable que pour 25 % des cas qu'ils réévaluent (des échinodermes et des poissons). Les 75 % restants ne sont que des effets de biais dus à des pseudo-extinctions (extinctions de groupes non monophylétiques), ou à des données imprécises. Pour tester l'effet de l'utilisation de groupes paraphylétiques, Sepkoski et Kendrick [56] ont d'abord simulé des phylogénies, puis des classifications (i.e., des taxons) contenant des groupes paraphylétiques. Ils comparent ensuite les *patterns* de fluctuation de la diversité construits à partir des

données concernant les lignées évolutives, les taxons et les clades. Leurs résultats montrent que les groupes paraphylétiques renferment l'information des lignées (en particulier ils rendent bien compte des phases de diversification et d'extinction en masse), et concluent que les genres et les familles classiquement admis dans la systématique des taxons fossiles peuvent être utilisés tels quels, c'est-à-dire sans les redéfinir sur des bases cladistiques, impliquant alors l'utilisation stricte de groupes monophylétiques. Ils montrent également que différents paramètres – comme le nombre, la taille et la distribution des taxons – introduisent des biais dans l'étude des *patterns* temporels de diversité. Pour Ro-beck et al. [51], en dehors même du débat monophylie vs. paraphylie, il convient d'abandonner les échantillonnages basés sur un seul rang taxinomique. Ils estiment qu'un dénombrement pertinent de la diversité ne peut être réalisé qu'à partir d'un échantillonnage associant différents niveaux taxinomiques de la classification, selon la qualité de l'enregistrement fossile.

Finalement, comme le remarque Foote [23], il ressort que la diversité taxinomique est une métrique parfaitement adaptée à l'analyse des données paléontologiques, dans la mesure où ces biais sont pris en compte et quantifiés, par exemple par l'élaboration de modèles de préservation tenant compte à la fois de la proportion de taxons préservés et de la probabilité de préservation de ces taxons aux différents moments de leur histoire. Par contre, cette métrique n'indique pas l'amplitude des différences morphologiques : qu'un gisement contienne deux fois plus d'espèces qu'un autre n'indique pas s'il possède des organismes morphologiquement deux fois plus variés (alors que l'amplitude des différences morphologiques est une donnée particulièrement informative, par exemple dans l'analyse des stratégies adaptatives). Cette métrique taxinomique ne représente donc qu'une partie de l'information véhiculée par les organismes et par leur distribution dans le temps et dans l'espace.

4. Une métrique complémentaire : la disparité morphologique

La contribution de Gould lors du développement du modèle de diversification et de décimation [28, 29] porte également sur une distinction fondamentale de notre perception de la biodiversité. Il y reprend le concept de disparité morphologique, alors émergent

[36] et qu'il juge particulièrement fécond pour étudier l'évolution à l'échelle macroévolutive. Pour lui, la disparité exprime les différences fondamentales entre les plans de construction des organismes : une forte disparité exprimera donc la présence de nombreux plans de construction différents. Pour Gould [28, 29], il existe une disparité morphologique plus importante à Burgess (i.e. au Cambrien) qu'aujourd'hui. Il synthétise cette observation dans son modèle évolutif de diversification et de décimation. Même si cette proposition est largement débattue, et si diverses opinions existent [66], elle éclipsa presque, dans l'ouvrage de Gould [28] l'immense potentiel du concept de disparité morphologique. En effet, ce concept (qui s'applique maintenant le plus souvent au sein même d'un plan de construction) est aujourd'hui un support quasi incontournable à l'analyse macroévolutive [13, 21, 29, 45] : il permet d'exprimer des différences morphologiques, de quantifier ces différences et de suivre précisément l'émergence, l'augmentation ou l'érosion de la diversité des formes au cours du temps qui, comme nous l'avons dit, est l'une des composantes de la problématique macroévolutive.

L'émergence et l'utilisation de ce concept de disparité ont largement bénéficié du développement de la morphométrie. Cette dernière permet l'analyse précise des morphologies et leur quantification à travers différents systèmes descriptifs. Sans entrer dans les détails nous pouvons les regrouper en quatre familles : (1) les descripteurs qualitatifs, qui permettent de décrire par des termes les différentes parties des organismes ainsi que les différents états de ces parties ; (2) la morphométrie traditionnelle, qui consiste à décrire les morphologies par des séries de dimensions (longueurs, surfaces ou volumes) ou des ratios de dimensions ; (3) la morphométrie géométrique, dont on trouvera chez d'A. W. Thompson [60] les principes fondateurs, qui consistent à décrire la forme par le repérage de points homologues sur l'organisme (les positions relatives des points homologues des différents organismes sont ensuite comparées par des techniques qui visent à quantifier la différence de forme pure entre eux [6]) ; enfin (4) l'analyse de contour, dont le principe consiste à générer sur un contour un ensemble de points descriptifs, puis d'en utiliser les coordonnées pour calculer une fonction périodique et d'en déterminer les paramètres ou harmoniques : c'est le principe des analyses de Fourier [40]. Bien évidemment, toutes ces métho-

des descriptives, qu'elles soient quantitatives ou non, s'appuient sur des hypothèses d'homologie, ce qui restreint les analyses à la comparaison de formes construites selon un même plan de construction. Pour Gould [29], cet aspect est le problème fondamental qui empêche une quantification de la disparité à l'échelle du vivant.

À l'échelle d'un même plan de construction, la disparité des formes ainsi décrites s'exprime sur des espaces morphologiques, véritables cartographies quantitatives des morphologies ou de leurs différences [42, 45]. Deux grands ensembles d'espaces morphologiques sont classiquement distingués : les espaces morphologiques théoriques ([11, 42] et voir les travaux précurseurs de Raup [48, 49]) qui sont basés sur des modèles mathématiques et qui intègrent, en général, peu de paramètres morphologiques, et les espaces morphologiques empiriques. Pour ces derniers, le principe de construction est de synthétiser l'information morphologique fournie par de nombreux descripteurs morphologiques à l'aide de techniques statistiques le plus souvent multivariées. Ces techniques permettent une projection graphique (parfois associée à une réduction du nombre de variables) par le calcul des coordonnées des individus d'origine sur des nouveaux axes multivariés. Ces axes expriment ainsi les principales directions de variations morphologiques exprimées par le clade étudié. L'espace morphologique défini à partir de ces axes peut ensuite être sérié en sous-espaces temporels [12, 18, 46], spatiaux [44, 53], ou encore ontogénétiques [7, 13, 67]. L'étape suivante consiste simplement à réaliser un suivi quantitatif de l'occupation de ces sous-espaces. Cette quantification peut être réalisée à partir de différents paramètres [8, 18, 20] : indices de position (e.g., minimum, maximum ou encore moyenne sur les axes de l'espace morphologique) ou de dispersion (e.g., variance totale : somme des variances des différents axes de l'espace des formes). Les études publiées plaident pour une utilisation conjointe de plusieurs de ces paramètres descriptifs, pour cerner précisément l'ensemble des caractéristiques de l'occupation des espaces morphologiques. Par exemple, deux assemblages morphologiques peuvent présenter une même disparité totale, quantifiée par un paramètre de dispersion (par exemple par la variance totale), mais peuvent être localisés dans des portions différentes de l'espace morphologique. Dans ce cas, seule l'utilisation d'indices de position (par exemple le minimum et le maxi-

um des axes de l'espace) permettra de rendre compte de la différence. Comme tout paramètre, ceux-ci n'échappent pas à certains biais qui s'y exercent plus ou moins fortement. Le plus contraignant semble être l'effet de l'effectif sur la valeur brute du paramètre calculé. Lorsque le paramètre est fortement influencé par cet effectif, on pourra alors corriger ce biais par une procédure de raréfaction. Cette procédure prédit la valeur du paramètre probablement observée pour un effectif plus faible, et peut donc être utilisée pour éliminer l'effet de l'effectif sur la valeur du paramètre [19]. Par ailleurs, l'utilisation de technique de rééchantillonnage (*bootstrap*) permet d'affecter à l'ensemble de ces paramètres une marge d'erreur quantifiée.

5. Un programme de recherche en macroévolution : comparer la diversité et la disparité

Tout l'intérêt de la métrique morphologique (i.e. la disparité morphologique) est qu'elle vient en complément de la diversité taxinomique. Cette distinction n'est en aucun cas une question de rhétorique. La disparité considère la morphologie pour elle-même et permet de quantifier l'amplitude des différences entre organismes sans considérer leur position taxinomique, ni interpréter le type de ressemblance morphologique. La diversité est fondée sur un système fondamentalement hiérarchique (la taxinomie) et dénombre les éléments présents dans un taxon (par exemple la richesse spécifique). Depuis une dizaine d'années, les relations entre ces deux métriques ont été étudiées abondamment dans une perspective temporelle [e.g. 12, 18, 20, 65, 66]. Bien évidemment les deux métriques sont partiellement corrélées, mais les analyses montrent fréquemment des découplages importants, et il est considéré qu'elles sont suffisamment différentes pour que leur confrontation ait un sens [52]. Par exemple, il est souvent observé que le pic de disparité arrive plus précocement dans l'histoire d'un clade que le pic de diversité [12, 66], même si l'inverse existe [20]. Dans le premier cas, cela signifie que le début de l'histoire d'un clade est marqué par la présence de taxons présentant des morphologies bien différentes (l'espace morphologique est saturé dès le début de la radiation). Certains de ces découplages sont liés à des biais d'échantillonnage ou de préservation [22], mais nombre d'entre eux sont considérés comme un reflet fiable

de l'histoire morphologique et taxinomique des clades. Certains auteurs [38] ont également insisté sur le rôle prépondérant de la répartition géographique dans l'histoire des clades. Les rares études envisageant une comparaison diversité/disparité dans un contexte géographique montrent clairement, elles aussi, des relations différentes entre les deux métriques selon les zones biogéographiques [44, 53 pour des exemples sur des faunes actuelles].

Les relations diversité/disparité dans le temps ou dans l'espace peuvent être modélisées [20, 28, 44, 52]. Ces modèles permettent d'interpréter les tendances morphologiques et taxinomiques observées dans le registre fossile ou pour des taxons actuels, notamment en retraçant précisément l'histoire des extinctions ou des radiations, qu'elles soient globales ou à l'échelle des clades. Cette démarche visant à étudier les *patterns* macroévolutifs pour eux-mêmes constitue un véritable programme de recherche en macroévolution. Pour les extinctions, il s'agira de comprendre s'il existe une extinction sélective de certaines formes lors des phases de déclin des clades. Foote [20] définit quatre modèles de déclin : (1) une contre-sélection des extrêmes morphologiques qui conduit à une décroissance mutuelle de la disparité et de la diversité ; (2) de même une contre-sélection d'un morceau de l'espace morphologique qui conduit là encore à une décroissance mutuelle de la disparité et de la diversité ; (3) une extinction non sélective (c'est-à-dire aléatoire dans l'espace des formes) qui conservera à peu près le même niveau de disparité pour une décroissance de la diversité ; enfin (4) une extinction des formes intermédiaires qui se traduit par une augmentation de la disparité (par une augmentation de la variance totale due à la création de deux sous-groupes dans l'espace des formes) et une diminution de la diversité. Pour les phases de radiation, il s'agira de comprendre si certains pôles morphologiques sont préférentiellement occupés par rapport à d'autres. Trois modèles sont définis par Foote [20] : (1) la radiation contrainte où les extrêmes morphologiques ne sont pas exprimés et qui conduit à une augmentation de la diversité, sans augmentation importante de la disparité (les formes restent globalement toutes similaires), (2) la radiation favorisant l'expression des extrêmes qui se traduit par une augmentation – dès l'origine de la radiation – de la disparité (l'espace morphologique va d'abord être occupé par les extrêmes morphologiques, augmentant ainsi drastiquement

la disparité), associée à une augmentation moins rapide de la diversité, et enfin (3) la radiation sans contraintes, qui provoque une augmentation parallèle (mais pas nécessairement au même taux) de la diversité et de la disparité. Au-delà des modèles temporels, il est également possible de prédire la réponse du découplage diversité/disparité par des modèles intégrant le contexte géographique, notamment en tenant compte des possibilités d'immigration d'espèces dans une zone biogéographique [44].

Comme le souligne Jablonski [38], la connexion entre ces différents modèles macroévolutifs et la mécanique évolutive reste en partie spéculative, notamment lorsqu'il s'agit de mettre en évidence les effets des processus propres à cette échelle. Néanmoins, l'attendu majeur de ce programme macroévolutif [voir 21] – qui consiste à comparer la diversité et la disparité – est de montrer s'il existe des *patterns* de radiation et d'extinction des clades qui sont préférentiels, et sous quels contextes temporels et géographiques, en dehors des considérations taxinomiques : existe-t-il des *patterns* récurrents, quel que soit le taxon étudié ? Récemment, certains auteurs [7, 13, 67] ont également montré le rôle important des trajectoires ontogénétiques dans l'expression de la disparité morphologique et donc dans l'interprétation des *patterns* macroévolutifs. Ces analyses des trajectoires ontogénétiques s'inscrivent dans le débat qui vise à comprendre un *pattern* macroévolutif classique (voir ci-avant) : la décroissance de la disparité au cours des temps géologiques, que ce soit chez les métazoaires ou chez les métaphytes [7]. Deux hypothèses permettent d'expliquer ce *pattern* : (1) la décroissance des niches écologiques disponibles au cours des temps géologiques [62] et (2) l'augmentation des contraintes de construction des organismes au cours des temps géologiques [29]. Là encore, la disparité morphologique – en l'analysant au cours de l'ontogenèse des organismes, par exemple avant et après des phases de crise de la biodiversité – devient une donnée performante pour interpréter les *patterns* évolutifs observés à large échelle.

6. Conclusions

Par la prise en compte de l'organisation hiérarchique du monde vivant, la théorie macroévolutive offre des perspectives d'étude importante dans le domaine de l'évolution. En particulier, elle donne à la paléonto-

logie un cadre conceptuel et théorique majeur, largement absent de la théorie synthétique de l'évolution [31]. Elle n'a pas pour objet de remplacer la théorie synthétique de l'évolution ou de s'y opposer, mais au contraire, en intégrant la hiérarchie du vivant dans l'analyse et la mise en évidence des mécanismes de l'évolution, de l'enrichir [27, 38, 41, 50] : elle n'est donc pas anti-darwinienne. Le point de débat le plus sensible est probablement de démontrer l'existence de processus évolutifs agissant spécifiquement à cette échelle et qui pourraient être exprimés sous forme de lois. Nous avons vu que les opinions sur ce point divergent. Comme l'ont remarqué Gould [30] et Levinton [41] le caractère quasi unique de chacun des événements macroévolutifs ne facilite pas l'élaboration de lois mécanistes universelles qui pourraient expliquer les *patterns* observés. Pour Gould [30], la plupart des événements évolutifs observés en paléontologie sont ainsi contingents : ils ne peuvent pas être prédits par l'analyse des conditions préalables à leur avènement, mais peuvent être expliqués seulement *a posteriori* par des lois générales. Ainsi, nous pourrions être conduits à considérer que, puisque chaque *pattern* macroévolutif est sous-tendu par des circonstances particulières, il est illusoire de chercher à en tirer des règles générales de mise en place. Cependant, comme nous l'avons vu, la démarche qui consiste à l'échelle des clades à découpler les composantes morphologique (disparité) et taxinomique (diversité) conduit à la formulation de modèles de fluctuation de la biodiversité, notamment dans les phases de radiation et d'extinction. Ce type de recherche est clairement nomothétique (nous recherchons les aspects récurrents des phénomènes) et devrait conduire à la formulation de règles générales de fonctionnement de la biodiversité sous-tendant les *patterns* observés.

Dans ce contexte, la paléontologie évolutive – qui se positionne à la charnière entre les disciplines biologiques et géologiques – trouve, par le renouveau des méthodes d'étude du registre fossile qu'elle envisage (découplage diversité/disparité), une place de premier ordre dans les débats concernant les processus et les *patterns* évolutifs [voir 26, 37]. Cette place ne devrait en aucun cas être restreinte à la simple documentation factuelle des différentes étapes de la vie au cours des temps géologiques, même si cela restera toujours le domaine incontournable de notre discipline.

Remerciements

Je remercie Paul Alibert pour son aide dans les premiers stades de rédaction de cet article. Mes remerciements s'adressent également aux deux rapporteurs : Gunther Eble et Loïc Villier pour leurs remarques très constructives lors de l'évaluation du manuscrit. Cet article est une contribution à l'équipe « Macroévolution et dynamique de la biodiversité » de l'UMR CNRS 5561 Biogéosciences.

Références

- [1] J. Alroy, New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes, *Paleobiology* 26 (2000) 707–733.
- [2] S.J. Arnold, M.E. Pfrender, A.G. Jones, The adaptative landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution, *Genetica* 112–113 (2001) 9–32.
- [3] A.K. Behrensmeier, S.M. Kidwell, R.A. Gastaldo, Taphonomy and paleobiology, in: D.H. Erwin, S.L. Wing (Eds.), *Deep time, Paleobiology's perspective*, Allen Press, Lawrence, 2000, pp. 103–147.
- [4] M.J. Benton, The history of life: large databases in palaeontology, in: D.A.T. Harper (Ed.), *Numerical Palaeobiology*, John Wiley and Sons, Chichester, 1999, pp. 249–283.
- [5] M.J. Benton, Patterns of diversity, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science Ltd, Oxford, 2001, pp. 211–220.
- [6] F.L. Bookstein, *Morphometric tools for landmark data, Geometry and biology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1991.
- [7] C.N. Ciampaglio, Determining the role that ecological and developmental constraints play in controlling disparity: examples from the crinoid and blastozoan fossil record, *Evol. Dev.* 4 (2002) 170–188.
- [8] C.N. Ciampaglio, M. Kemp, D.W. McShea, Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity, *Paleobiology* 27 (2001) 695–715.
- [9] J. Cracraft, Pattern and process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology, *Paleobiology* 7 (1981) 456–468.
- [10] T.F. Duda, S.R. Palumbi, Developmental shifts and species selection in gastropods, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 10272–10277.
- [11] G.J. Eble, Theoretical morphology: state of the art, *Paleobiology* 26 (2000) 520–528.
- [12] G.J. Eble, Contrasting evolutionary flexibility in sister groups: disparity and diversity in mesozoic atelostomate echinoids, *Paleobiology* 26 (2000) 56–79.
- [13] G.J. Eble, Developmental morphospaces and evolution, in: J.P. Crutchfield, P. Schuster (Eds.), *Evolutionary dynamics*, Oxford University Press, Oxford, UK, 2003, pp. 35–65.
- [14] N. Eldredge, La macroévolution, *La Recherche* 13 (1982) 616–626.

- [15] N. Eldredge, Hierarchies in macroevolution, in: D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps (Eds.), *Evolutionary Paleobiology*, The University of Chicago Press, Chicago, 1995, pp. 42–61.
- [16] N. Eldredge, 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.
- [17] N. Eldredge, J. Cracraft, *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*, Columbia University Press, New York, 1980.
- [18] M. Foote, Morphological and taxonomic diversity in a clade's history: the blastoid record and stochastic simulations, *Contrib. Mus. Paleontol.*, University of Michigan 28 (1991) 101–140.
- [19] M. Foote, Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity, *Paleobiology* 18 (1992) 1–16.
- [20] M. Foote, Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity, *Paleobiology* 19 (1993) 185–204.
- [21] M. Foote, The evolution of morphological diversity, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28 (1997) 129–152.
- [22] M. Foote, Morphological diversity in the evolutionary radiation of Paleozoic and post-Paleozoic crinoids, *Paleobiol. Mem.* 25 (1999) 1–115.
- [23] M. Foote, Calibrating diversity, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 2001, pp. 500–504.
- [24] K.J. Gaston, Global patterns in biodiversity, *Nature* 405 (2000) 220–227.
- [25] K.J. Gaston, T.M. Blackburn, *Pattern and process in macroecology*, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 2000.
- [26] S.J. Gould, The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline, *Paleobiology* 6 (1980) 96–118.
- [27] S.J. Gould, Dix-huit points au sujet des équilibres ponctués, in: J. Chaline (Ed.), *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, Editions du CNRS, Paris, 1983, pp. 39–41.
- [28] S.J. Gould, *Wonderful life. The Burgess shale and the nature of history*, W.W. Norton and Company, New York, 1989.
- [29] S.J. Gould, The disparity of the Burgess shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace, *Paleobiology* 17 (1991) 411–423.
- [30] S.J. Gould, Contingency, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science Ltd, Oxford, 2001, pp. 195–198.
- [31] S.J. Gould, *The structure of evolutionary theory*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 2002.
- [32] S.J. Gould, N. Eldredge, Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered, *Paleobiology* 3 (1977) 115–151.
- [33] T.A. Grantham, Hierarchies in evolution, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 2001, pp. 188–192.
- [34] A.P. Hendry, M.T. Kinnison, An introduction to microevolution: rate, pattern, process, *Genetica* 112–113 (2001) 1–8.
- [35] S.M. Holland, The quality of the fossil record: a sequence stratigraphic perspective, in: D.H. Erwin, S.L. Wing (Eds.), *Deep time, Paleobiology's perspective*, Allen Press, Lawrence, 2000, pp. 148–168.
- [36] V. Jaanusson, Functional thresholds in evolutionary progress, *Lethaia* 14 (1981) 251–260.
- [37] D. Jablonski, The future of the fossil record, *Science* 284 (1999) 2114–2116.
- [38] D. Jablonski, Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology, in: D.H. Erwin, S.L. Wing (Eds.), *Deep time, Paleobiology's perspective*, Allen Press, Lawrence, KS, USA, 2000, pp. 15–52.
- [39] M. Kimura, Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 88 (1991) 5969–5973.
- [40] P. Lestrel (Ed.), *Fourier descriptors and their application in biological science*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1997.
- [41] J.S. Levinton, *Genetics, paleontology, and macroevolution*, Second Edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2001.
- [42] G.R. McGhee, *Theoretical morphology, the concept and its applications*, Columbia University Press, New York, 1999.
- [43] S. Nee, Thinking big in ecology, *Nature* 417 (2002) 229–230.
- [44] P. Neige, Spatial patterns of disparity and diversity of the Recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World, *J. Biogeography* 30 (2003) 1125–1137.
- [45] P. Neige, J. Chaline, T. Choné, F. Courant, B. David, J.L. Dommergues, B. Laurin, C. Madon, F. Magniez-Jannin, D. Marchand, J. Thierry, La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes, *Geobios* MS 20 (1997) 415–422.
- [46] P. Neige, S. Elmi, L. Rulleau, Existe-t-il une crise au passage Lias–Dogger chez les ammonites ? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique, *Bull. Soc. géol. France* 172 (2001) 257–264.
- [47] C. Patterson, A.B. Smith, Is periodicity of mass extinctions a taxonomic artifact? *Nature* 330 (1987) 248–251.
- [48] D.M. Raup, Geometric analysis of shell coiling: general problems, *J. Paleontol.* 40 (1966) 1178–1190.
- [49] D.M. Raup, Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids, *J. Paleontol.* 41 (1967) 43–65.
- [50] A. de Ricqlès, Un darwinien pas très orthodoxe, *La Recherche* 356 (2002) 25–32.
- [51] H.E. Robeck, C.C. Maley, M.J. Donoghue, Taxonomy and temporal diversity patterns, *Paleobiology* 26 (2000) 171–187.
- [52] K. Roy, M. Foote, Morphological approaches to measuring biodiversity, *TREE* 12 (1997) 277–281.
- [53] K. Roy, D.P. Balch, M.E. Hellberg, Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods, *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001) 2503–2508.
- [54] J.J. Sepkoski, Ten years in the library: new data confirm paleontological patterns, *Paleobiology* 19 (1993) 43–51.

- [55] J.J. Sepkoski, M.L. Hulver, An atlas of Phanerozoic clade diversity diagrams, in: J.W. Valentine (Ed.), *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1985, pp. 11–39.
- [56] J.J. Sepkoski, D.C. Kendrick, Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa, *Paleobiology* 19 (1993) 168–184.
- [57] P.W. Signor, Real and apparent trends in species richness through time, in: J.W. Valentine (Ed.), *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1985, pp. 129–150.
- [58] G.G. Simpson, *Tempo and mode of evolution*, Columbia University Press, New York, 1944.
- [59] S.M. Stanley, *Macroevolution, pattern and process*, W.H. Freeman, San Francisco, 1979.
- [60] D'A.W. Thompson, *On growth and form*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1917.
- [61] J.W. Valentine (Ed.), *Phanerozoic diversity patterns. Profiles in macroevolution*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1985.
- [62] J.W. Valentine, Why no new phyla after the Cambrian? Genome and ecospace hypotheses revisited, *Palaios* 10 (1995) 190–194.
- [63] J.W. Valentine, D.H. Erwin, Patterns of diversification of higher taxa: a test of macroevolutionary paradigms, in: J. Chaline (Ed.), *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, Éditions du CNRS, Paris, 1983, pp. 219–223.
- [64] E.S. Vrba, S.J. Gould, The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated, *Paleobiology* 12 (1986) 217–228.
- [65] M.A. Wills, Disparity vs. diversity, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK, 2001, pp. 495–500.
- [66] M.A. Wills, D.E.G. Briggs, R.A. Fortey, Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and recent arthropods, *Paleobiology* 20 (1994) 93–130.
- [67] M.L. Zelditch, H.D. Sheets, W.L. Fink, The ontogenetic dynamics of shape disparity, *Paleobiology* 29 (2003) 139–156.