



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 473–482



Évolution

La radiation des Mammifères : phylogénie et innovations évolutives, progrès récents

Jean-Louis Hartenberger

*Institut des sciences de l'Évolution, Paléontologie, cc 64, université Montpellier-2,
34095 Montpellier cedex 5, France*

Reçu le 26 mars 2003 ; accepté le 1^{er} septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Dans les 3,5 milliards d'années de l'histoire de la Vie, celle des Mammifères nous apparaît d'autant plus brève qu'il semble que leur avenir se soit joué en quelques millions d'années, au tout début du Cénozoïque. Pour la compréhension de cet événement, les paléontologues et les molécularistes s'attachent à construire l'arbre phylogénétique des mammifères. On commente ici certaines des raisons des conflits et controverses qui sont apparus entre les deux communautés sur ce sujet. De même, les principales innovations évolutives observées chez les premiers mammifères tertiaires seront décrites. Ce catalogue permet de mettre en lumière certains aspects de cet événement extraordinaire. **Pour citer cet article : J.-L. Hartenberger, C.R. Palevol, 2 (2003).**

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

Abstract

The radiation of Mammals: recent advances concerning their phylogeny and evolutionary innovations. In the 3,5 billion years of the History of the Life, that of Mammals seems to us all the more brief that their future seems to have deceived in some million years, at the very beginning of the Cenozoic times. For their understanding, palaeontologists as well as molecularists try to build up the phylogenetic tree of the mammals. Here some of the reasons for the conflicts and controversies between both communities are analysed. Also the main evolutionary novelties as observed in Early Tertiary mammals are described. This catalogue shed light on this extraordinary event. **To cite this article: J.-L. Hartenberger, C.R. Palevol 2 (2003).**

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

Mots clés : radiation ; phylogénie ; innovations évolutives ; Mammalia

Keywords: radiation; phylogeny; evolutionary innovations; Mammalia

Adresse e-mail : hartenjl@isem.univ-montp2.fr (J.-L. Hartenberger).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.09.004

Abridged English version

From more a century, palaeontologists try to understand the evolutionary relationships among the different orders of mammals. For summarising their views, they have built up their phylogenetic tree. E. Haeckel was the first to propose a 'genealogical tree' of mammals [7]. From this time, the most remarkable steps can be found in the proposals of Gregory [6] and in that of Romer [26] which follows the views previously proposed by Simpson [32]. By now, palaeontologists to understand the supraordinal relationships of the monophyletic orders of mammals use the cladistic approach. But also molecularists with their own methods have the same aim. Evidently there are some conflicts and controversies between the 2 groups of scientists concerning both the topology of the tree and the time of origination of the orders. Nevertheless, if one takes in account the many uncertainties which surround both palaeontological and molecular hypotheses, it appears that the disagreement between them looks less deep than some pretend [2, 3]. As illustrated in Fig. 1, it appears that both consider that the all orders have occurred in the same time. But molecularists think that this time of origination could be in the Cretaceous, and palaeontologists very near the Cretaceous–Tertiary boundary. Following recent results, it appears that the discrepancy between palaeontological and molecular dating could be the result of an intrinsic bias of the molecular approach, and the result should be an overestimation of their evolutionary time scales (Fig. 2) [25]. The review of the recent discoveries of mammals made in the Cretaceous allow to conclude that Eutherians in this time were small, insectivorous animals, not very diversified [29]. Despite the numerous discoveries made during last years on different continents, Eutherians represent only 30% of the all genera of Cretaceous mammals (Fig. 3).

For the understanding of the radiation of mammals, the catalogue of the main evolutionary adaptative novelties allows to consider this event from another point of view. We recall that from the Palaeocene, the average size of mammals is growing [1]; the molar pattern becomes quadritubercular with the hypocone which is a key innovation [12]; the tooth enamel becomes multilayered and more complicated [15]; mammalian limbs exhibit tremendous variation in their morphology [27]; also, mammals can adapt herbivorous diet

with different ways [10, 11, 14]. Recent advances in developmental evolution shed some light on the possible origin of some of these evolutionary novelties. Three examples are taken for illustrating this point: 1) The comparative study of *Australopithecus* and *Pongo* shows the importance of the morphogenetics in the understanding of the evolution of complex morphological characters [18]; 2) Developmental studies suggest that the variation in cusp number can be explained by a patterning cascade mode of cusp development [13]; 3) The importance of apoptosis and developmental chronology of tooth germs is demonstrated in the study of the odontogenesis of the cheek teeth of *Mus* (Fig. 4) [35].

1. Introduction

L'histoire de la vie est jalonnée de trois événements remarquables.

- A) La radiation des animaux multicellulaires au début du Cambrien, et chacun a en mémoire les pages remarquables qu'écrivit Stephen Jay Gould à ce sujet [5]. Grâce aussi à lui, reconnaissons que depuis lors, la vie est belle.
- B) La radiation des angiospermes au Crétacé moyen, qui transforme profondément les paysages et les milieux de vie, et dans le même temps, la foule des insectes pollinisateurs s'élançe à la rencontre de toutes ces fleurs nouvelles.
- C) La radiation des mammifères au début du Cénozoïque dont nous sommes les enfants, si étonnante à nos yeux que nous n'hésitons pas à en attribuer la paternité aux dieux que nous avons créés.

Pour honorer la mémoire de Stephen Jay Gould, j'ai choisi de faire une présentation de cette explosion de la vie mammalienne qui, voici une soixantaine de millions d'années, vit la Terre colonisée dans les airs, sur terre et dans les mers par tout un cortège d'animaux à poils qui prennent soin de leurs petits et les allaitent.

L'énoncé de trois termes du titre ne doit pas laisser espérer que ce sont les conflits entre les uns et les autres qui seront l'épine dorsale de cette revue critique. Hors quelques reproches adressés aussi bien à mes collègues paléontologues qu'à mes amis molécularistes, ce sont plutôt les points d'accord sur le sujet de la phylogénie des mammifères que je m'attacherai à mettre en relief.

Le principal est le constat que font les uns et les autres de la soudaineté de ce phénomène qui mérite dès lors d'être qualifié de radiation : c'est en quelques millions d'années que se différencient les grands groupes de mammifères placentaires et que se constitue l'ossature de cette classe d'animaux qui nous ressemblent tant, au point que nous l'avons rejointe.

2. Les arbres des Mammifères

Pour figurer cet épisode de la vie qui voit le modèle mammalien se diversifier à l'envi dans tous les milieux, l'image qui en rend le mieux compte est l'arbre des mammifères. L'architecture de ses rameaux figure les relations de parenté que l'on a pu établir entre les différents ordres et familles de cet ensemble.

Dans l'histoire de notre jeune discipline, la paléontologie est née voici tout juste deux siècles, l'arbre des mammifères est cultivé depuis un peu plus de 100 ans. On peut résumer les étapes de cette recherche par ce choix de ses figurations.

- 1) L'arbre de E. Haeckel (1877) inspiré de Darwin, dont l'homme est le fleuron et pour cette raison placé dans la canopée [7]. Pour son auteur, évolution est synonyme de progrès.
- 2) L'arbre de W.K. Gregory (1910) qui diffère du précédent, du fait qu'au lieu de la complexité croissante, c'est le temps de la géologie qui en est la dimension verticale [6].
- 3) L'arbre très buissonnant de A.S. Romer [26], inspiré de l'ouvrage de G.G. Simpson [32], dont la base est si touffue que, pour certains, cela signe l'échec de ses architectes, car ils ne sont pas parvenus à identifier les liens de parenté entre les différents ordres.

À partir des années 80, les paléontologues se sont convertis au cladisme, et dès lors, l'arbre des Mammifères s'est vu émonder par les méthodes de cette nouvelle sylviculture, et sa taille en espalier s'est généralisée. Dans le même temps, les paléontologues ont perdu l'exclusivité de ce domaine de recherche, les spécialistes de phylogénie moléculaire apportant leurs premiers résultats.

Bien évidemment des désaccords sont apparus entre les deux communautés.

Les conflits sont de deux types, qui d'ailleurs peuvent interférer. Ils portent sur

- la topologie et l'architecture des branches ;
- la longueur de ces branches, c'est-à-dire l'ancienneté des branchements.

Les certitudes des paléontologues qui construisent des arbres phylogénétiques, se fondent sur les fossiles et les caractères anatomiques qu'ils révèlent. Ayant reconnu des groupes monophylétiques, déjà identifiés pour la plupart au temps de Gregory, leurs analyses de caractères identifient et privilégient les caractères homologues à l'état dérivé, qui sont partagés ou non par les différents groupes étudiés. Ces analyses sont-elles aussi éloquents et discriminantes qu'ils le prétendent ?

Quant aux spécialistes de phylogénie moléculaire, ils fondent leurs propositions sur l'étude de portions de séquences de l'ADN du génome, cette machinerie qui selon la légende renferme les plans des organismes, et dont ils comparent l'architecture de la composition de ses molécules d'une espèce à l'autre. Eux aussi sélectionnent les homologues moléculaires, et utilisent des algorithmes voisins de ceux des paléontologues.

Un examen de deux arbres, l'un schématisant la vision des paléontologues, l'autre celle des molécularistes, et qui prennent en compte les imperfections que les uns et les autres ont notées [2, 4, 15, 18–21, 23, 25, 27, 30, 31, 34], permet de faire le point sur ces fameux conflits et controverses entre les deux groupes, et de relativiser largement la profondeur du fossé qui les sépare (Fig. 1).

De fait, bien des propositions supra-ordinales avancées par les uns ou par les autres, sont faiblement ou mal soutenues. Le point d'accord le plus important est que les deux ont une même vision d'une « explosion » de la diversité mammalienne dans un laps de temps très court. Autrement dit, la radiation des Mammifères perçue comme telle par les paléontologues, l'est aussi par les molécularistes. Cependant il y a désaccord sur la date à laquelle elle s'est produite : pour les paléontologues, la radiation se situe au début du Cénozoïque, vers 60 Ma, alors que les molécularistes proposent une date beaucoup plus ancienne, au début du Crétacé supérieur, vers 90 Ma. Pourquoi un si profond désaccord sur l'ancienneté de cet événement majeur ?

Les certitudes des molécularistes, lorsqu'ils font état de l'ancienneté de la divergence entre deux groupes animaux ou végétaux, se fondent sur le principe de l'horloge moléculaire : Zuckerkandl et Pauling ont montré en 1965 que le nombre de remplacement

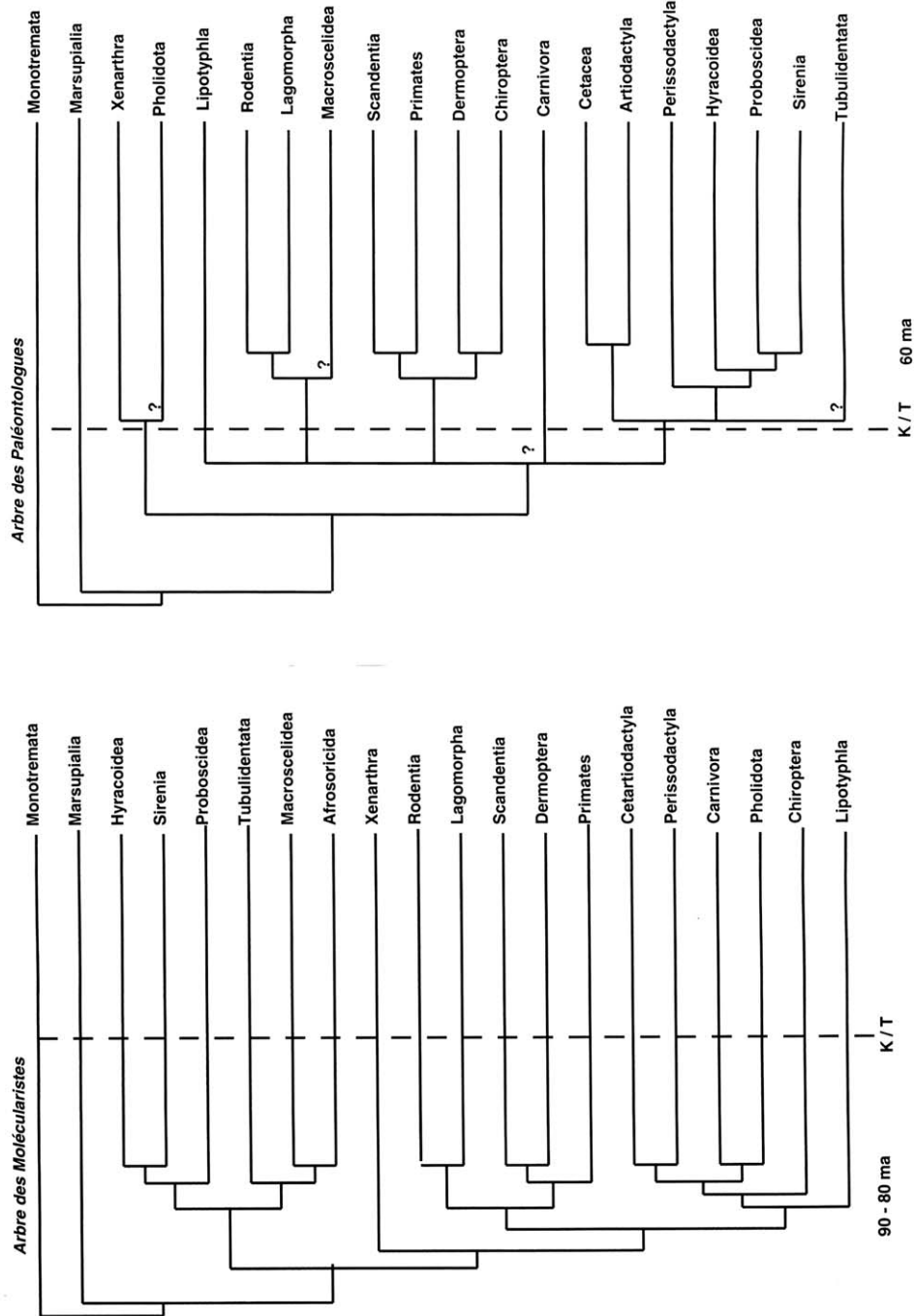


Fig. 1. Comparaison des arbres phylogénétiques des Mammifères vus par les paléontologues (d’après [9], [21], [33]) et les molécularistes (d’après [2, 16, 19, 22]).

Fig. 1. Comparison of the phylogenetic tree of Mammals as proposed by palaeontologists (following [9], [21], [33]) and molecularists (following [2, 16, 19, 22]).

d'amino-acides dans toute séquence d'ADN change en relation linéaire avec le temps. Certes. Sauf que tous ces résultats de temps de divergence font état de moyennes arithmétiques calculées à partir des différentes séquences étudiées, et étant entendu que les taux de substitution varient suivant la séquence. Le présupposé est que les moyennes qui rendent compte de la variation de ces temps de divergence sont calculées sur un échantillon de données qui se répartissent sur un mode gaussien, et ont une répartition en cloche.

Or, une donnée importante est souvent oubliée : chacune des milliers de protéines ou de gènes d'un organisme a une horloge indépendante, qui bat à son propre rythme, alors que toutes rendent compte des mêmes événements.

Un travail récent apporte sur le sujet une contribution critique qui mérite d'être évoqué ici [25]. Il y est montré, prenant pour exemple une topologie qui présente une arborescence simple A, B, C, (Fig. 2), qu'il

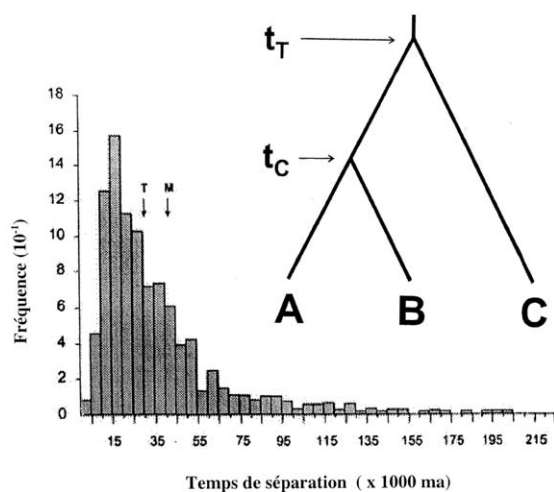


Fig. 2. Distribution de fréquence de 1000 estimations du temps de divergence entre C et AB, supposé s'être produit il y a 3000 Ma, obtenue en utilisant une protéine courte à développement lent et en supposant comme point de calibrage que A et B se sont séparés il y a 300 Ma. T situe la date prévue (soit 3000 Ma), et M celle calculée par moyenne (soit 4084 Ma) [25].

Fig. 2 Frequency distribution of 1000 estimates of the divergence time between lineages C and AB, set to have occurred 3000 Myr ago, obtained using a short, slow evolving protein, and using split divergence between A and B, set to 300 Myr ago as calibration point. T and M represent target (ie. 3000 Myr) and estimated mean (ie. 4084 Myr) [25].

existe dans les méthodes de calcul un biais méthodologique ayant pour conséquence que la distribution de fréquence des estimations d'âge qui en résultent est toujours très dissymétrique.

Ces auteurs ont effectué des simulations dans lesquelles à partir d'un temps de divergence connu pour deux taxons (A et B se sont séparés il y a 300 Ma), ils calculent le temps de divergence de A + B de C. Pour cela, ils utilisent différents taux de substitution :

- lent (une substitution par site toutes les 10^{10} années),
- moyennement rapide (cinq substitutions par 100 millions d'années),
- très rapide (dix substitutions par 100 millions d'années).

Ayant réalisé un millier de simulations, la fréquence de distribution qui rend compte de ces expériences est une courbe très dissymétrique, très bousculée vers le mur de gauche, comme aurait dit Stephen Jay Gould !

Ainsi, les estimations de la date de divergence de l'ensemble A + B de C varie de 3 000 Ma à 4 064 Ma !

Dès lors, on peut se douter que les chiffres proposés par de nombreux chercheurs mériteraient un examen critique qui prenne en compte le biais méthodologique mis en lumière dans le travail que l'on vient d'évoquer.

Pour mémoire, on peut rappeler plusieurs résultats étonnants. Ainsi, la divergence entre arthropodes et cordés est à $993 \text{ Ma} \pm 46$, et la divergence entre animaux, plantes et champignons à $1576 \pm 88 \text{ Ma}$ [36], soit plus de 400 Ma plus tôt qu'envisagé par les paléontologues sur la base de l'observation du registre fossile. Pour l'histoire des mammifères, des résultats tout aussi surprenants ont été obtenus. La divergence rat/souris a pu être estimée à plus de 80 Ma [21]. D'une façon générale, on peut dire que les moléculistes envisagent le plus souvent que de nombreux ordres *actuels* de mammifères (Rongeurs, Ongulés, Primates entre autres) sont apparus dans le Crétacé moyen. Une revue récente propose ainsi des dates qui s'échelonnent entre 80 et 90 Ma [33].

Les paléontologues ont une vision de la chronologie de la radiation des Placentaires, qui ne s'accorde guère avec ces résultats. La principale raison de leur désaccord se fonde sur le bilan qu'ils dressent de la diversité

mammalienne au Crétacé, et qui montre que les Placentaires y sont peu nombreux et peu diversifiés.

3. L'état des connaissances sur les Mammifères du Crétacé

Rappelons que, outre les Placentaires, les Mammifères du Crétacé sont représentés par les Monotrèmes et Gondwathéria (Australie et Amérique du Sud), alors que les Allotheria (Multituberculés) sont les plus diversifiés, et que l'on recense à cette époque d'autres groupes tels les Triconodontes, les Symmétrodontes, les Dryolestidés, et bien sûr les Marsupiaux.

Si le plus ancien placentaire recensé est *Eomaia scansoria* daté de 125 Ma [24], durant 60 Ma, c'est-à-dire tout le Crétacé moyen et supérieur, les Placentaires sont des animaux rares, peu diversifiés, et de petite taille (quelques dizaines de grammes). Par rapport à l'ensemble des Mammifères, ils constituent moins de 30 % de la diversité générique des Mammifères connus pour cette période.

La question est de savoir si cette faible diversité est réelle ou correspond à un biais du registre fossile. Autrement dit, méconnaissions-nous les mammifères du Crétacé ?

Une image des progrès réalisés dans les 100 dernières années, nous montre que les courbes qui font état de la progression dans la connaissance du nombre de non placentaires et celle de placentaires sont tout à fait parallèles (Fig. 3).

Cela bien sûr ne prouve rien, mais c'est un élément important à prendre en compte. Malgré la multiplica-

tion des recherches de terrain, et l'amélioration des techniques de fouilles, surtout ces dix dernières années, les récoltes faites sur les différents continents n'ont pas modifié de façon significative l'image des faunes mammaliennes que l'on avait au début du siècle. Cette rareté des Euthériens du Crétacé s'accompagne d'une absence de variété morphologique des plus remarquables. Il suffit pour s'en faire une idée de consulter leurs représentations [29]. Ainsi, jusqu'à la limite Crétacé-Tertiaire, les Placentaires restent peu diversifiés, peu fréquents, tous de petite taille. Par ailleurs, les études de simulation ont montré que le modèle de diversification qui figure une radiation instantanée s'accordait au mieux avec cette rareté, plutôt qu'avec celui d'une diversification progressive qui serait intervenue sur plusieurs millions d'années [3].

4. Les innovations du Cénozoïque

Dès le Paléocène, les gisements de vertébrés terrestres révèlent un nombre d'espèces de Mammifères élevés et parmi eux les Placentaires sont majoritaires et de loin : plusieurs dizaines d'espèces. Ces animaux diffèrent largement de leurs ancêtres par les nouvelles adaptations aux milieux terrestres, aquatiques et aériens qu'ils révèlent. On peut résumer le catalogue des innovations anatomiques dont ils sont porteurs en cinq rubriques.

- 1) **Taille.** Le spectre de taille de ces espèces est beaucoup plus étendu, puisqu'il va d'espèces de très petite taille (quelques grammes) à de très grande taille (plusieurs centaines de kilos). Cet accroissement de taille, à l'échelle des temps géologiques est très rapide [1], et a pour corollaire la modification de nombre de leurs caractéristiques physiologiques, écologiques et comportementales [9].
- 2) **Plan dentaire.** L'addition d'un quatrième tubercule à la molaire trituberculée, si caractéristique de la plupart des Mammifères mésozoïques, va ouvrir la voie à toute une déclinaison de plans dentaires nouveaux qui assureront l'accession à des régimes alimentaires très divers [12]. Jusque là, presque exclusivement insectivores, à partir du Paléocène, les mammifères se verront dotés d'appareils masticateurs très performants et variés pour assurer leur subsistance. La richesse du

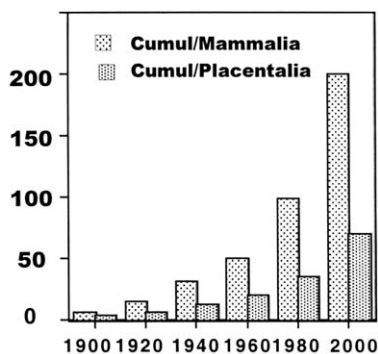


Fig. 3. Progression du nombre de genres connus de Mammifères et Placentaires de 1880 à nos jours.

Fig 3. Advance in the number of known genera of Mammals and Eutherians from 1880 to now.

vocabulaire descriptif de la morphologie dentaire reflète la diversité des plans dentaires rencontrés à partir de cette époque.

- 3) **Émail.** Une seule couche de fibres radiales parallèles constituait l'émail recouvrant les dents des Mammifères mésozoïques. À compter du Paléocène, cette couche superficielle se renforce par la multiplication des couches de fibres et leur organisation en un système de couches de fibres entrecroisées [15].
- 4) **Extrémité des membres.** Dès le Paléocène, les milieux terrestres, aériens et aquatiques sont colonisés par les Mammifères et le système appendiculaire reflète ces différentes adaptations. En particulier, la diversité des phalanges unguales rencontrées dans les gisements de l'Éocène inférieur en est une bonne illustration [27]. Par ailleurs, les modalités de développement qui permettent la formation de sabots, griffes et/ou ongles sont de mieux en mieux comprises [8].
- 5) **Herbivorie.** De très nombreux Mammifères adoptent à partir du Paléocène un régime herbivore, folivore ou frugivore. À ce propos, on doit signaler une contribution intéressante de la biologie moléculaire. L'histoire évolutive des ribonucléases dont l'activité confère aux Artiodactyles leurs capacités d'assimilation par rumination a pu être ainsi retracée [14]. Les Rongeurs et d'autres animaux de petite taille ont adopté une autre stratégie : la cœcotrophie [10]. Dans ce cas, c'est la reconstitution de l'histoire des parasites des Rongeurs, agents d'assimilation des fibres végétales, qui permet de reconstruire l'histoire de cette adaptation [11].

Le catalogue que je viens de dresser des innovations anatomiques et d'autre nature, qui se manifestent chez les Mammifères du Paléocène et de l'Éocène inférieur, porteuses de possibilités adaptatives nombreuses et variées, est loin d'être exhaustif. On peut remarquer à son propos que les caractères qui leur sont liés, ne sont cependant que très parcimonieusement pris en compte dans les analyses phylogénétiques des paléontologues, et elles ne contribuent donc guère à édifier l'arbre des Mammifères. La raison principale de ce défaut est que ces caractères sont fortement homoplasiques (convergence et parallélisme), et ceci conduit les chercheurs à les écarter des grilles de données qui leur servent à calculer les arborescences.

5. Les voies de l'innovation

Comment ont pu se mettre en place de telles innovations, est la question qui est au cœur des débats sur la radiation des Mammifères et de ses modalités. Certains travaux récents apportent des débuts de réponses sur ce sujet, en particulier en donnant une appréciation sur l'ampleur des modifications génétiques sous-jacentes qui ont débouché sur la mise en place de certaines de ces innovations anatomiques. Trois exemples sont particulièrement éclairants.

5.1. Anatomie comparée du pelvis des anthropoïdes

On sait que les pelvis de Lucy et du chimpanzé actuel présentent des dissimilitudes importantes, qui témoignent des profondes différences entre les australopithèques d'une part et les grands singes actuels d'autre part : c'est tout le problème de la bipédie que l'on peut aborder par leur étude. Dans un travail récent, il a été montré que les différences morphologiques que l'on note entre les pelvis des uns et des autres, qui à première vue sont très importantes, sont avant tout linéaires. Ayant réalisé des transformations uniformes (affines) sur l'une et l'autre structure anatomique, il est constaté que les images que l'on obtient sont très proches, quasi superposables [18]. Ceci suggère que l'origine des différences anatomiques notées entre australopithèques et grands singes est probablement morphogénétique. Ainsi, il apparaît que des différences mineures dans l'action de certains gradients morphogénétiques peuvent être la cause de transformations morphologiques considérables par leurs conséquences adaptatives.

Si j'ai cité cet exemple, c'est qu'il me semble, et je ne suis pas le seul dans ce cas, que trop souvent, les analyses phylogénétiques font état d'un trop grand nombre de caractères, et les structures anatomiques, au demeurant complexes, sont balkanisées dans les grilles de données. Il ne faut pas oublier que le *patterning* d'un membre et de ses composants, de la denture et de ses différents éléments, et de toute autre partie du corps, est déterminé au niveau cellulaire, et non pas au niveau de l'anatomie de ces structures. Ainsi, certaines transformations morphologiques qui nous apparaissent complexes, et qui pour cette raison sont comptabilisées dans notre grille de lecture par l'énumération de nombreux caractères, peuvent être le résultat d'une modification mineure du programme de développement.

5.2. *Cuspides surnuméraires et molarisation*

Il y a un peu plus de 200 Ma, tous les vertébrés possèdent des dents qui sont des objets coniques simples, formés d'une seule cuspide. Au cours de l'histoire des mammifères, ces organes se sont transformés et des mono-cuspidés sont devenus bi, puis tri et enfin quadri-cuspidés. Comment cela a-t-il pu se produire ? Depuis longtemps, on suppose que les transformations qu'a connues le génome au cours du temps ont joué un rôle essentiel dans cette métamorphose. Mais chaque caractère n'est pas codé par un gène [28].

L'apparition de nouvelles cuspides est à l'origine de la transformation du plan dentaire des Mammifères, et à partir du Paléocène, l'apparition de l'hypocône en particulier est la modification qui est la principale source d'innovation de celui-ci [12]. L'acquisition de cette nouvelle cuspide se fait de différentes façons, et dans ce cas aussi cette néoformation a une forte charge d'homoplasie. Dans un travail récent, il a été montré que l'acquisition de nouvelles cuspides, quelles que soient leurs proportions, peut être interprétée comme le résultat de changements minimes dans le système du développement qui constituent les paramètres régissant l'écartement des cuspides [13]. Autrement dit, de faibles modifications du programme de développement peuvent entraîner la multiplication des cuspides. Ces variations individuelles pourront par la suite être ou non sélectionnées et fixées en réponse aux opportunités écologiques. Ainsi dans ce cas aussi, il est montré qu'il n'est pas besoin de « révolutions génétiques » de grande ampleur pour assurer la mise en place de structures nouvelles qui ouvrent sur de nouvelles possibilités adaptatives.

5.3. *Complexification du plan dentaire de la M1 de Mus*

L'exemple suivant apporte un éclairage sur une innovation singulière, considérée majeure chez les rongeurs Murinae de la super-famille des Muroidea, ensemble qui englobe près de la moitié des espèces actuelles rapportées à l'ordre des Rodentia, groupe de Mammifères terrestres le plus diversifié (plus de 2000 espèces). Ces rongeurs ne possèdent que 3 molaires par demi-mâchoire, et donc la prémolaire a disparu. Dans le même temps, la première molaire (M1) se voit pour-

vue à l'avant de deux cuspides nouvelles, l'une linguale l'autre jugale. De récents travaux de morphogénèse réalisés sur la souris actuelle éclairent sur le scénario évolutif qui a pu générer cette innovation majeure (Fig. 4) [35]. Ils montrent en premier lieu que les potentialités des bourgeons dentaires sont conservées longtemps, et que, par exemple, le nombre de dents définitives chez la souris dépend de mécanismes d'apoptose qui inhibent certains germes dentaires et en sélectionnent d'autres. Autrement dit, le nombre de dents, la formule dentaire d'un mammifère, est le résultat d'un programme dans lequel des mécanismes inhibiteurs sur des potentialités au départ équivalentes jouent un rôle clé. Par ailleurs, dans le cas de la souris, il est possible que l'accroissement vers l'avant de la surface occlusale de la M1 se fasse par adjonction des deux tubercules de la prémolaire vestigiale (P4) aux 4 préexistants de la molaire (M1). Ainsi, si le locus prémolaire n'est plus identifiable dans la formule dentaire, il est de fait intégré au locus M1. On peut envisager que la complexification de certains plans dentaires est le résultat de coalescence entre locus de ce type, et des plans dentaires nouveaux qui se sont avérés fonctionnellement efficaces, se sont trouvés ainsi sélectionnés. Ces recherches sur les modalités de développement n'en sont qu'à leur début, mais elles ouvrent des perspectives nouvelles qui devraient nous rendre accessibles la compréhension de certains mécanismes qui débouchent sur la réalisation de structures anatomiques innovantes. Dans le cas évoqué ici, il faut souligner que le modèle d'accroissement vers l'avant de la M1, tel qu'il paraît être réalisé chez les Murinae, n'est pas forcément celui qui prévaut chez les autres Muroidea, en particulier, les Eucricetodontinae. Autrement dit, ce caractère, considéré comme une synapomorphie très robuste par de nombreux auteurs, pourrait se révéler une homoplasie non décelée à ce jour.

6. Conclusion

La radiation des Mammifères constitue un événement majeur dans l'histoire de la vie. Pour sa compréhension, il semble bien que l'approche historique classique qui consiste à tenter de reconstituer l'arbre phylogénétique des Mammifères débouche à l'heure actuelle sur une impasse. Ni les paléontologues, ni les moléculaires n'ont réussi ces dernières années à ap-

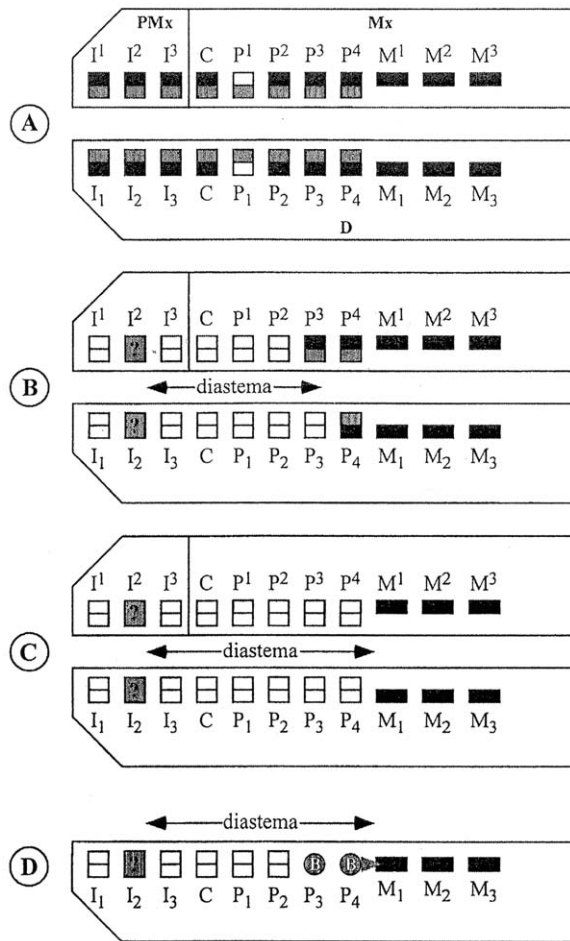


Fig. 4. Formules dentaires des Mammifères et des Rongeurs (d'après [35]).

A) Formule dentaire dite primitive d'un placentaire. Il y a 32 dents lactéales (dI^{1-3}/dI_{1-3} , dC/dC , dP^{1-4}/dP_{1-4}) et la dentition permanente est constituée de I^{1-3}/I_{1-3} , C/C , P^{2-4}/P_{2-4} , M^{1-3}/M_{1-3} et comprend 40 dents (P^1 est absente).

B) Formule dentaire de rongeur primitif. Il y a 10 dents lactéales (dI^2/dI_2 , dP^{3-4}/dP_4) et la dentition permanente comprend 18 dents (P^{3-4}/P_4 et M^{1-3}/M_{1-3}). Les incisives à croissance continue ne sont jamais remplacées, et une longue diastème les sépare des dents jugales.

C) Formule dentaire de la souris. Toutes les prémolaires lactéales et permanentes ont disparu, et seules persistent les incisives et les molaires (dI^2/dI_2 et M^{1-3}/M_{1-3}).

D) Formule dentaire d'un embryon de souris (mandibule). Les germes de $dP3$ et $dP4$ avortent très tôt, alors que celui de $dP4$ s'accôle avec la partie mésiale du germe de $M1$.

Chaque carré figure un locus dentaire possible, le grisé correspond à la dentition lactéale, noir à la dentition permanente.

Fig. 4 Dental formula of Mammals and Rodents (following [35]).

A) Eutherian primitive dental formula: 32 deciduous teeth (dI^{1-3}/dI_{1-3} , dC/dC , dP^{1-4}/dP_{1-4}) and 40 permanent teeth (I^{1-3}/I_{1-3} , C/C , P^{2-4}/P_{2-4} , M^{1-3}/M_{1-3}), P^1 is lacking.

B) Primitive rodent dental formula. There are only 10 deciduous teeth (dI^2/dI_2 , dP^{3-4}/dP_4) and permanent dentition 18 teeth (P^{3-4}/P_4 et M^{1-3}/M_{1-3}). The ever growing incisors are permanent deciduous ones ; a long diastema lies between these incisors and jugal teeth.

C) Mouse dental formula. All deciduous and permanent premolars lack, and there are only the 4 incisors and 12 molars (dI^2/dI_2 et M^{1-3}/M_{1-3}).

D) Jaw embryonic dental formula. The tooth germs of $dP3$ and $dP4$ abort very early, but the tooth germ of $dP4$ merges with mesial part of $M1$.

Each rectangle corresponds to dental loci, gray rectangle are for deciduous dentition and black for permanent.

porter de réponses satisfaisantes sur le sujet, et les relations supra-ordinales restent mal comprises. Cela tient à la soudaineté de la radiation : c'est en quelques millions d'années que se construit la diversité mammalienne. À cette échelle de temps, l'approche moléculaire et l'approche des paléontologues par l'analyse phylogénétique ne sont plus pertinentes. Une autre voie plus prometteuse paraît se dessiner avec l'étude de la biologie évolutive du développement. En particulier, la compréhension de certaines des modalités embryologiques de mise en place des innovations anatomiques, qui sont à la base du succès évolutif des mammifères, constitue un champ d'investigation qui d'ores et déjà se révèle riche d'enseignement.

Références

- [1] J. Alroy, Cope's rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals, *Science* 209 (1998) 731–734.
- [2] F. Delsuc, J.-F. Mauffray, E. Douzery, Une nouvelle classification des Mammifères, *Pour la Science* 303 (2003) 62–67.
- [3] M. Foote, J.P. Hunter, C.M. Janis, J.J. Sepkoski Jr, Evolutionary and preservational constraints on origins of biologic groups ; divergence times of Eutherian mammals, *Science* 283 (1999) 1310–1314.
- [4] T.J. Gaudin, J.R. Wible, J. Hopson, W.D. Turnbull, Reexamination of the morphological evidence for the cohort Epitheria, *Journal of Mammalian Evolution* 3 (1996) 31–80.
- [5] S.J. Gould, *La vie est belle : les surprises de l'évolution*, le Seuil, 1991.
- [6] W.K. Gregory, The orders of Mammals, *Bull. Am. Mus. Nat. History* 27 (1910) 1–350.

- [7] E. Haeckel, *Anthropogénie*, Reinwald et Cie, Paris, 1877.
- [8] M.W. Hamrick, Development and evolution of the mammalian limb: adaptative diversification of nails, hooves and claws, *Evolution and Development* 3 (5) (2001) 355–363.
- [9] J.-L. Hartenberger, *Une brève histoire des mammifères, bréviaire de mammalogie*, Belin / Pour la Science (2001).
- [10] H. Hirakawa, Coprophagy in leporids and other mammalian herbivores, *Mammal Review* 31 (2001) 61–80.
- [11] J.-P. Hugot, Les Nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie, *Évolution, Mém. Mus. Natl Hist. nat. (A)* 141 (1988) 1–153.
- [12] J.P. Hunter, J. Jernvall, The hypocone, a key innovation in mammalian teeth, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 92 (1996) 10718–10722.
- [13] J. Jernvall, Linking development with generation of novelty in mammalian teeth, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97 (2000) 2641–2645.
- [14] T.M. Jermann, J.G. Opitz, J. Stackhouse, S.A. Benner, Reconstructing the evolutionary history of the ribonuclease superfamily, *Nature* 374 (1995) 57–59.
- [15] W.V. Koenigswald, J.M. Rensberger, H.U. Prtzeschner, Changes in the tooth enamel of Early Paleocene mammals allowing increased diversity diet, *Nature* 328 (1987) 150–152.
- [16] S. Kumar, S. B. Hedges, A molecular timescale for vertebrate evolution, *Nature* 392 (1998) 917–920.
- [17] F.G.R. Liu, M.M. Miyamoto, N.P. Freire, P.Q. Ong, M.R. Tennat, T.S. Young, K.F. Gugel, Molecular and morphological supertrees for Eutherian (Placental) mammals, *Science* 291 (2001) 1786–1789.
- [18] C.O. Lovejoy, M.J. Cohn, T. White, Morphological analysis of the mammalian postcranium: a developmental perspective, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96 (1999) 13247–13252.
- [19] O. Madsen, M. Scally, C.J. Douady, D.J. Kao, R.W. DeBry, R. Adkins, H. M. Amrine, M.J. Stanhope, W.V.W.W. De Jong, M.S. Springer, Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals, *Nature* 409 (2001) 610–614.
- [20] G.A. Marshall, W. Westerman, Marsupial genetics and genomics, *Trends Genet.* 18 (2002) 517–521.
- [21] M.C. McKenna, S. Bell, *Classification of mammals above the species level*, Columbia University Press, 1997.
- [22] W.J. Murphy, E. Eizirik, W.E. Johnson, Y.P. Zhang, O.A. Ryder, S.J. O'Brien, Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals, *Nature* 409 (2001) 614–618.
- [23] W.J. Murphy, E. Eizirik, O. Madsen, M. Scally, C.J. Douady, E. Teeling, O.A. Ryder, M.J. Stanhope, W.V. De Jong, M.S. Springer, Resolution of the early placental mammal radiation using bayesian phylogenetics, *Science* 294 (2001) 2348–2351.
- [24] Q. Ji, Z.-X. Luo, C.-X. Yuan, J. Wible, J.-P. Zhang, J.A. Georgi, The earliest eutherian mammal, *Nature* 416 (2002) 816–822.
- [25] F. Rodriguez-Telles, R. Tarrío, F. Ayala, A methodological bias toward overestimation of molecular evolutionary time scales, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99 (2002) 8112–8115.
- [26] A.S. Romer, *Vertebrate Paleontology*, University of Chicago Press, Chicago, USA, 1996.
- [27] K.D. Rose, Postcranial skeleton premisses and adaptations in early Eocene mammals from the Willwood formation, Big-horn Basin, Wyoming, *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.* 243 (1989) 107–133.
- [28] I. Salazar-Ciudad, J. Jernvall, A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99 (2002) 8116–8120.
- [29] D. Sigogneau-Russell, *Les mammifères au temps des dinosaures*, Masson, Paris, 1991.
- [30] N.B. Simmons, The importance of methods: archontan phylogeny and cladistic analysis of morphological data. Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective, in: R.D.E. MacPhee (Ed.), *Advances in Primatology Series*, Plenum Publ. Co, New York, 1993, pp. 1–61.
- [31] N. Simmons, Reexamination of the morphological evidence for the cohort Epitheria, *J. Mammal. Evol.* 3 (1996) 31–80.
- [32] G.G. Simpson, The principles of classification and a classification of mammals, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85 (1945) 1–350.
- [33] M.S. Springer, W. J. Murphy, E. Eizirik, S. J. O'Brien, Placental mammal diversification and the Cretaceous–Tertiary boundary, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100 (2003) 1056–1061.
- [34] F.S. Szalay, M. J. Novacek, M. C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer-Verlag, New York, 1993 2 vols.
- [35] L. Viriot, R. Peterkova, M. Peterka, H. Lesot, Evolutionary implications of the occurrence of two vestigial tooth germs during early odontogenesis, *Connective Tissue Res.* 43 (2002) 129–133.
- [36] Y.C. Wang, S. Kumar, S.B. Hedges, Divergence time estimates for the early history of animal phyla and the origin of plants, animals, and fungi, *Proc. R. Soc. Lond., Ser B* 166 (1999) 1129–1133.