

Les membres des tétrapodes

Origine Développement Evolution

MARC GIRONDOT, UNIVERSITÉ PARIS SUD



Adaptation vs. plasticité phénotypique

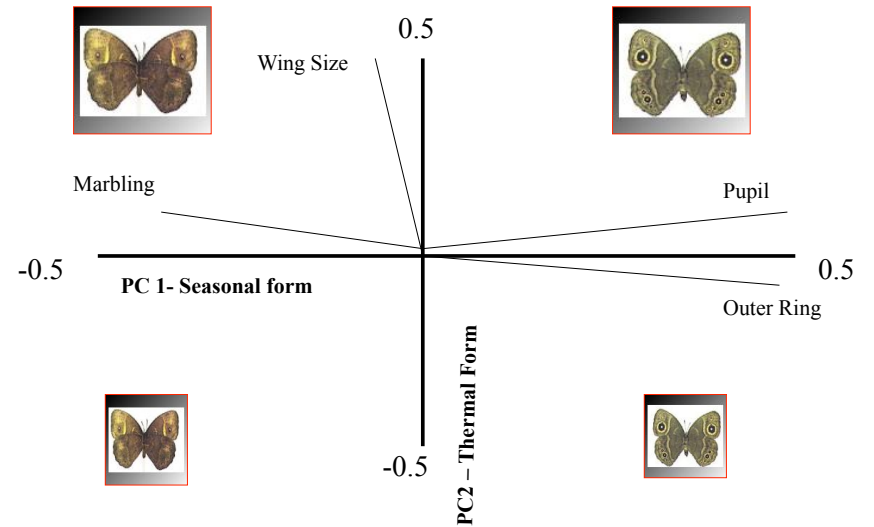
- La plasticité phénotypique inclut tous les processus qui à partir d'un même génotype peuvent conduire à plusieurs phénotypes distincts

La plasticité phénotypique

- Exemple des bonsaïs naturels



Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.)



Bicyclus anynana

Windig 1994 Heredity

La plasticité phénotypique

- La plasticité phénotypique peut fournir un phénotype avantageux mais celui-ci n'ayant pas initialement une base génotypique, il ne pourra pas être soumis à la sélection.

Adaptation

- L'adaptation d'une espèce est l'ensemble des modifications héréditaires résultant d'une sélection pour répondre à des contraintes.
- La sélection naturelle est la base de la compréhension de l'adaptation.

Sélection naturelle et tautologie

- *Natural selection is the survival of the fittest. The fittest are those that survive. Therefore, evolution by natural selection is a tautology.*
- La sélection est à la fois le mécanisme par lequel un variant transmet ses caractéristiques de façon différentielle et le produit de cette sélection.
- La tautologie n'est donc qu'apparente.

Les variants génotypiques

- L'apparition de variants génotypiques fait appel aux mutations, changement dans l'ADN au niveau d'une cellule germinale.

Evolution

- **Changement au cours du temps**
 - ✦ Ce n'est pas un progrès, pas une amélioration, etc...
- **On distingue la micro-évolution**
 - Changement affectant une espèce avec une échelle de temps restreinte - Génétique des populations
 - C'est à ce niveau que la mutation doit être analysée
- **Et la macro-évolution, qui va affecter les espèces sur une échelle de temps beaucoup plus importante.**
 - C'est à ce niveau que l'adaptation est généralement analysée

Macro-évolution vs. micro-évolution

Certains pensent qu'il y a une différence qualitative entre ces deux notions.

D'autres, pensent que la différence n'est que quantitative et que ce sont les mêmes mécanismes qui s'appliquent aux deux phénomènes mais à des échelles de temps différentes.



Richard Benedict Goldschmidt, né le 12 avril 1878, décédé le 24 avril 1958, fut un généticien et embryologiste autrichien, il propose sa théorie des monstres prometteurs.

L'étude de l'évolution

- **Distinction entre « pattern » et « process »**
 - L'étude des « pattern » fait appel à l'observation et regroupe l'ensemble des disciplines de l'anatomie comparée
 - L'étude des « process » fait appel à l'expérimentation ou à l'observation avec une forte base théorique.

Mécanismes de l'évolution

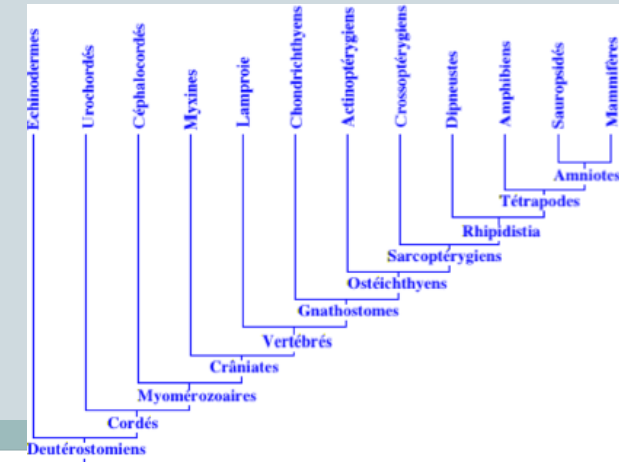
- **Variation aléatoire qui peut être retenue**
 - Par sélection
 - Par neutralité
 - Par dérive

Reconstruire l'évolution

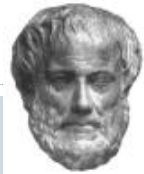
- L'évolution ne doit pas être pensée comme une « échelle des êtres »:
- exemple:
poisson->amphibien->reptile->mammifère

Phylogénie

Le cadre de réflexion doit être une phylogénie



Historique



- Aristote(-384 à -322)
 - Premiers essais de comparaisons des animaux mais sans base théorique
 - A déjà conscience de la notion de caractère semblable par leur fonction et de caractère semblable par leur origine.

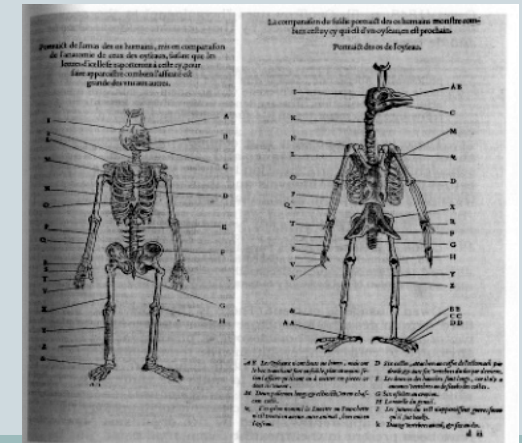
Pierre Belon

L'analyse de l'organisation structurale est la base pour comprendre les relations entre organismes.



1517 à Souletière près du Mans - 1565 ?)

L'Histoire de la nature des oyseaux, avec leurs descriptions et naïfs portraits retirez du naturel





Georges Cuvier
1769-1832

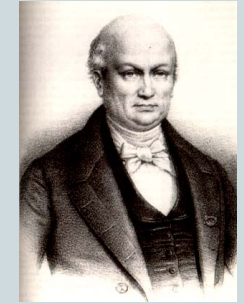
- « Père » de l'anatomie comparée
 - L'organisme doit être considéré comme un tout en harmonie. La variation ne peut être que délétère.
 - L'observation d'une structure particulière chez un organisme permet donc de reconstituer l'organisme en entier.

Il pose les bases des classifications actuelles dans les grands groupes animaux dans son livre le Règne animal distribué selon son organisation (1817) et énonce le principe de corrélation des parties selon lequel chaque organe est lié dans son fonctionnement à tous les autres (un mammifère à cornes possède toujours des sabots et des molaires usées, mange de l'herbe et rumine). Il reste néanmoins entêté sur la théorie du fixisme



Georges Cuvier
1769-1832

Etienne
Geoffroy Saint
Hilaire
1772-1844



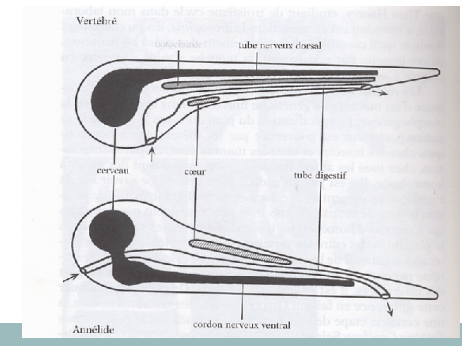
- La controverse de 1830
 - Geoffroy Saint Hilaire propose qu'un même plan d'organisation puisse être décrit chez tous les animaux et en particulier il propose que tous les animaux ont la même potentialité de développement mais que certains s'arrêtent plus ou moins tôt.
 - L'observation des formes adultes ne permet donc pas de trouver les relations de parenté.

Le principe de connections

- Geoffroy Saint-Hilaire met en place le principe des connections qui est un moyen de rechercher les homologies en allant au delà de la fonction.

En 1822, en disséquant un homard, le naturaliste le pose par inadvertance sur le dos. Il remarque alors quelques caractères curieux : « Quelle ne fut ma surprise, et j'ajoute, de quelle admiration ne fus-je pas saisi, en apercevant une ordonnance qui plaçait sous mes yeux tous les systèmes organiques de ce homard dans l'ordre où ils sont rangés chez les animaux mammifères ! »

- Sur cette base, il va proposer par exemple que les insectes sont des animaux vertébrés dont la cuticule ne forme qu'une seule vertèbre.



8 débats public de février à avril 1830

- Cette idée sera violemment combattue par Georges Cuvier car elle était incompatible avec sa vision fonctionnaliste et elle envenimera le climat scientifique parisien durant environ 10 ans.

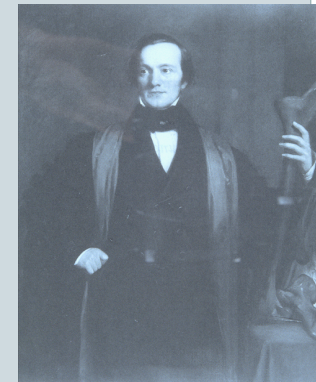
Contexte historique: Crise politique depuis 1827. Charles X dissout l'assemblée en mars et organise des élections, qu'il perd. 25 juillet, quatre ordonnances, qui prévoient la suppression de la liberté de la presse, la dissolution de la Chambre, la modification du mode d'élection et la convocation de nouvelles élections pour le mois de septembre. Emeutes dans Paris qui conduisent aux Trois Glorieuses, 27, 28, 29 juillet 1830.



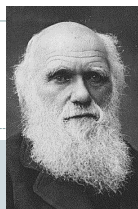
Richard Owen (1843)

Directeur du British Museum (Natural history)

- Clarifie la notion d'homologie et d'analogie
 - Analogue: Une partie ou un organe d'un animal qui a la même fonction qu'une autre partie ou un autre organe d'un animal différent
 - Homologue: Le même organe dans différents animaux sous toutes leurs formes et fonctions possibles.



Darwin (1859)

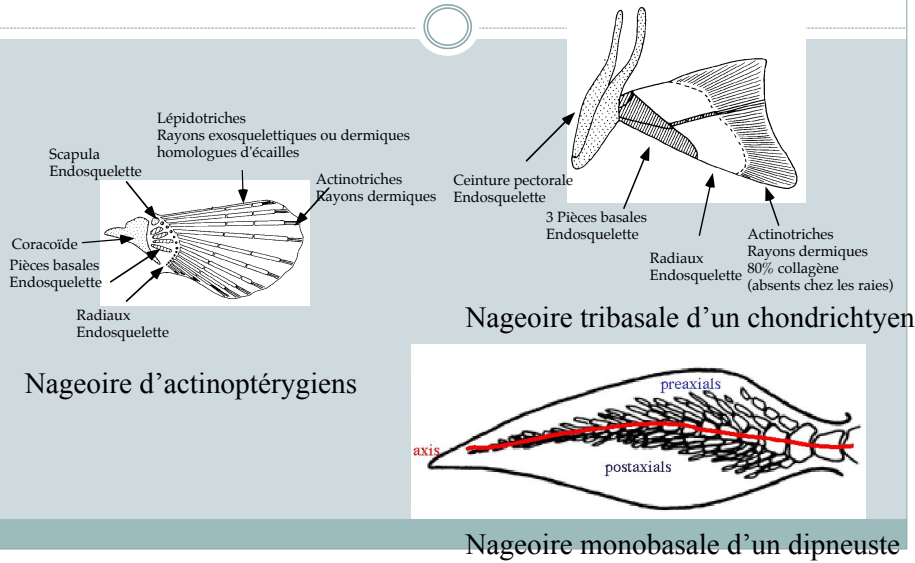


- Publication de « l'origine des espèces » proposant un cadre théorique aux mécanismes de l'évolution en particulier grâce à la sélection naturelle ou la sélection sexuelle.
- Ces idées vont être combattues et en particulier on note que Darwin se rétracte dans les dernières éditions concernant les mécanismes de formation de l'œil.

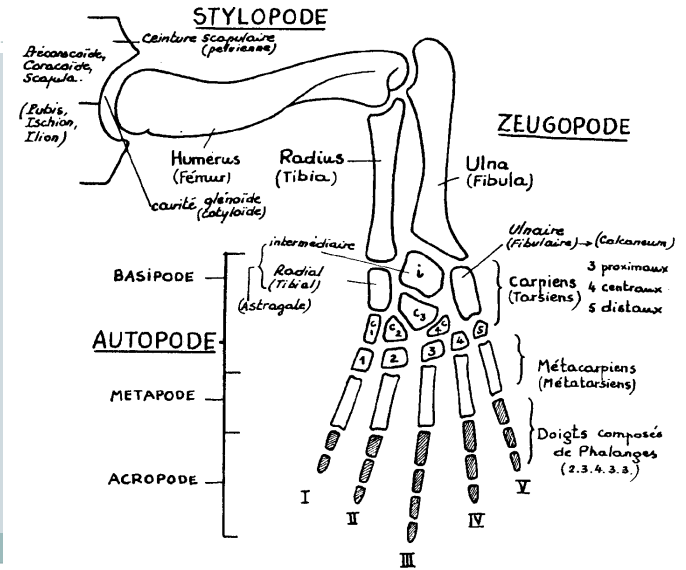
L'homologie

- L'homologie doit être définie sur une base phylogénétique, c'est à dire en s'assurant que les structures analysées ne formaient bien qu'une même structure chez l'ancêtre.
 - "similarity due to inheritance from a common ancestor" (Hillis 1994)
- Distinction entre homologie primaire et homologie secondaire
 - De Pinna (1991) noted that the discovery of homology involves two steps: 'primary homology', the conjecture that similar individual characters are the same and represent evidence of grouping; and 'secondary homology', primary homology that has been corroborated by other homologies in cladistic analysis and characterizes a monophyletic group

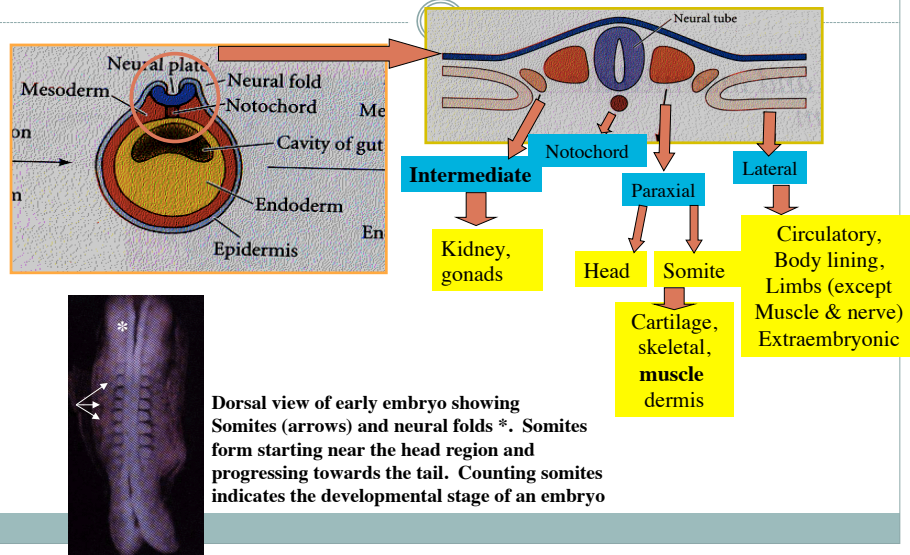
Structure des appendices chez les vertébrés



Le membre chiridien

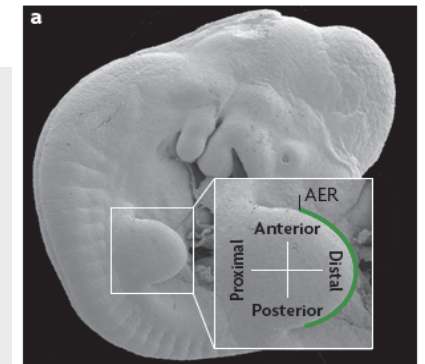
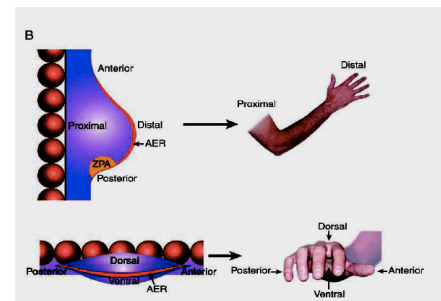


Origin of the limb



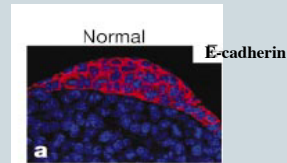
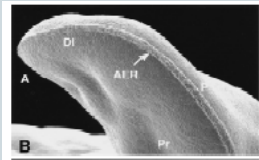
The developing limb bud is patterned along three axes :

- Proximal-Distal
- Anterior-Posterior
- Dorsal-Ventral



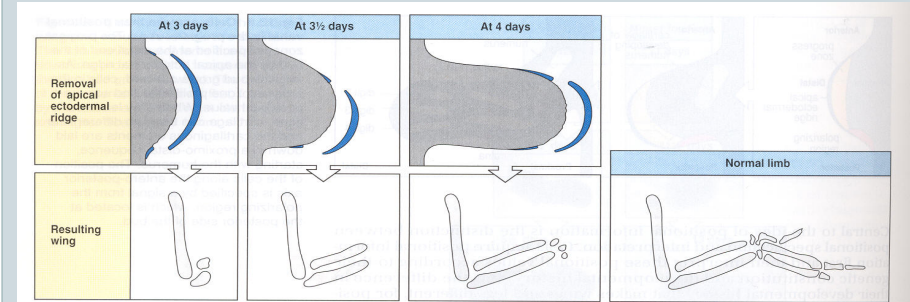
Proximal Distal Patterning

The apical ectodermal ridge (AER) is a specialized epithelium (derived from the ectoderm) that controls limb bud outgrowth. The AER is a transient structure that does not itself contribute cells to the mature limb.



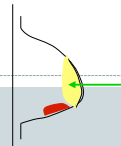
Apical Ectodermal Ridge (AER)

- Essential for both outgrowth and **proximo-distal patterning**; truncated limbs result after removal.



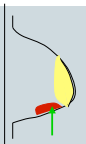
Progress Zone (PZ)

- lies beneath AER.
- produces initial outgrowth of limb bud: rapidly proliferating mesenchymal cells.
- cells begin to **differentiate** only after leaving the progress zone.
- differentiation proceeds distally as limb extends - cell fate determined by time spent in progress zone.



Zone of Polarizing Activity (ZPA)

- second organizing region.
- diffusible morphogen specifies position of cells along **antero-posterior (A/P) axis**; by concentration of morphogen, or short-range signals.
- Sonic Hedgehog (SHH) protein key component.



ZPA, PZ and AER signals

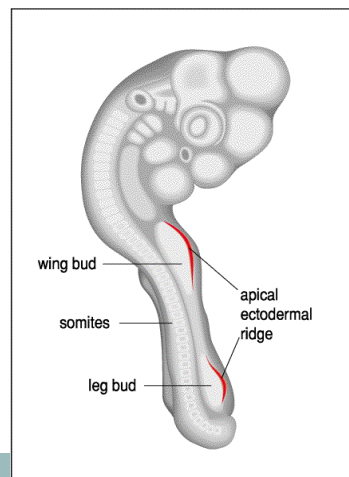
- ZPA and PZ signals are necessary for survival and function of AER; **FGFs** from AER maintain ZPA and PZ.
- positive feedback loop: between SHH protein in mesoderm and **FGF4** expression in ridge, via bone morphogenetic proteins (BMPs).

Dorso-ventral (D/V) axis

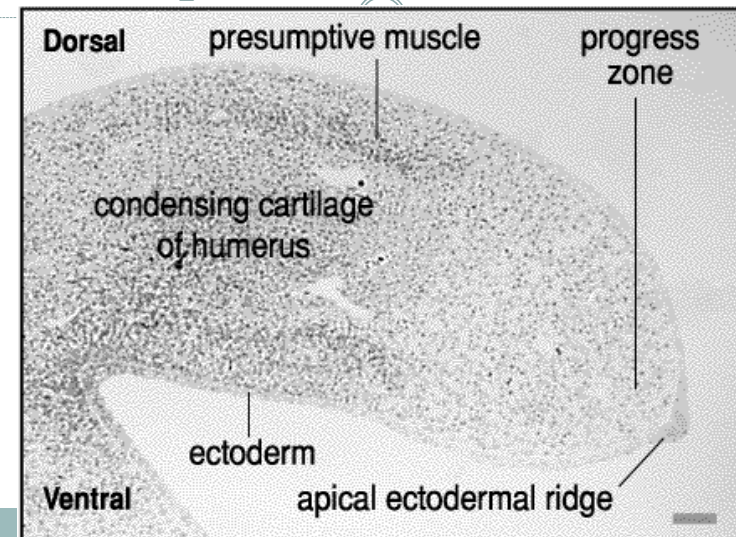
- specified by ectoderm
- *Wnt-7a* gene identified in mice - if mutated, dorsal tissues adopt ventral fates.

Development of the Chick Limb I

- Chick limbs begin to develop on the 3rd day after laying
- The limb develop from limb buds on the body wall of the embryo

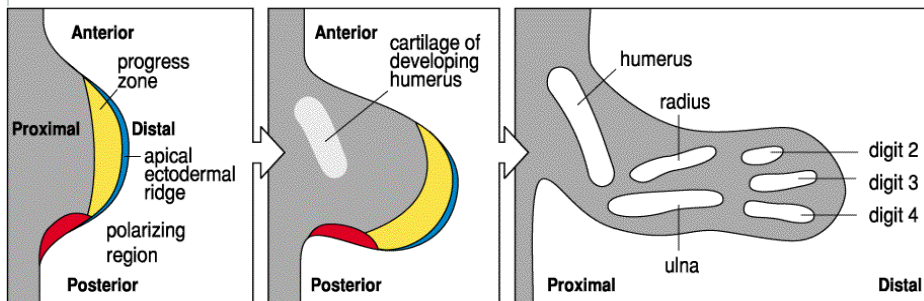


Development of the Chick Limb II



Development of the Chick Limb III

- As the limb bud grows outward, cells in the progress zone proliferate and acquire a positional value
- When cells leave the progress zone, cartilage may begin to differentiate, and other elements gain their positional information



What Molecules Direct Limb Development?

- **Sonic Hedgehog (*Shh*)**
 - The *Shh* gene encodes inductive signaling molecules that function during embryogenesis
 - Involved in establishing cell fates
 - Key signal in patterning of the antero-posterior limb axis
 - *Alx-4* represses *Shh* expression
- **Fibroblast Growth Factor 4 (*FGF-4*)**
 - Member of FGF family
 - Mesodermal cell stimulator and directs developmental signaling
 - *FGF-4* $-/-$ die on E 5.0
 - Transcriptionally inactive in adult tissues

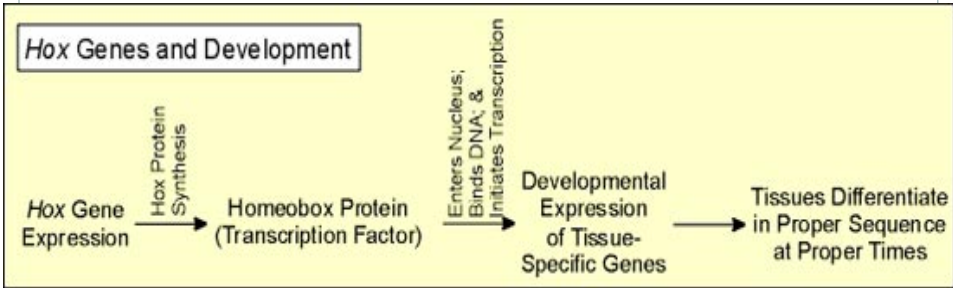
Limb Development: Hox Genes

- Homeobox (*Hox*) Genes: Master Developmental Genes
- 1st identified in *Drosophila*
- Regulate development of body segments
- Homologous genes are present from Arthropods to Vertebrates, highly conserved
- Crucial to development, but functions are poorly understood

Human HOX Genes

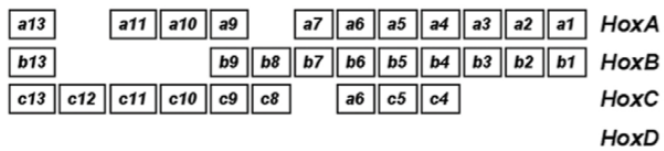
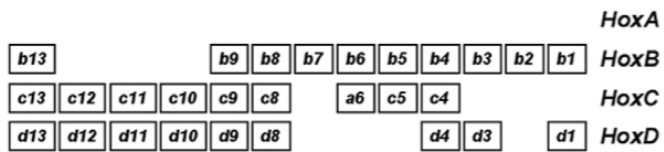
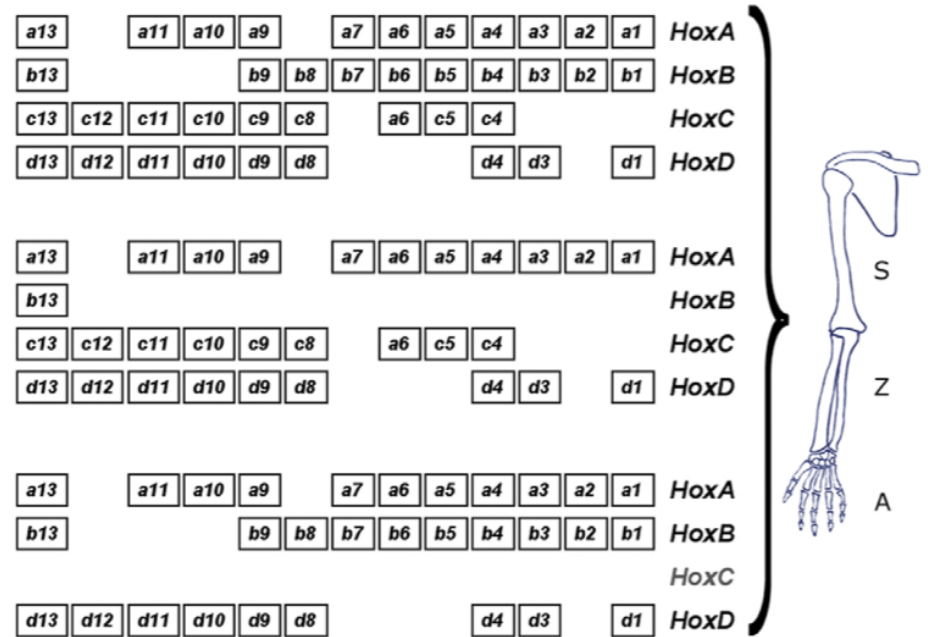
- 39 different Hox genes distributed in 4 linkage groups
- Homeobox domain is highly conserved
- Homeobox domain encodes a small protein called homeodomain protein segment
- This protein binds DNA and regulates gene activity (i.e., it is a transcription factor)
- Hox genes are expressed in sequences that correlate with development of specific regions

Homeobox Regulation of Gene Expression



From Human Development, by Professor Danton O' Day.

3/24/2009

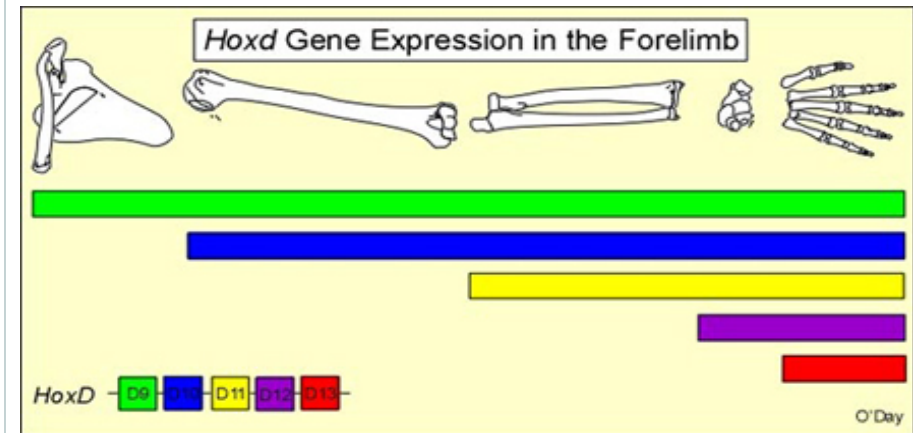


Hox Gene Expression in the Mammalian Limb

- The HoxD gene complex is expressed in a specific pattern in the developing mouse forelimb. The pattern of gene expression correlates with the linear arrangement of the genes in the genome.

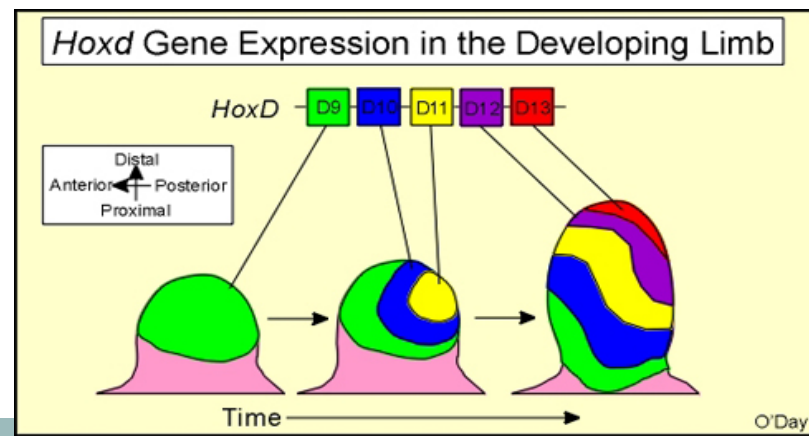
3/24/2009

This figure shows a summary of the expression of the Hox genes relative to the final developed limb

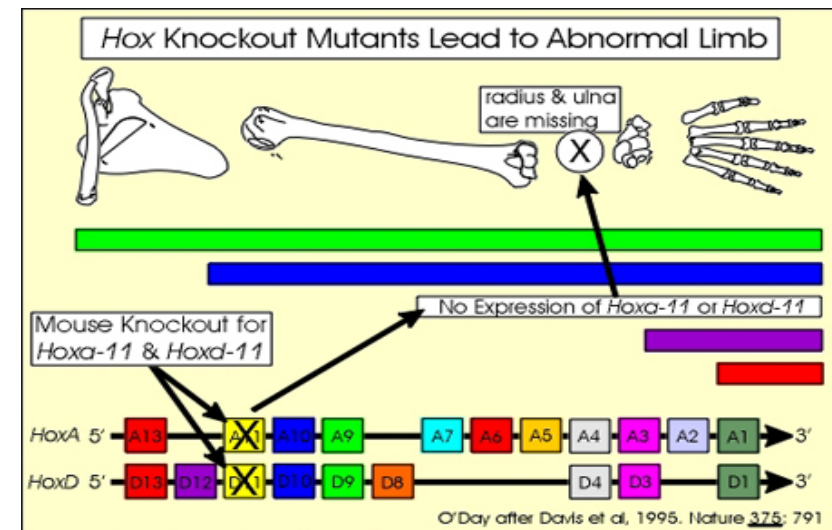


3/24/2009

Hox-9 expressed earliest;
Hox-13 expressed only in final stages of digit formation



3/24/2009



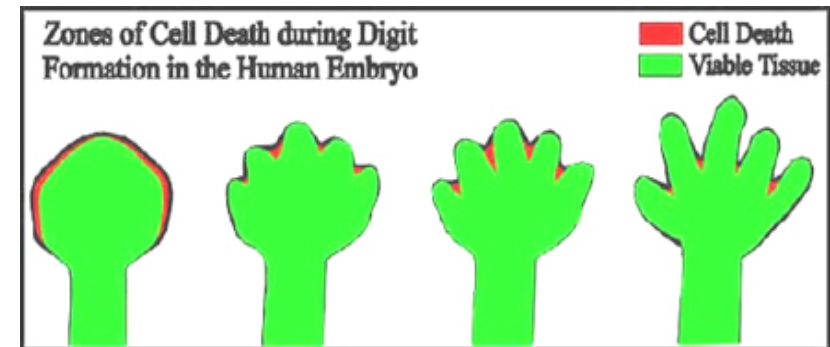
3/24/2009

Retinoic Acid : A Developmental Morphogen

- Retinoic acid is the active form of Vitamin A
- Both excess retinoic acid and vitamin A deficiency each affect left-right symmetry (e.g., abnormal formation of the mammalian heart) through alterations in gene expression.

3/24/2009

Cell death and digit formation



Without apoptosis, the fingers would be webbed : syndactyly

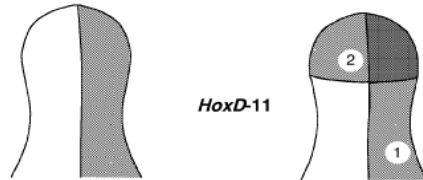


L'expression des gènes Hox dans la nageoire et la patte

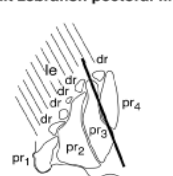


Denis Duboule, Genève

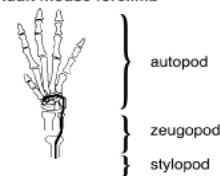
Zebrafish pectoral fin bud (60 h) Mouse forelimb bud (12.5 d)



Adult zebrafish pectoral fin



Adult mouse forelimb



Conclusion

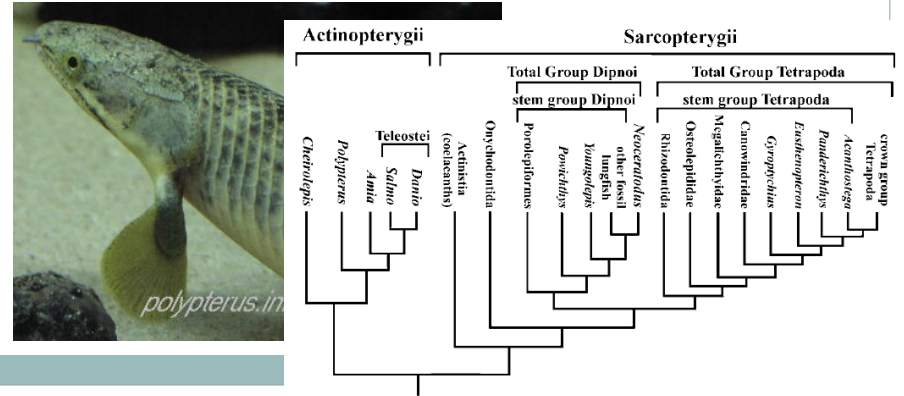
- L'autopode est une néo-formation des tétrapodes liée à une adaptation à la locomotion terrestre.

Les problèmes sous-jacents à cette étude

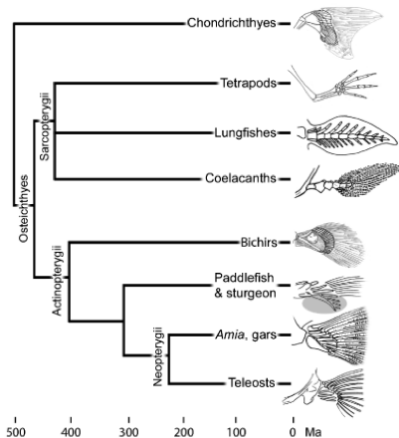
- La nageoire du poisson zèbre ne doit pas être considérée comme la structure plésiomorphe sinon cela signifie que l'on raisonne sous la forme d'une échelle des êtres
 - Poisson zèbre (Téléostéen) → Mammifère (souris)

Les nageoires de polyptères

La nageoire d'actinoptérygiens groupe-frère des téléostéens (ex. polyptère) est très différente de celle des téléostéens qui apparaît très régressée.

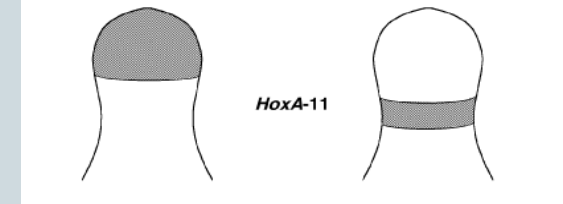


Variété des types de nageoire

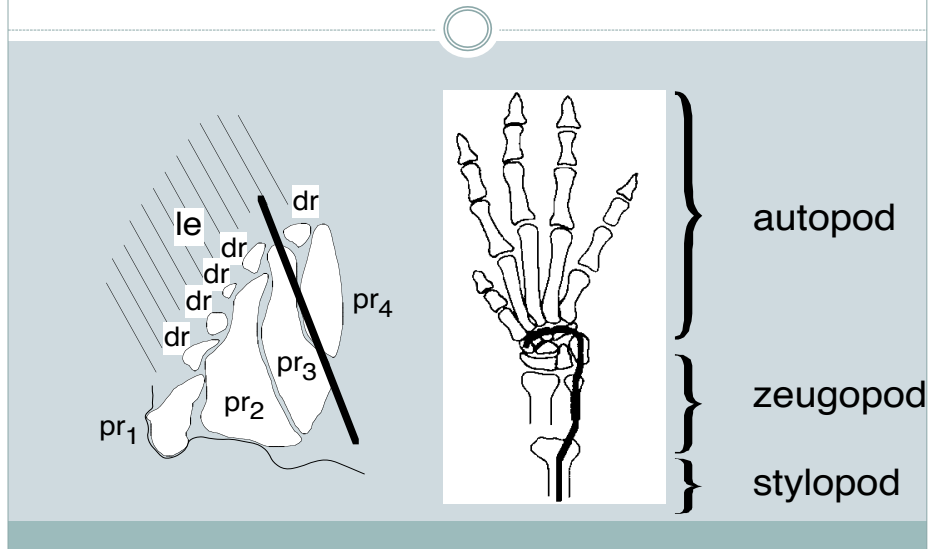


D'autres gènes ne « racontent » pas la même histoire

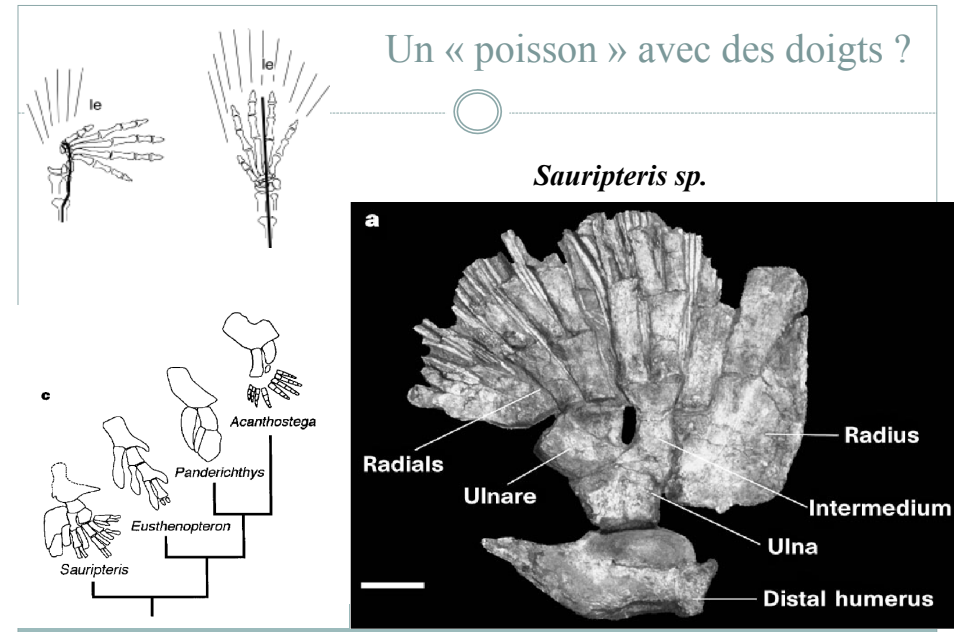
Zebrafish pectoral fin bud (60 h) Mouse forelimb bud (12.5 d)



Nageoire vs. membre marcheur



Un « poisson » avec des doigts ?

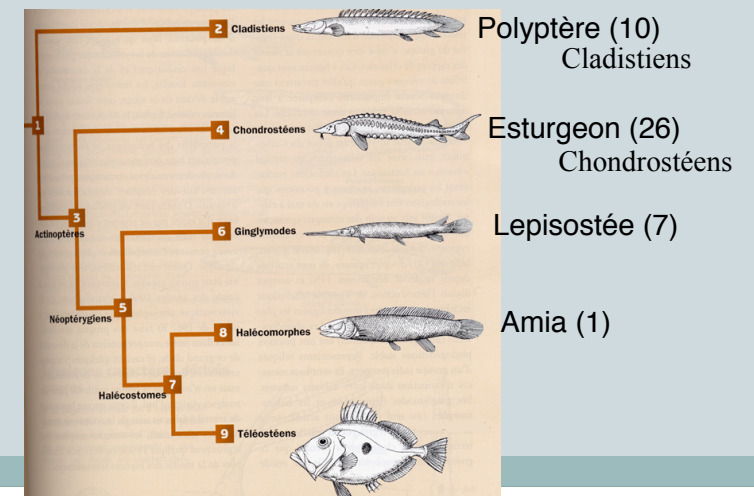


Expression des gènes Hox chez le Polyodon

Metscher, B. D., Takahashi, K., Crow, K., Amemiya, C., Nonaka, D. F. & Wagner, G. P. (2005) Expression of Hoxa-11 and Hoxa-13 in the pectoral fin of a basal ray-finned fish, *Polyodon spathula*: implications for the origin of tetrapod limbs. *Evolution & Development*, 7, 186-195.

Polyodon	
	
Classification	
Règne	Animalia
Embranchement	Chordata
Sous-embr.	Vertebrata
Super-classe	Osteichthyes
Classe	Actinopterygii
Sous-classe	Chondrostei
Ordre	Acipenseriformes
Sous-ordre	Acipenseroidei
Famille	Polyodontidae
Genre	
Polyodon	
Lacepède, 1797	

Phylogénie



Expression des gènes Hox chez le Polyodon

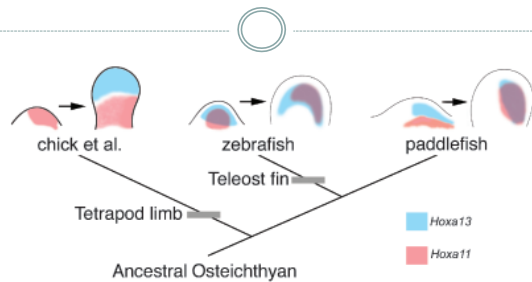


Fig. 6. Evolution of the gene expression patterns. A representative early and late stage of pectoral limb expression is shown for each taxon, with anterior to the left and distal to the top. The distal polarity of the *Hoxa-13* expression is seen in both tetrapods and fishes and is thus most likely ancestral. The exclusion of *Hoxa-11* expression from *Hoxa-13* expressing cells is found in tetrapods but neither in zebrafish nor paddlefish, indicating that it is likely a derived feature of the tetrapod lineage. This supports the hypothesis that the distal limb development field (the autopod) is an evolutionary innovation in the tetrapod lineage. Chick patterns after Nelson et al. (1996), zebrafish after Neumann et al. (1999), and Sordino et al. (1996).

Expression des gènes Hox chez le Polyodon

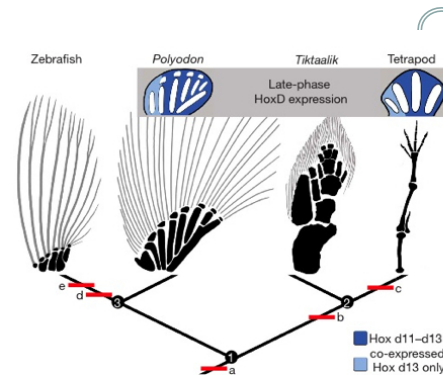


Figure 4 | Conservation of late-phase HoxD expression in bony fish (osteichthyes). Anterior to the left; distal to top. HoxD expression in *Polyodon* supports the notion that late-phase HoxD expression is primitive to tetrapods and to osteichthyes in general. Red bars denote: a, acquisition of late-phase HoxD expression; b, loss of non-metapterygial radials; c, loss of the dermal fin fold; d, loss of the metapterygium; e, loss of late-phase HoxD expression. Blue cartoons depict conserved late-phase HoxD seen in *Polyodon* and tetrapods (here represented by the hind limb of the chicken, *Gallus*).

Davis, M. C., Dahn, R. D. & Shubin, N. H. (2007) An autopodial-like pattern of Hox expression in the fins of a basal actinopterygian fish. *Nature*, 447, 473-476.

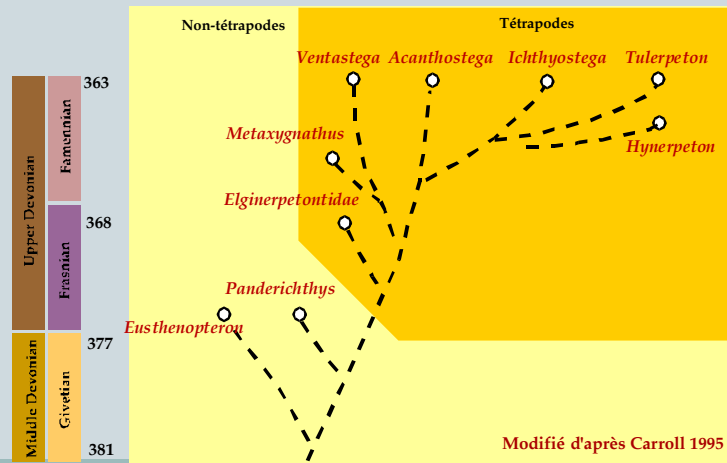
Expression des gènes Hox chez le Polyodon

Comparative analyses of Hox gene expression and regulation in teleost fish and tetrapods support the long-entrenched notion that the distal region of tetrapod limbs, containing the wrist, ankle and digits, is an evolutionary novelty. Data from fossils support the notion that the unique features of tetrapod limbs were assembled over evolutionary time in the paired fins of fish⁵. The challenge in linking developmental and palaeontological approaches has been that developmental data for fins and limbs compare only highly derived teleosts and tetrapods; what is lacking are data from extant taxa that retain greater portions of the fin skeletal morphology considered primitive to all bony fish^{6,7}. Here, we report on the expression and function of genes implicated in the origin of the autopod in a basal actinopterygian, *Polyodon spathula*. *Polyodon* exhibits a late-phase, inverted collinear expression of 59 HoxD genes, a pattern of expression long considered a developmental hallmark of the autopod and shown in tetrapods to be controlled by a 'digit enhancer' region. These data show that aspects of the development of the autopod are primitive to tetrapods and that the origin of digits entailed the redeployment of ancient patterns of gene activity.

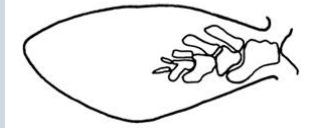
La solution peut-elle provenir des fossiles ?

- La connaissance des formes fossiles peut permettre d'affiner l'établissement de la polarité d'un caractère.
- Attention, cela ne permet jamais de connaître directement l'état ancestral ou plésiomorphe !

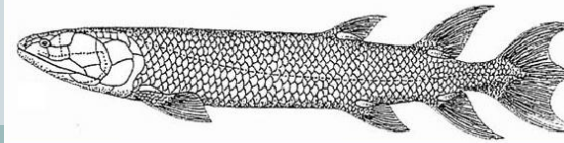
Origine des tétrapodes (quatre pieds)



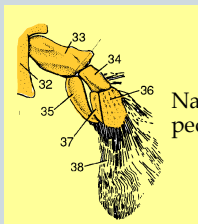
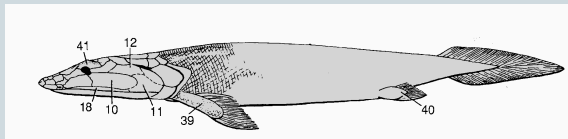
Les fossiles du Dévonien: *Eusthenopteron*



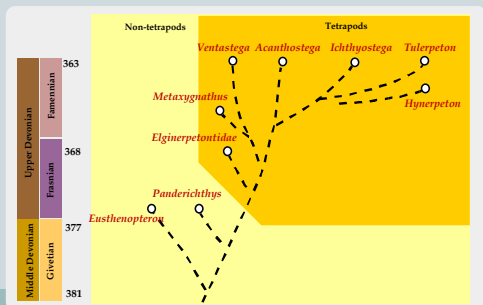
Notez la perte des post-axiaux



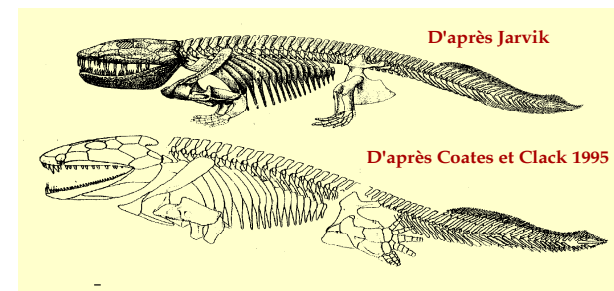
Les fossiles du Dévonien: *Panderichthys*



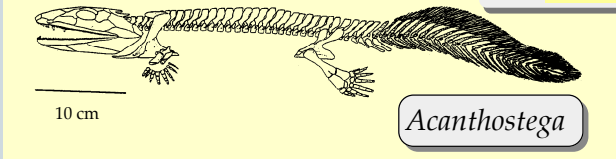
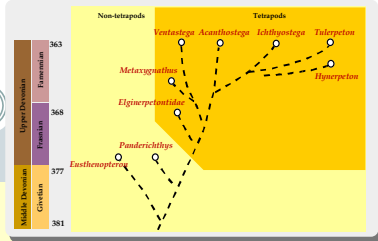
Nageoire pectorale



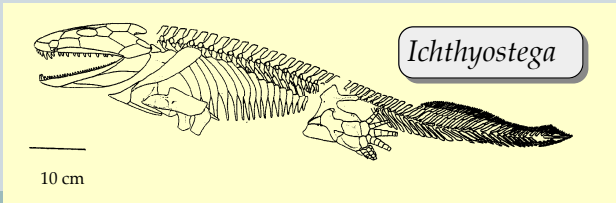
Ichthyostega et la conquête du milieu terrestre



Ichthyostega et Acanthostega



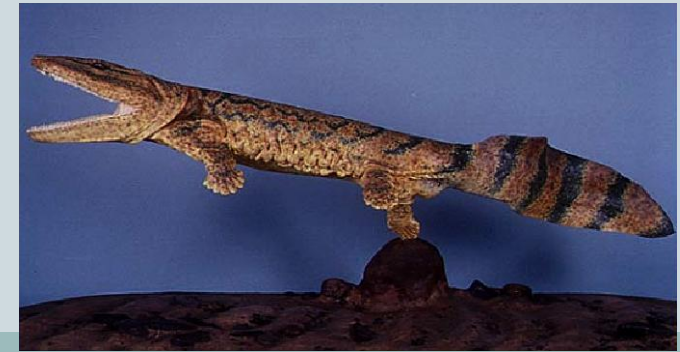
Acanthostega



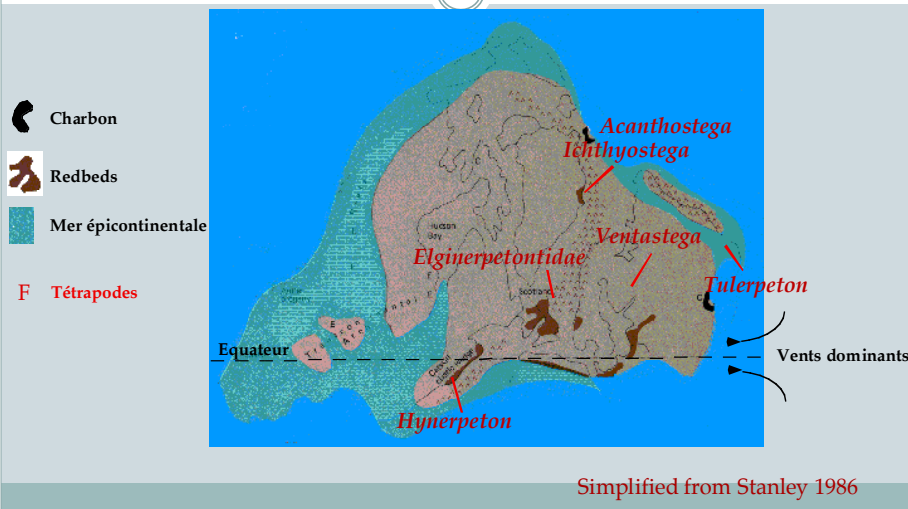
Ichthyostega

Acanthostega

- Notez que les nageoires ne pouvaient porter les animaux sur terre



Le continent de "Old Red Sandstone" pendant le Dévonien supérieur



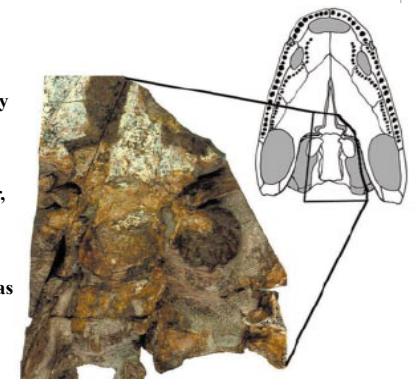
A uniquely specialized ear in a very early tetrapod

J. A. Clack¹, P. E. Ahlberg^{2*}, S. M. Finney¹, P. Dominguez Alonso², J. Robinson² & R. A. Ketcham³

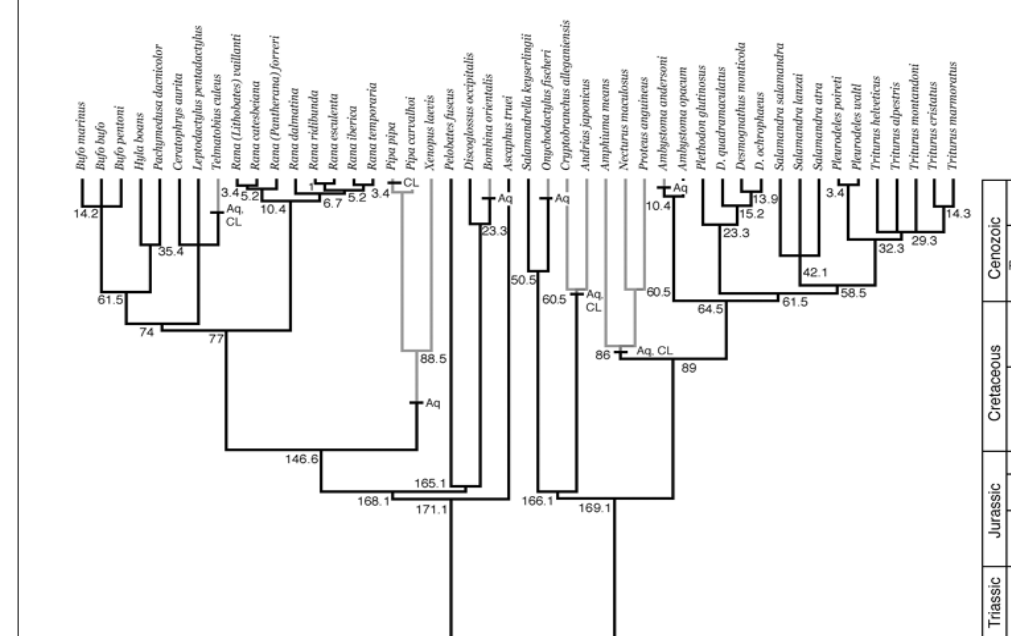
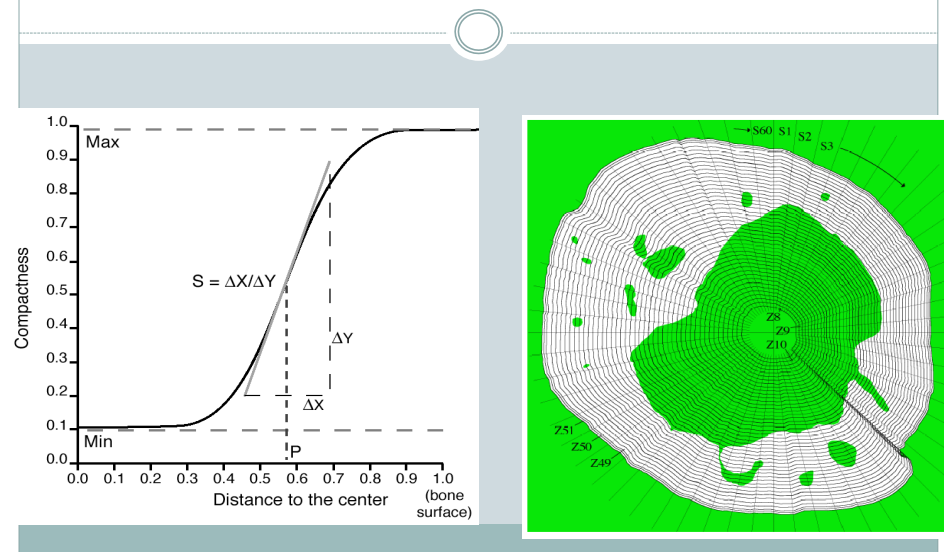
The Late Devonian genus *Ichthyostega* was for many decades the earliest known tetrapod, and the sole representative of a transitional form between a fish and a land vertebrate.

Using new material collected in 1998, preparation of earlier-collected material, and high-resolution computed tomography scanning, here we identify and interpret these problematic anatomical structures.

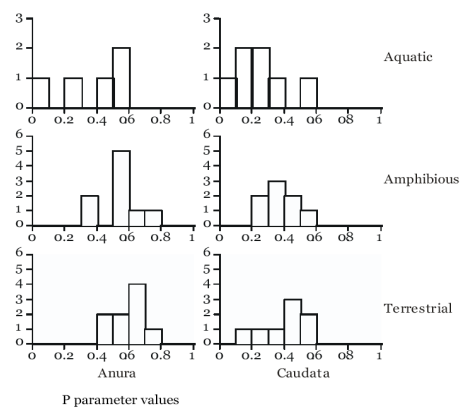
They can now be seen to form part of a highly specialized ear, probably a hearing device for use in water. This represents a structurally and functionally unique modification of the tetrapod otic region, unlike anything seen in subsequent tetrapod evolution. The presence of deeply grooved gill bars as in its contemporary *Acanthostega* suggest that *Ichthyostega* may have been more aquatically adapted than previously believed.



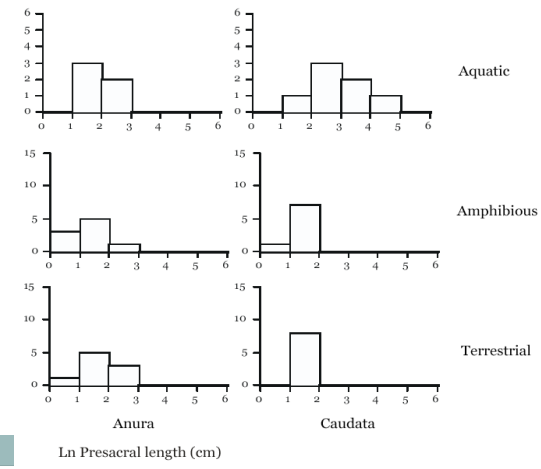
Etude de la compacité osseuse pour déterminer le milieu de vie



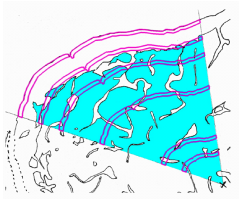
Effet significatif sur la valeur du paramètre P



Mais aussi un effet de la taille des individus



Coupe d'os d'*Ichthyostega*



Dessin de la section
d'un fémur
d'*Ichthyostega*

**La combinaison de la taille
relativement importante
d'*Ichthyostega* avec une
valeur de P faible ne se
trouve que chez les formes
aquatiques.**

Adaptation vs. exaptation

Réutilisation d'une structure existante pour une nouvelle fonction (avec perte ou non de l'ancienne fonction).

Gould JS, Vbra ES, 1982. Exaptation- a missing word in the science of form. *Paleobiology* **8**: 4-15.

Le membre chiridien serait donc une exaptation à la marche en milieu terrestre d'une adaptation d'une structure à la nage (qui était d'ailleurs peut-être elle-même une exaptation !).

Traces de marche alternée au Dévonien

