Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 5. Biologie évolutive
>> Cours <<

Chapitre 22

Systématique et relations de parenté entre organismes

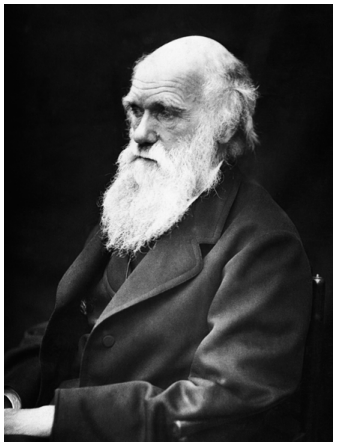
Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
5.2 Systématique et relation de Parenté	La diversité des plans d'organisation constatée à travers les travaux pratiques et les cours est mise en perspective par la présentation des méthodes de classification. **Lien** : Travaux pratiques de la partie 2 (TP de Biologie animale)
Les êtres vivants présentent des similitudes qui peuvent être interprétées comme un héritage provenant d'un ancêtre commun.	- expliciter la différence entre reconnaître, déterminer et classer.
Différentes méthodes sont utilisées pour établir des liens de parenté. La méthode cladistique, qui utilise des caractères homologues, fonde la classification phylogénétique.	- présenter la notion de caractères (caractères morphologique, tissulaire et moléculaire) - présenter les notions d'homologie primaires et secondaires et discuter de leur prise en compte dans la classification - discuter des limites d'une classification phénétique. - présenter succinctement et commenter l'arbre phylogénétique des Eucaryotes, - à partir d'exemples choisis dans cet arbre présenter la notion de groupes paraphylétique et polyphylétique - identifier quelques synapomorphies des clades vus au travers des travaux pratiques (Vertébrés / Mammifères / Téléostéens, Arthropodes / Crustacés/ Insectes, Embryophytes / Angiospermes) **Liens** : D'autres clades seront vus au travers d'une approche phylogénétique en travaux pratiques au cours de la deuxième année (TP 5.3. Biodiversité et phylogénie des organismes photosynthétiques + TP 5.4. Biodiversité des Angiospermes + TP 4.2. Les mycètes dans les écosystèmes).

Introduction

La **publication de *L'Origine des Espèces*** par Charles DARWIN (1809-1882) en **1859** (figure 1) représente un **tournant** dans la conception que les scientifiques ont de la **diversité** des **organismes vivants**. Initialement largement perçues comme des réalités immuables issues de la volonté initiale d'un Créateur, les espèces apparaissent comme des **entités capables de se transformer au cours du temps** : les organismes sont donc **apparentés** entre eux à des degrés divers. Peu à peu, alors que les **idées transformistes** ont longtemps été marginalisées et décriées, la **pensée évolutionniste** s'impose dans un **monde préalablement dominé par le fixisme**. Dès lors, le souhait des naturalistes (vœu déjà formulé par DARWIN lui-même) sera d'inclure des **considérations évolutives** dans la **production des classifications** longtemps jugées trop artificielles. Mais ce n'est qu'à partir du **milieu du XXe siècle** qu'une **bataille conceptuelle** entre plusieurs **écoles systématiques (l'école phénétique, l'école évolutionniste et l'école phylogénétique)** aboutit finalement à ce que les **classifications** soient désormais fondées sur ***l'histoire évolutive des organismes vivants envisagée du point de vue de leurs liens de parenté***, c'est-à-dire leur **phylogénie**.

Comment et sur quels critères peut-on établir une classification des organismes vivants ? Comment les classifications modernes basées sur les liens de parenté sont-elles produites ? Comment s'organise globalement l'arbre du vivant, des Embryophytes et des Vertébrés ?



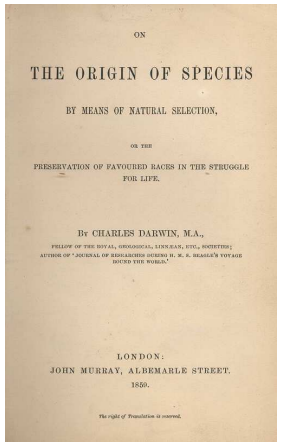

ON
THE ORIGIN OF SPECIES
BY MEANS OF NATURAL SELECTION,
OR THE
PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.
BY CHARLES DARWIN, M.A.,
FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNEAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF "JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD."
LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.
The right of Translation is reserved.

FIGURE 1. Charles DARWIN (1809-1882) et l'édition originale de *L'Origine des Espèces* (1859), ouvrage fondateur de la pensée évolutionniste. La théorie de l'évolution a néanmoins beaucoup changé depuis sa formulation initiale, même si les idées de variations et de tri par sélection naturelle ont subsisté jusqu'à aujourd'hui. D'après *Wikipédia* (octobre 2015).

I. La systématique, discipline étudiant la diversité du vivant

- La **diversité spécifique** (et des **groupes de rang supérieur**) est largement constatée dans les **travaux pratiques** de **classe préparatoire**. La ***discipline qui a pour objectifs de décrire, nommer, identifier, inventorier et classer cette diversité*** est appelé **systématique**.

Les **autres dimensions** de la **biodiversité** sont moins concernées par la systématique :
- **Biodiversité génétique** (= **diversité intraspécifique**) : ***diversité des organismes vivants au sein d'une même espèce***.
- **Biodiversité écosystémique** (= **diversité écologique**) : ***diversité des écosystèmes***.

A. Nature et objectifs de la systématique

- La **systématique biologique** (ou **taxonomie***) est la ***science des classifications*** ; elle a pour **objectifs** :
  - de ***décrire les espèces et autres groupes systématiques*** ;
  - de ***les nommer avec un nom qui soit stable et unanimement reconnu par la communauté scientifique*** (même si cet idéal souffre parfois de difficultés) ;
  - de ***les identifier*** et de ***proposer des outils permettant leur reconnaissance*** ;
  - de ***les inventorier dans les milieux*** ;
  - de ***les classer***, c'est-à-dire de ***les situer dans un ensemble hiérarchique de groupes biologiques qu'on appelle classification biologique***.

* Dans ce cours, **les deux termes seront considérés comme équivalents**. Certains auteurs font une nuance entre les deux mots mais cette nuance, quand elle existe, n'est jamais la même selon les ouvrages consultés ! La pratique et le bon sens donnent donc à voir ces deux termes comme synonymes.

- Comme les classifications sont aujourd'hui fondées sur le **degré d'apparentement des organismes**, on peut dire que la **systématique actuelle** a un **objectif supplémentaire**, celui de ***reconstituer les liens de parentés (= phylogénie) entre organismes vivants***.

B. Les taxons, objets d'étude de la systématique

1. Notions de taxon et de rang taxonomique

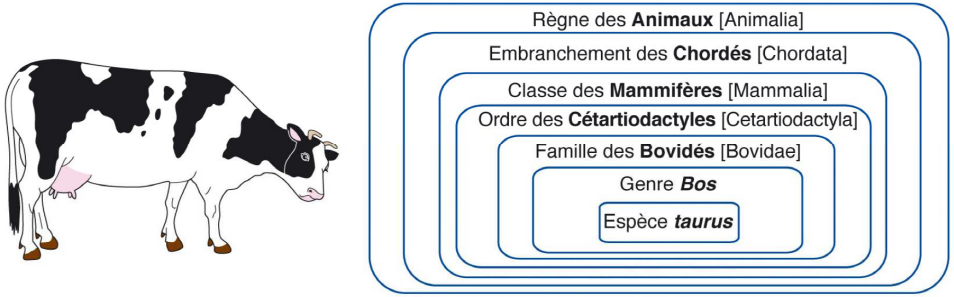


FIGURE 2. Classification phylogénétique de la Vache *Bos taurus* utilisant ici les principaux rangs taxonomiques. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Les **taxons** sont les ***groupes systématiques***, c'est-à-dire les ***ensembles plus ou moins vastes d'organismes vivants reconnus dans la classification***. Ces regroupements, fondés sur le **partage de caractères communs** entre organismes, forment un **système pyramidal** constituant la **classification du vivant**.
- Ces groupes s'inscrivent dans une ***hiérarchie qui comprend, dans la tradition linnéenne, 7 niveaux taxonomiques (= rangs taxonomiques)*** : **règne**, **embranchement** (**division** en botanique), **classe**, **ordre**, **famille**, **genre**, **espèce** (figure 2). Le mot « embranchement » (ou « division ») tend de plus en plus à être remplacé par le terme latin « **phylum** » largement utilisé par les auteurs non francophones.

Il à noter que, ***à côté des 7 rangs initialement proposés par LINNÉ, de nombreux rangs intermédiaires peuvent s'intercaler (sous-embranchement, superclasse, sous-famille, tribu…)*** et permettent d'enrichir l'information taxonomique.

- Historiquement perçus comme des entités définies par une essence qui manifeste une volonté transcendante (**vision essentialiste**), les groupes taxonomiques sont aujourd'hui appréhendés dans une **perspective nominaliste** (encadré A).

Encadré A D'une vision essentialiste à une vision nominaliste des taxons

➢ Quand les **rangs taxonomiques** ont été proposés, les scientifiques étaient dominés par une **vision fixiste** du monde vivant : le regroupement des organismes en taxons manifestait une **hiérarchie voulue par le Créateur** que le systématicien essayait de **retrouver**. Dans l'esprit de ces savants, ***les regroupements préexistaient dans la nature, définis par une essence*** (un ***concept qui les transcende et qui correspond à une volonté suprême***), et la tâche du scientifique était de les reconstituer : c'est la **vision essentialiste** de la classification.

➢ Le **matérialisme méthodologique** de la science actuellement en vigueur invite au contraire aujourd'hui à ***reconnaître que les concepts (y compris les regroupements des êtres vivants) sont produits par l'homme pour désigner des réalités physiques qu'il a identifiées dans la nature*** : c'est la **vision nominaliste** de la nature.

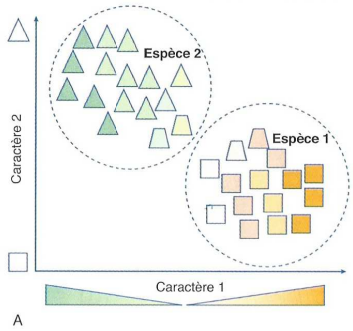
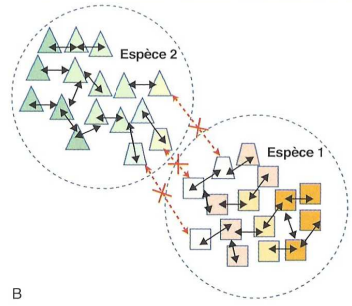
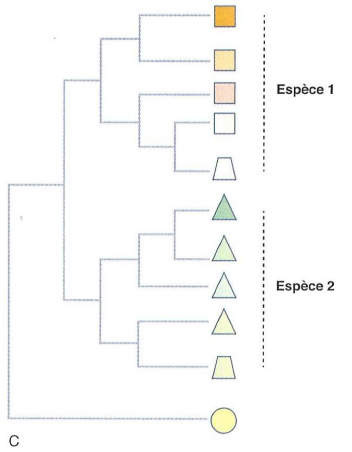
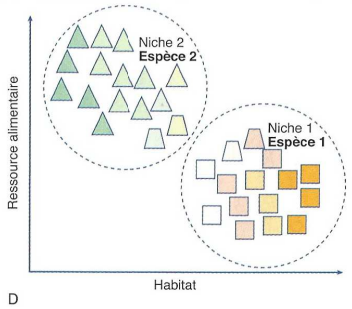
2. Le *ranking*, une histoire de conventions ?

Aujourd'hui, en **systématique phylogénétique**, il est d'usage de donner le **même rang taxonomique aux groupes-frères**, c'est-à-dire aux ***groupes immédiatement apparentés dans l'arbre du vivant***, mais aussi de **ne pas donner de rang à une partie des taxons**. L'**attribution du rang taxonomique** ou ***ranking*** demeure pour autant un **choix** en partie arbitraire du systématicien, ce qui fait militer **certains auteurs** pour leur **disparition**, quoique cette position reste dans les faits **très minoritaire** chez les naturalistes (encadré B).

Encadré B De simples conventions ?

➢ Même si l'on peut essayer de fonder les **regroupements** sur des **critères objectifs** (par exemple la **parenté des organismes**), ***il n'existe pas de règles qui permettent de justifier que tel groupe serait par exemple plutôt une classe ou super-ordre*** : ***l'attribution du rang taxonomique repose donc largement sur des conventions admises entre systématiciens***. Des systématiciens défendent donc aujourd'hui la **suppression des rangs taxonomiques** mais ***cette position reste minoritaire dans les faits***, y compris en systématique phylogénétique. En effet, il n'en demeure pas moins que les rangs constituent des **repères** dans la hiérarchie des taxons et que leur emploi est **pratique**, voire indispensable pour se situer.

TABLEAU I. Les principaux concepts d'espèces. D'après SEGARRA *et al.* (2015). *Il s'agit d'un tableau que j'avais produit dans mes cours de Capes. Les schémas ont été ajoutés par C. MEUNIER.*

Concept	Définition et critères retenus	Intérêts de la définition	Quelques limites et difficultés	Schéma explicatif
morphologique = phénotypique	Une espèce rassemble **tous les individus qui partagent un ensemble stable de caractéristiques morpho-anatomiques permettant leur identification et suffisamment distincts des caractères morpho-anatomiques des autres espèces de manière à permettre leur distinction**. On applique ce qu'on appelle le **critère de ressemblance**.	Concept **très opérationnel** dans la pratique taxonomique, en particulier pour les espèces fossiles (malgré ses limites, c'est concrètement le concept le plus utilisé dans le quotidien d'un systématicien).	• **Existence d'espèces jumelles** : espèces distinctes qui n'échangent pas de matériel génétique bien que tout à fait semblables morphologiquement. Ces espèces ne peuvent être distinguées par ce concept. • **Variations intraspécifiques** : des variations très importantes au sein d'une même espèce (variations géographiques, dimorphisme sexuel…) peuvent conduire à séparer deux espèces là où il n'y en a qu'une. • **Subjectivité d'appréciation** de la ressemblance : la mise en œuvre de concept peut reposer sur une appréciation subjective du systématicien (où s'arrête la ressemblance ?). Dans la pratique, les systématiciens peuvent recourir à des **approches biométriques rigoureuses** pour vérifier que les critères retenus sont biens distincts entre espèces et ne se chevauchent pas.	
biologique	Une espèce rassemble **tous les individus qui sont interféconds (= peuvent se reproduire entre eux et donner une descendance viable et fertile)** (**critère d'interfécondité**) **et qui sont séparés reproductivement des représentants des autres espèces** (**critère d'isolement reproductif**). Il s'ensuit un troisième critère, le **critère de descendance** : **les représentants d'une même espèce procèdent les uns des autres par reproduction sexuée**.	Concept basé sur une réalité biologique appréhendable et testable : la reproduction et sa capacité à produire des descendants viables et fertiles. Concept sous-jacent à l'étude des processus évolutifs de la spéciation.	• **Difficulté de vérification de l'isolement reproducteur** : appliquer strictement ce concept reviendrait à conduire de patientes observations sur toutes les espèces décrites ou à décrire pour démontrer leur isolement reproducteur… il ne s'agit pas d'un concept permettant de reconnaître des espèces. • **Reproduction asexuée** : le concept est inapplicable pour les espèces à seule reproduction asexuée (ou à reproduction asexuée prédominante) et pour les 'procaryotes'. • **Fossiles** : l'isolement reproducteur est évidemment impossible à vérifier. • **Hybridation** interspécifique : on peut observer un certain pourcentage d'hybridation entre « espèces ». La limite où arrêter une définition est conc subjective.	
phylogénétique	Une espèce est le **plus petit groupe monophylétique d'individus et de populations dont les membres sont uniquement constitués de descendants d'un même ancêtre commun récent**. Le principal critère retenu (sinon le seul) est le **critère de descendance**.	Concept intellectuel qui s'intègre bien dans la pensée phylogénétique moderne.	• **Difficulté d'application de la notion de descendance ici exprimée** : sur quels critères se base-t-on pour dire qu'un ensemble de populations est issu d'un ancêtre commun suffisamment proche pour qu'on considère qu'il y ait une espèce ? Et à l'inverse, comment ne pas multiplier le nombre d'espèces en considérant toutes les petites populations isolées qui dès lors rentrent dans la définition ?	
écologique	Une espèce est un **ensemble d'organismes occupant une niche écologique donnée, c'est-à-dire occupant une place particulière dans les écosystèmes et exploitant un ensemble précis de ressources**. On parle parfois de **critère de niche écologique**.	Concept intellectuel plaçant les organismes dans un contexte de relations définies et précises avec leur environnement abiotique et biotique qu'on nomme niche écologique.	• **Concept de niche écologique complexe** : malgré un intérêt intellectuel en écologie (et en biologie évolutive), la définition précise d'une niche écologique est difficile, et donc la définition précise d'une espèce par ce concept devient impossible. • **Variation de niches occupées** : des espèces peuvent parfois occuper des niches différentes selon la localisation de leurs populations (car la niche est liée à l'écosystème où évoluent les populations).	

Les quatre concepts développés offrent une vision « simplifiée » : il est possible de distinguer davantage de définitions et de nuances conceptuelles.
Les symboles utilisés dans les figures représentent les caractéristiques des individus ; deux caractères différents sont symbolisés, formes (carré ou triangle) et couleurs (vert ou orange).
Les formes et couleurs intermédiaires soulignent la part de variabilité intraspécifique qui rend difficile la délimitation des espèces.
Les flèches symbolisent des croisements possibles entre individus, des croix, un isolement reproducteur.
Synthèse réalisée à partir de l'article de P. Lherminier *in* Prat *et al.* (2008).

3. L'espèce, une réalité biologique objective ?

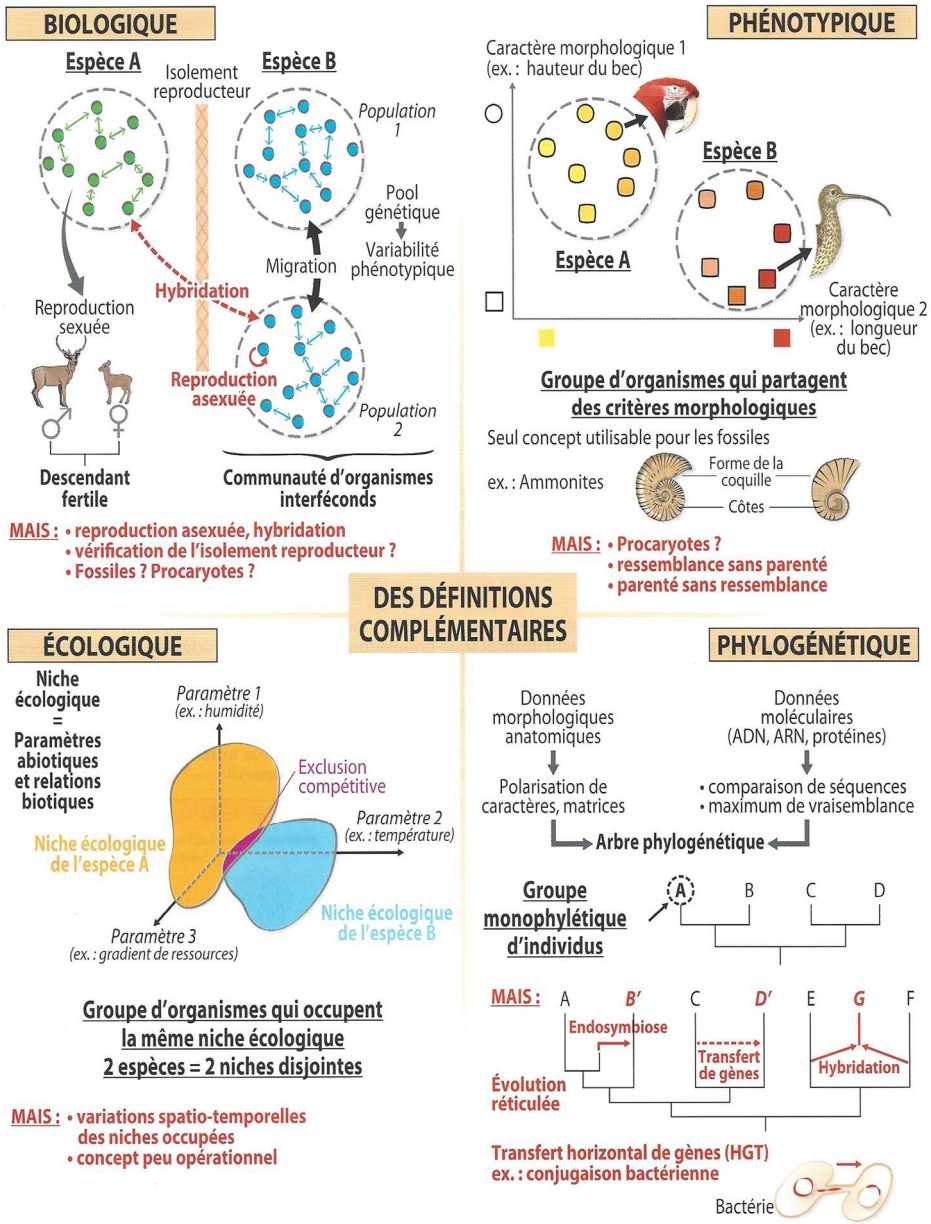


FIGURE 3. La notion d'espèce. D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

Capacité exigible	✓ **Présenter** les différents critères susceptibles de définir l'espèce (phénotypique, écologique, phylogénétique) (*extrait du point 5.1. du programme*).

a. Une discussion ancienne… et insoluble

- L'**espèce** (tableau I page 3 + figure 3 ci-contre) est le ***seul groupe pour lequel une discussion âpre existe de longue date quant à sa possibilité d'être objectivée à partir de critères biologiques rigoureux et appréhendables scientifiquement***, ce qui en ferait autre chose qu'une simple convention entre taxonomistes. Des **conceptions variées (morphologique, biologique, évolutive, écologique…) de l'espèce s'affrontent**, sans qu'aucune ne soit pleinement satisfaisante pour répondre à la diversité des situations rencontrées dans la nature.

> Il existe des groupes de **rang inférieur à l'espèce** : **sous-espèce** (ssp.), **variété** (var.) et même les **cultivars** en nomenclature des plantes cultivées.

b. La définition biologique, définition fréquemment avancée

- C'est un concept popularisé par Ernst MAYR (1904-2005) (figure 4) : pour cet auteur, « ***les espèces sont des groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont isolées reproductivement d'autres groupes semblables*** » (1942) (2 critères donc : **interfécondité des individus conspécifiques** + **isolement reproductif avec les individus d'autres espèces**).

> Si la **définition biologique de l'espèce** est le **concept le plus populaire** dans le grand-public ou les programmes du secondaire, il n'est **pas pour autant un concept complètement opérationnel** malgré son intérêt en génétique et en biologie évolutive. Les cas d'**hybridation féconde** ne sont pas considérés, les cas où la **reproduction sexuée** est **rare** voire **inexistante** non plus et, du reste, il paraît **difficile (et même impossible) de vérifier expérimentalement l'interfécondité** des individus de toutes les espèces (près de 2 000 000 connues à ce jour).

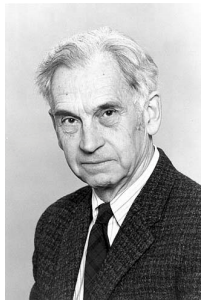


FIGURE 4. Ernst W. MAYR (1904-2005).
http://www.achievement.org/autodoc/page/may1int-3 (octobre 2015)

c. Le concept morphologique, concept le plus utilisé au quotidien

- Dans la pratique, le **concept morphologique** (***sont conspécifiques des individus qui se ressemblent entre eux et qui présentent une « discontinuité » d'organisation avec les autres espèces***) reste **le plus employé** au quotidien par les taxonomistes.

Là encore, des **difficultés** existent : où s'arrête la **ressemblance** ? Et cette méthode ne permet pas de séparer les ***espèces proches sans différences morphologiques véritables*** (**espèces jumelles**) qui doivent requérir souvent l'**outil moléculaire**.

d. D'autres conceptions

- Les **autres conceptions** (concept évolutif, concept écologique…) sont peu usitées : elles présentent certes un intérêt théorique mais se heurtent à de réelles difficultés de mise en œuvre pratique qui en font des concepts peu opérationnels. Toutefois, des différences écologiques par exemple peuvent être un indice pour séparer des espèces.
- Certaines définitions formulées au cours des dernières décennies s'efforcent de **concilier** plusieurs approches et de tendre vers le consensus, comme celle récemment proposée par LECOINTRE et collaborateurs (2009) : pour ces auteurs, une espèce est un « ***ensemble monophylétique d'individus se reconnaissant comme partenaires sexuels et capables de donner une descendance féconde*** ».

C. Les activités du systématicien

Capacité exigible	✓ **Expliciter** la différence entre reconnaître, déterminer [*sic*] et classer.

1. La description et la nomenclature

a. Le caractère international de la nomenclature des taxons

- Depuis le naturaliste suédois **LINNÉ** (1707-1778) (figure 5), chaque espèce est désignée par un **binôme de noms latins ou latinisés** : c'est la **nomenclature binomiale** (= **nomenclature binominale**). Par exemple, l'être humain s'appelle *Homo sapiens*. Le premier mot correspond au **genre** (ici *Homo*) et le deuxième terme s'applique à l'**espèce** proprement dite (ici *sapiens*).
- La **nomenclature scientifique** **des espèces mais aussi de toutes les catégories de rang supérieur** (par exemple, Hymenoptera désigne l'ordre des Hyménoptères) a pour objectif que les taxons soient **internationalement désignés par un même terme**, reconnu par l'ensemble de la communauté scientifique. Cela n'empêche toutefois pas l'existence de ***noms en langues nationales voire régionales*** (on parle de **nomenclature vernaculaire**).

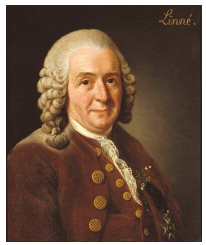


FIGURE 5. Carl VON LINNÉ (1707-1778). D'après *Wikipédia* (octobre 2015)

b. Décrire et nommer les taxons, des activités très encadrées : les codes de nomenclature

Encadré C Les Codes de nomenclature

(Au-delà du programme : pour information)

➢ Les règles de nomenclature (figure a) se sont mises en place au **début du XXe siècle**. Pendant assez longtemps, seuls deux Codes (ou ensembles de règles) existaient :

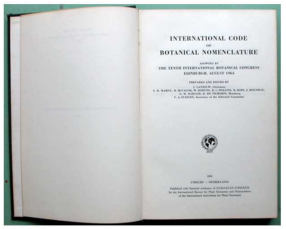
a) Le ***Code international de Nomenclature botanique*** pour tous les taxons « végétaux » au sens le plus large, c'est-à-dire les '**plantes**', les '**champignons'**, les '**algues**' uni- et pluri-cellulaires, les 'bactéries'… Aujourd'hui, ce Code (qui s'appelle ***Code international de Nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes*** depuis 2011) continue de faire autorité sur tous ces groupes sauf les 'procaryotes'. Les **Cyanobactéries** sont toutefois toujours gérées par ce Code (considérées comme des « algues »).

b) Le ***Code international de Nomenclature zoologique*** pour les Métazoaires et les 'protozoaires'. Des **Commissions** sont chargées de l'observance des dispositions présentes dans ces Codes et du règlement des litiges. Les Codes sont périodiquement revus lors de **congrès internationaux**.

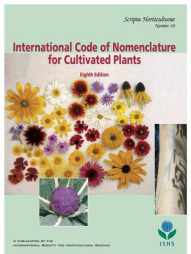
➢ D'autres Codes existent désormais et sont venus organiser les règles nomenclaturales pour des taxons particuliers :
a) Le ***Code international de Nomenclature des Bactéries*** vaut pour tous les 'procaryotes' (Eubactéries et Archées), sauf les Cyanobactéries qui restent gérées par le Code botanique.
b) Le ***Code international de Classification et nomenclature des Virus*** pour les virus qui, bien que n'étant pas des êtres vivants à part entière, possèdent leur propre système de classification.
c) Le ***Code international de Nomenclature des Plantes cultivées*** pour les variétés, hybrides et espèces obtenues artificiellement par l'homme.

➢ Plus récemment (2004), **certains auteurs ont proposé un *PhyloCode* (*Code de nomenclature phylogénétique*) qui propose notamment la suppression des rangs taxonomiques formels** (embranchement, classe…). Ce Code peine franchement à s'imposer chez les systématiciens pour l'instant…

➢ Des **Commissions** sont chargées de l'**observance des dispositions présentes** dans ces Codes et du **règlement des litiges**. Les Codes sont **périodiquement revus** lors de congrès internationaux.



Code international de nomenclature botanique **(de 1966)**



Code international de Nomenclature des Plantes cultivées **(2009)**

FIGURE a. Exemple de Codes de nomenclature. *Wikipédia* (octobre 2015)

- La nomenclature est **stabilisée** et **encadrée** par des **règles** consignées dans des **Codes de nomenclature** s'appliquant à tous les **êtres vivants actuels** mais également aux **taxons fossiles**. Notons qu'il existe des **Codes** différents pour

différents groupes (encadré C) : ils présentent des points communs mais aussi des divergences (encadré D). Si l'on compare simplement les **nomenclatures zoologique** et **botanique**, on peut citer comme exemples de différences :

- Les **règles pour décrire et nommer les taxons** sont **différentes** ;
- Des **'plantes'** et des **Animaux** peuvent avoir le **même nom** (figure 5bis).
- Le **Code botanique** règle le nom de **tous les taxons**, quel que soit leur rang, alors que le **Code zoologique** ne concerne que les **taxons de rang inférieur ou égal à la superfamille**.

- Dans tous les cas, les descriptions originales de taxons requièrent la définition de **types**, c'est-à-dire d'***individus de référence ayant servi à la description*** (encadré E).

Ammophile des sables
(*Ammophila sabulosa*)
Wikipédia

Oyat
(*Ammophila arenaria*)
http://lessciences.altervista.org/

FIGURE 5bis. Un Insecte Hyménoptère et une Angiosperme avec le même nom de genre.

Encadré D Quelques notions pratiques de nomenclature

Repris de mon cours de préparation au Capes externe de SVT (version 2014)

◆ Les noms répondent à un certains nombre de **règles**, variables entre les différentes nomenclatures (zoologique, botanique…) mais quelques constantes sont à noter :

a) Le **nom scientifique d'une espèce** est désigné par un binôme de **deux noms latins ou latinisés (= nomenclature binomiale ou binominale)** (le premier avec une **majuscule**, le second sans). On écrit ces deux mots en **italiques** (ou bien on les souligne dans un texte manuscrit).

Exemples : *Inachis io* est le Paon de jour, un Papillon.
Lamium purpureum est le Lamier pourpre, une Plante commune.

b) Le **premier nom** (avec la majuscule) correspond au nom de **genre**, le second à l'espèce proprement dite.

c) Ce nom scientifique est souvent **suivi du nom du descripteur** de l'espèce et éventuellement de la **date de description** (on met rarement la date en botanique mais fréquemment en zoologie). Si le nom est **sans parenthèses**, c'est que l'espèce a bien été décrite dans le genre dans lequel il est actuellement placé ; s'il est entre parenthèses, c'est que l'espèce a été changée de genre.

Exemples : *Inachis io* (LINNAEUS, 1758) a été decrit par LINNÉ en 1758 mais dans un autre genre (qui était *Papilio*).

Inachis io
Wikipédia

Lamium purpureum
Wikipédia

d) En botanique, on trouve souvent derrière le nom du descripteur original, celui qui l'a placé dans un autre genre. Cette pratique est très rare en zoologie.

Exemple : L'Orchis bouffon *Anacamptis morio* (L.) BATEMAN, PRIDGEON & CHASE a été décrit par LINNÉ en 1753 dans le genre *Orchis* et placé en 1997 dans le genre *Anacamptis* par BATEMAN *et al.*

Anacamptis morio
Wikipédia

e) Si une espèce a été décrite deux fois ou plus, on utilise (sauf exceptions nombreuses) le nom le plus anciennement proposé (**règle de priorité à l'antériorité**), les autres noms deviennent des **synonymes**.

f) Un **troisième nom** complète parfois le binôme latin, correspondant à la sous-espèce (ou parfois une variété, on précisera alors « var. » devant ce 3e nom).

Exemple : *Apis mellifera mellifera* est une sous-espèce de l'Abeille domestique (on note aussi *Apis mellifera* ssp. *mellifera* ou encore subsp. *mellifera*).

g) Les **taxons supragénériques** sont codifiés jusqu'à la famille par le Code zoologique et pour tous les rangs taxonomiques par le Code botanique. Ils possèdent des **noms latinisés** et commencent par une **majuscule**. On les écrivait jadis en italiques mais cet usage se perd au profit de caractères normaux.

Exemples : Hymenoptera (Hyménoptères), Rosaceae (Rosacées)…

h) Des **désinences taxonomiques** (terminaisons des noms de taxons) existent pour les **taxons supra-génériques**. Elle sont **codifiées** pour tous les rangs en botanique et jusqu'à la superfamille en zoologie.

Rang	Plantes terrestres	« Algues »	« Champignons »	Métazoaires	« Procaryotes »
Division / Embr.	*-phyta*		*-mycota*		
Sous-div. Sous-embr.	*-phytina*		*-mycotina*		
Classe	*-opsida*	*-phyceae*	*-mycetes*		*-ia*
Sous-classe	*-idae*	*-phycidae*	*-mycetidae*		*-idae*
Superordre	*-anae*				
Ordre	*-ales*				*-ales*
Sous-ordre	*-ineae*				*-ineae*
Superfamille	*-acea*			*-oidea*	
Famille	*-aceae*			*-idae*	*-aceae*
Sous-famille	*-oideae*			*-inae*	*-oideae*
Tribu	*-eae*			*-ini*	*-eae*

Quelques désinences taxonomiques (pour illustration)

i) En **français**, l'**usage naturaliste traditionnel** voulait qu'on mette une **majuscule** aux **noms des taxons** (le Grand Monarque, la Renoncule bulbeuse, les Brassicacées, les Hyménoptères…). L'**usage moderne** tend à utiliser les **minuscules** (le grand monarque, la renoncule bulbeuse, les brassicacées, les hyménoptères…), *même si beaucoup de naturalistes y restent attachées (préférez donc l'usage traditionnel pour ne froisser personne).*

Remarque : avec l'avènement de la phylogénie, **certains auteurs emploient les majuscules pour les taxons monophylétiques et les minuscules pour ceux qui ne le sont pas** (Monocotylédones, dicotylédones…). Un autre usage place les taxons obsolètes (non monophylétiques) entre **guillemets** (Monocotylédones, « Dicotylédones »…) ou entre **apostrophes** (Monocotylédones, 'Dicotylédones'…).

On peut **combiner** aussi les deux : Monocotylédones = monophylétique, 'dicotylédones' = paraphylétique…

Encadré E Les spécimens types et leur importance

Repris de mon cours de préparation au Capes externe de SVT (version 2014)

a. Importance de la typification

◆ Pour qu'une **description** soit **valide**, il faut qu'elle respecte un certain nombre de règles de **mise en forme** et de **publication**. Il faut en outre déclarer le **matériel qui a servi de support à la description originale** : on appelle ces spécimens des **types**. *Les types sont généralement conservés dans des musées (parfois des collections privées) sous forme d'herbiers, de spécimens naturalisés ou en alcool. Ils sont souvent accompagnés d'étiquettes rouges.*

b. Principaux types

◆ ***Holotype*** *: Spécimen faisant* ***référence*** *pour le taxon décrit et désigné par l'auteur dans la description originale du taxon.*
◆ ***Paratypes*** *: Spécimens ayant aussi servi à la description originale, à côté de l'holotype.*
◆ ***Allotype*** *: Paratype faisant figure de référence pour le* ***sexe opposé*** *à celui de l'holotype (pour espèces sexuées) par désignation originale.*
◆ ***Syntypes*** *: Spécimens ayant servi à décrire un taxon à une époque où il n'était pas obligatoire de définir un holotype précis.*
◆ ***Lectotype*** *: Spécimen choisi parmi les* ***syntypes*** *désigné, dans une publication ultérieure à la publication originale, pour avoir valeur d'holotype.*
◆ ***Néotype*** *: Spécimen désigné pour avoir valeur d'holotype si l'holotype a été perdu (généralement choisi parmi les paratypes, ou spécimen nouveau).*

Type d'un fossile
Wikipédia

Pour avoir une idée de la forme d'une description de nouvelle espèce…

Clatrosansonia troendlei n. sp.
(Fig. 3)

TYPE MATERIAL. — Holotype (dd) in MNHN.

TYPE LOCALITY. — Afaahiti, Tahiti, Society Is, 25 m.

ETYMOLOGY. — The specific epithet honors Jean Tröndle, of La Force (France), an expert of the mollusc fauna of French Polynesia and a companion of field work in New Caledonia.

MATERIAL EXAMINED. — A total of 1 complete and 2 fragmentary specimens.
French Polynesia. Afaahiti, Tahiti, 25 m, 1985, leg. Tröndle, 1 dd (holotype; MNHN). — Hao, Tuamotu, 1984, leg. Le Renard, 1 fragm. (MNHN).

New Caledonia. Off Nouméa, Grand Récif Aboré, 22°22.21'N, 166°15'E, 15-35 m, 1992, leg. Bouchet & Marshall, 1 fragm. (MNHN; identification uncertain).

DISTRIBUTION. — Pacific Ocean: Society Islands; New Caledonia?

DESCRIPTION
Holotype (Fig. 3). Shell very small, turbinate and depressed. Protoconch (Fig. 3C) of 2.5 convex whorls, slightly styliform, slanting with respect to teleoconch axis. Sculpture of protoconch II consisting of six granular spiral cords, unequal, unevenly spaced. Adapical cord separated from suture by abrupt sutural ramp. Last half-whorl of larval shell with deep, narrow notch lined with recurved lip. Teleoconch with three convex whorls, separated by channeled suture. First teleoconch whorl with two spiral cords. Complete spiral sculpture, consisting of five equal equidistant cords, formed on the second teleoconch whorl; these cords separated by narrow and deep furrows.

| 574 ZOOSYSTEMA • 2003 • 25 (4)

Un exemple de description originale d'un taxon de Gastéropode
Daprès LE RENARD & BOUCHET (2003), Zoosystema, ***25*** *(4) : 569-591. © MNHN, Paris*

c. Le *barcoding*, la description de demain ?

- À l'heure où la biodiversité disparaît à une vitesse fulgurante, des systématiciens ont décidé de **lancer un grand programme de séquençage visant à répertorier les espèces, connues ou inconnues**, sans passer par les **longs délais de la taxonomie classique** : le ***DNA barcode*** (**code-barres ADN**) (figure 11.04). Il s'agit de séquencer, chez un maximum de taxons, un **gène identifié** (chez les Animaux, c'est le gène de la **COI**, cytochrome oxydase sous-unité I, une sous-unité de protéine mitochondriale codée par environ 600 pb) dont la séquence constitue le **code-barre d'une espèce**. Ces séquences peuvent en outre être **utilisées en phylogénie moléculaire** pour reconstituer des **liens de parenté**.
- Ce système de « description » ou de reconnaissance pose toutefois de **nombreux problèmes** :
  - **fiabilité** pour reconnaître des espèces,
  - difficulté de **mise en œuvre** sur le terrain,
  - **absence totale d'information sur les taxons séquencés** s'ils n'ont pas fait l'objet d'une description classique…
  - Etc.
- Son intérêt est de permettre une **identification à grande échelle**, sans taxonomistes.

FIGURE 6. Code-barres ADN de quatre Métazoaires. *Wikipédia* (2015).
Chacune des quatre couleurs représente un type de nucléotide (A, T, C, G).
Chez les Métazoaires, le *DNA barcod* est la séquence de la sous-unité 1 de la cytochrome oxydase (protéine mitochondriale).

d. Combien d'espèces connues et à découvrir ?

- Avec la **crise** que connaît aujourd'hui la **biodiversité** en grande partie à cause des **activités humaines**, la communauté scientifique mesure l'**urgence** de **décrire** et d'**inventorier** la biodiversité spécifique mondiale. Des **extrapolations spéculatives** permettent d'**estimer la biodiversité actuelle** (encadré F) dont il apparaît que seule une **portion très faible** est aujourd'hui **décrite**. *Il est d'ailleurs évident que nombre d'espèces s'éteindront ou se sont déjà éteintes avant d'avoir été découvertes.* Même si la biodiversité commence à être bien connue dans certains groupes (principalement les Tétrapodes ou les Angiospermes), d'autres groupes sont très largement sous-prospectés (tableau II). Cela s'explique par plusieurs raisons :
  - De nombreux groupes sont ***tellement diversifiés que l'effort d'échantillonnage nécessaire pour tous les inventorier est colossal*** voire impossible à fournir, notamment dans les **zones de forte diversité**.
  - De nombreux groupes sont **très difficiles à déterminer et à décrire** : **peu de naturalistes compétents** sont capables de **détecter** et de **décrire** les **nouvelles espèces**, encore plus dans les **zones tropicales** (et le système académique a quelque peu délaissé la formation de systématiciens naturalistes professionnels).
  - De **nombreux groupes** sont **difficiles à distinguer morphologiquement** et leur étude requiert des **outils moléculaires ou génétiques** (certains 'champignons', les 'bactéries', de nombreux groupes d'Insectes ou 'd'algues'…), ce qui ajoute aux difficultés pour déceler et décrire les nouvelles espèces.
  - Des **régions riches en biodiversité** (régions tropicales essentiellement) sont parfois **peu visitées ou étudiées** (manque de spécialistes, difficultés d'accès pour des raisons géopolitiques…).

TABLEAU II. Inventaire des espèces vivantes.

Groupe biologique	Espèces décrites (env.)	Estimation basse	Estimation haute
Vertébrés	**[60 000]**	**[70 000]**	**[70 000]**
Hexapodes	**1 000 000**	**8 000 000**	**100 000 000**
Arachnides	75 000	750 000	1 000 000
'crustacés'	40 000	150 000	150 000
Mollusques	**70 000**	**200 000**	**200 000**
Nématodes	15 000	500 000	1 000 000
'protozoaires'	40 000	300 000	500 000
Embryophytes	**250 000**	**300 000**	**500 000**
'algues'	40 000	200 000	10 000 000
'champignons'	70 000	1 000 000	1 500 000
'procaryotes'	4 000	400 000	3 000 000
Virus	5 000	500 000	500 000

a. Espèces décrites ou à découvrir dans quelques grands groupes (les groupes entre apostrophes n'ont plus de valeur dans la classification actuelle). Données *World Conservation Monitoring Center* (1992)

Groupe systématique	Nombre d'espèces décrites par an
Mammifères	26
Oiseaux	5
Amphibiens et 'reptiles'	105
'poissons'	231
Hexapodes	7222
Arachnides	1350
Annélides	173
Mollusques	366
Eumycètes	1700

b. Nombre d'espèces décrites chaque année dans le monde au sein de quelques grands groupes (moyenne 1978-1987). Données *World Conservation Monitoring Center* (1992)

On notera que le groupe des Arthropodes (et, en son sein, principalement le groupe des Hexapodes) constitue le groupe le plus diversifié (il est aussi probablement le plus touché par les extinctions même si trop peu de données sont disponibles pour le montrer). Il est suivi des Plantes terrestres, groupe mieux connu et mieux suivi.

Encadré F — L'estimation de la biodiversité spécifique mondiale, mission impossible ?

Une tâche difficile et toujours hypothétique

➢ Il est **extrêmement difficile** d'estimer le nombre d'espèces restant à découvrir ou à décrire, sauf pour quelques groupes zoologiques semblant bien connus (comme les Tétrapodes) où très peu d'espèces sont décrites chaque année. **Toutes les méthodes reposent donc sur des extrapolations de données, toutes critiquables**. En fait, si l'on veut être vraiment honnête… la vérité est que **l'on ne sait pas combien d'espèces il reste à décrire** !

Un exemple célèbre : le raisonnement d'Erwin (1983) pour estimer le nombre d'Arthropodes à découvrir

➢ L'entomologiste américain Terry L. ERWIN propose le **protocole** et le **raisonnement** suivants pour estimer la **biodiversité des Insectes tropicaux** :

- il pulvérise par avion pendant trois étés un **insecticide très puissant** sur **19 arbres** d'une espèce d'arbre tropical (*Luehea seemanii*) : il récupère alors 1100 espèces de **Coléoptères** (taxon maîtrisé par ce naturaliste) sur cette seule espèce d'arbre.
- **800 espèces** parmi eux seraient **herbivores** dont **160 spécifiques** de cet arbre.
- Les **Coléoptères** représentent **40 % des espèces d'Arthropodes** connues (donc ces Coléoptères représenteraient **40 % des espèces spécifiques de cet arbre**).
- Il y aurait donc **400 espèces d'Arthropodes spécifiques d'une espèce d'arbre donné**.
- Il y a aussi des Arthropodes au niveau des **racines** ou à l'intérieur des **tissus de la Plante** : les Arthropodes de la canopée ne représenteraient que 2/**3 des Arthropodes** présents sur l'arbre.
- Il y aurait donc **600 espèces d'Arthropodes par espèce d'arbre**.
- Il existe environ **50 000 arbres tropicaux** (considérés comme plutôt bien connus).
- Il y aurait donc 600 × 50 000 = **30 millions d'espèces d'Arthropodes tropicaux**.

2. L'identification des taxons et leur inventaire

a. Une tâche majeure du systématicien

- Les **taxonomistes** sont les ***spécialistes capables de reconnaître les taxons sur le terrain ou au laboratoire***. Ils contribuent à réaliser des **listes d'inventaires**, dresser des listes d'espèces protégées, produire des **cartographies de répartition**…

b. La détermination, activité pratique et « pragmatique »

- L'**identification des taxons** est une **activité pratique davantage que « scientifique »** en ce sens où les méthodes employées ont pour seul objectif de rendre la détermination aussi aisée que possible. ***Tout critère est donc valable s'il est utile, facile à détecter et opérationnel.*** La **détermination** est une ***activité de tri visant à mener le plus simplement et le plus rapidement possible à une identification du taxon***. Cette activité est donc **à distinguer de l'activité de classification** qui cherche à produire une ***hiérarchisation aussi objective que possible de la diversité du vivant*** (voir plus loin).
- Les **critères retenus dans la détermination** peuvent se baser sur des **attributs** (par exemple la couleur, la taille…) **autres que les caractères systématiques employés** dans la production de **classifications**.

Encadré G Trier, ranger classer

➢ Les pédagogues et didacticiens français qui se sont penchés sur la classification ont proposé une **distinction entre « trier », « ranger » et « classer »** (LECOINTRE *et al.*, 2004) (figure a).

Même si la pertinence des définitions de ces trois termes peut être largement **discutée** par un esprit critique, comme il s'agit des définitions retenues dans les **ouvrages faisant autorité** pour le secondaire et la formation des profs, **mieux vaut les admettre**.

➢ **Trier**, c'est ***« discriminer des objets selon un critère binaire » (par exemple : il y a / il n'y a pas).*** Une **clef de détermination** repose généralement sur un tri. Certaines **classifications traditionnelles** également ('thallophytes' vs. Cormophytes, Vertrébrés vs. 'invertrébrés', Amniotes vs. 'anamniotes', 'poissons'/Tétrapodes…).
➢ **Ranger**, c'est ***ordonner des objets dans le sens croissant ou décroissant***.
➢ **Classer**, c'est ***« établir des regroupements entre des objets sur la base d'un critère donné, afin de former des ensembles qui reflètent une cause sous-jacente »***. Il s'agit de mettre en évidence une **hiérarchie** dans la **distribution des attributs** (qui reflète une « cause », un processus biologique, en l'occurrence les **liens de parenté** pour ce qui est des **classifications actuelles**).

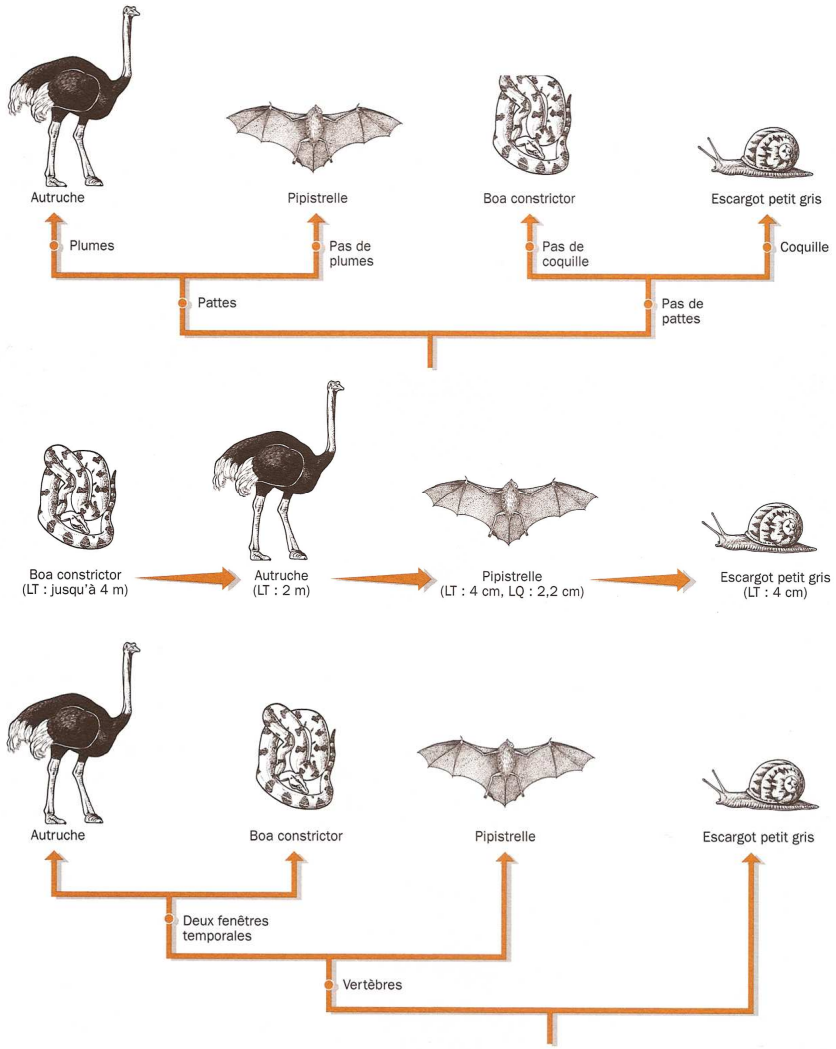


FIGURE a. Trier (en haut), ranger (au milieu), classer (en bas). D'après LECOINTRE *et al.* (2004)

c. La conception et l'utilisation d'outils de déterminations (clefs et autres)

- Les **naturalistes systématiciens** conçoivent et utilisent des **outils de déterminations** :
  - **clefs de détermination** : ce sont des ***systèmes tabulaires ou arborescents d'opposition de critères de reconnaissance alternatifs menant progressivement à l'identification d'un taxon***.

Ce type d'outils a été utilisé en **TP (Insectes, Angiospermes)**.

Quand on doit choisir entre seulement ***deux alternatives à chaque étape*** (ce qui est souvent la modalité la plus pratique), on dit que la **clef** est **dichotomique**.

  - **aide numérique à l'identification** : il s'agit d'***outils informatiques de détermination (logiciels ou sites internet) avec des champs à remplir, le programme faisant la synthèse des informations et proposant l'identification***. Il peut aussi s'agir d'une ***clef informatisée à suivre étape par étape***.
  - **outils moléculaires** : réalisation d'empreintes génétiques, *DNA barcoding*…

3. La production de classifications

- L'extrême **diversité du vivant** (tant actuel que fossile) nécessite, pour être appréhendée, d'être **organisée** : la **classification biologique** correspond à un ***classement hiérarchique des êtres vivants regroupés en différents groupes imbriqués (nommés taxons)***. On appelle **caractères** les ***attributs des organismes utilisés pour réaliser des classifications*** (cette définition sera précisée plus loin pour ce qui relève de l'approche phylogénétique).
- Depuis longtemps, il apparaît aux naturalistes que ***certains caractères sont partagés par de nombreux êtres vivants*** (**caractères dominants**) et ***d'autres par un nombre plus restreint de taxons*** (**caractères subordonnées**), ce qui a permis d'effectuer des **regroupements** à différents **niveaux imbriqués**. C'est le **principe de subordination des caractères**.
- Ces caractères ont toutefois longtemps reposé sur des **choix subjectifs** et des **conventions admises** par les naturalistes. L'acceptation de l'idée d'évolution a progressivement conduit à essayer de construire une classification qui ne soit plus une **construction complètement artificielle** mais une production rendant compte d'une **réalité biologique** : le **degré de parenté des organismes**.

D. Les trois écoles systématiques de la deuxième moitié du XXe siècle

- Jusqu'au milieu du XXe siècle, les classifications sont surtout le fruit de **conventions admises entre systématiciens**. Elles sont relativement **artificielles** et intègrent de manière variable et lointaine **quelques considérations évolutives**. On peut les appeler **classifications traditionnelles**.
- À partir des **années 1950**, une volonté claire de théoriser la systématique et de l'inclure dans un cadre plus objectif va voir le jour, se nourrissant alors de la récente synthèse sur la théorie de l'évolution. Trois systématiques vont alors s'affronter jusqu'à ce que la systématique phylogénétique s'impose progressivement jusqu'à devenir à l'aube du XXIe siècle la principale école employée par les scientifiques.

1. La systématique « évolutionniste » (= gradiste = éclectique) : un fréquent recyclage des classifications traditionnelles

a. Une classification fondée sur une vision de l'évolution par « paliers »

- Cette systématique fondée dans les **années 1940-1950** reconnaît les **grades** qui sont des ***groupes d'êtres vivants correspondant à un degré général d'organisation, à une « étape » dans l'évolution***. Les grades peuvent rassembler ***tous les descendants d'un même ancêtre ou bien une partie seulement de ses descendants si une divergence évolutive suffisamment importante (aux yeux du systématicien) est constatée pour justifier la création d'un nouveau taxon***. Cette divergence importante est appelée « **bond évolutif** » ou « **saut adaptatif** » (figures 7-8).
- L'évolution est alors vue comme nécessairement **complexifiante** et la classification gradiste essaie de rendre compte des **« paliers » de « complexité » atteints par les organismes**. La **grosse difficulté intellectuelle** de cette systématique est qu'***il n'y aucune manière d'objectiver les critères permettant d'apprécier cette divergence qui reste le seul fait de l'appréciation (subjective) du systématicien***.

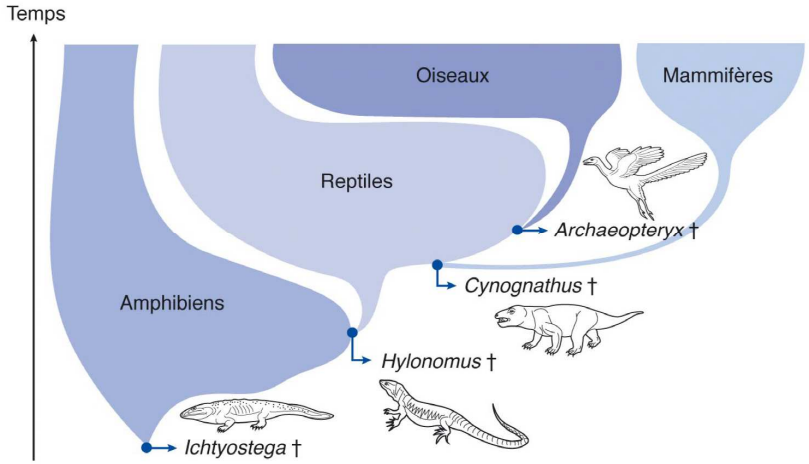


FIGURE 7. Vision gradiste de l'évolution des Tétrapodes. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

Pour information
Il ne faut pas confondre le **gradisme** (qui est un ***positionnement qui utilise et reconnaît les grades en systématique***) avec le **gradualisme phylétique** (qui est un ***positionnement sur les rythmes de l'évolution postulant que l'évolution est un processus lent et graduel***).

b. Le recours à la conception traditionnelle de l'homologie

- L'**homologie** est définie par un naturaliste fixiste britannique, Richard OWEN (1804-1892), en 1843 : sont homologues des ***« structures qui, prises chez des organismes différents, entretiennent avec les structures voisines les mêmes connexions et les mêmes relations topologiques, et ceci quelles que soient leur forme et leur fonction »*** (LECOINTRE *et al.*, 2004).

Notons que cette notion avait déjà été proposée en 1822 par le Français Étienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1772-1844) qui la nomme toutefois « analogie ». Au XIXe siècle, le concept d'homologie a été rapidement replacé dans un **cadre évolutionniste** et il a été naturellement employé par les systématiciens du XXe siècle.

- Pour les gradistes, les groupes sont définis par des **similitudes de plan d'organisation** (notion proposée par le Français fixiste Georges CUVIER [1769-1832] désignant ***la nature et la disposition relative des parties d'un organisme***)

considérés comme indices de parenté. Les gradistes créent de **nouveaux groupes si un « saut évolutif » modifie de manière importante le plan d'organisation**.

L'homologie ainsi conçue n'est donc **pas forcément synonyme de parenté**, ce qui explique que les **phylogénéticiens** aient **précisé** et **redéfini** cette notion.

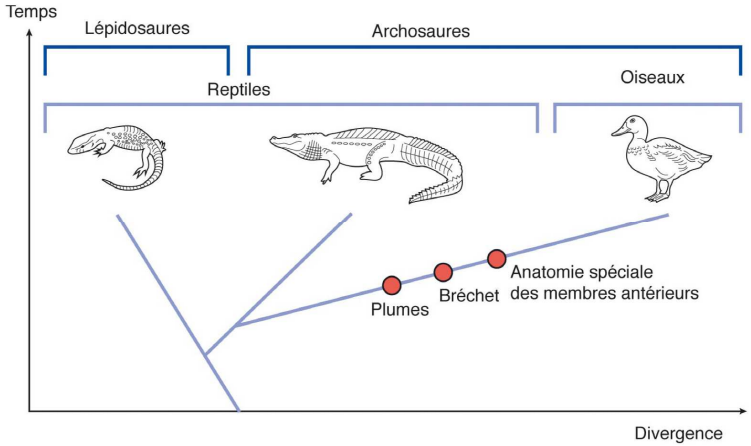


FIGURE 8. Illustration du « bond évolutif » réalisé par les Oiseaux selon les gradistes qui justifierait la séparation 'reptiles'-Oiseaux. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

2. La systématique phénétique : des classifications basées sur une quantification de la similitude morpho-anatomique des organismes

- La **systématique phénétique** ou **taxonomie numérique** est fondée sur une ***comparaison de la similitude des organismes appréhendée de manière quantitative***. Cette approche sépare les groupes en fonction de leur **degré de divergence** ; elle se base sur un **degré de similitude globale (DGS)** ***calculé sur un ou plusieurs caractères morpho-anatomiques appréhendés de manière statistique***, selon des méthodes de calcul variées.
- Plus le nombre de caractères retenus est important, plus les résultats sont considérés comme fiables et solides.
- Cette systématique produit des **représentations de relations entre taxons** qu'on nomme **phénogrammes**.
- Le **défaut des classifications ainsi produites** est inhérent à l'objectif recherché : ***la ressemblance n'est pas forcément corrélée à la parenté car de nombreuses similitudes peuvent être ancestrales***. Les **classifications phénétiques** sont donc **artificielles** par nature, malgré leur rigueur numérique. Ce type de systématique a globalement cessé d'être utilisé dans les années 1980 (sauf très sporadiquement) ; en revanche, les méthodes phénétiques appliquées à des données moléculaires sont utilisées aujourd'hui encore dans un cadre phylogénétique et ne cessent d'être développées et perfectionnées dans ce cadre.

Il ne faut pas surtout pas confondre la **systématique phénétique** (qui ***cherchait à établir un DGS sur des caractères morpho-anatomiques***), **aujourd'hui abandonnée**, et les **méthodes phénétiques** (***utilisation des formules et algorithmes phénétiques appliquées aux séquences de gènes, d'ARN ou de protéines où la divergence est en partie liée au degré de parenté***) qui ont trouvé une juste place dans le **cadre de la systématique phylogénétique**.

3. La systématique phylogénétique : des classifications basées sur l'apparentement des organismes et la notion d'apomorphie

- Malgré une reconnaissance timide au départ, la **systématique phylogénétique** fondée par l'entomologiste allemand Willi HENNIG (1913-1976) (figure 9) en 1950 (date de la publication de son ouvrage fondateur en allemand – mais il faudra attendre 1966 pour disposer d'une traduction en anglais) ***s'imposera progressivement à l'ensemble de la communauté scientifique*** lors de la deuxième moitié du XXe siècle.
- Elle ne reconnaît que des **clades** ou **groupes monophylétiques**, c'est-à-dire des ***groupes rassemblant un ancêtre commun et l'intégralité de ses descendants***. Les classifications sont ici fondées sur la **phylogénie** des êtres vivants : les organismes sont ***regroupés en taxons sur la base de leur apparentement relatif***. Les clades sont définis par des ***innovations évolutives (apomorphies) présentes chez l'ancêtre commun du groupe et généralement conservées par ses descendants*** (mais dont ***certaines peuvent être secondairement perdues ou transformées dans une partie de la descendance***).

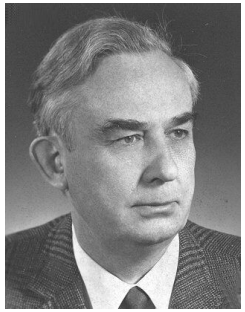


FIGURE 9. Willi HENNIG (1913-1976). D'après *Wikipédia*

E. Les arbres de parenté, supports de la systématique phylogénétique

1. Nature et lecture des arbres phylogénétiques

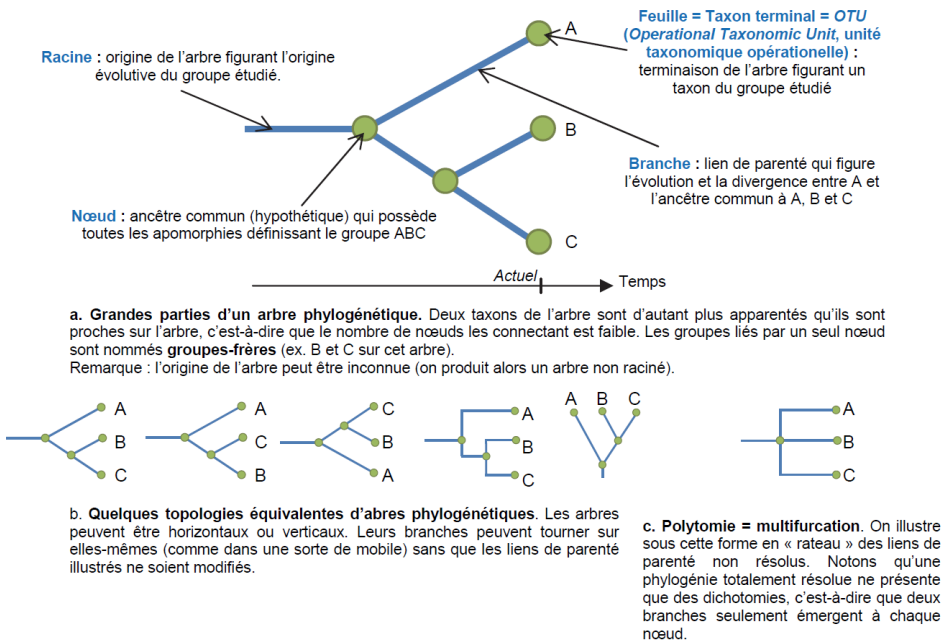
- Les **dendrogrammes** (= ***représentations arborescentes de relations entre taxons***) produits par **l'école phylogénétique** s'appellent des **arbres phylogénétiques** (*au sens hennigien*) ou encore **cladogrammes**. On peut les appeler des **phylogrammes** ***si la longueur des branches est proportionnelle à la divergence des taxons***. Dans les arbres phylogénétiques, les **branches** matérialisent des **liens de parenté** (figure 10). ***Quand des liens de parenté sont irrésolus***, on les représente par des **polytomies** (= **multifurcations**).
- Dans ces arbres, les **ancêtres** sont ***toujours hypothétiques (notons que les fossiles sont traités de la même façon que les taxons actuels, en bouts de branches), tant il est improbable de tomber exactement sur l'ancêtre d'un groupe dans les archives géologiques*** (figure 11).

Attention, ***ces ancêtres existent*** mais ***la probabilité pour que des individus précis de la population à l'origine d'un groupe aient été fossilisés est extrêmement faible, de même que la probabilité pour que, de surcroît, un paléontologue les découvre***.

*Par exemple, l'*Archaeopteryx *n'est pas l'ancêtre des Oiseaux mais les Oiseaux et l'Archaeopteryx possèdent un ancêtre commun qui est (et restera certainement) inconnu, même s'il devait ressembler*

davantage aux Archaeopteryx *qu'aux Oiseaux actuels. Cet ancêtre peut être défini par les apomorphies du groupe Oiseaux + Archaeopteryx qui constituent une sorte de « portrait-robot » (hypothétique) (figure 11).*

La descendance et la parenté, autrefois plus ou moins confondues, sont donc des notions aujourd'hui bien distinguées par l'approche hennigienne.

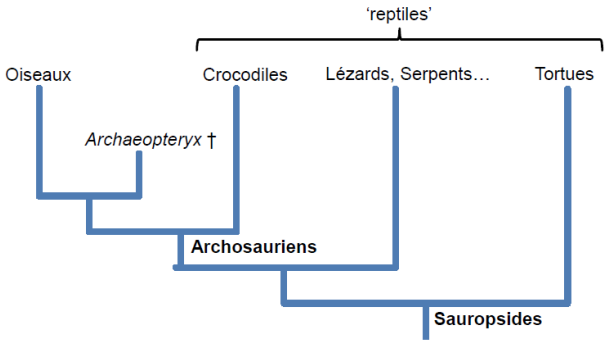


a. Grandes parties d'un arbre phylogénétique. Deux taxons de l'arbre sont d'autant plus apparentés qu'ils sont proches sur l'arbre, c'est-à-dire que le nombre de nœuds les connectant est faible. Les groupes liés par un seul nœud sont nommés **groupes-frères** (ex. B et C sur cet arbre).
Remarque : l'origine de l'arbre peut être inconnue (on produit alors un arbre non raciné).

b. **Quelques topologies équivalentes d'abres phylogénétiques**. Les arbres peuvent être horizontaux ou verticaux. Leurs branches peuvent tourner sur elles-mêmes (comme dans une sorte de mobile) sans que les liens de parenté illustrés ne soient modifiés.

c. Polytomie = multifurcation. On illustre sous cette forme en « rateau » des liens de parenté non résolus. Notons qu'une phylogénie totalement résolue ne présente que des dichotomies, c'est-à-dire que deux branches seulement émergent à chaque nœud.

FIGURE 10. Comprendre un arbre phylogénétique.



On notera que les Oiseaux : l'ancienne classe des 'reptiles' (entourée) n'est aujourd'hui plus valide en systématique phylogénétique puisque les Crocodiles sont par exemple plus proches des Oiseaux qu'ils ne le sont des Serpents. On notera la position des fossiles en bout de branche (les ancêtres matérialisés par les nœuds sont hypothétiques).

FIGURE 11. Arbre phylogénétique des Sauropsides et invalidité des 'reptiles'.

- Il ne faut pas confondre la **généalogie** (qui illustre des ***relations de descendance, avec des ancêtres identifiés***) et la **phylogénie** *redéfinie dans le cadre hennigien* (qui illustre des ***relations de parenté entre descendants, sans que les ancêtres ne soient identifiés***).

Notons qu'**avant** HENNIG, ***tout arbre représentant l'histoire évolutive d'un groupe*** était considéré comme arbre « **phylogénétique** » y compris les **arbres généalogiques** ou encore les **arbres où se mêlaient généalogie et phylogénie** (*ce qui était déjà le cas chez Ernst* HAECKEL *[1834-1919] qui a inventé le terme « phylogénie »*). Les **arborescences en bulles** (figure 7, plus haut), de nature mixte, ont été longtemps chères à la **paléontologie** ainsi qu'à la **systématique traditionnelle**.

2. Monophylie, paraphylie et polyphylie

Capacité exigible	✓ À partir d'exemples choisis, **discuter** la notion de groupes paraphylétique et polyphylétique.

- On peut définir **trois types de groupes** (figure 12) en fonction de la **nature des liens de parenté de ses représentants** :
  - Un **groupe monophylétique** ou **clade** comprend ***un ancêtre et tous ses descendants***. Seul ce type de groupe est aujourd'hui valide dans les **classifications modernes d'inspiration hennigienne**.
  - Un **groupe paraphylétique** comprend ***un ancêtre et une partie de ses descendants*** (alors que d'autres sont exclus). Beaucoup de **grades** reconnus par les **anciennes classifications** ('reptiles', 'ostéichtyens' au sens traditionnel…) étaient **paraphylétiques**.
  - Un **groupe polyphylétique** comprend des ***organismes sans ancêtre commun immédiat, rassemblés de manière artificielle sur la base de caractères généralement convergents*** (ex. « végétaux » compris comme tous les organismes chlorophylliens).

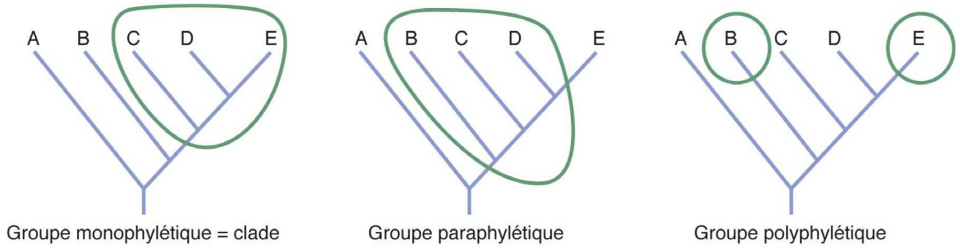


FIGURE 12. Monophylie, paraphylie, polyphylie. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

II. Les caractères utilisés dans l'établissement des liens de parenté

- On appelle **reconstruction phylogénétique** ou **reconstitution phylogénétique** (ou parfois tout simplement « **phylogénie** ») les ***méthodes qui permettent d'établir les liens de parenté entre organismes***. Cette activité repose sur l'utilisation de **caractères pertinents** et **valides**.

> Le terme « **phylogénie** » a **plusieurs sens** ; il peut désigner :
> ° les **méthodes d'établissement des liens de parenté**,
> ° les **liens de parenté eux-mêmes**
> ° ou encore leur **représentation sous forme d'arbres**.

A. L'emploi de caractères variés mais homologues

Capacité exigible	✓ **Présenter** la notion de caractères (caractères morphologique, tissulaire et moléculaire). ✓ **Présenter** les notions d'homologie primaires et secondaires, **et discuter** de leur prise en compte dans la classification.

1. La diversité des caractères utilisables

- Un **caractère** est un ***attribut observable*** (ou appréhendable de manière indirecte par des techniques de mises en évidence : réactifs, protocoles de biologie moléculaire, techniques de coloration…) ***d'un organisme qui peut être utilisé pour réaliser des regroupements systématiques***. Un caractère peut être :
  a) **morpho-anatomique** : présence de plumes, plan d'organisation d'un membre…
  b) **embryologique** : présence d'un amnios, entérocœlie…
  c) **cellulaire, histologique** : chloroplastes à trois membranes, compartimentation, présence de tissu musculaire…
  d) **biochimique** : synthèse d'un lipide particulier…
  e) **moléculaire** : présence d'un acide aminé dans une chaîne peptidique, séquence nucléotidique, séquence peptidique…

2. L'emploi de caractères homologues

a. L'homologie dans le cadre phylogénétique

- La reconstruction phylogénétique n'est possible qu'en travaillant sur des ca**ractères homologues** qui ont une **définition précise dans ce cadre conceptuel**. Au sens moderne, une **homologie** (= **caractère homologue**) est un ***caractère présent chez plusieurs organismes dont on sait ou dont on peut supposer qu'il est hérité d'un ancêtre commun***.
- Si l'héritage est ***supposé***, on parle d'**homologie primaire** ou **hypothèse d'homologie**. Si cet héritage est ***démontré*** (par exemple à l'issu d'un travail phylogénétique), on parle d'**homologie secondaire** ou **homologie de descendance** (= **homologie avérée**).

> On notera que la **définition de l'homologie** dans le cadre de la **systématique phylogénétique** est **plus large** que la **définition historique** (qui avait tendance à réduire le concept aux seuls caractères morpho-anatomiques) mais aussi et surtout qu'elle est ***centrée sur la parenté***.

b. Les moyens de détecter l'homologie

- Pour formuler des **hypothèses d'homologie (= détecter les homologies primaires)**, on peut recourir à trois méthodes principales.

α. L'utilisation du principe des connexions morpho-anatomiques (anatomie comparée)

- Selon le **principe des connexions** (qui s'inspire de la définition historique de l'homologie), ***deux structures qui entretiennent les mêmes rapports avec les structures voisines dans deux organismes différents sont potentiellement homologues***. C'est le cas par exemple du **membre antérieur des Mammifères** qui est toujours construit sur un **même modèle**, malgré de plus ou moins grandes variations (figure 13).

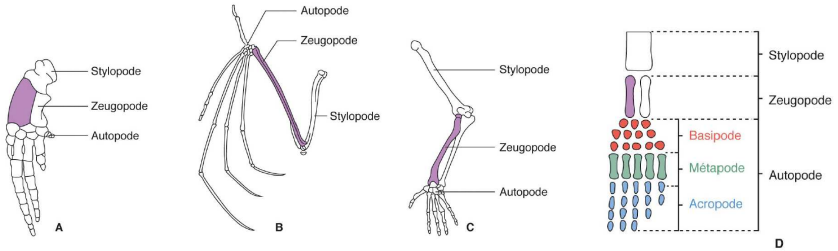


FIGURE 13. Homologie du membre antérieur de Mammifères. Dauphin (A). Chauve-souris (B). Homme (C). Plan d'organisation commun (D). Le radius est coloré.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

β. L'emploi des données embryologiques (embryologie comparée)

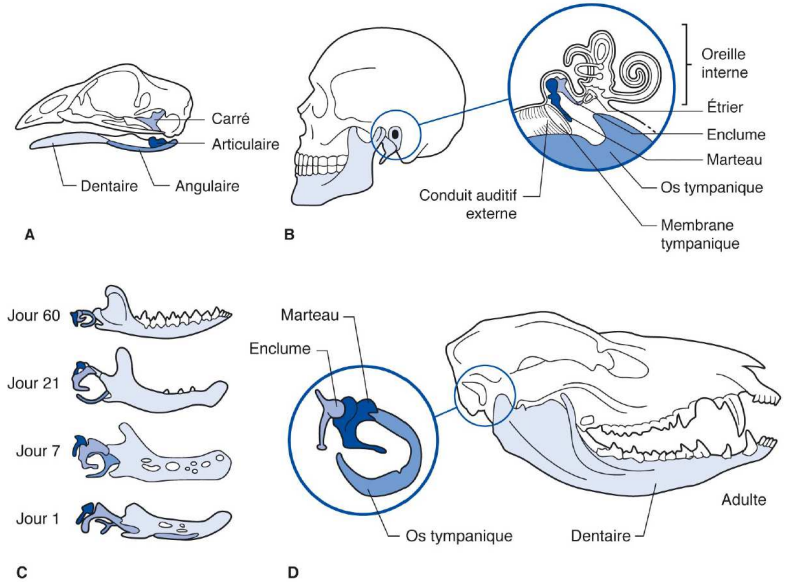


FIGURE 14. Homologie détectée par des données embryologiques. A. Os mandibulaires d'Oiseaux (parmi lesquels le dentaire, l'angulaire, l'articulaire et le carré). B. Os mandibulaire et os de l'oreille moyenne chez l'Homme (la mandibule est réduire au dentaire ; l'os tympanique, l'enclume et le marteau sont respectivement homologues de l'angulaire, du carré et de l'articulaire. C. Développement de ces os chez un Mammifère Marsupial. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

- ***Deux structures ayant même origine embryologique, chez deux taxons différents, sont susceptibles d'avoir une même origine phylogénétique***. Par exemple, l'étude du développement des Mammifères marsupiaux permet de montrer que les os de l'oreille moyenne des Mammifères sont homologues d'os mandibulaires d'autres Amniotes tels que les Oiseaux (figure 14).

γ. Le recours aux données du registre fossile

- L'étude des **données paléontologiques** permet de ***suivre les transformations d'un caractère dans les archives fossiles***. Grâce à ces **états intermédiaires de caractères**, on peut **rapprocher des structures parfois assez différentes**.
- *Par exemple, l'homologie entre une nageoire antérieure d'Actinoptérygiens et un* ***membre chiridien antérieur de Tétrapode*** *n'est pas forcément évidente de prime abord : toutefois, l'étude de* ***nombreux taxons fossiles*** *(et le recours à quelques taxons actuels) permet de visualiser* ***différents états intermédiaires*** *entre les squelettes de ces deux types d'appendices, ce qui a permis d'en déduire la* ***nature homologue de leur plan d'organisation*** *malgré les importantes variations constatées (figure 15).*

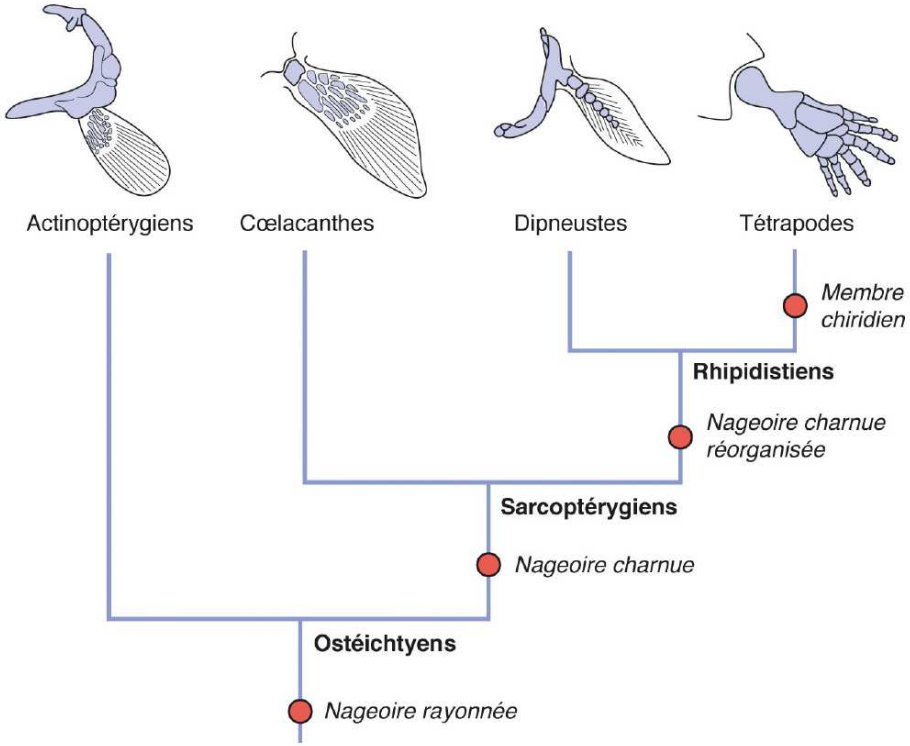


FIGURE 15. Morphocline du membre antérieure de Vertébrés. Seule l'étude du registre fossile a permis de montrer la **filiation** entre ces différents **états de caractères**.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

3. Cas de l'homologie moléculaire

- On considère que ***deux séquences (de gènes, de transcrits ou de protéines) sont homologues si elles sont similaires à au moins 20 %, chiffre sur lequel se sont mis d'accord les scientifiques***.

B. La distinction des états primitifs et dérivés de caractères

1. Notions d'état primitif et dérivé de caractère

- Pour un **caractère homologue** donné existant sous **deux versions** au sein d'un échantillon d'organismes, on distingue **l'état primitif (= état ancestral = état plésiomorphe = plésiomorphie) du caractère** et son **état dérivé (= état évolué = état apomorphe = apomorphie)**. L'**état primitif** est ***présent chez l'ancêtre du groupe étudié et est demeuré invarié depuis ; c'est donc l'état premier sur un plan chronologique***. L'**état dérivé** est une ***innovation évolutive acquise par modification de l'état primitif au sein d'une partie de l'échantillon d'organismes étudiés*** (figure 16).

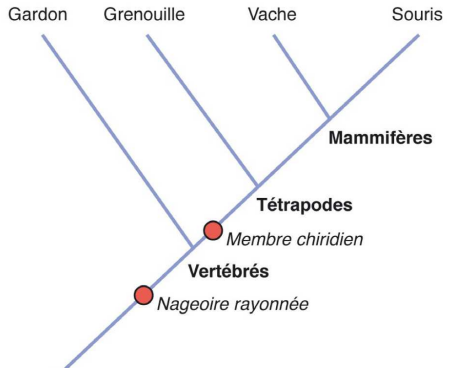


FIGURE 16. États primitif et dérivé : exemple du membre antérieur des Vertébrés.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

- *On peut illustrer ces notions à l'aide du caractère « appendice locomoteur » chez les Vertébrés, en utilisant des organismes étudiés en première année (figure 16). Au sein du groupe des Vertébrés, l'état « **nageoire rayonnée** » est présent chez l'ancêtre commun à tout le groupe ; il s'agit donc d'un **état primitif** (= **plésiomorphe**). L'état « **membre chiridien** » est apparu secondairement dans le groupe des Tétrapodes par modification de la nageoire rayonnée ; il s'agit donc d'un **état dérivé** (= **apomorphe**).*

> On peut parler indifféremment de **caractère primitif** ou d'**état primitif de caractère** (ou indifféremment de **caractère dérivé** ou d'**état dérivé de caractère**). Il conviendra juste d'adopter un discours clair lorsqu'on emploiera les expressions « caractère dérivé / primitif » pour ce qui est en fait un **même caractère**.

2. Relativité des plésiomorphies et apomorphies

- ***La notion d'état ancestral ou évolué de caractère est relative et dépend du groupe auquel on s'intéresse*** : un caractère est toujours **dérivé** ou **primitif** ***au sein d'un groupe donné***.

- Par exemple, *au sein des Vertébrés*, la **nageoire rayonnée** est une **plésiomorphie** et le **membre chiridien** est une **apomorphie** (figure 16). En revanche, *au sein du groupe des Tétrapodes*, le **membre chiridien** est une **plésiomorphie** car tous les Tétrapodes le possèdent et l'ancêtre commun à tous les Tétrapodes le possédait déjà.

*Rappelons que **l'établissement de liens de parenté (et donc le regroupement des taxons en groupes monophylétiques valides dans les classifications phylogénétiques) ne peut se fonder que sur des apomorphies partagées (= synapomorphies)** (la présence d'un membre chiridien sera ainsi sans utilité pour établir une phylogénie des Tétrapodes).*

3. Existence possible de multiples états dérivés

- Dans les exemples étudiés cette année, on considère généralement des caractères présentant seulement deux états (primitif et dérivé) mais ***il peut exister de multiples états dérivés se succédant chronologiquement les uns aux autres à partir d'un état primitif*** : on les appelle **états intermédiaires** et ***l'ensemble des états d'un caractère se succédant chronologiquement*** peut être appelé **morphocline** (figure 15).

C. La nécessité d'évacuer les fausses homologies

Capacité exigible	✓ **Présenter** les notions d'homologie primaires et secondaires, et **discuter** de leur prise en compte dans la classification.

- Les méthodes de détection de l'homologie énoncées plus haut permettent de formuler des **hypothèses d'homologie** (**homologies primaires**) mais ne sont **pas infaillibles**, ce qui explique qu'***un certain nombre d'hypothèses ne soient pas confirmées comme homologies secondaires à l'issu d'un travail phylogénétique***.

1. Les analogies, ressemblances fonctionnelles rarement prises pour des homologies

- Une ***ressemblance purement fonctionnelle sans similitude structurale ou d'origine embryonnaire*** est appelée **analogie**. Des structures analogues apparaissent indépendamment au cours de l'histoire évolutive des organismes et résultent généralement de contraintes du milieu de vie ayant contribué à la sélection de structures similaires qui remplissent la **même fonction** : ce sont des « **convergences fonctionnelles** ». Ce type de similitude est rarement pris pour une homologie.
- *Par exemple, **l'aile d'une Libellule et l'aile d'un Oiseau ne présentent aucune similitude tant du point de vue embryologique que du point de vue du plan d'organisation, bien qu'elles permettent toutes deux de voler (fonction) : ce sont donc des analogies**.*

2. Les homoplasies, similitudes structurales ou embryologiques trompeuses

- Si la ressemblance est l'élément qui **va fonder l'homologie primaire**, ***toute ressemblance de plan d'organisation ou de modalité de développement n'est pas forcément le fruit d'un ancêtre commun*** ; on appelle **homoplasie** une ***ressemblance (structurale, embryologique, biochimique…) susceptible d'être considérée comme une homologie primaire et qui s'avère ne pas être une homologie secondaire*** (à l'issue d'un travail phylogénétique par exemple).

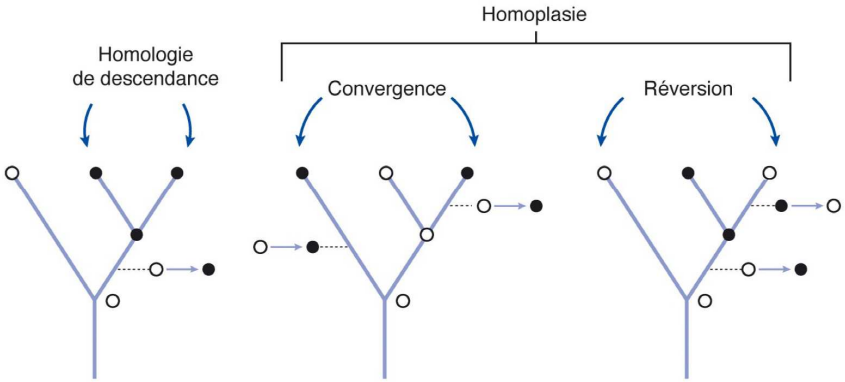


FIGURE 17. Homologie avérée et homoplasies. D'après SEGARRA *et al.* (2015)
Rond blanc : état primitif. Rond noir : état dérivé.

- On distingue principalement **deux grands types d'homoplasies** (figure 17) :
  - la **convergence évolutive** : ***acquisition indépendante d'un même caractère par deux lignées*** (*si les taxons sont relativement proches*, on peut parler de parallélisme qui est un cas particulier de convergence).
  - la **réversion évolutive** : ***retour d'un caractère à son état primitif (ou un état intermédiaire antérieur)***.

3. Cas des données moléculaires : la difficulté de reconnaître les gènes orthologues

- Nous avons vu que **deux gènes (ou leurs transcrits, ou les protéines qu'ils codent) sont homologues s'ils possèdent au moins 20 % de leur séquence commune**, ce qui signifie qu'ils dérivent d'un **gène ancestral commun**. Mais des gènes peuvent avoir **divergé au sein d'une espèce donnée** sans que cette divergence ne manifeste une **séparation d'espèces** (figure 18).
- Il existe trois **types principaux de situations d'homologies géniques** dont une seule peut servir à établir des liens de parenté (figure 18) :
  - **Paralogie** : ***des gènes paralogues sont des gènes apparentés présents dans une espèce donnée***. Tous les ***gènes apparentés au sein d'une espèce*** forment une **famille multigénique** (exemple : A2 et B2).
  - **Orthologie** : deux gènes de deux taxons différents sont orthologues s'ils ***descendent d'une séquence unique présente dans le dernier ancêtre commun aux deux taxons*** (exemple : A2 et A3). **C'est sur ce type de séquences qu'on peut travailler pour établir des liens de parentés**.
  - **Métalogie** : deux gènes pris chez deux espèces différentes sont métalogues s'il s'agit de ***paralogues non équivalents dans chaque espèce*** (exemple : A2 et B3). ***Ce cas est problématique en reconstruction phylogénétique.***

L'apparentement de gènes n'est donc pas forcément synonyme d'apparentement de taxons. Une phylogénie moléculaire de taxons doit reposer sur l'étude de **molécules orthologues** mais il est fréquemment **difficile d'en vérifier les conditions**… En cas de méprise (c'est-à-dire utilisation accidentelle de molécules métalogues), **on évalue alors seulement la séparation des gènes dans l'espèce ancestrale et non la divergence des taxons** qui constituait l'objectif recherché.

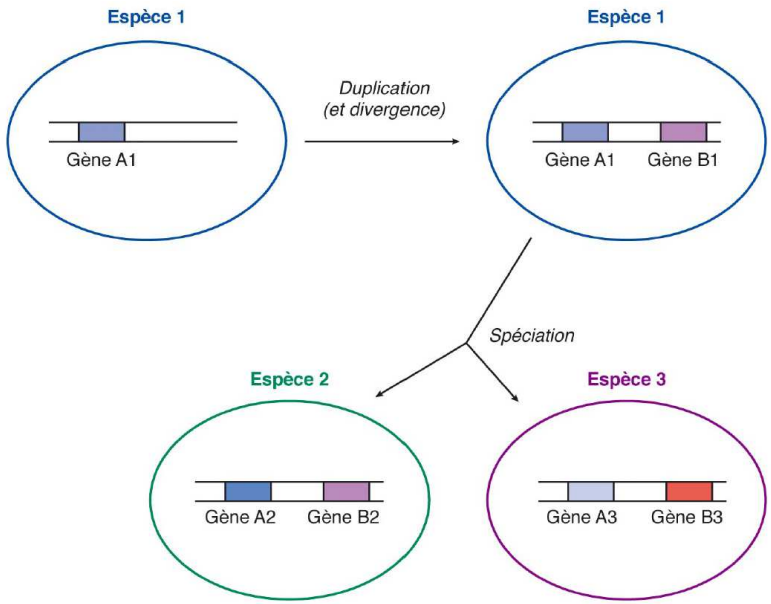


FIGURE 18. Homologies géniques au travers d'un exemple théorique simple.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

III. Méthodes de construction et de validation des arbres phylogénétiques

- La **reconstruction phylogénétique** passe par la ***production d'arbres qui reflètent les liens de parentés (= relations phylétiques) entre organismes***.
- Il existe différentes méthodes pour les construire ; **aucune n'est irréprochable** (nous préciserons les limites à chaque fois) et les arbres produits sont donc toujours des **résultats hypothétiques**.

A. Construction d'arbres à partir de caractères polarisés : l'analyse cladistique

1. Principes de l'analyse cladistique

- L'analyse cladistique est la **méthode de construction d'arbres phylogénétiques proposée par Willi HENNIG**, même si de nombreuses études théoriques ont permis de **perfectionner** cette méthode depuis.
- Elle se base sur des **caractères polarisés** (qui peuvent être morpho-anatomiques, physiologiques, biochimiques, embryologiques…), c'est-à-dire des ***caractères dont on a préalablement identifié les différents états et leur ordre de succession***.
- La construction d'arbres par l'analyse cladistique repose sur **deux principes extrêmement simples** :
  - ***Les liens de parentés ne peuvent se fonder que sur le partage de d'états dérivés de caractères, c'est-à-dire d'innovations évolutives***. Ces ***caractères dérivés partagés*** **(= synapomorphies)** caractérisent les **clades définis par les arbres** et **permettent de reconstituer le portrait-robot de l'ancêtre du clade**.

On voit donc que ***l'analyse cladistique ne se fonde pas sur la simple ressemblance sans discernement*** : les ***caractères primitifs partagés*** ou **symplésiormophies** **ne permettent pas de reconstituer des liens de parenté parce qu'ils correspondent à un héritage lointain**, en dehors du groupe d'étude.

  - ***Plus des taxons sont apparentés, plus ils partagent d'états dérivés de caractères***.

Un des corollaires est qu'une étude de parenté par analyse cladistique sera d'autant plus **fiable** qu'elle sera basée sur un **nombre important de caractères**.

Contrairement à ce qu'on entend parfois dans la bouche des candidats au concours, ***aucun caractère n'est redondant en analyse cladistique*** *: en effet,* ***un lien phylétique sur un arbre est d'autant plus solide qu'il est étayé par de nombreux caractères qui l'appuient***.

2. Une méthode largement informatisée

- L'analyse cladistique peut être **réalisée à la main** sur des exemples simples portant sur peu de taxons, ce qui permet d'en comprendre le principe. *Dans la pratique, quand le nombre de taxons augmente, le nombre d'arbres possibles est tel que* ***seul l'outil informatique peut permettre d'appliquer la méthode*** (tableau III).

Tableau III. Nombres d'arbres possibles (extragroupe non comptabilisé).

Nombre de taxons du groupe interne	Nombre d'arbres non enracinés possible	Nombre d'arbres enracinés possibles
2	1	1
3	1	3
4	3	15
5	15	105
6	105	945
7	954	10 395
8	10 395	135 135
9	135 135	34 459 425
10	34 459 425	$2{,}13 \times 10^{15}$
15	$2{,}13 \times 10^{15}$	8×10^{21}

3. Les différentes étapes de la méthode

Voir **TP 5.1. (Diversité des Animaux)**

- Dans l'analyse cladistique, on peut distinguer **quatre temps principaux**. Nous préciserons à chaque fois les **difficultés** qui peuvent être **signalées** à chaque étape du processus.
- Les **principes théoriques** que nous exposons ci-après ne peuvent être compris qu'en construisant parallèlement et progressivement une phylogénie avec un exemple simple (encadré H + TD A9).

a. Le choix des caractères

- Une étude phylogénétique porte sur un **corpus de taxons**. Dans le cadre de l'analyse cladistique, il s'agit de travailler sur un **maximum de caractères homologues** même si, à ce stade, on ne peut **postuler que des homologies primaires**.

Limites de cette étape
Nous avons vu que **les homologies primaires ne se révèlent pas toujours être des homologies secondaires** et qu'**aucune méthode de détection de l'homologie n'est infaillible**. L'étude phylogénétique permet généralement de **faire apparaître *in fine* les homoplasies** mais, si **trop d'hypothèses d'homologies erronées** sont formulées au départ, les dés sont déjà pipés d'entrée de jeu et **l'étude sera nécessairement fausse**. Le choix des caractères est donc une **étape à la fois cruciale** et **potentiellement dangereuse**. ***Les risques sont minimisés par l'utilisation d'un nombre aussi important que possible de caractères dont on peut raisonnablement supposer l'homologie***.

b. La polarisation des caractères et la construction d'une matrice de caractère

- **Polariser** les caractères, c'est ***définir, avec le taux d'erreur le plus faible possible, l'état primitif et l'état dérivé (ou les états dérivés) de chacun des caractères qui serviront dans l'étude phylogénétique*** ; ces caractères sont ensuite **regroupés dans un tableau** nommé **matrice de caractères** (dont une entrée comprend les taxons étudiés et l'autre les caractères retenus). Il existe **trois méthodes principales de polarisation des caractères**, chacune avec ses limites.

α. 1e méthode de polarisation : la comparaison à un extragroupe

- Il s'agit de ***choisir un taxon (groupe externe = extragoupe = outgroup) dont on est sûr qu'il est à l'extérieur du groupe d'étude (= groupe interne = intragroupe = ingroup)***. On postulera que **l'extragroupe présente l'état primitif de tous les caractères retenus dans le cadre de l'étude** (cela ne veut pas dire que le taxon ne possède de caractères dérivés propres mais les caractères retenus dans l'étude sont considérés **conventionnellement** comme étant à l'état primitif chez ce taxon).

Limites de cette méthode
- ***On ne tient pas compte de l'évolution de l'extragroupe qui a pu acquérir des états dérivés de caractères***, y compris de manière **convergente** avec des taxons du groupe interne.
- Par ailleurs, la **désignation de l'extragroupe** est **arbitraire** par nature et s'appuie sur ce qu'on sait déjà (ou ce qu'on croit savoir) de l'évolution des organismes : il s'agit donc d'une **étape subjective** pouvant biaiser l'étude.

Encadré H Pratique de l'analyse cladistique sur un exemple simple

➢ On se propose de construire une phylogénie d'organismes en suivant les étapes de l'analyse cladistique que nous avons exposées de manière théorique dans le cours. Le **groupe d'étude (= intragroupe)** sera composé des trois organismes suivants : **Araignée**, **Criquet** et **Écrevisse**. Pour polariser les caractères, on recourra à l'extragroupe suivant : le **Maquereau**. Les **caractères** retenus dans l'étude seront les suivants : **symétrie bilatérale**, **appendices articulés**, **squelette interne** vs. **externe**, **respiration branchiale** vs. **strictement aérienne**, **antennes**, **mandibules**, **chélicères**. Pour chaque caractère (dont on postulera qu'il existe seulement deux états), on notera **0 l'état plésiomophe** (= ancestral) et **1 l'état apomorphe** (= dérivé). [Exemple traité dans Segarra *et al.*, à paraître]

1. Construction de la matrice de caractères

➢ Dans une **matrice de caractères** (figure a), on place le **groupe externe** et les **organismes du groupe interne** (= groupe d'étude) en vis-à-vis des caractères supports de l'étude phylogénétique.

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau							
Criquet							
Écrevisse							
Araignée							

Matrice de caractères avant remplissage (on peut inverser lignes et colonnes)

Figure a.

2. Polarisation des caractères

➢ On peut déjà remplir la ligne concernant le **Maquereau** qui est l'**extragroupe** et possède donc, du fait d'un postulat méthodologique de l'analyse cladistique, les **états primitifs** (0) pour tous les caractères retenus (figure b).

➢ Il convient **conjointement d'identifier à quoi correspondent ces états primitifs** en référence desquels on étudiera les **états de caractères des taxons du groupe interne** :

[1] **symétrie bilatérale** : présente chez le maquereau ; la présence est donc l'état primitif (0) et l'absence sera donc l'état dérivé dans notre étude (1) ;
[2] **appendices articulés** : absence (0), présence (1) ;
[3] **squelette interne / externe** : endosquelette osseux (0), exosquelette cuticulaire (1) ;
[4] **respiration** : branchiale (0), aérienne stricte (1) ;
[5] **antennes** : absentes (0), présentes (1) ;
[6] **mandibules** : absentes (0), présentes (1) ;
[7] **chélicères** : absentes (0), présentes (1).

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau	0	0	0	0	0	0	0
Criquet							
Écrevisse							
Araignée							

Remplissage de la ligne de l'extragroupe

FIGURE b.

3. Remplissage de la matrice de caractères

➢ Il est désormais possible de **compléter la matrice de caractères** (figure c) à l'aide des connaissances sur le plan d'organisation des organismes.

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau	0	0	0	0	0	0	0
Criquet	0	1	1	1	1	1	0
Écrevisse	0	1	1	0	1	1	0
Araignée	0	1	1	1	0	0	1

Remplissage de la matrice

FIGURE c.

4. Construction de tous les arbres possibles

➢ On construit à présent **tous les arbres possibles** (figure d). L'extragroupe (maquereau) étant nécessairement en position basale (c'est sur lui qu'on place la racine), il existe dans le cas présent trois arbres possibles pour rendre compte des relations de parenté entre les organismes étudiés.

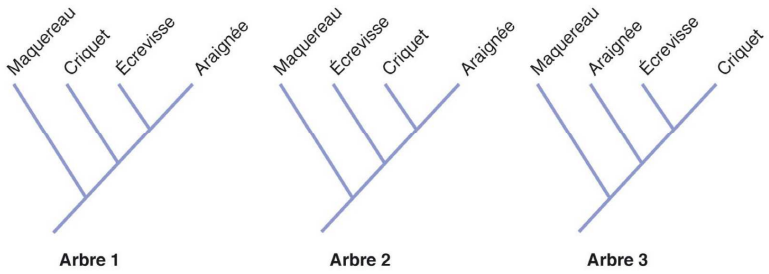


FIGURE d.

5. Placement des étapes évolutives sur les arbres : proposition de scénarios évolutifs

➢ On place ensuite les **différentes étapes évolutives (= pas évolutifs)** en cherchant à **minimiser leur nombre** ainsi que le **nombre d'homoplasies rencontrées**. Dans les arbres proposés à la figure e, on a choisi d'interpréter les homoplasies comme des convergences évolutives.

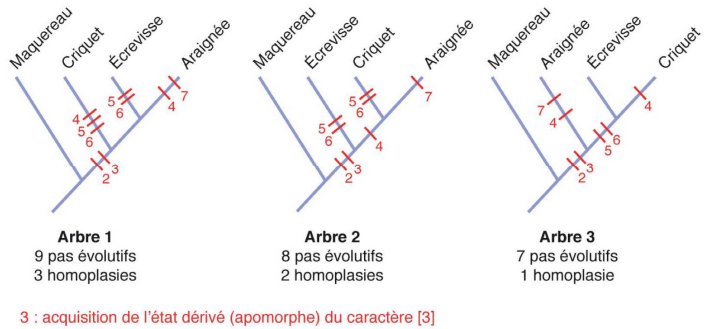


FIGURE e.

*Remarque 1 : Les caractères qui sont placés sur la **même branche** d'un arbre (exemple : [3], [4] et [5]) **ne sont pas redondants** et doivent tous être placés sur l'arbre : en effet, **plus un lien de parenté est étayé par de nombreux caractères, plus il est solide**.*

*Remarque 2 : Les caractères [1], [2], [3] et [7] sont des **caractères non informatifs** car ils ne permettent pas de préciser les liens de parenté entre les taxons du groupe d'étude (= intragroupe) :*

- *Le **caractère [1]** est présent **seulement à l'état primitif** dans l'ensemble des taxons de ce travail ; il n'apparaît donc pas sur les arbres qui ne montrent que les innovations évolutives ou les homoplasies.*
- *Les **caractères [2] et [3]** sont **apomorphes** dans **l'ensemble du groupe d'étude** et n'apportent donc aucune information sur les relations de parenté entre taxons de ce groupe.*
- *Le **caractère [7]** n'est présent que **chez un seul taxon** (l'Araignée) et ne permet donc aucun regroupement avec les autres taxons. On dit que c'est un **caractère dérivé propre** (= **autapormophie** = **auto-apormophie**) de l'araignée.*

*Remarque 3 : On aurait pu choisir de considérer les **homoplasies** comme des **réversions** : on peut alors proposer les **scénarios** proposés à la figure f. Il est même possible d'envisager encore d'autr**es arbres où les deux types d'homoplasies coexistent** (non illustré).*

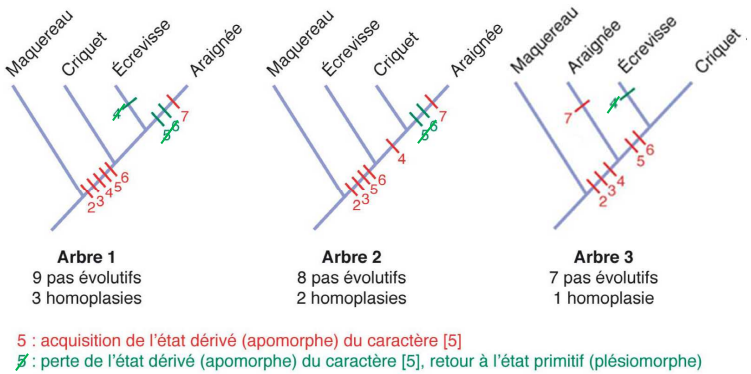


FIGURE f.

Important
Quand plusieurs scénarios évolutifs sont possibles et équiprobables (= avec le même nombre de pas évolutifs) pour un arbre donné, la méthode ne permet pas de trancher. Dans la pratique scientifique, on privilégie souvent un scénario qui sera alors étayé par des **arguments sur l'évolution du groupe** ou sera **complété par une autre étude**. En l'absence d'arguments décisifs, l'usage fréquent est souvent de **plutôt considérer les homoplasies comme étant des convergences**, quoique rien ne justifie vraiment cette pratique pourtant répandue.

6. Choix de l'arbre le plus parcimonieux

Pour choisir l'arbre le plus probable, on applique le **principe de parcimonie** : ***l'arbre comprenant le moins de pas évolutifs est le plus probable***. Il apparaît que le caractère [4] que nous avions retenu dans notre étude est finalement non pertinent : c'est une **homoplasie**, sans que la parcimonie ne permette de trancher entre les deux scénarios évolutifs possibles (soit il s'agit d'une **convergence**, soit d'une **réversion** : figure g). Notons que ce résultat est **l'hypothèse phylogénétique la plus probable et non une certitude** : toute méthode phylogénétique possède de nombreuses limites. Ce résultat est **ouvert à la réfutation potentielle** par d'autres études.

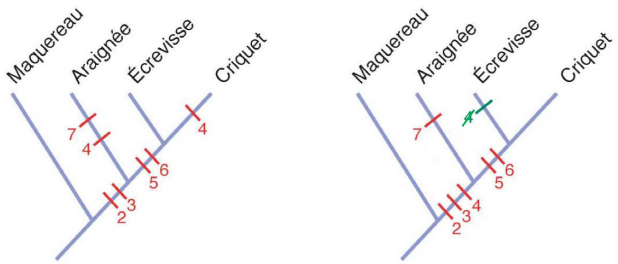


FIGURE g. Arbre le plus parcimonieux avec deux scénarios évolutifs entre lesquels il est impossible de trancher.

β. 2e méthode : le critère ontogénétique (peu usité)

- On applique le **principe de récapitulation** formulé par Ernst HAECKEL (1834-1919) à la fin du XIXe siècle et qui se résumer comme suit : ***l'ontogenèse résume la phylogenèse*** (c'est-à-dire : ***le développement résume l'évolution***). Il s'agit d'admettre que ***l'ordre chronologique d'apparition des états dans le développement correspond à l'ordre d'apparition des états dans l'histoire évolutive des organismes*** (ce qui est faux dans bien des cas !).

Limites de cette méthode de polarisation
Ce principe est **vrai pour certains caractères** et **faux pour de nombreux autres**. Pour la plupart des biologistes, ce critère seul est **très dangereux à utiliser seul** ; c'est la méthode de polarisation la moins employée mais elle peut se révéler **intéressante en complément d'une autre méthode**.

γ. 3e méthode : le critère paléontologique (= critère de la précédence géologique)

- Il s'agit de considérer que ***plus un état est trouvé anciennement dans les archives fossiles, plus il est primitif*** (les états de caractères présents chez les fossiles anciens sont primitifs par rapport à ceux des fossiles récents). Ce critère est généralement très **efficace** mais n'est pas toujours applicable, en raison d'un **registre fossile parfois peu important**.

Limites de cette méthode de polarisation
- Le registre fossile est incomplet (et parfois très peu étendu pour certains taxons) : on est **limité par la disponibilité même de l'information**.
- Des **fossiles anciens** ont très bien pu subir une **évolution très rapide** et **indépendante**, ce qui biaise alors cette méthode de polarisation.

c. La construction des arbres possibles

- On construit **tous les arbres possibles** et on **reporte les innovations évolutives** (ou éventuelles **homoplasies**) nécessaires pour **expliquer évolutivement chaque configuration** (encadré H).
- ***L'extragroupe est toujours en position basale, ce qui permet d'enraciner l'arbre.***

Notons qu'on peut **recourir à un extragroupe dans n'importe quelle méthode de reconstruction phylogénétique simplement pour enraciner un arbre**.

d. Le choix de l'arbre le plus parcimonieux

- Pour choisir le « bon » arbre, on applique le **principe de parcimonie** : ***l'arbre le plus probable est celui qui comprend le moins d'étapes évolutives***. On notera que les **homoplasies** se révèlent alors à ce stade, de même que les **homologies de descendance (homologies secondaires)**.

*On dit parfois que **l'homologie est un « pari »** (**homologie primaire** = **hypothèse d'homologie**) que l'on peut « **gagner** » (**homologie secondaire**) ou « perdre » (**homoplasie**) à l'issu d'une investigation cladistique.*

Limites de la parcimonie
- ***L'évolution n'est hélas pas toujours parcimonieuse*** (il arrive donc que les scénarios les plus parcimonieux ne soient pas les bons).
- ***Les rythmes d'évolution ne sont pas fixes et il peut arriver qu'un grand nombre de transformations s'opère rapidement***.
- La **parcimonie** n'est donc pas une méthode infaillible. Là encore, ***on réduira les risques d'erreurs en travaillant sur un grand nombre de caractères***.

Attention ! ***La parcimonie s'applique au choix de l'arbre phylogénétique mais pas au nombre de caractères supports de l'étude***. Rappelons encore une fois que, ***plus on travaille sur des caractères nombreux, plus les liens phylétiques inférés sont solides et étayés. On applique la parcimonie pour sélectionner l'arbre le plus probable parmi les arbres possibles*** (mais l'arbre choisi sera d'autant plus fiable qu'il aura été construit avec un nombre important de caractères).

B. Construction d'arbres à partir de séquences nucléotidiques ou peptidiques : les phylogénies moléculaires

Capacité exigible	✓ **Discuter** des limites d'une classification phénétique.

1. Intérêt des phylogénies moléculaires

- L'analyse cladistique n'est pas exempte de critiques :
  - Nous avons précédemment signalé la **subjectivité inhérente à certains choix** et les **biais potentiels induits** par la mise en œuvre même de la méthode.
  - ***L'analyse cladistique n'est possible que sur des taxons présentant un nombre important de caractères polarisables (notamment morpho-anatomiques) et partagés entre les groupes***, ce qui n'est pas le cas de certains groupes ('plantes', unicellulaires…) ou est impossible dans le cadre d'études sur des ensembles vastes (exemple : combien de caractères polarisables communs peut-on trouver lors d'une étude portant à la fois sur des Eubactéries, des 'plantes' et des Métazoaires ?).
- Les **méthodes moléculaires**, sans être exemptes de leurs **propres biais**, sont **une autre voie d'accès possible à la phylogénie des organismes**. ***On travaille alors sur des séquences de molécules homologues (ADN, ARN ou protéines)*** dont on s'efforcera de **vérifier l'orthologie**.

Les études moléculaires sont des outils très utilisés de nos jours et ont supplanté les méthodes morpho-anatomiques relevant de l'analyse cladistique. Ce sont, dans bien des cas, les seules méthodes envisageables pour accéder à la **phylogénie des organismes** notamment lorsque les caractères morpho-anatomiques ou cytologiques sont trop peu nombreux (cas des organismes végétaux, procaryotes… **en fait, l'analyse cladistique ne s'applique aisément quasiment qu'aux Métazoaires**).

2. Grands principes communs aux phylogénies moléculaires

- En amont de toute **étude phylogénétique** par **comparaison de séquences homologues**, on trouve les deux étapes suivantes :
  - L'**isolement** et le **séquençage** d'un gène (ou d'un ARN, ou d'une protéine) chez les taxons étudiés. *Eu égard à la redondance du code génétique, on préférera (autant que possible) travailler sur des séquences nucléotidiques plutôt que peptidiques.*
  - L'**alignement des séquences** (souvent informatique) qui consiste à **superposer des séquences de manière à les comparer** (on appelle parfois le résultat une **matrice de position**). *On cherche alors les nucléotides conservés et les mutations.*
- Ensuite, le **travail de reconstruction phylogénétique proprement dit** (traitement des données par des algorithmes permettant de produire des arbres phylogénétiques) **peut commencer**.

Diversité des principales méthodes envisageables en phylogénie moléculaire
Il existe une **multitude de méthodologies** qui permettent de produire des phylogénies moléculaires. Le principe, les intérêts et les limites des principales modalités de reconstruction phylogénétique par comparaison de séquences paraissent dépasser le cadre de notre programme.

3. Difficultés transversales des approches moléculaires

- Outre des **défauts propres à chaque approche**, les principales **limites partagées** (à des degrés variables) par les différentes méthodes sont :
  - ***La difficulté de distinguer l'orthologie*** (qui est une limite en amont de la reconstruction phylogénétique proprement dite), aspect déjà abordé.
  - ***La difficulté de prise en compte des variations de vitesse d'évolution pour un gène donné*** (qui implique de fréquents écarts à l'horloge moléculaire), même si les méthodes incorporent de mieux en mieux ce paramètre.
  - ***La difficulté de prise en compte des variations de ces vitesses d'évolution entre taxons*** : des espèces dont le gène évolue très vite par rapport aux autres (par exemple parce que la pression sélective s'est affaibli au sein de ces dernières) vont **accumuler rapidement des mutations** et ***auront tendance à être rapprochées artificiellement dans les arbres*** (sans que cela ne reflète une réelle parenté) ; c'est ce qu'on appelle le **phénomène d'attraction des longues branches**.
  - ***La difficulté de travailler sur des divergences très anciennes pour lesquelles il est difficile de trouver des séquences suffisamment anciennes pour travailler***, ou alors celles-ci sont tellement conservées ***qu'elles n'enregistrent qu'un faible signal évolutif***.
  - ***La difficulté de travailler sur des divergences très récentes pour lesquelles il peut être difficile de trouver une séquence ayant eu le temps d'enregistrer une transformation significative*** (les séquences étant trop proches).

4. La phylogénie moléculaire à l'heure de la génomique

- Une des façons de limiter les biais est de **croiser plusieurs méthodes** et surtout de mener des **études multiples sur de nombreux gènes**. Les **phylogénies multi-locus** (***qui se basent simultanément sur plusieurs gènes***) se développent d'ailleurs de plus en plus. À l'heure où tous les gènes de certaines espèces sont entièrement séquencés, il existe même aujourd'hui des ***tentatives de reconstruction phylogénétique basée sur des génomes entiers*** : c'est la **phylogénomique**, encore à ses débuts.

C. Des arbres hypothétiques et compilables

1. Des résultats toujours hypothétiques

- ***L'histoire évolutive des organismes vivants est une réalité objective et baser les classifications sur cette réalité est donc également une ambition objective***. Néanmoins, ***les méthodes disponibles pour y parvenir et leur mise en œuvre comprennent toujours des limites et des biais potentiels plus ou moins importants*** : il convient donc ***distinguer la fin*** (l'histoire évolutive réelle des organismes, une réalité objective) ***et les moyens*** (les méthodes de reconstruction phylogénétiques, des techniques toutes critiquables). ***Les phylogénies sont toujours des résultats hypothétiques et provisoires*** qui, même lorsqu'elles semblent consensuelles et étayées par de multiples études, ***peuvent un jour être remises en cause ou affinées***.

Ce caractère réfutable des résultats phylogénétiques en fait paradoxalement aussi la scientificité *puisque, en vertu des caractéristiques de la science défendues notamment par le philosophe Karl* POPPER *[1902-1994],* ***toute connaissance scientifique est ouverte à la réfutation***.

2. Une plausibilité des résultats vérifiable par des tests statistiques

- Il existe un nombre important de **moyens statistiques** permettant de **tester la robustesse des arbres phylogénétiques**, c'est-à-dire la ***solidité (ou la plausibilité) des liens de parentés inférés***. Le test le plus connu et le plus fréquent, applicable notamment aux phylogénies moléculaires, est le ***bootstrap***.

On évalue alors par **pourcentage** la ***probabilité de confiance d'une branche phylogénétique*** qui est **d'autant plus fiable qu'elle possède un *bootstrap* élevé** : par exemple, si une branche présente un *bootstrap* de 90 % signifie que, dans 90 cas sur 100, l'arbre construit par *bootstrap* a permis de retrouver cette branche présente dans l'arbre testé.

Beaucoup d'auteurs tendent à n'admettre comme valides que les **branches avec un bootstrap supérieur à 50** % ; celles qui ont un *boostrap* inférieur sont souvent considérées comme peu fiables et remplacées par une **polytomie**.

Le chiffre que l'on trouve sur les branches en phylogénie moléculaire correspond souvent au bootstrap.

3. L'existence de conflits phylogénétiques

- On parle de **conflits phylogénétiques** lorsque des ***arbres équiprobables (dans une étude donnée) ou des arbres obtenus avec des données ou des méthodes différentes (plusieurs études) proposent des liens phylétiques différents***. Pour trancher ces liens conflictuels et produire un arbre plus solide, on applique des **techniques de consensus**.

Quand des **arbres statistiquement aussi fiables** arrivent à des **résultats discordants**, on peut les combiner en appliquant des techniques de **consensus** :

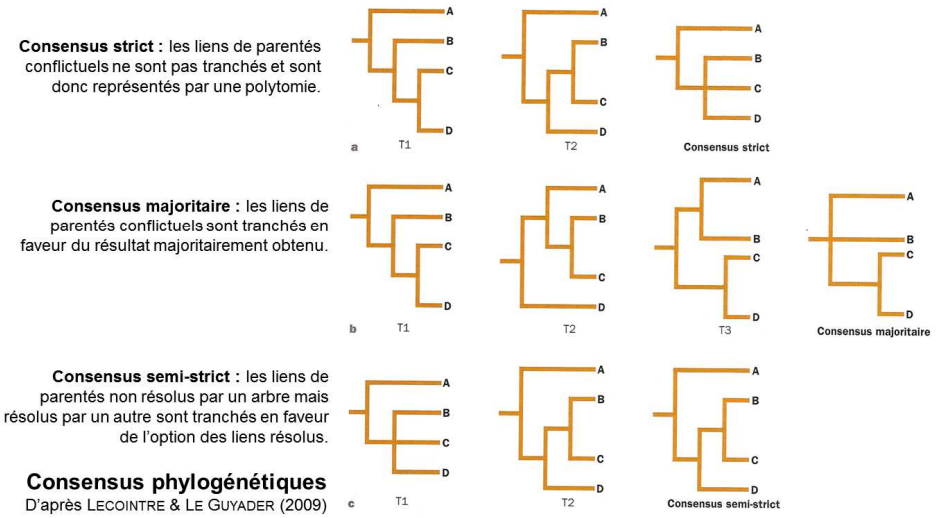


FIGURE 19. Techniques de consensus (= compilation d'arbres différents).

D. Utilisations et conséquences des résultats phylogénétiques

1. Aperçu de la diversité des applications des phylogénies de taxons

a. La production de classifications phylogénétiques

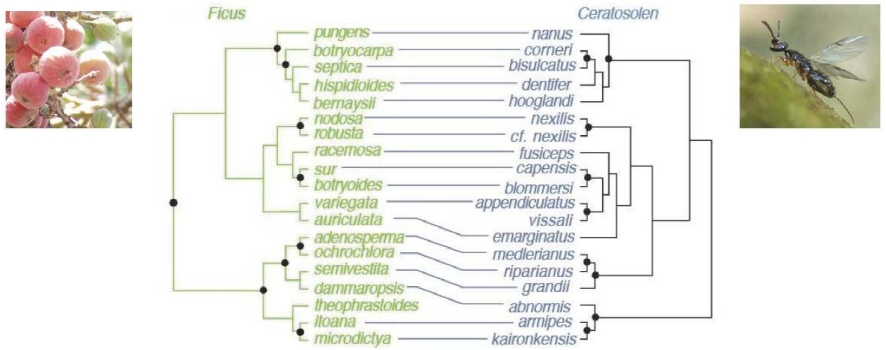
- Les **liens de parentés** sont utilisés pour **produire des groupes monophylétiques** ou **clades** qui correspondent à des **lignées complètes de l'arbre du vivant**. ***Ces classifications bouleversent les classifications traditionnelles*** (où l'accent était mis sur certains caractères au détriment d'autres sans que cela soit toujours justifié évolutivement) et sont elles-mêmes **susceptibles d'évoluer avec la connaissance que l'on a de la phylogénie des organismes**.

b. La compréhension de l'évolution des taxons et de certains caractères : l'élaboration de scénarios évolutifs

- Les **arbres phylogénétiques** permettent de **discuter des scénarios évolutifs**, c'est-à-dire ***des modèles historiques d'évolution des organismes vivants ou des caractères***. On peut ainsi mettre en évidence la ***divergence entre taxons par acquisition d'innovations évolutives*** (**apomorphies**) mais aussi ***l'acquisition indépendante par des lignées d'un même caractère*** (**convergence**) ou le ***retour à une version antérieure de caractère*** (**réversion**).

c. La mise en évidence de l'impact des relations interspécifiques dans l'évolution : les phylogénies en miroir et la cospéciation

- Les phylogénies peuvent permettre de montrer une ***spéciation parallèle*** ou **cospéciation** d'organismes impliqués dans des **relations interspécifiques étroites** (prédation, parasitime, mutualisme…), **particulièrement les interactions durables** (**parasitisme** et **symbiose** essentiellement). On produit pour cela des **phylogénies en miroir** ou **cophylogénies** qui montrent la **cospéciation** (***évolution en parallèle d'organismes impliqués dans des relations interspécifiques***).



Phylogénie en miroir montrant la cospéciation entre les Figuiers (genre *Ficus*) et les Insectes Hyménoptères les pollinisant (genre *Ceratosolen*).

FIGURE 20. Phylogénie en miroir dans le cadre d'une symbiose.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

- La **coévolution** ou **coadaptation** (***cospéciation où l'on peut démontrer que les espèces en question ont exercé une pression de sélection mutuelle qui est à l'origine de la spéciation***) est souvent **plus difficile à prouver**, nécessitant de rechercher des **gènes** et/ou des **adaptations** particulières.

Voir chapitre 20 (Structure et fonctionnement des écosystèmes) et chapitre 21 (Mécanismes de l'évolution)

2. D'autres emplois possibles des méthodes de reconstruction phylogénétique (*pour information*)

- ***On peut appliquer les méthodes de reconstruction phylogénétique à d'autres données que des taxons, comme des individus, des populations ou même… les langues humaines*** (encadré I).

E. Bilan

- Voir figure 21.

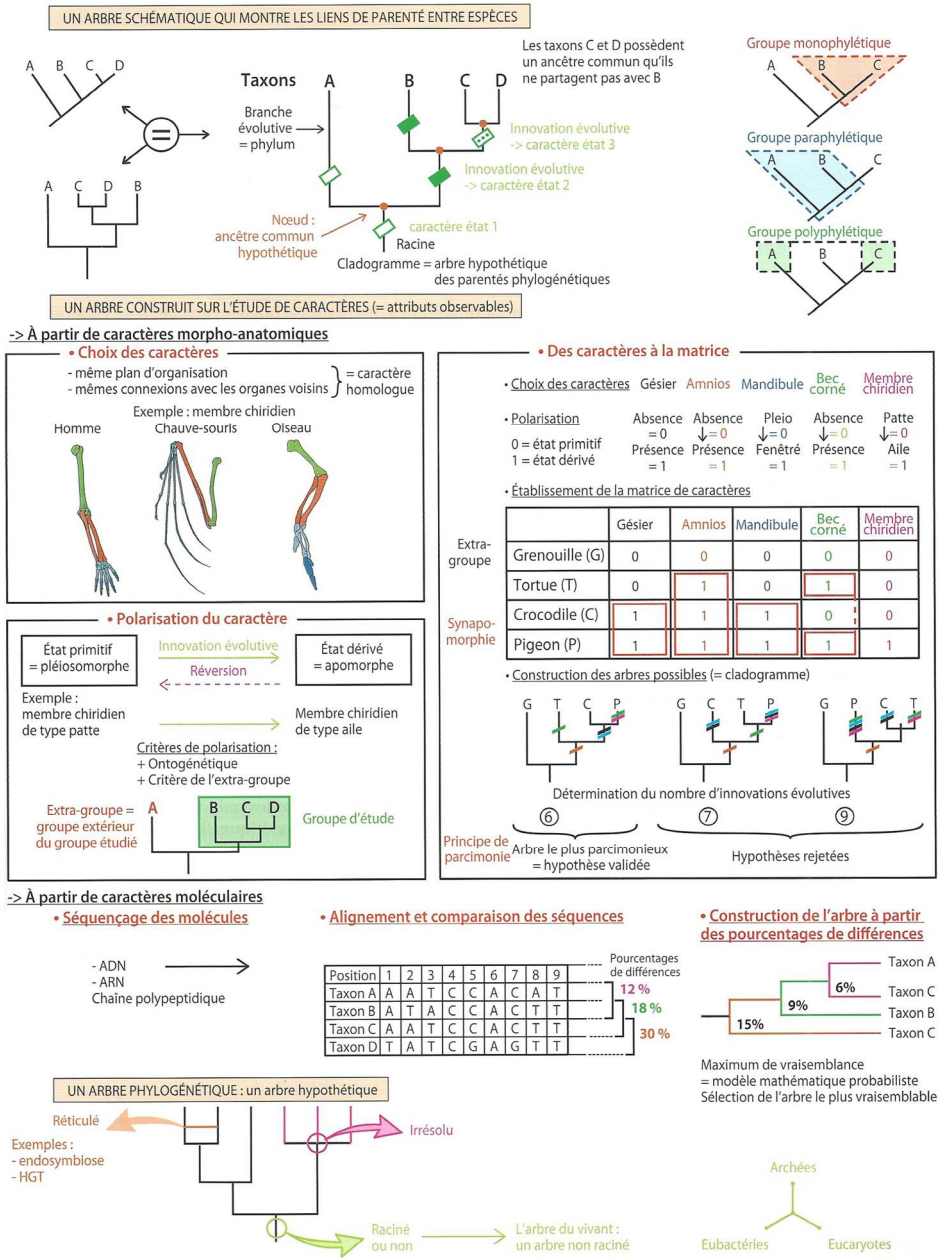


FIGURE 21. Arbres phylogénétiques et reconstruction phylogénétique.
D'après SAINTPIERRE *et al.* (2017).

Encadré I Quelques emplois des méthodes phylogénétiques

(Au-delà du programme : pour information)

Utilisation sur des individus ou des populations : phylogéographie

➢ On peut réaliser des **phylogénies moléculaires d'organismes** ou de **populations** (en utilisant des **organismes représentatifs**) en employant les outils de phylogénie moléculaire à ces fins. Il faut alors travailler sur des gènes à évolution très rapide et peu conservés. La discipline qui réalise ce type de phylogénies s'appelle **phylogéographie**. Elle ***étudie les phénomènes génétiques et démographiques (notamment les phénomènes de spéciation) qui conduisent à la distribution et à la structuration actuelle des populations***, par exemple suite au déplacement des masses continentales, à des modifications de courants océaniques, à d'importantes variations climatiques (qui induisent des glaciations ou l'eustatisme), à des catastrophes géoclimatiques… Elle intègre aussi l'étude de l'effet des activités humaines sur ces processus.

Utilisation sur tout type d'objets d'études présentant un apparentement : l'exemple des langues humaines

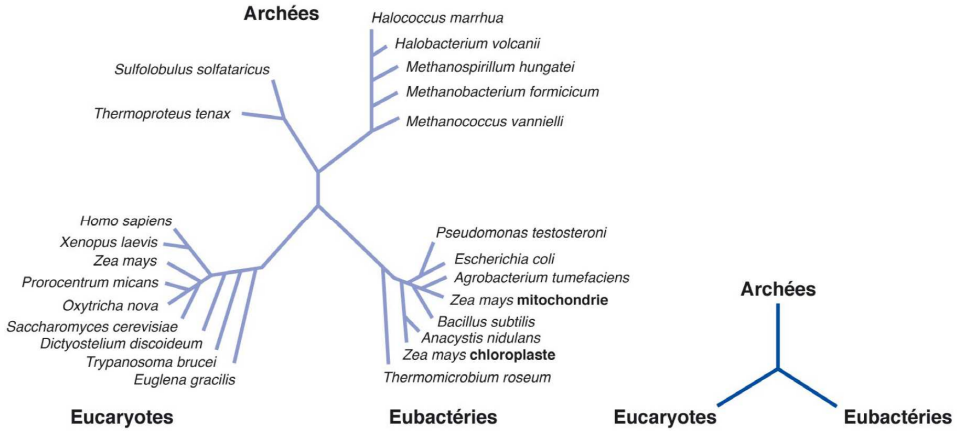
➢ ***Toutes les entités entretenant des liens de parentés peuvent potentiellement être analysées au moyen des outils de reconstruction phylogénétique***. Ainsi, il est du dernier cri en **linguistique** d'appliquer l'outil phylogénétique à l'étude des langues. Le grand défi de certains linguistes serait de pouvoir **reconstituer une phylogénie complète des langues** actuellement parlées sur le globe.

IV. Phylogénie du vivant : morceaux choisis

- Il s'agit dans cette partie de s'intéresser aux principales données actuellement disponibles sur la **classification des êtres vivants actuels**, en se basant sur les attendus du programme et les taxons évoqués en travaux pratiques.

Capacité exigible	✓ **Présenter** succinctement et commenter l'arbre phylogénétique des Eucaryotes. ✓ À partir d'exemples choisis, **discuter** la notion de groupes paraphylétique et polyphylétique. ✓ **Identifier** quelques synapomorphies des clades vus au travers des travaux pratiques (Vertébrés / Mammifères / Téléostéens, Arthropodes / Crustacés [*sic*] / Insectes, Embryophytes / Angiospermes.

A. Structure fondamentale de l'arbre du vivant : trois domaines (Eubactéries, Archées, Eucaryotes)



Eubactéries [Eubacteria] : ensemble d'organismes fondamentalement **unicellulaires** (avec quelques exceptions où l'on peut parler de **pluricellularité rudimentaire**) et **procaryotes**, aux modes de nutrition très variés, regroupant la grande majorité des espèces de procaryotes connues. Les **Cyanobactéries** sont une lignée d'Eubactéries qui présente une **compartimentation rudimentaire** (présence de **thylakoïdes**). [Environ 10 000 espèces décrites]

- **Acide muramique** (peptidoglycane particulier) dans la paroi
- Initiation de la **transcription** par une N-formylméthionine

Archées [Archaea] : ensemble d'organismes **unicellulaires procaryotes** colonisant surtout les milieux de vie à conditions extrêmes mais dont on pense aujourd'hui qu'ils sont répandus dans la plupart des milieux. [Plus de 400 espèces connues]

- Présence de **phospholipides particuliers** dans les **membranes cellulaires** (présence d'une laision éther entre le glycérol et les acides gras des phospholipides – *et non ester comme chez les autres organismes*) ; lipides en **monocouches** ou en **bicouches**
- Organisation tridimensionnelle particulière des **ribosomes**

Eucaryotes [Eukarya] : ensemble des organismes **uni- ou pluricellulaires** caractérisés par des cellules avec un **noyau** et des **compartiments** internes limités par une membrane. [Près de 2 000 000 d'espèces décrites]

- Essentiel du **génome** contenu dans un **noyau** délimité par une **enveloppe (double membrane)**
- Microtubules constitutés de **tubuline**
- Présence de **mitochondries** qui réalisent la respiration cellulaire (*les mitochondries peuvent être secondairement perdues par certains taxons*)
- Division cellulaire particulière (**mitose**) faisant intervenir les centrioles et des fuseaux de microtubules
- Existence d'une véritable **reproduction sexuée** (*parfois perdue*, pouvant coexister avec une reproduction asexuée)
- Compactage de l'ADN en **chromosomes** lors de la division cellulaire

FIGURE 22. Arbre du vivant (ARN 18S-16 S, *Neighbour Joining*). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Il est bon de connaître (figure 22) :
  - Le fait que le vivant s'organise en **trois domaines** : **Archées**, **Eubactéries = Bactéries au sens moderne**, **Eucaryotes** ; les vieilles 'bactéries' au sens large n'existent plus.

Certaines **publications récentes (et sérieuses !)** placent les **Eucaryotes** comme une branche émergeant **au milieu des Archées**.

  - Quelques **caractères dérivés** de chacun de ces domaines ;
  - Le fait que ***l'arbre du vivant n'est pas enraciné*** et que tous les scénarios d'enracinement sont envisagés ;
  - Le fait que **l'ancêtre commun à tous les êtres vivants** actuels s'appelle **LUCA**. L'enracinement de l'arbre du vivant reste une question.

Tous ces aspects ont déjà été traités dans le **chapitre 1bis** (Les cellules eubactériennes) : **encadré A**.

B. Structure de l'arbre des Eucaryotes

Voir TP 5.3. (Biodiversité des organismes photosynthétiques)

- Cet arbre (encadré J + figure 23) est complexe ; on peut noter :
  - Le **caractère convergent de l'acquisition des plastes** (endosymbiose primaire d'une Cyanobactérie dans la Lignée verte, nombreuses endosymbioses secondaires + **possibilité de pertes ultérieures** dans quelques lignées).
  - Le **caractère convergent de la pluricellularité** (aussi évoquée dans l'**encadré B** du **chapitre 1 bis** – La cellule eubactérienne) ; elle est parfois secondairement perdue (exemple : **'levures'** chez les **Eumycètes**).

Les **organismes eucaryotes photosynthétiques**, ou encore les **organismes pluricellulaires**, sont **polyphylétiques**.

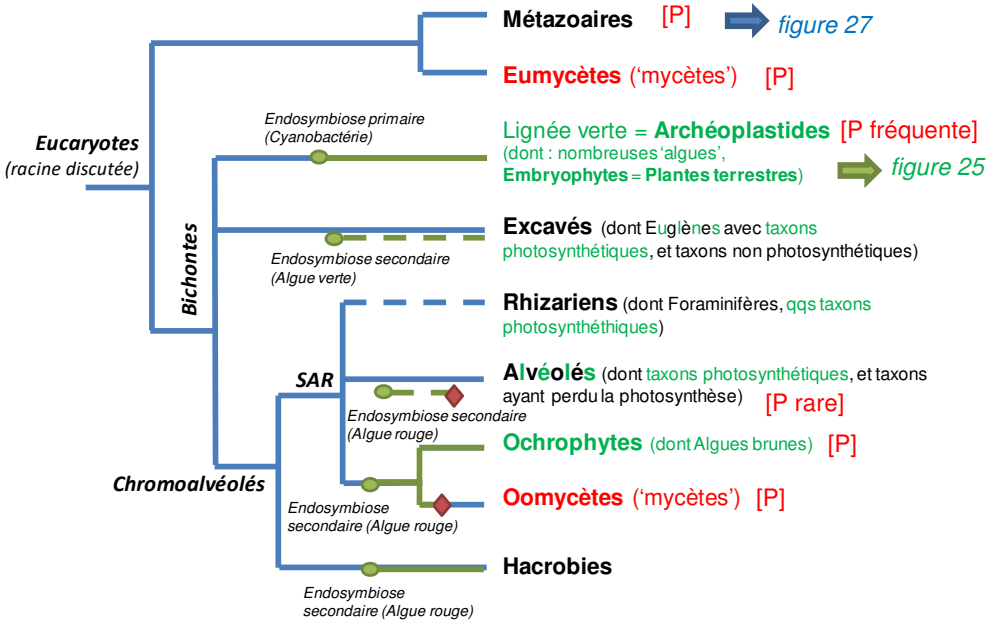


FIGURE 23. Arbre simplifié des Eucaryotes. *Même légendes que l'encadré J. Original.*

Encadré J Les plastes, une convergence chez les Eucaryotes

(Au-delà du programme : pour information)

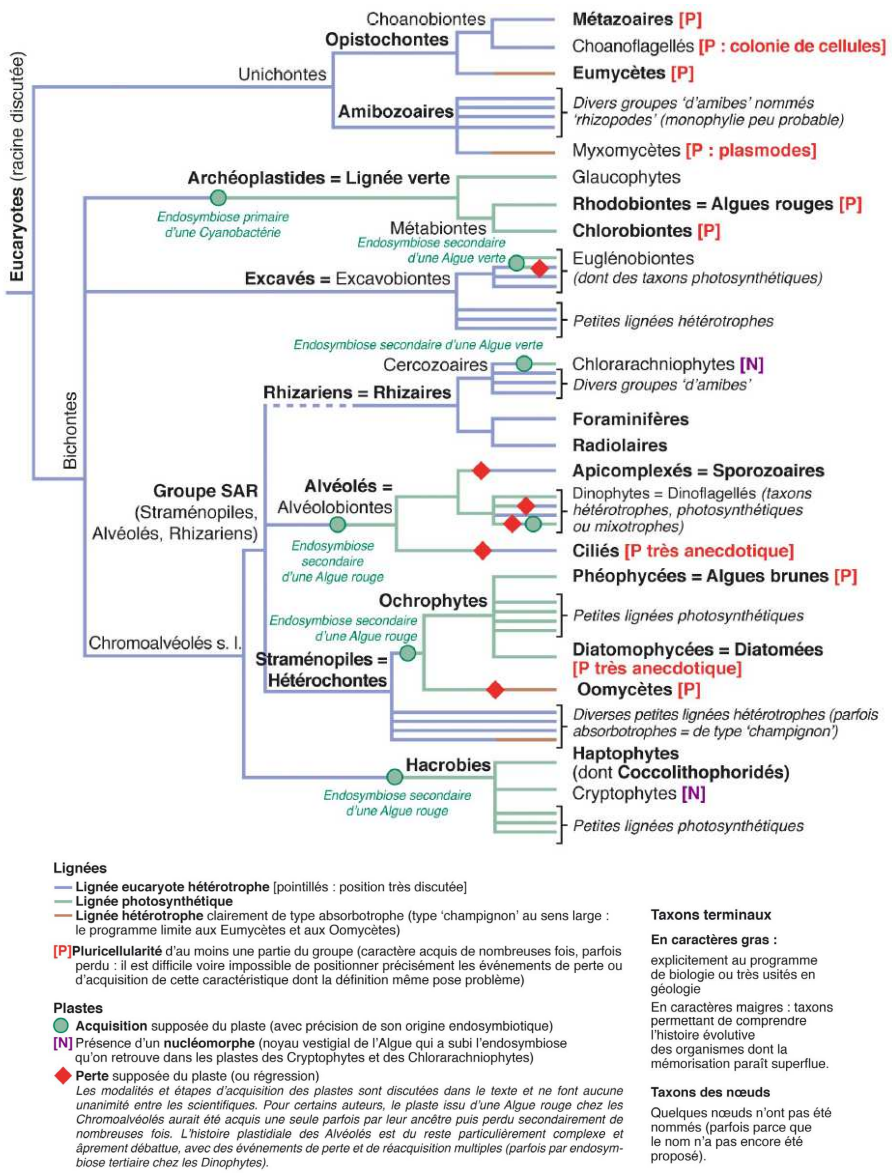


FIGURE a. Arbre phylogénétique des Eucaryotes avec positionnement des événements de plastidisation. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Les **scénarios d'endosymbiose** des **mitochondries** et des **plastes** (exemple de la **Lignée verte**).

Les **arguments** et **modalités** de **ces endosymbioses** ont été abordés dans le chapitre 1 (Les cellules eucaryotes) qu'il faut revoir ! La figure 24 propose un **rappel succinct** de ces scénarios.

- Le fait que la **racine de l'arbre** soit **discutée**.

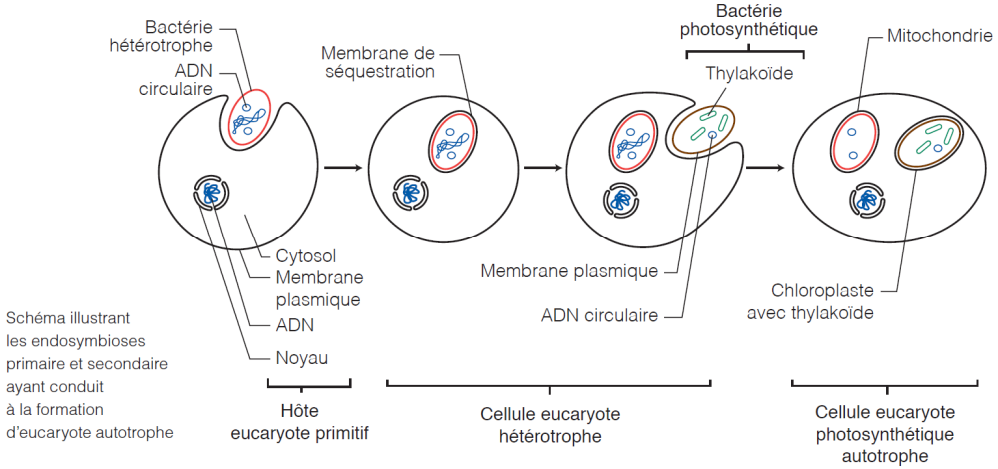


FIGURE 24. Endosymbiose mitochondriale et endosymbiose primaire de Cyanobactérie.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

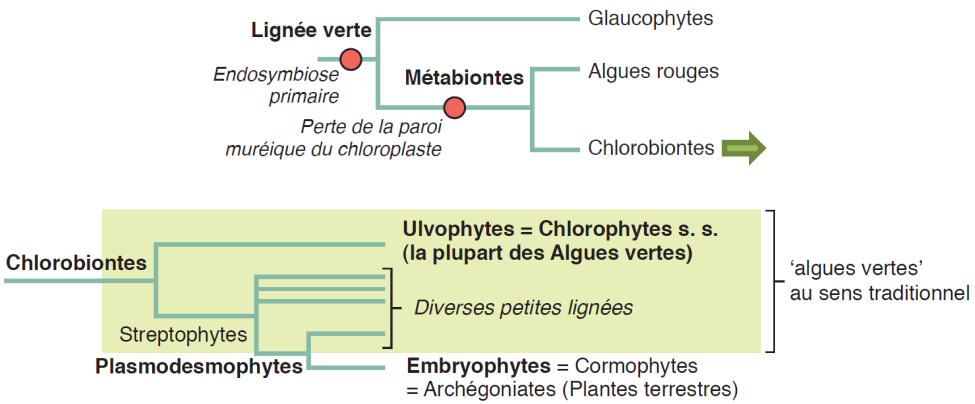


FIGURE 25. Arbre (simplifié) des Archéoplastides et des Chlorobiontes.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

C. Structure de l'arbre des Embryophytes

Voir TP 5.3. (Biodiversité des organismes photosynthétiques) et TP 5.4. (Biodiversité des Angiospermes)

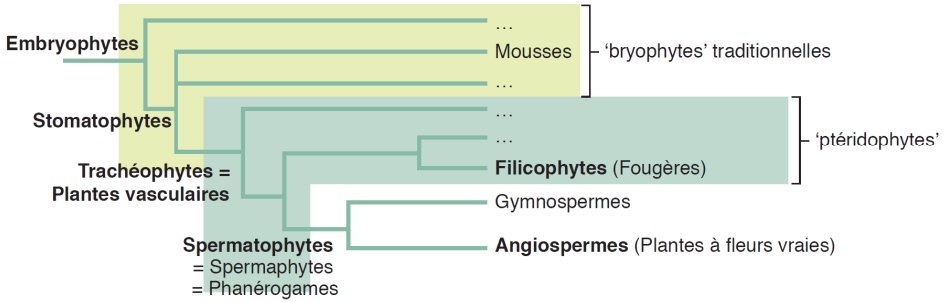
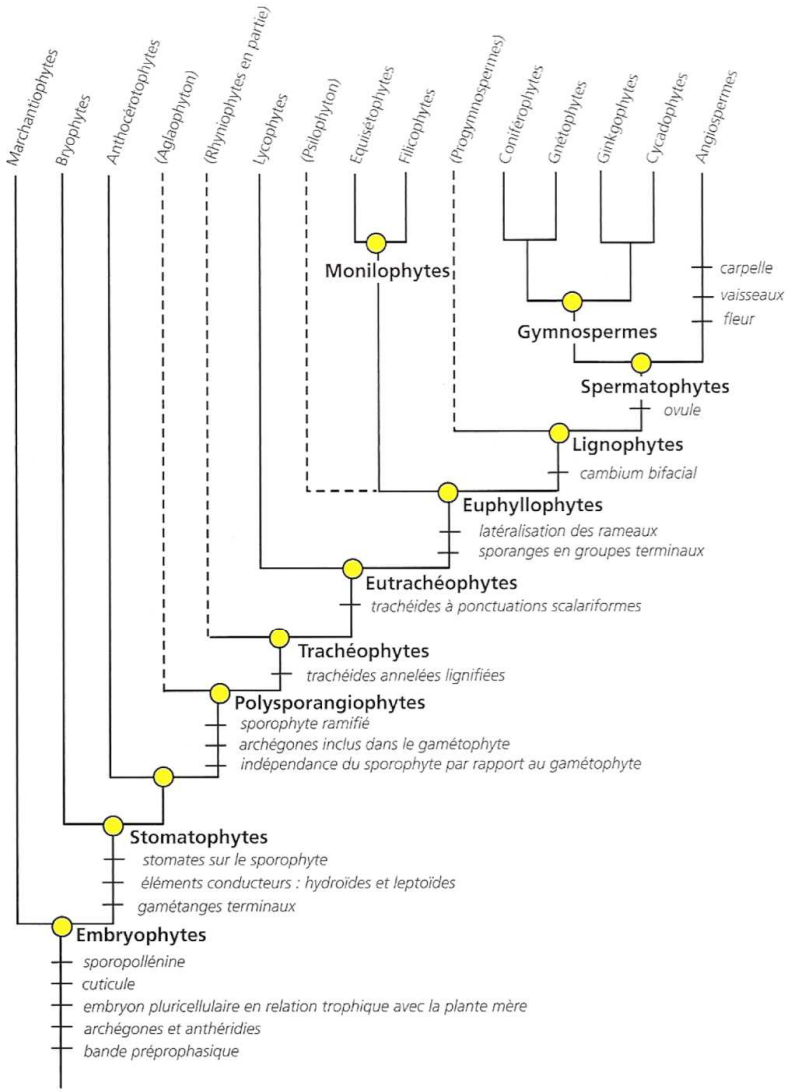


FIGURE 26. Arbre des Embryophytes : une vision simplifiée.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Il est bon d'en retenir (figures 26-27) :
  - La **topologie globale** (figure 26)
  - Les **caractères dérivés des Embryophytes et des Angiospermes** (figure 27)
  - Des exemples de **paraphylie**, comme les anciennes **'ptéridophytes'**
- On peut aussi ajouter le fait de savoir que les **Monocotylédones** sont **monophylétiques** et les **'dicotylédones'** sont **paraphylétiques** (les **Eudicotylédones** sont, elles, **monophylétiques**).

Caractères dérivés des Embryophytes (= Plantes terrestres)
- **Sporopollénine**
- **Cuticule** composée de **cérides**
- **Embryon pluricellulaire** (se nourrissant de la plante mère)
- **Archégones** et **anthéridies** (évoluant chez les Phanérogames)
- [**Bande préprophasique** lors de la mitose]

Caractères dérivés des Angiospermes
- **Ovaire** composé d'**un** ou **plusieurs carpelles** (à l'origine du **fruit**)
- **Fleur**
- **Vaisseaux** vrais



arbre phylogénétique des Embryophytes

L'étude de Qiu (2006) porte sur des gènes chloroplastiques, mitochondriaux et nucléaires, des caractères structuraux mitochondriaux (absence/présence d'introns) et des séquences d'ADN et d'acides aminés. Elle est aujourd'hui la plus complète. Les groupes fossiles sont en tirets. Les Anthocérotophytes sont proposés comme groupe frère des Polysporangiophytes ou des plantes vasculaires actuelles. La résolution des Spermatophytes fait ressortir aujourd'hui les Gymnospermes comme monophylétiques (d'après Burleigh, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1599-1613 ; Crane, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1683-1699 ; Palmer, 2004, *Am. J. Bot.*, 91 : 1437-1445 ; Qiiu, 2006, *PNAS*, 103 : 15511-15516).

FIGURE 27. Arbre phylogénétique des Embryophytes. D'après MEYER *et al.* (2008).

D. Structure de l'arbre des Métazoaires

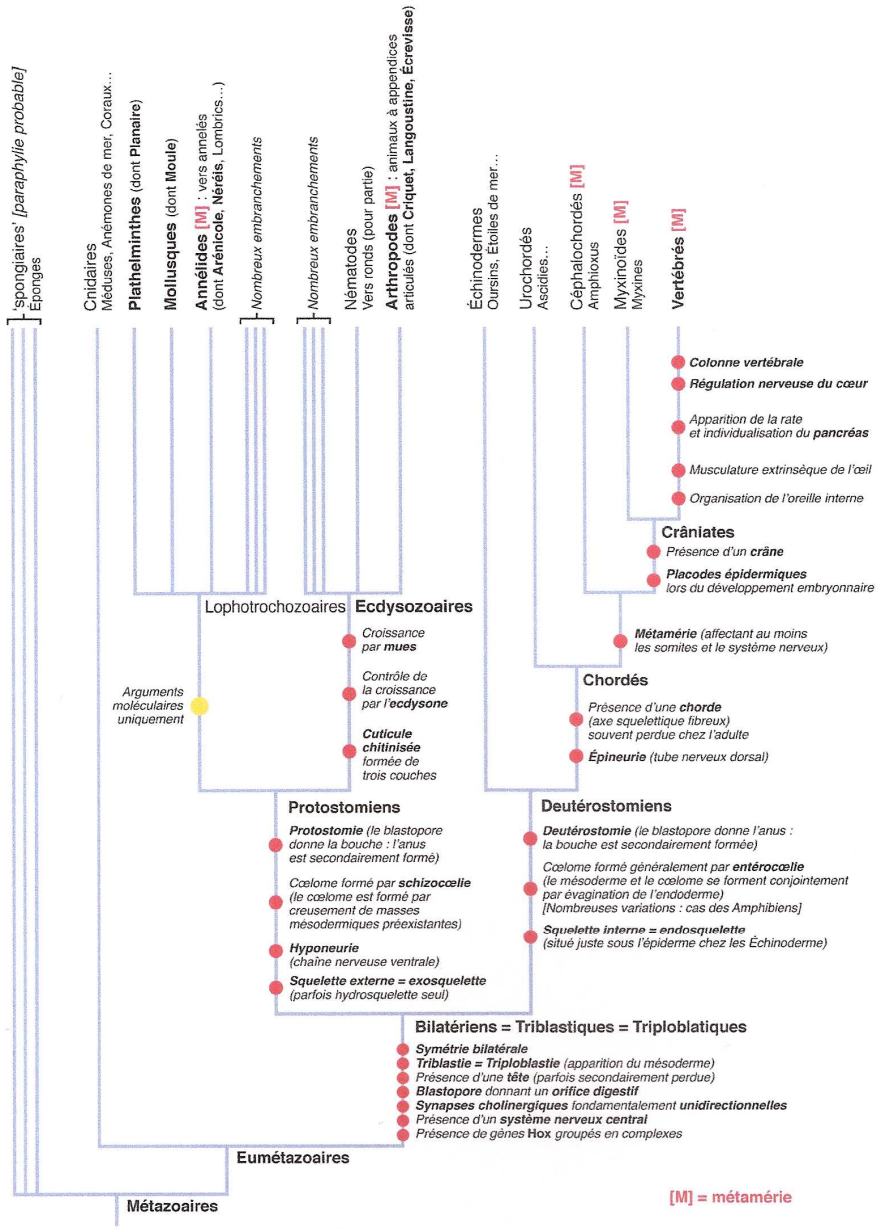


FIGURE 28. Arbre phylogénétique des Métazoaires.
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

- Cet arbre (figure 28) n'est pas explicitement au programme mais il est bon d'en connaître les grandes lignes. On en proposer une simplification (figure 29).

La situation des **Arthropodes** et des **Vertébrés** dans l'arbre me semble devoir être connue, ainsi que leurs **caractères dérivés associés**, explicitement au **programme**.
On rappelle par ailleurs que les taxons vus en TP doivent pouvoir être classés d'où le fait que je trouve cet arbre utile !

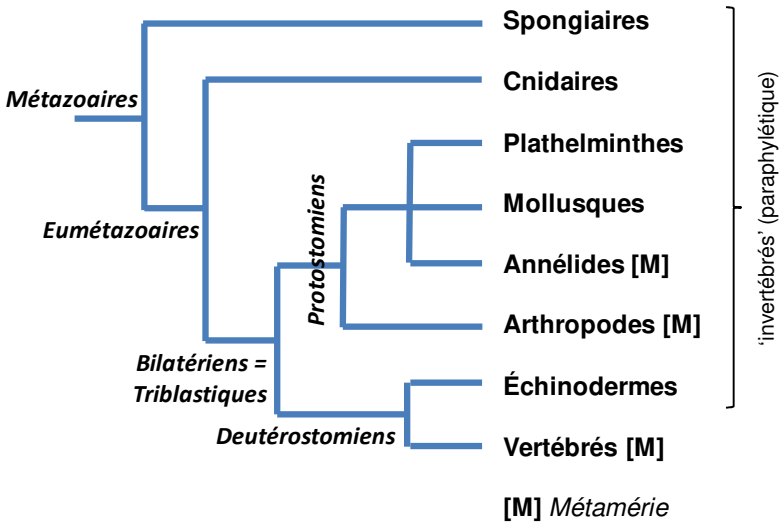


FIGURE 29. Arbre simplifié des Métazoaires. *Original.*

E. Structure de l'arbre des Arthropodes

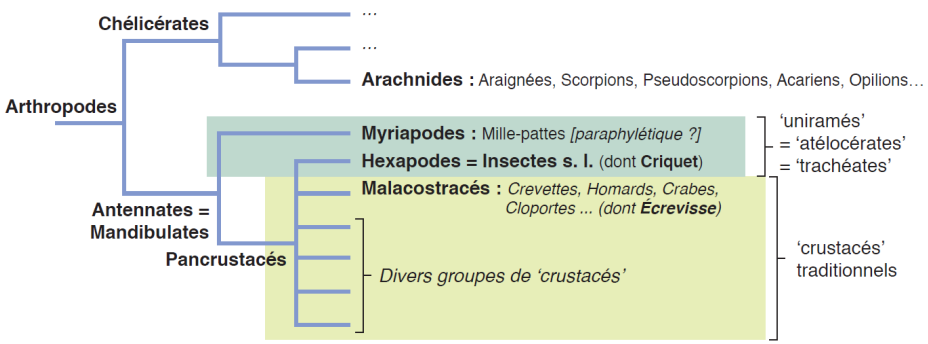


FIGURE 30. Arbre phylogénétique simplifié des Arthropodes (à connaître).
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

Caractères dérivés des Arthropodes
- **Métamérie**
- **Exosquelette** divisé en **pièces** (les **sclérites**) **articulées** entre elles
- **Appendices articulés**
- 1 paire d'**yeux composés** (yeux à facettes)

Caractères dérivés des Pancrustacés
- **Arguments moléculaires** essentiellement
- **Similitudes de développement**
- **Larve nauplius** (secondairement perdue par une partie du groupe)

*Caractéristiques des **'crustacés'** (groupe paraphylétique !) :*

Il ne s'agit donc PAS de caractères dérivés

- ***Appendices** fondamentalement **biramés** (= deux séries d'articles)*
- ***2 paires d'antennes***

Caractères dérivés des Hexapodes (= Insectes au sens large)
- Présence d'un **labium**
- **Tagmation** en **tête** / **thorax** / **abdomen**
- **3 paires de pattes** (portée par le thorax)
- Maximum de **11 segments abdominaux**
- **Respiration trachéenne**
- **Excrétion** par des **tubes de MALPIGHI**

Caractères dérivés des Insectes au sens strict (= Ectognathes)
- **Pièces buccales externes** : labre, mandibules, maxilles, labium
- **Tarses** fondamentalement composés de **5 articles**
- Présence d'un **ovipositeur** (chez les femelles) fondamentalement constitué de **quatre valves**
- **Coxae** articulées avec les **pleures**
- [**Antennes** à organisation particulière]

- On pourra retenir que (figure 30) :
  - Deux **groupes monophylétiques** principaux se dégagent : les **Chélicérates** (caractérisés par des **chélicères**, des crochets venimeux) et les **Antennates** = **Mandibulates** (caractérisés par la présence de **mandibules** et d'**antennes**)
  - Les **'uniramés'** et les **'crustacés'** sont clairement **paraphylétiques** (voire **biphylétique** pour les premiers), les **Hexapodes** émergeant au sein des **Pancrustacés** (*sans que le détail de cette phylogénie ne soit clairement unanime*).
  - Les **Hexapodes** sont **monophylétiques**.

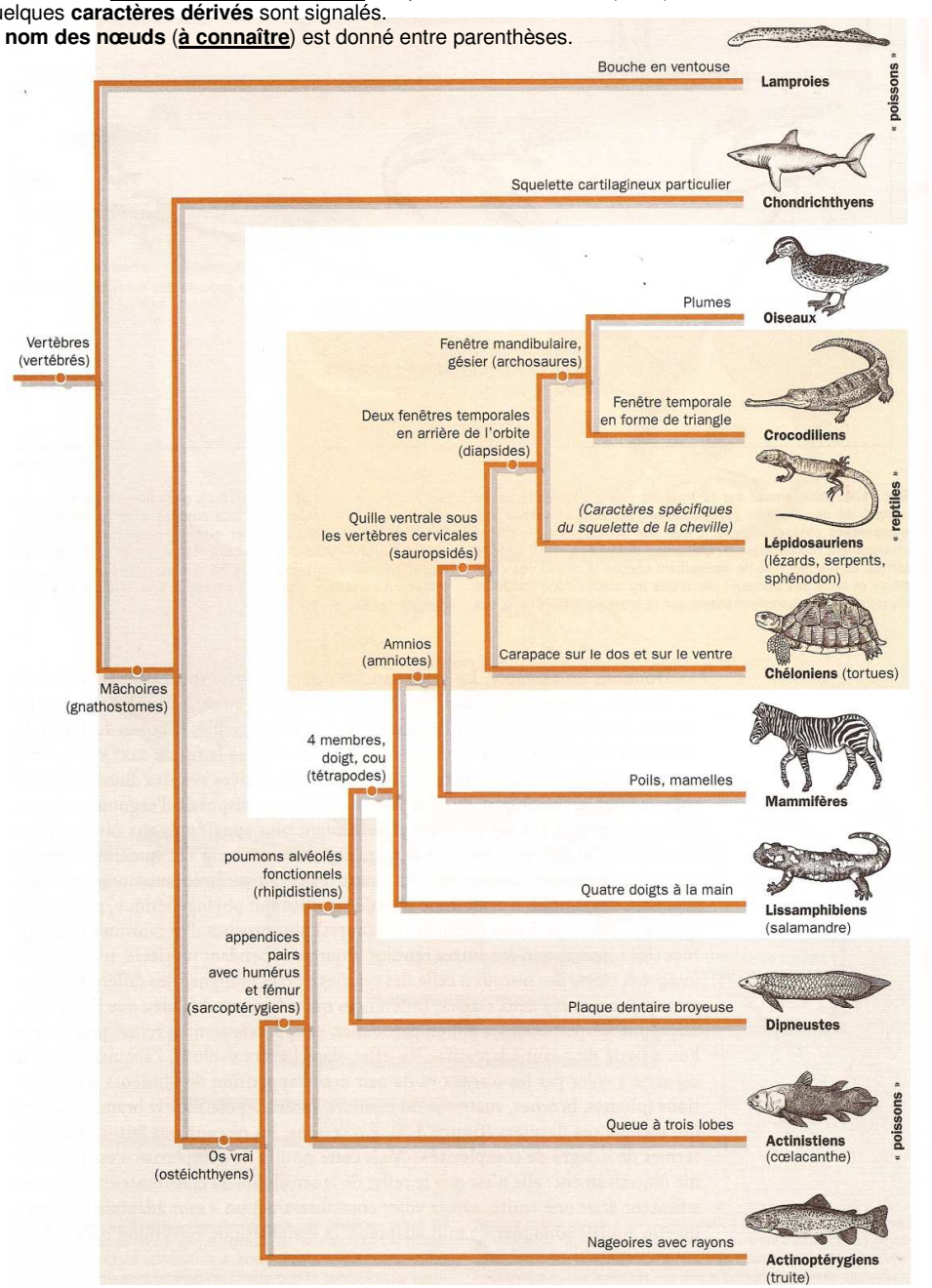
F. Structure de l'arbre des Vertébrés

Voir les TP de zoologie (partie 2)

- Cet arbre est présenté à la figure 31 qui a l'avantage, outre de donner le **nom des nœuds**, de proposer quelques **caractères dérivés faciles à retenir**. On notera aussi que les **groupes paraphylétiques abandonnés** sont signalés ('poissons', 'reptiles'…). Une simplification (figure 32) est également proposée.

- On pourra retenir que :
  - Les **'poissons'** et les **'reptiles'** sont **paraphylétiques**
  - Les **Sauropsides** regroupent les **anciens 'reptiles'** et les **Oiseaux**
  - Les **groupes classiques de 'poissons' (Ostéichtyens, Sarcoptérygiens…)** sont **redéfinis** dans la classification phylogénétique de manière à incorporer les **Tétrapodes**.

FIGURE 31. Phylogénie des Vertébrés. D'après LECOINTRE *et al.* (2004).
Quelques **caractères dérivés** sont signalés.
Le **nom des nœuds** (**à connaître**) est donné entre parenthèses.



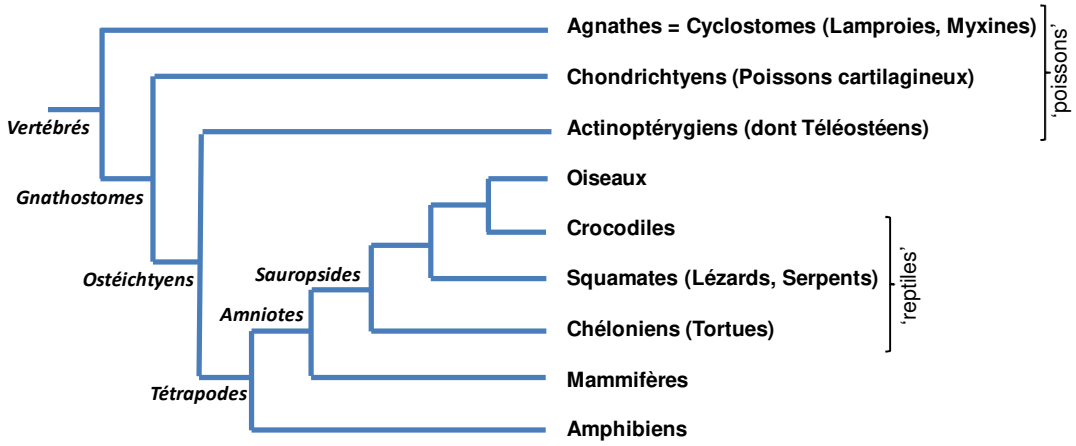


FIGURE 32. Phylogénie simplifiée des Vertébrés. *Original.*

Caractères dérivés des Vertébrés
- **Colonne vertébrale**
- **Régulation nerveuse du cœur**
- **Rate** et **pancréas**
- Présence d'un **crâne**
- [**Musculature** extrinsèque de l'**œil**]

Caractères dérivés des Mammifères
- **Arguments moléculaires** essentiellement
- **Similitudes de développement**
- **Larve nauplius** (secondairement perdue par une partie du groupe)

Caractères dérivés des Téléostéens
- Organisation osseuse particulière de la **mâchoire supérieure**
- **Nageoire caudale** fondamentalement **homocerque**

Bilan (adapté du programme)	✓ Les **êtres vivants** présentent des **similitudes** qui peuvent être interprétées comme un **héritage** provenant d'un **ancêtre commun**. ✓ **Différentes méthodes** sont utilisées pour **établir** des **liens de parenté**. ✓ La **méthode cladistique**, qui utilise des **caractères homologues**, fonde la **classification phylogénétique**.

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

ALLANO, L. & A. CLAMENS (2010). *Faits et mécanismes de l'évolution biologique.* Ellipses, Paris.

BABIN, C. (1991). *Principes de paléontologie.* Armand Colin, Paris.

BAUTZ, A.-M. & A. BAUTZ (coll. D. CHARDARD) (2010). *Mini-manuel de Biologie animale.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale.* Dunod, Paris.

DE WEVER, P., B. DAVID & D. NÉRAUDEAU (Coll. J. BROUTIN) (2010). *Paléobiosphère. Regards croisés des Sciences de la Vie et de la Terre.* Vuibert, Paris.

DELÉAGE, G. & M. GOUY (2013). *Bioinformatique. Cours et cas pratiques.* Dunod, Paris.

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

HALL, B. K. & B. HALLGRIMSSON (2008). *Strickberger's evolution.* Jones and Bartlett, Sudbury, MA (USA), 4e édition (1e édition par M. W. Strickberger 1990).

HARRY, M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2001).

HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic Systematics.* University of Illinois Press, Urbana, Illinois (USA).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LE GUYADER, H. (dir.) (1998). *L'Évolution.* Belin-Pour la Science, Paris.

LECOINTRE, G. (dir.) (2004). *Comprendre et enseigner la classification du vivant.* Belin, Paris.

LECOINTRE, G. (dir.), C. FORTIN, G. GUILLOT & M.-L. LE LOUARN-BONNET (2009). *Guide critique de l'évolution.* Belin, Paris.

LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2009). *Classification phylogénétique du vivant.* Illustrations D. VISSET. Belin, Paris, 3e édition (1e édition 2001).

LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2013). *Classification phylogénétique du vivant Plantes à fleurs. Cnidaires. Insectes. Squamates. Oiseaux. Téléostéens.* Belin, Paris.

MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2004).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PERRIÈRE, G. & C. BROCHIER-ARMANET (2010). *Concepts et méthodes en phylogénie moléculaire.* Springer, Berlin (D).

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

PRAT, D., A. RAYNAL-ROQUES & A. ROQUENANT (dir.) (2008). *Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui.* Belin, Paris.

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

REVIERS, B. DE (2002, 2003). *Biologie et phylogénie des algues. Tome 1. Tome 2.* Belin, Paris.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

RIDLEY, M. (1997). *Évolution.* De Boeck, Bruxelles, traduction de la 2e édition américaine (1996).

RIDLEY, M. (2004). *Evolution.* Blackwell, Malden, MA, USA, 3e édition (1e édition 1993).

SCHUH, R. T. & A. W. BROWNER (2009). *Biological systematics. Principles and applications. Second edition.* Cornell University Press, New York, USA (1e édition 2000).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

SERRE, J.-L. (2006a). *Génétique.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2001).

SOLIGNAC, M., G. PERIQUET, D. ANXOLABÉHÈRE & C. PETIT (1995a). *Génétique et évolution. Tome I. La variation, les gènes dans les populations.* Hermann, Paris.

SOLIGNAC, M., G. PERIQUET, D. ANXOLABÉHÈRE & C. PETIT (1995b). *Génétique et évolution. Tome II. L'espèce, l'évolution moléculaire.* Hermann, Paris.

STEARNS, S. C. & R. F. HOEKSTRA (2005). *Evolution : an introduction.* Oxford University Press, Oxford (UK), 2e édition (1e édition 2000).

THOMAS, F., T. LEFÈVRE & M. RAYMOND (dir.) (2010). *Biologie évolutive.* De Boeck, Bruxelles.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. La systématique, discipline étudiant la diversité du vivant 2
A. Nature et objectifs de la systématique 2
B. Les taxons, objets d'étude de la systématique 2
1. Notions de taxon et de rang taxonomique 2
2. Le *ranking*, une histoire de conventions ? 2
3. L'espèce, une réalité biologique objective ? 4
a. Une discussion ancienne… et insoluble 4
b. La définition biologique, définition fréquemment avancée 4
c. Le concept morphologique, concept le plus utilisé au quotidien 4
d. D'autres conceptions 5
C. Les activités du systématicien 5
1. La description et la nomenclature 5
a. Le caractère international de la nomenclature des taxons 5
b. Décrire et nommer les taxons, des activités très encadrées : les codes de nomenclature 5
c. Le *barcoding*, la description de demain ? 7
d. Combien d'espèces connues et à découvrir ? 8
2. L'identification des taxons et leur inventaire 9
a. Une tâche majeure du systématicien 9
b. La détermination, activité pratique et « pragmatique » 9
c. La conception et l'utilisation d'outils de déterminations (clefs et autres) 10
3. La production de classifications 10
D. Les trois écoles systématiques de la deuxième moitié du XXe siècle 10
1. La systématique « évolutionniste » (= gradiste = éclectique) : un fréquent recyclage des classifications traditionnelles 10
a. Une classification fondée sur une vision de l'évolution par « paliers » 10
b. Le recours à la conception traditionnelle de l'homologie 10
2. La systématique phénétique : des classifications basées sur une quantification de la similitude morpho-anatomique des organismes 11
3. La systématique phylogénétique : des classifications basées sur l'apparentement des organismes et la notion d'apomorphie 11
E. Les arbres de parenté, supports de la systématique phylogénétique 11
1. Nature et lecture des arbres phylogénétiques 11
2. Monophylie, paraphylie et polyphylie 12

II. Les caractères utilisés dans l'établissement des liens de parenté 13
A. L'emploi de caractères variés mais homologues 13
1. La diversité des caractères utilisables 13
2. L'emploi de caractères homologues 13
a. L'homologie dans le cadre phylogénétique 13
b. Les moyens de détecter l'homologie 13
α. L'utilisation du principe des connexions morpho-anatomiques (anatomie comparée) 13
β. L'emploi des données embryologiques (embryologie comparée) 13
γ. Le recours aux données du registre fossile 14
3. Cas de l'homologie moléculaire 14
B. La distinction des états primitifs et dérivés de caractères 14
1. Notions d'état primitif et dérivé de caractère 14
2. Relativité des plésiomorphies et apomorphies 14
3. Existence possible de multiples états dérivés 15
C. La nécessité d'évacuer les fausses homologies 15
1. Les analogies, ressemblances fonctionnelles rarement prises pour des homologies 15
2. Les homoplasies, similitudes structurales ou embryologiques trompeuses 15
3. Cas des données moléculaires : la difficulté de reconnaître les gènes orthologues 15

III. Méthodes de construction et de validation des arbres phylogénétiques 16
A. Construction d'arbres à partir de caractères polarisés : l'analyse cladistique 16
1. Principes de l'analyse cladistique 16
2. Une méthode largement informatisée 16
3. Les différentes étapes de la méthode 17
a. Le choix des caractères 17
b. La polarisation des caractères et la construction d'une matrice de caractère 17
α. 1e méthode de polarisation : la comparaison à un extragroupe 17
β. 2e méthode : le critère ontogénétique (peu usité) 19
γ. 3e méthode : le critère paléontologique (= critère de la précédence géologique) 19
c. La construction des arbres possibles 19
d. Le choix de l'arbre le plus parcimonieux 19
B. Construction d'arbres à partir de séquences nucléotidiques ou peptidiques : les phylogénies moléculaires 20
1. Intérêt des phylogénies moléculaires 20
2. Grands principes communs aux phylogénies moléculaires 20
3. Difficultés transversales des approches moléculaires 20
4. La phylogénie moléculaire à l'heure de la génomique 20
C. Des arbres hypothétiques et compilables 20
1. Des résultats toujours hypothétiques 20
2. Une plausibilité des résultats vérifiable par des tests statistiques 21
3. L'existence de conflits phylogénétiques 21
D. Utilisations et conséquences des résultats phylogénétiques 21
1. Aperçu de la diversité des applications des phylogénies de taxons 21
a. La production de classifications phylogénétiques 21
b. La compréhension de l'évolution des taxons et de certains caractères : l'élaboration de scénarios évolutifs 21
c. La mise en évidence de l'impact des relations interspécifiques dans l'évolution : les phylogénies en miroir et la cospéciation 21
2. D'autres emplois possibles des méthodes de reconstruction phylogénétique (*pour information*) 22
E. Bilan 22

IV. Phylogénie du vivant : morceaux choisis 23
A. Structure fondamentale de l'arbre du vivant : trois domaines (Eubactéries, Archées, Eucaryotes) 23
B. Structure de l'arbre des Eucaryotes 24
C. Structure de l'arbre des Embryophytes 25
D. Structure de l'arbre des Métazoaires 26
E. Structure de l'arbre des Arthropodes 27
F. Structure de l'arbre des Vertébrés 27

Références 29
Plan du chapitre 30

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en octobre 2015 (version ATS Bio) • Adapt. mai 2018. Révisé mars 2020. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.tanguy-jean-svt.com/
Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.