

**SV-K-2 Une approche phylogénétique de la biodiversité (BCPST 1 et BCPST 2)  
SV-K-2-1 Classer la biodiversité (BCPST 1) 4 heures**

Savoirs visés	Capacités exigibles
<p>Plusieurs types de classification existent en biologie selon les objectifs poursuivis : utilitaire, fonctionnel (écologique, physiologique), phylogénétique. Elles s'appuient sur différents caractères : fonctionnels, morphologiques, anatomiques, embryologiques (pour les pluricellulaires), biochimiques ou moléculaires (en plein essor grâce aux outils de la biologie moléculaire et de la bioinformatique). Les classifications utilisent la ressemblance, qui peut être due à des homoplasies ou à des homologies.</p> <p>Les classifications phénétiques classent les taxons selon leur ressemblance globale (exemple des méthodes de distances génétiques). Elles sont de moins en moins utilisées en taxonomie.</p> <p>Les classifications post-darwiniennes cherchent à refléter les parentés évolutives. Les classifications dites évolutionnistes ne renaient que les homologies mais acceptaient les groupes paraphylétiques ; elles ne sont plus utilisées en taxonomie. Les classifications phylogénétiques (ou cladistiques) ne retiennent que les ressemblances particulières à une partie des organismes à classer (ce sont les synapomorphies, ou caractères partagés à l'état dérivé) : elles définissent des groupes monophylétiques.</p> <p>Plusieurs méthodes sont utilisées pour élaborer des phylogénies. Certaines utilisent des groupes externes (actuels ou fossiles), ce qui permet d'identifier les états ancestraux (plésiomorphes) et dérivés (apomorphes) des caractères. La plupart des autres analyses reposent sur des méthodes déterminant l'arbre le plus probable au regard d'un modèle évolutif postulé. Dans ce cas, les plésio et apomorphies sont reconnues a posteriori, comme un produit de l'analyse.</p> <p>Le principe de parcimonie retient l'arbre qui maximise la cohérence des caractères, c'est-à-dire qui nécessite le moins de changements évolutifs. D'autres méthodes se fondent sur des modèles probabilistes (fixant les probabilités des changements évolutifs) pour déterminer le ou les arbres le(s) plus probable(s) selon le modèle retenu (comme l'approche du maximum de vraisemblance).</p>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Distinguer classification (utilisée pour la création des taxons) et tri (par exemple pour la détermination des individus).</li> <li>- Distinguer sur un arbre phylogénétique des groupes mono-, para- et polyphylétiques.</li> <li>- Argumenter la validité ou non de certains groupes en phylogénie et discuter le maintien d'usage de certains groupes para- ou polyphylétique selon le domaine de validité (ex. phylogénie, écologie, vie quotidienne).</li> <li>- Identifier les synapomorphies, les symplesiomorphies et les convergences sur un arbre phylogénétique.</li> <li>- Construire une phylogénie par parcimonie (cladogramme) à partir d'un jeu limité de taxons et de caractères fournis (chez les Métazoaires ou les Embryophytes)</li> <li>- Réaliser et exploiter des alignements de séquences afin de construire un arbre phylogénétique à partir d'une méthode fournie avec l'aide ou non d'un logiciel dédié.</li> </ul>
<p><b>Précisions et limites :</b></p> <p><i>On distingue des groupes phylogénétiques des groupes fonctionnels (écologiques, physiologiques) mais polyphylétiques vus dans les autres parties du programme et lors des sorties. On se contente de mentionner l'existence du principe du maximum de vraisemblance. Aucune méthode de calcul ou test statistique n'est au programme.</i></p> <p><i>L'étude de la phylogénie est l'occasion de conduire une réflexion d'ordre épistémologique sur la nature des savoirs scientifiques et leur élaboration. Il s'agit notamment d'accéder au caractère provisoire et réfutable des savoirs scientifiques (évolution des phylogénies au cours de l'histoire des sciences), à l'ancrage théorique des savoirs scientifiques (notamment dans la relation entre classification et théorie de l'évolution), à leur dépendance aux techniques d'étude du réel (développement d'outils bioinformatiques, moléculaires, etc.). Le principe de parcimonie est introduit en lien avec sa portée plus générale de maximisation de la cohérence d'une théorie et d'un modèle scientifiques (principe d'économie des hypothèses ou rasoir d'Occam). Il peut aussi être présenté comme une variante du maximum de vraisemblance avec un poids équivalent pour tous les événements évolutifs.</i></p>	

**INTRODUCTION (cf diapo Histoire des idées)**

De tout temps, les hommes ont cherché à donner un nom aux êtres vivants puis à les classer dans des « boîtes », par catégorie. Ainsi le mot **taxonomie** est proposée en 1813 par le botaniste De Candolle pour désigner la science des lois de classification du vivant. Les boîtes sont nommées **taxons**, entité conceptuelle regroupant tous les organismes vivants possédant certains caractères en commun.

Les individus sont alors rassemblés sur des **critères de ressemblances** et classés avec **gradation**. Dans cette échelle, chaque être possède les pouvoirs de ceux qui sont au-dessous, plus ceux qui lui sont propres. La classification est **hiérarchique**.

En 1837, Charles Darwin ébauche un dessin d'arbre établissant des liens possibles entre différents taxons. Il faut attendre la fin du XXe siècle pour observer un réel bouleversement dans nos classifications, d'abord sur le plan des idées puis sur le plan méthodologique. Notre vision hiérarchique du vivant, en vigueur depuis plusieurs siècles, est alors profondément remise en cause par l'émergence de la **cladistique**. L'entomologiste allemand Emil Hans **Willi Hennig** (1913-1976) révolutionne l'étude des relations de parenté entre les êtres vivants en posant les fondements de la **classification phylogénétique**.

Il réalise ainsi le rêve de Darwin, à savoir l'intégration de la pensée évolutionniste dans la classification des organismes vivants. Cette « révolution », permise par l'énorme production de données moléculaires liées au séquençage des génomes, contribue encore à revisiter beaucoup de nos classifications.

### Mais que signifie ranger, trier et classer ?

**Ranger** est l'opération qui consiste à organiser ou sérier des objets selon un ordre croissant ou décroissant à l'aide d'un critère continu. On peut essayer de ranger du plus petit au plus grand par exemple du rat à l'éléphant ou de la mousse au sequoïa.

**Trier** revient à discriminer des objets en fonction d'un **critère binaire**. Le critère le plus simple est « présence/absence ». Ce tri est un choix éliminatoire basé sur l'utilisation d'une **clé de détermination**. C'est ce que l'on fait lors du maniement de la flore Bonnier pour identifier les plantes.

**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. Classer une collection d'êtres vivants c'est mettre en évidence une hiérarchie dans la distribution des caractères ou attributs pour créer des **groupes emboîtés**.

- ✓ Quels sont les principes d'établissement d'une classification ?
- ✓ En quoi consiste l'approche phylogénétique actuellement utilisée ?

## I. NOMMER LES ESPÈCES ET LES CLASSER

### I.1 NOMENCLATURE BINOMIALE ET TAXONOMIE

### I.2 LES DIFFÉRENTES APPROCHES DE LA CLASSIFICATION

#### I.2.1 Caractères et indice de parenté

- A. Qu'est-ce qu'un caractère ?
- B. Un état de caractère partagé reflète une parenté

#### I.2.2 Les arbres, représentation des liens de parenté

#### I.2.3 Les classifications fonctionnelles

## II. APPROCHE PHYLOGÉNÉTIQUE ET SCENARIOS ÉVOLUTIFS

### II.1 LES MÉTHODES ET LES OUTILS DE L'ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE

#### II.1.1 Ressemblance et apparentement des caractères: la notion d'homologie

- A. Homologie primaire et secondaire: le membre antérieur des tétrapodes
- B. Convergence et homoplasie des caractères:

#### II.1.2 Convergence et réversion brouillent le message phylogénétique

- A. La réversion
- B. Analyse des ressemblances en s'appuyant sur un arbre

#### II.1.3 Analyse des caractères moléculaires en terme d'homologie

#### II.1.3 Comment déterminer la polarité des caractères ?

- A. Les enseignements du développement embryonnaire
- B. Etude du caractère phanère et ses enseignements
- C. Le critère ontogénique et le critère extragroupe

1. Le critère ontogénique

2. Le critère extra-groupe

### II.2 LES TROIS MÉTHODES DE SYSTÉMATIQUE

#### II.2.1 La systématique phénétique

- A. Le principe de la méthode
- B. Un exemple : la méthode de l'UGPMA
- C. Apports et limites des approches génétiques et moléculaires

#### II.2.2 La systématique évolutionniste

#### II.2.3 La systématique phylogénétique ou cladistique

#### II.2.4 Un exemple d'analyse cladistique : l'évolution des vertébrés

## I. NOMMER LES ESPÈCES ET LES CLASSER

Nous avons vu que la notion d'espèce est corrélée depuis ses origines à la reconnaissance des organismes sur le terrain. Le regroupement des organismes selon divers critères (anatomiques, moléculaires) doit mener à la compréhension des causes qui expliquent l'unité et la diversité du vivant. Aujourd'hui les causes reconnues sont les mécanismes de l'évolution des espèces et le principe de la classification qui traduit les relations de parentés entre espèces, c'est la **phylogénie**. Mais cela n'a pas toujours été le cas.

### I.1 NOMENCLATURE BINOMIALE ET TAXONOMIE

Au XVIII<sup>ème</sup>, Karl Von Linné (1707-1778) propose que le nom d'une espèce se limite à un binôme : un nom de genre suivi d'une épithète désignant l'espèce : *Arnica montana*, *Homo sapiens*....

Cette nomenclature binomiale qui sépare le nom (désignation) et la description est généralisée par Linné dans son « Systema Naturae » (1758). Pour rendre sa méthode pratique à utiliser, il développe une codification hiérarchique emboîtée en « règne, embranchement, classe, ordre, genre, espèce et variété », qui sera remplacée pour les animaux par sept rangs : règne, embranchement, classe, ordre, famille, genre et espèce (**RECOFGE**).

Cette méthode qui fabrique des catégories en l'absence de tout concept évolutif est si simple à mettre en œuvre qu'elle est encore utilisée aujourd'hui !

Règne	Embranchement	Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèces
Animalia	Chordata	Mammalia	Rodentia	Muridae	Mus	musculus

La classification linnéenne s'appuie principalement sur les ressemblances/dissémbances entre organismes et n'a pas pour objectif de comprendre ou de retracer l'héritage historique des êtres vivants, i.e leur évolution.

L'identification des espèces est fondamentale pour appréhender la biodiversité: l'une des méthodes utilisées est la **clé de détermination**, mise en œuvre en TP (TP botanique et TP pédofaune). Cette méthode reflète la nomenclature linnéenne qui est essentiellement basée sur la présence ou l'absence de tels ou tels caractères. La méthode est basée sur la **subordination de caractère** i.e caractère propre à un taxon.

La position taxonomique de la vache et du veau est présentée. On a représenté ici les 7 rangs définis par Linné, avec leur nom usuel en français et la terminologie internationale en latin entre parenthèses. D'autres pourraient venir s'insérer comme le sous-embranchement des **vertebrerata** entre chordés et mammifères. L'espèce **Bos taurus** désigne aussi bien la vache que le veau ou le taureau.

### I.2 LES DIFFÉRENTES APPROCHES DE LA CLASSIFICATION

#### I.2.1 Caractères et indice de parenté

Le cadre théorique de l'évolution suppose que les espèces se transforment et lèguent leurs caractères héréditaires à leur descendance. Certains caractères « anciens » par ascendance sont transmis sans modification alors que d'autres se sont transformés et sont à l'origine de « nouveautés » entraînant ainsi l'évolution de l'espèce considérée.

##### A. Qu'est-ce qu'un caractère ?

Un caractère ou **attribut** est une structure portée par un organisme, observable et soumis au contrôle génétique.: couleurs des yeux, nature des phanères, nombre de pétales, position d'un nucléotide ou d'un acide aminé dans une séquence. Pour être informatif, un caractère doit posséder **au moins deux états** que l'on nomme **état du caractère**. Quelques exemples de caractères utilisables:

##### ➤ Phyl 1 Tableau

##### B. Un état de caractère partagé reflète une parenté

Un même caractère peut se trouver sous plusieurs états dans différentes espèces et le même attribut trouvé à l'identique chez plusieurs espèces est probablement l'indice d'une parenté commune. Ce sont ces attributs communs qui pour Darwin doivent refléter la généalogie d'une espèce et ainsi la classification. Le phénomène d'évolution biologique explique la structure du vivant mais ni Darwin, ni ses successeurs immédiats ne proposeront de méthode explicite afin de l'analyser. En effet, la théorie darwinienne est handicapée par deux points de faiblesse majeurs à l'époque : Darwin (1837) ne dispose pas de théorie de l'hérédité (mendélienne 1867), ni d'explication satisfaisante sur l'origine de la variation (les mutations).

#### I.2.2 Les arbres, représentation des liens de parenté

En 1866, Ernst Haeckel propose de représenter l'histoire des êtres vivants sous la forme d'un arbre inspiré des arbres généalogiques. Il qualifie cette construction de **phylogénie** mais il donne à ce mot un sens bien différent de l'actuel : il s'agit pour lui de la succession des étapes évolutives dans une lignée donnée. Cette conception est par ailleurs purement lamarckienne puisqu'elle véhicule l'idée de but et de progrès dans l'évolution.

Quoi qu'il en soit, l'arbre basé sur la hiérarchie de la distribution des attributs constitue désormais la structure de représentation des liens de parenté entre les organismes vivants.

La seconde moitié du **XX<sup>ème</sup> siècle** voit se développer des approches de la classification toutes basées sur la construction d'arbres mais qui diffèrent fondamentalement par leur définition de la ressemblance, ou plus exactement du concept d'**homologie**. Le renouveau des méthodes de la systématique est principalement lié aux travaux de W. Hennig. Son ouvrage « **La systématique phylogénétique** » (1966), à l'origine de la pensée cladistique, provoque un changement dans les approches traditionnelles issues de la **systématique évolutionniste** dont le chef de file est E. Mayr.

### ➤ **Phyl 2 Arbres comparés Haeckel/Hennig**

Une nouvelle approche dite de taxonomie numérique (ou **systématique phénétique**), basée sur la quantification de ressemblances globales entre organismes, voit le jour. Toutefois, progressivement la systématique phylogénétique s'impose, basée sur une grande variété d'approches morphologiques, anatomiques, embryologiques ou moléculaires.

### **I.2.3 Les classifications fonctionnelles**

Il existe aussi une classification de **groupes fonctionnels** qui ne poursuit pas les mêmes objectifs. Elle consiste à regrouper des individus au sein d'un écosystème selon leur **type fonctionnel**. Définir un type fonctionnel revient à identifier des combinaisons de traits fonctionnels fréquemment associés et qui définissent des stratégies écologiques particulières. On définit un **trait fonctionnel** comme une caractéristique morphologique physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'organisme qui affecte sa performance (cf cours écologie).

Regrouper les plantes de l'écosystème appartenant à un même type fonctionnel permet ainsi de caractériser un ensemble présentant les mêmes façons d'utiliser les ressources et de répondre à l'environnement local.

**Bilan :** La classification de tous les êtres vivants repose sur le système de nomenclature binomiale linnéen. Ce système est de type hiérarchique, emboîté, et s'appuie sur les ressemblances entre organismes et sur l'idée de subordination des caractères.

La notion de ressemblance a profondément évolué au cours des **XIX<sup>e</sup>** et **XX<sup>e</sup>** siècles et fait place aujourd'hui au concept d'**homologie** qui sous-tend la systématique phylogénétique moderne ou cladisme.

## **II. APPROCHE PHYLOGÉNÉTIQUE ET SCENARIOS ÉVOLUTIFS**

La **phylogénie** est la discipline scientifique dont l'objectif est de **reconstruire l'histoire des organismes vivants**. La démarche phylogénétique s'appuie sur des hypothèses que l'on teste et qui sont représentées par des arbres.

Un arbre phylogénétique donné représente une hypothèse retraçant l'histoire d'un groupe particulier d'organismes et traduit leurs relations de parenté supposées (« qui est plus proche de qui ») ou « degré d'apparentement » ou encore « ascendance commune ».

Il se distingue d'un arbre généalogique qui retrace les relations sur une courte échelle de temps entre un ancêtre et ses descendants (« qui descend de qui »).

La phylogénie repose essentiellement sur des données actuelles, parfois fossiles et, de ce fait, on ne peut faire que des hypothèses sur l'évolution des organismes.

### **II.1 LES MÉTHODES ET LES OUTILS DE L'ÉTUDE PHYLOGÉNÉTIQUE**

Vous avez vu au lycée que les organismes vivants sont classés en groupes emboîtés définis uniquement à partir des attributs qu'ils possèdent en commun. Ces attributs définis par les scientifiques permettent de situer des organismes vivants dans la classification actuelle.

#### **II.1.1 Ressemblance et apparentement des caractères: la notion d'homologie**

Intuitivement, on peut imaginer que plus deux organismes se ressemblent, plus ils sont apparentés. Mais en fait, la relation entre **ressemblance** et **apparentement** est beaucoup plus subtile. L'étude d'un groupe d'êtres vivants doit être réalisée sur des caractères « comparables ».

#### **A. Homologie primaire et secondaire: le membre antérieur des tétrapodes**

Dans l'approche comparative, postuler une similarité de caractères est une première hypothèse, il s'agit d'un pari : on parle d'**homologie primaire**. Quels arguments peut-on avancer afin de postuler une homologie primaire ?

On montre que sont homologues deux caractères situés dans une même position relative chez deux organismes. Cette définition de l'homologie a été formulée par l'anglais Richard OWEN (1843) en se fondant sur le principe des **connexions anatomiques** défini par E. Geoffroy Saint-Hilaire. L'exemple le plus classique d'homologie primaire est la position relative d'un os particulier au sein du **membre chirodien** des vertébrés, un ensemble de structures anatomiques articulées.

### ➤ **Phyl 3 Membres chirodiens**

Le membre chiridien s'intègre dans le « plan d'organisation » commun des vertébrés ce qui permet de proposer facilement une hypothèse d'homologie basée sur le **principe des connexions** : même connexion avec des structures voisines quelles que soient leurs formes et leurs fonctions.

Pour infirmer cette hypothèse il faudrait trouver un organisme ayant à la fois des membres antérieurs et des ailes : n'existe qu'en statue dans les églises : un ange.

### ➤ Diapo Anges

On peut également postuler une homologie sur la base d'une **origine embryologique commune**. Les trois os de l'oreille moyenne (marteau, enclume, étrier) des mammifères. dérivent embryologiquement de pièces squelettiques correspondant à l'articulation de la mâchoire. Ce « transfert » d'os entre l'articulation mandibulaire et l'oreille moyenne est par ailleurs bien documenté chez les vertébrés fossiles du Permo-Trias.

L'héritage à partir d'un ancêtre commun définit l'homologie au sens strict. Lorsqu'elle correspond à un résultat d'analyse, on parle d'**homologie secondaire**. Comment montrer qu'il y a apparemment ? Deux attributs sont homologues s'ils sont hérités par voie d'ascendance commune. Elle est donc déduite de l'arbre phylogénétique.

Bilan : On appelle **homologie** une similarité d'organes ou de parties d'organes chez plusieurs espèces dont on peut faire le pari qu'elle est héritée par ascendance commune. Seuls les **caractères homologues** sont les témoins de l'évolution biologique. Ce sont des caractères de même origine embryologique.

L'homologie est donc la ressemblance héritée d'un ancêtre commun, l'héritage pouvant se faire avec des modifications.

### B. Convergence et homoplasie des caractères:

L'aile du moineau est-elle homologue à l'aile de la chauve-souris ? S'agissant du membre chiridien antérieur, la réponse est oui. La structure alaire est apparue indépendamment chez les oiseaux et les mammifères, deux classes de vertébrés ; il s'agit d'une **convergence fonctionnelle** mais ces deux ailes sont **des organes homologues**.

**Convergence** : acquisition deux fois indépendamment d'un même caractère, dans deux lignées distinctes.

Par contre, si l'on compare l'aile de l'abeille (insecte hyménoptère) aux deux ailes précédentes, il s'agit d'une **analogie** : l'aile remplit la même fonction biologique mais ce caractère n'est pas du tout homologue (origine embryologique différente). On peut faire le même raisonnement pour la Taupe (Mammifère) et la courtillière (insecte) ou Notoryctes (Marsupial). Tous ont des membres fouisseurs, apparus deux fois sur deux continents différents dans le cas du marsupial et de la taupe.

### ➤ Phyl 4

Lorsqu'il y a une similarité d'attributs chez plusieurs espèces non héritée par ascendance commune, on dit qu'il y a **homoplasie**. L'homoplasie est donc la conséquence de la convergence.

Dans un cadre phylogénétique il faudra distinguer parmi les ressemblances, d'une part les homologies et d'autre part les convergences et les réversions (modifications entraînant un retour du caractère à l'état initial) qui constituent les homoplasies. Les hypothèses d'homologie primaire sont généralement fondées sur une grande part de subjectivité et varient selon les spécialistes. La démarche cladistique permet de tester cette hypothèse de départ.

### II.1.2 Convergence et réversion brouillent le message phylogénétique

Nous avons vu qu'un caractère peut exister sous différentes versions que l'on nomme **état du caractère**. L'état primitif est nommé **état plésiomorphe** alors qu'un état dérivé (acquis secondairement au cours de l'évolution) est dit **apomorphe**. Nous verrons plus loin comment déterminer l'état primitif ou dérivé d'un caractère.

#### A. La réversion

C'est le **retour à un état primitif** pour un caractère donné. Prenons l'exemple de la fenêtré antéorbitaire acquise au trias présente chez tous les archosauromorphes, mais absente chez les crocodiliens.

### ➤ Phyl 5

Pourquoi ne pas brancher les crocodiliens sur les tortues chez lesquelles la fenêtré est absente ? Parce que tous les autres caractères indiquent que les crocodiliens partagent de nombreux caractères avec les autres groupes, dinosaures et oiseaux.

### B. Analyse des ressemblances en s'appuyant sur un arbre

La recherche des homologies est une démarche subtile.

Considérons un caractère X présentant deux états **a** et **b**. On postule à priori que « **a** » représente l'état ancestral du caractère (= caractère primitif ou **plésiomorphe**) et « **b** » représente l'état dérivé (= caractère évolué ou **apomorphe**).

Supposons trois taxons terminaux A, B et C (ou « unité systématique » correspondant à un rang : espèce, genre, etc..) dont la phylogénie est connue et intéressons nous à l'histoire du caractère X : trois situations peuvent alors être rencontrées.

## ➤ Phyl 6

Cas 1, les taxons A et B partagent un état dérivé b du caractère X acquis une seule fois : b est une synapomorphie de (A + B). Il y a apparemment entre les deux taxons (A est plus proche de B que de C) qui forment un groupe monophylétique.

Cas 2, les taxons B et C partagent un état primitif a : a est une symplesiomorphie de (B + C). Il n'y a pas apparemment au sens précédent, les deux taxons forment un groupe paraphylétique.

Cas 3, les deux taxons A et C partagent un état dérivé b acquis ici par convergence. Il n'y a pas apparemment, les taxons A et C forment un groupe polyphylétique.

La ressemblance est due à une homologie secondaire (cas 1) et primaire (cas 2) et à une homoplasie, c'est-à-dire à une convergence (cas 3). Un autre type d'homoplasie, non illustré ici, peut être lié à une réversion (a donne b avant la branche A-B, puis b donne a dans l'une des branches menant à A ou B)

### II.1.3 Analyse des caractères moléculaires en terme d'homologie

Toutes les données moléculaires (ADN, ARN, protéines) peuvent être utilisées pour la construction d'une phylogénie à condition que les **gènes soient partagés** par l'ensemble des organismes étudiés.

Dans une séquence ADN, chaque site nucléotidique correspond à un caractère qui peut varier par mutation (les différents nucléotides étant les états de caractères). Si une même séquence n'a pas trop évolué chez différents organismes, on peut aligner chaque site un à un. Etablir un alignement de séquences revient à faire une hypothèse d'homologie primaire. A partir de cette étape, la construction d'un arbre sur des données moléculaires revêt des aspects méthodologiques particuliers. En effet, le nombre de substitutions observées dans une séquence (ex. : A → T) sous-estime généralement son nombre réel (ex. : A → T → A → C → T) : on parle de **saturation**. Celle-ci est liée au nombre restreint d'état de caractères : A, T, C ou G. Trois types de méthodes sont développées afin d'appréhender cette question (*présentation à titre informatif, non exigible*):

- ✓ *faire peu de cas du problème de saturation et, à partir des phénotypes moléculaires observés (les nucléotides en position similaire), s'appuyer sur un modèle de distance (méthodes du Neighbor-Joining, du **Minimum d'Evolution**) afin de construire un graphe dit « arbre de distance » ;*
- ✓ *supposer les substitutions multiples rares et rechercher l'arbre le plus parcimonieux (c'est-à-dire celui supposant le moins de changement d'état). En raison de la quantité de données analysées, cette méthode est difficile à mettre en œuvre sur des caractères moléculaires ;*
- ✓ *proposer un modèle stochastique d'évolution permettant d'estimer le nombre réel de substitutions en s'appuyant sur une approche probabiliste. Différents modèles ont été développés et parmi eux une recherche de l'arbre le plus vraisemblable : il s'agit de la méthode du **Maximum de Vraisemblance (ML)**. Cette méthode explore de nombreuses possibilités et estime un score pour chacune d'elles en confrontant l'arbre aux données (séquences).*

Quel que soit le modèle utilisé, l'évolution des séquences doit être polarisée et nécessite l'utilisation d'un référentiel ou groupe-externe (**extra-group**). Un groupe externe est constitué d'une ou plusieurs séquences dont la position phylogénétique est a priori **extérieure au groupe étudié** (mais suffisamment proche de la racine de ce groupe) et dont le rôle est d'orienter l'évolution des caractères (= **polarisation**) mais également d'asseoir la confiance que l'on peut avoir dans le résultat obtenu. Ces méthodes permettent de construire des phylogénies de gènes mais peuvent être extrapolées à l'échelle des taxons.

### II.1.3 Comment déterminer la polarité des caractères ?

Lors de l'étude d'un caractère, il est fondamental de discriminer l'état primitif de l'état dérivé. Il faut donc polariser les états de caractères entre un avant et un après.

#### A. Les enseignements du développement embryonnaire

Chez les vertébrés, le crâne peut exister sous deux états :

- ✓ symétrique, avec un œil de chaque côté du corps,
- ✓ asymétrique, avec les deux yeux sur une des deux faces.

Problème posé : Quel est l'état primitif ? Quel est l'état dérivé ?

Chez le turbot, le jeune (a, l'échelle indique 1 mm) possède un crâne symétrique avec un œil de chaque côté du corps, alors que, chez l'adulte (b, détail de la tête, l'échelle indique 1 cm), le crâne est asymétrique avec les deux yeux sur la face gauche du corps. Les poissons plats présentent une transformation évolutive lors du développement embryonnaire.

## ➤ Phyl 7

La transformation évolutive correspond au passage du crâne symétrique (état primitif) au crâne asymétrique (état dérivé). Tous les poissons ayant un crâne asymétrique sont donc classés dans le même groupe des « **poissons plats** » ou **Pleuronectiformes**.

### **B. Etude du caractère phanère et ses enseignements**

Écailles et plumes sont des phanères, c'est à dire des productions tégumentaires épidermiques. Le caractère étudié est donc les phanères et écailles et plumes constituent deux états.

#### ➤ **Phyl 8**

Archosauromorphes : La plume est un état dérivé qui définit les Oiseaux. L'écaille est primitive car elle est présente en dehors de ce groupe (Lézards, Tortues).

Oiseaux : La plume est l'état dérivé commun à tous les oiseaux.

Falconiformes : la plume y est un état primitif car elle est présente en dehors de ce groupe.

Les qualités de primitif et de dérivé ne sont **relatives qu'au cadre taxinomique** dans lequel on travaille : l'état dérivé plume est valable au sein du groupe des archosauriens qui rassemble les oiseaux et les crocodiles actuels mais devient un état primitif si l'on s'intéresse à la phylogénie d'un sous-groupe des oiseaux, par exemple le groupe des rapaces diurnes (falconiformes).

Rappelons également que c'est lors de la polarisation des caractères qu'intervient le concept de descendance avec modification. En effet, la polarisation des caractères signifie que l'état dérivé (plume) est le produit d'une transformation de l'état primitif (écaille) et que ce produit a été transmis de génération en génération. Cet événement évolutif témoigne de la parenté des espèces (les oiseaux) qui présentent l'état dérivé (la plume)

### **C. Le critère ontogénique et le critère extragroupe**

#### **1. Le critère ontogénique**

Il est fondé sur la loi de Haeckel selon laquelle l'ontogénie récapitule la phylogénie dans la mesure où, lors du développement embryonnaire, les caractères généraux apparaissent avant les caractères plus particuliers à l'espèce. Au cours d'un développement embryonnaire un caractère se transforme depuis un état général vers un état spécialisé : l'ontogénie récapitule la phylogénie (Haeckel).

S'il est possible d'observer chez une espèce du groupe d'étude le développement du caractère que l'on veut polariser, on cherchera à déterminer lequel des deux états apparaît en premier et qui sera considéré comme l'état primitif. C'est l'exemple du crâne symétrique primitif et du crâne asymétrique évolué vus précédemment.

#### **2. Le critère extra-groupe**

Le plus utilisé, consiste à trouver une espèce (ou un groupe d'espèces) dont on soit sûr

- ✓ Qu'elle est **extérieure** au groupe étudié
- ✓ Qu'elle a un **ancêtre commun** avec le groupe d'espèces étudiées selon le schéma ci-contre. L'espèce choisie est appelée groupe extérieur ou extragroupe (outgroup); il sert aussi à « **raciner** » l'arbre à construire par rapport à la classification déjà connue. Pour déterminer quel état du caractère est primitif et lequel est dérivé dans le groupe d'étude, on compare chacun de ces deux états avec l'état du même caractère dans l'extragroupe, en se basant sur l'hypothèse que l'état dans l'extragroupe est l'état primitif.

Prenons l'exemple d'un groupe d'étude qui rassemblerait le crocodile, l'alligator, le poulet et l'autruche, l'extragroupe étant la tortue et le caractère étudié la nature des phanères. La présence d'écaille chez le crocodile et l'alligator, comme chez la tortue extragroupe, sera considéré comme l'état primitif; par contre, la présence de plumes à la place d'écailles chez le poulet et l'autruche sera considérée comme l'état dérivé.

#### ➤ **Diapo**

## **II.2 LES TROIS MÉTHODES DE SYSTÉMATIQUE**

Les différentes écoles historiques de systématique divergent principalement dans leur façon d'appréhender l'apparement. Si la systématique phénétique est quasiment abandonnée, la systématique évolutionniste est très peu utilisée et seule la démarche phylogénétique est usuellement utilisée aujourd'hui.

### **II.2.1 La systématique phénétique**

Cette approche dite de taxonomie numérique (ou **systématique phénétique**) est basée sur la quantification de ressemblances globales entre organismes.

### A. Le principe de la méthode

Cette école - Sneath et Sokal (1973) - établit des « classifications » basées sur une ressemblance globale c'est-à-dire sur l'ensemble des cas envisagés ci-dessus sans toutefois les distinguer. L'approche phénétique s'appuie sur des matrices construites à partir de degrés de similitude entre caractères pour chaque couple de taxon. A partir de ces données, on peut construire des figures arborescentes nommées **phénogramme** qui représentent la distance entre taxons ; la longueur des branches représente leur degré de similarité.

Cette démarche non-évolutive rend compte des divergences phénétiques entre taxons mais ne représente pas la phylogénie des organismes. Après un vif succès dans les années 1970, surtout pour son formalisme mathématique, elle disparaît peu à peu et ne subsiste aujourd'hui qu'en phylogénie moléculaire (méthode du Neighbor-Joining).

### B. Un exemple : la méthode de l'UGPMA

Dans le cas des séquences alignées, la distance calculée est le nombre de nucléotides ou d'acides aminés différents entre les deux espèces, divisé par le nombre de sites examinés. En somme, il s'agit d'un pourcentage de différences dans les séquences des deux espèces.

Les distances déterminées sont inscrites dans une matrice (tableau à deux entrées). Il existe plusieurs techniques de construction d'un arbre à partir d'une telle matrice.

La plus simple de ces méthodes est celle de l'**UGPMA** (Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages ou méthode de regroupement non pondéré par paire en utilisant les moyennes arithmétiques). Le principe de cette méthode est de regrouper successivement des organismes par paires sur la base de moyennes calculées à partir de données correspondant à des distances.

Prenons 5 organismes, A, B, C, D, E et des **distances exprimant le degré de différence** entre ces organismes (par exemple le nombre de nucléotides différents pour une même séquence d'acide nucléique ou bien l'expression de cette différence par une distance ou un pourcentage). La matrice ci-contre exprime ce premier résultat.

#### ➤ Phyl 9

A partir de ces données, on peut s'apercevoir que B et C sont les espèces les plus apparentées (distance la plus faible dans la matrice), elles forment donc une première paire.

Ensuite on recalcule des distances par rapport à la paire B-C et on obtient une seconde matrice.

Les nouvelles valeurs sont obtenues en faisant la moyenne des précédentes valeurs. Par exemple, la distance entre A et B-C est égale à la moyenne arithmétique des distances entre A et B d'une part, et A et C d'autre part.

Sur cette nouvelle matrice, on constate que D et E sont les espèces les plus apparentées. On continue de cette façon jusqu'à ce que les relations entre tous les organismes soient résolues. Les résultats sont traduits sous forme d'un arbre appelé **phénogramme** et où la longueur des branches rend compte des distances calculées :

#### ➤ Phyl 10

Il existe d'autres méthodes (Fitch et Margoliash, Neighbor-joining) plus élaborées.

Remarque les arbres de distances ou phénogrammes expriment des degrés de ressemblance entre taxons mais la ressemblance n'est pas toujours proportionnelle à la parenté, par exemple en cas de divergence extrême d'un taxon.

### C. Apports et limites des approches génétiques et moléculaires

La méthode UGPMA a l'avantage de pouvoir s'effectuer « à la main » si la matrice n'est pas trop grande. Mais elle présente l'inconvénient de nécessiter l'hypothèse que les séquences évoluent à la même vitesse dans toutes les branches de l'arbre. C'est un réel désavantage car ce postulat est de plus en plus rarement vérifié. S'il n'est pas respecté, l'arbre est faux.

Depuis les années 1960, les protéines et les acides nucléiques sont utilisés pour déterminer des relations de parenté entre organismes. L'ADN nucléaire, l'ADN mitochondrial et les ARN ribosomiques sont étudiés par séquençage et hybridation moléculaire.

On peut comparer aussi les séquences d'acides aminés des protéines. Les protéines sont étudiées par séquençage, électrophorèse d'isoenzymes et techniques immunologiques. Toutes ces techniques donnent des résultats pouvant être traités par une **méthode phénétique** et donnent des résultats sous forme de distance. Le séquençage peut en plus donner des résultats sous forme de caractères analysable aussi par la méthode cladistique.

#### ➤ Phyl 11

On peut comparer les caryotypes. Chez l'homme ( $2n = 46$ ) et le Chimpanzé ( $2n = 48$ ), les parentés sont évidentes.

#### ➤ Phyl 12



Par exemple, chez les agnathes (vertébrés aquatiques dépourvus de mâchoires), on a une hormone produite par l'hypophyse qui contrôle l'équilibre ionique, la vasotocine, faite de 9 acides aminés.

Chez les Sélaciens (groupe du requin), il existe deux hormones, la vasotocine et valitocine, toutes deux de 9 acides aminés et ne différant que de deux acides aminés entre elles. Ces deux hormones ont une nouvelle fonction en plus de la précédente, stimuler la paroi de l'oviducte.

Chez les autres vertébrés (Amphibiens, tortues, oiseaux, mammifères), il existe plusieurs formes différentes assez proches les unes des autres mais ayant des fonctions différentes. Par exemple, chez les Mammifères, la vasopressine et l'ocytocine sont deux protéines très proches (2 AA seulement de différence) mais l'une (la vasopressine = ADH) intervient dans le contrôle des mouvements d'eau et l'autre (l'ocytocine) dans la contraction des muscles lisses utérins (mise bas, accouchement) ou des glandes mammaires (lactation).

### ➤ Phyl 13

Le mécanisme proposé est un crossing over inégal, ayant abouti à un échange non symétrique de chromatine : un des chromosome perd un quantité d'ADN qui est gagné par l'autre. Une des copies peut alors évoluer (mutation ponctuelle) alors que l'autre demeure. Ce type d'évolution est appelée évolution par **duplication/ divergence**.

### ➤ Phyl 14

**Seule l'étude de l'ADN donne un accès direct** aux informations contenues dans le génome. En utilisant les protéines on a une perte d'information du fait que les séquences non codantes, les mutations muettes (3ème codon d'un triplet) et les introns ne sont pas pris en compte.

**Par ailleurs, l'alignement des séquences ne se fait pas toujours facilement.** En effet, si deux séquences sont décalées d'un nucléotide ou d'un acide aminé, on ne va pas comparer des choses similaires: on aura des divergences ou des ressemblances pour un site donné n'ayant pas la même signification. Les arbres ainsi reconstruits **ne traduisent pas la phylogénie** d'un groupe mais **le degré de ressemblance entre molécules**.

On ne peut pas parler de l'utilisation des données moléculaires en phylogénie sans évoquer le **concept d'horloge moléculaire** (cf cours évolution). Mis au point au cours des années 1960, il repose sur le postulat que le **taux de substitution des nucléotides au sein du génome serait constant au cours du temps**. Ainsi, selon les divergences existant entre les séquences d'un même gène entre organismes, il serait possible d'avoir une estimation de la date de divergence entre organismes. En réalité, les horloges moléculaires ne fonctionnent pas de manière régulière : non seulement elles avancent plus ou moins vite selon la période de temps considérée, mais aussi selon le groupe d'organismes considéré ; par exemple, chez les muridés (souris, rat) et les primates, les taux d'évolution pour les mêmes gènes sont différents de ceux que l'on observe chez les autres vertébrés. Il n'existe donc pas une horloge moléculaire, mais des horloges moléculaires, chacune ayant une « valeur locale ».

Les phylogénies moléculaires ne sont pas moins fiables ni moins solides que les autres. Elles ne sont pas non plus la panacée. En fait, il convient de **prendre en compte, de comprendre, de critiquer et de confronter les résultats obtenus par toute méthode de phylogénie** et d'utiliser l'une pour faire progresser l'autre, et vice-versa.

## II.2.2 La systématique évolutionniste

Ce mode de classification repose sur la prise en compte de l'ensemble de l'homologie (voir Phyl 6, cas 1 et 2) **sans toutefois distinguer apomorphie et plésiomorphie**. Cette approche s'intègre dans la synthèse néo-darwinienne de l'évolution (E. Mayr) et vise à unifier la systématique et la biologie évolutive des années 1970. Elle repose sur l'idée d'une évolution qui serait complexifiant et progressiste.

Dans ce cadre de pensée, un groupe « monophylétique » est défini sur la **base de caractères** qui sont, **sans distinction, primitifs ou dérivés**.

Selon ce point de vue, les oiseaux et les reptiles forment deux groupes monophylétiques indépendants ! La position des oiseaux est défendue en raison de leurs nombreuses adaptations singulières (vol, plumes, bréchet, ailes) qui justifient le « saut adaptatif » qui sous-tend l'isolement de ce groupe. On sait aujourd'hui que les oiseaux sont proches des crocodiles actuels et que les caractères anatomiques définissant les « reptiles » sont des caractères primitifs : **ce groupe est paraphylétique**. L'approche évolutionniste a défendu la conservation du groupe des reptiles en raison de leurs « cohérences » biologique, physiologique et écologique versus les oiseaux. Il s'agit plutôt d'un « grade adaptatif » qui n'est pas monophylétique.

C'est pour cette raison que cette école est nommée **gradiste**. Un grade est défini comme un groupe d'êtres vivants apparentés parce que partageant un même plan général d'organisation. Les différences sont alors interprétées comme des sauts évolutifs. Cette approche n'est plus utilisée actuellement, l'une des principales critiques qui lui est adressée repose sur le choix arbitraire des caractères sur lesquels fondé la notion de saut évolutif.

### ➤ Phyl 15

La **systematique gradiste** reconnaît le statut de classe pour les reptiles et pour les oiseaux, en considérant ces derniers comme le fruit d'un saut évolutif justifiant leur séparation par rapport aux reptiles (nombreuses adaptations liées au vol chez les oiseaux : plumes, bréchet, ailes).

La **systematique cladiste** privilégie quant à elle des ressemblances morpho-anatomiques entre oiseaux et crocodilien pour les rassembler au sein des du clade des archosaures et les distinguer de celui des lépidosaures. Si elle reconnaît également des oiseaux comme un clade au sein des archosaures, elle ne permet pas de faire de même pour les reptiles. En cladistique, seul le groupe monophylétique a une valeur.

### II.2.3 La systematique phylogénétique ou cladistique

La cladistique désigne à la fois une école de pensée et une méthode de reconstruction phylogénétique. Ce mode de classification repose exclusivement sur la recherche d'homologie secondaire (voir Phyl 6, **cas 1**), c'est-à-dire le partage d'innovations évolutives ou états dérivés de caractères. Ces indices d'apparement permettent de détecter et d'établir des groupes monophylétiques. Le partage d'états primitifs ne renseigne pas sur la phylogénie.

Un groupe est qualifié de **monophylétique s'il comprend un ancêtre commun hypothétique et l'ensemble de ses descendants**. En cela, il diverge du **groupe paraphylétique** dans lequel il manque certains descendants issus de l'ancêtre commun mais aussi du **groupe polyphylétique** pour lequel il manque l'ancêtre commun lui-même.

#### ➤ Phyl 16a

Ceci oppose la classification phylogénétique aux classifications traditionnelles qui comportent de nombreux groupes paraphylétiques, voire polyphylétiques tels :

- ✓ les **poissons** qui possèdent tous des nageoires, ce qui en exclut les tétrapodes mais sans les tétrapodes, ils sont paraphylétiques ;
- ✓ Les **reptiles** (tortues, rhyhocéphales, squamates, crocodiles) ont le même ancêtre commun (l'ancêtre des amniotes) mais il manque en leur sein le groupe des oiseaux ;
- ✓ Les **crustacés** ont le même ancêtre commun (l'ancêtre des pancrustacés) mais ils contiennent également les insectes ;
- ✓ Les organismes filamenteux hétérotrophes regroupés sous le nom de **champignons** (eumycètes, oomycètes) sont polyphylétiques ;
- ✓ Les **algues**, les **végétaux**,...sont également polyphylétiques.

Ainsi, seules les synapomorphies prouvent l'apparement et seuls les groupes monophylétiques fondés sur ces caractères possèdent une histoire évolutive rigoureusement commune.

La mise en pratique de la méthode cladistique suppose de rechercher la topologie la plus cohérente par rapport à la distribution des états de caractères dans un groupe. Ce principe d'optimisation du partage des états de caractères est nommé « **principe de parcimonie** ». **Rechercher une parenté**, c'est-à-dire déterminer les couples de taxons qui **partagent des états de caractères dérivés de façon exclusive**, suppose de les comparer à une référence, un groupe extérieur à l'analyse (ou plusieurs). La prise en compte de ce **groupe-externe** permet également la **polarisation des caractères**. On effectue le plus souvent cette opération à posteriori ce qui revient à **raciner l'arbre** ou encore lui donner un point de référence externe. En pratique, la méthode consiste à :

- 1) **définir les caractères homologues** (homologie primaire) dans le groupe de taxons que l'on étudie (= construire une matrice taxon-caractère),
- 2) **polariser ces caractères**, c'est-à-dire raciner l'arbre sur un groupe externe (en réalité cette démarche est toujours réalisée plus tardivement !)
- 3) **éliminer** ceux qui sont inutiles pour l'analyse,
- 4) envisager tous les cas possibles des relations entre taxons,
- 5) placer les hypothèses de transformations de caractères sur chaque cas et appliquer une première fois le principe de parcimonie afin de minimiser le nombre de transformations,
- 6) utiliser une seconde fois le principe de parcimonie pour ne garder que la situation présentant le nombre minimal de transformations,
- 7) utiliser la solution obtenue comme hypothèse des relations de parentés entre taxons afin de déterminer quels caractères initialement considérés comme homologues sont des synapomorphies..

### II.2.4 Un exemple d'analyse cladistique : l'évolution des vertébrés

Espèces choisies: carpe, tortue, lézard, crocodile, poulet, cachalot, rat.

Dans le tableau 1, pour chaque caractère sont précisés l'état primitif et l'état dérivé. Le tableau 2 rend compte des observations sur l'état des caractères pour chaque espèce. (0: état primitif; 1 : état dérivé).

#### ➤ Phyl 16b

#### Raciner l'arbre

Chez la carpe aucun caractère n'est sous sa forme dérivée. On peut donc considérer qu'elle est la moins évoluée dans le groupe étudié. Nous pouvons donc déjà « raciner » notre arbre phylogénétique (**rectangle rouge**)

Le carré noir indique que sur la branche sur laquelle il est placé, des caractères sont passés de l'état primitif à l'état dérivé, ici les caractères a, b, c, d, et e (le cas du cachalot ou e est à l'état primitif sera examiné ci-après). (rectangle vert)

L'analyse de la répartition des états dans le groupe des « autres espèces » nous conduit à le scinder en deux avec :

- ✓ d'une part, les espèces où les caractères f, g et h sont passés à l'état dérivé (rat et cachalot) (rectangle bleu)
- ✓ et, d'autre part, les espèces chez lesquelles c'est le caractère o qui est passé à l'état dérivé (tortue, lézard, crocodile et poulet). (rectangle marron) → **Arbre 1**

### Le cas particulier du cachalot

Sur la base du caractère e, deux hypothèses sont possibles :

- ✓ le placer hors du groupe des « espèces autres que la carpe », donc d'en faire l'aboutissement d'un autre phylum (**hypothèse 1**) ; mais il y aurait dans ce cas conflit de caractères: en effet, il faudrait admettre que les caractères évolués communs au cachalot et au rat (caractères f, g et h) soient apparus indépendamment dans les deux lignées.
- ✓ considérer que dans la lignée ayant conduit au cachalot il y ait eu réversion du caractère e, c'est-à-dire perte de l'état dérivé de ce caractère (**hypothèse 2**).

Nous sommes donc en présence de deux reconstitutions possibles avec un événement de réversion d'une part et trois apparitions indépendantes dans deux lignées d'autre part. Le principe de parcimonie nous conduit à choisir la solution la plus simple, la réversion (**hypothèse 2**).

### La classification du groupe tortue, lézard, crocodile et poulet

Elle est déduite logiquement des états du caractère n, puis des caractères k, l, m et enfin des caractères i et j (3 petits rectangles gris)

#### ➤ Phyl 17a

On obtient ainsi un cladogramme des relations de parenté entre 7 espèces de vertébrés sans utiliser des données temporelles, sans utiliser les fossiles, sans utiliser des données moléculaires. Cet arbre permet pourtant de recueillir des informations importantes sur l'évolution du groupe :

- ✓ il est possible de préciser l'ordre relatif d'apparition des caractères évolués,
- ✓ la différenciation des mammifères vis-à-vis des autres tétrapodes a eu lieu bien avant la divergence entre crocodiles et oiseaux,
- ✓ le groupe des reptiles apparaît bien comme un groupe paraphylétique et non pas monophylétique (sauf à considérer que les oiseaux sont des reptiles !) et n'est donc **pas un taxon pertinent**.

**Que devient le cladogramme si l'on rajoute une espèce ?**

#### ➤ Diapo Coelacanth

### Une espèce vivante : le coelacanth.

Ce « poisson », appelé à tort « fossile vivant » est en réalité une **forme panchronique**, découvert en 1938. Célèbre pour représenter dans la nature actuelle un groupe d'animaux qui n'était connu auparavant que par de nombreux fossiles datés de 70 Ma, le groupe des Actinistiens. Saa nageoire dorsale est creuse et la coordination de ses mouvements est celle d'un tétrapode. Le tableau ci-dessous présente les états de caractères chez cet animal.

#### ➤ Phyl 17b

De ce fait, la précédente chronologie d'évolution des caractères est plus précise. Il en serait de même si on avait ajouté des caractères. En fait, il faut étudier le maximum de caractères possibles, ce nombre devant être supérieur au nombre d'espèces étudiées. Au delà d'un certain nombre de caractères, une analyse « à la main » n'est plus réalisable et l'on a recours à des logiciels d'analyse appliquant le principe de parcimonie.

#### ➤ Diapo Tyrannosaure

### Une espèce fossile le tyrannosaure.

Dinosaure carnivore du crétacé supérieur nord-américain. Les états des caractères pour cet animal sont rapportés dans le tableau ci-dessous (les points d'interrogation indiquent que l'état du caractère est inconnu parce que l'état du fossile ne permet pas de le déterminer).

#### ➤ Phyl 18

Compte tenu des éléments du tableau, le tyrannosaure vient se placer dans la classification entre le crocodile et le poulet.

Ce nouveau cladogramme apporte quatre enseignements supplémentaires :

- ✓ la chronologie est encore affinée (le caractère j a évolué en dernier),
- ✓ les **oiseaux sont étroitement apparentés aux dinosaures** (groupe des Maniraptora, connus dans le Crétacé supérieur),
- ✓ des **états de caractères du tyrannosaure peuvent être déduits** : **sauf phénomène de réversion**, il est fortement probable qu'un embryon de tyrannosaure se développait dans une poche amniotique et qu'une fois né il possédait un poumon fonctionnel, un gésier et un œil avec une membrane nictitante
- ✓ une date minimale peut être donnée pour la divergence oiseaux-dinosaures : le **Crétacé supérieur** (en fait, d'autres fossiles permettent de «vieillir» cet événement et de le dater à 145 millions d'années, au Jurassique).

La prise en compte des fossiles dans la reconstitution phylogénétique donne donc des informations complémentaires, notamment sur les dates minimales de divergence entre groupes.

**Bilan** : L'homologie primaire est un pari concernant la similarité des caractères analysés, basé sur des connexions anatomiques similaires ou sur une origine embryologique commune. Les caractères homologues permettent la construction d'arbres phylogénétiques qui reflètent non seulement l'évolution de chaque caractère mais également celui des espèces qui les partagent.

La systématique phylogénétique suit une démarche explicite, dont chaque étape, formalisée, exclut le choix arbitraire des caractères et des catégories taxonomiques. Le partage d'un état dérivé de caractère (ou homologie secondaire ou encore synapomorphie) entre plusieurs espèces est l'indication formelle d'une origine évolutive commune. Ces espèces constituent un groupe monophylétique et, dans tous les autres cas, le partage de ce caractère résulte d'une convergence ou d'une réversion (= homoplasies).

Tout comme l'anatomie, l'évolution moléculaire est fondée sur des homologies (ici de séquences) ; l'utilisation conjointe de modèles d'évolution moléculaire associés à une approche probabiliste permet de construire des arbres phylogénétiques.

#### ➤ Phyl 19

### CONCLUSION

L'histoire des classifications est le reflet de l'évolution des idées en sciences biologiques. La classification linnéenne apparue au milieu du XVIII<sup>e</sup> siècle est basée sur les ressemblances et les dissemblances entre organismes et ne recherche pas leurs liens de parenté. À la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, l'idée que les espèces se modifient est acquise. À la fin du XIX<sup>e</sup> et durant le XX<sup>e</sup> siècle, les idées darwiniennes de variation et d'évolution sont progressivement intégrées dans les classifications.

Lors de la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, la systématique phénétique, basée sur des matrices de distance permet la construction de phénogrammes. Elle est rapidement supplantée par la systématique phylogénétique, basée sur le **concept d'homologie**, plus précis que la notion de ressemblance et surtout qui s'appuie sur une analyse de l'évolution des caractères.

Il en résulte des cladogrammes qui cherchent à déterminer « qui est plus proche de qui » et non « qui ressemble à qui ». La méthode cladistique s'appuie sur le **principe de parcimonie** et vise à déterminer les couples de taxons qui partagent des états de caractères dérivés de façon exclusive.

La recherche des homologies permet la détermination de **groupes monophylétiques**. La phylogénie moléculaire, basée sur l'analyse des séquences homologues des ARN ribosomiaux montre que **l'arbre du vivant ne peut être raciné**.

