

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

Un Rhinograde en
position de vie

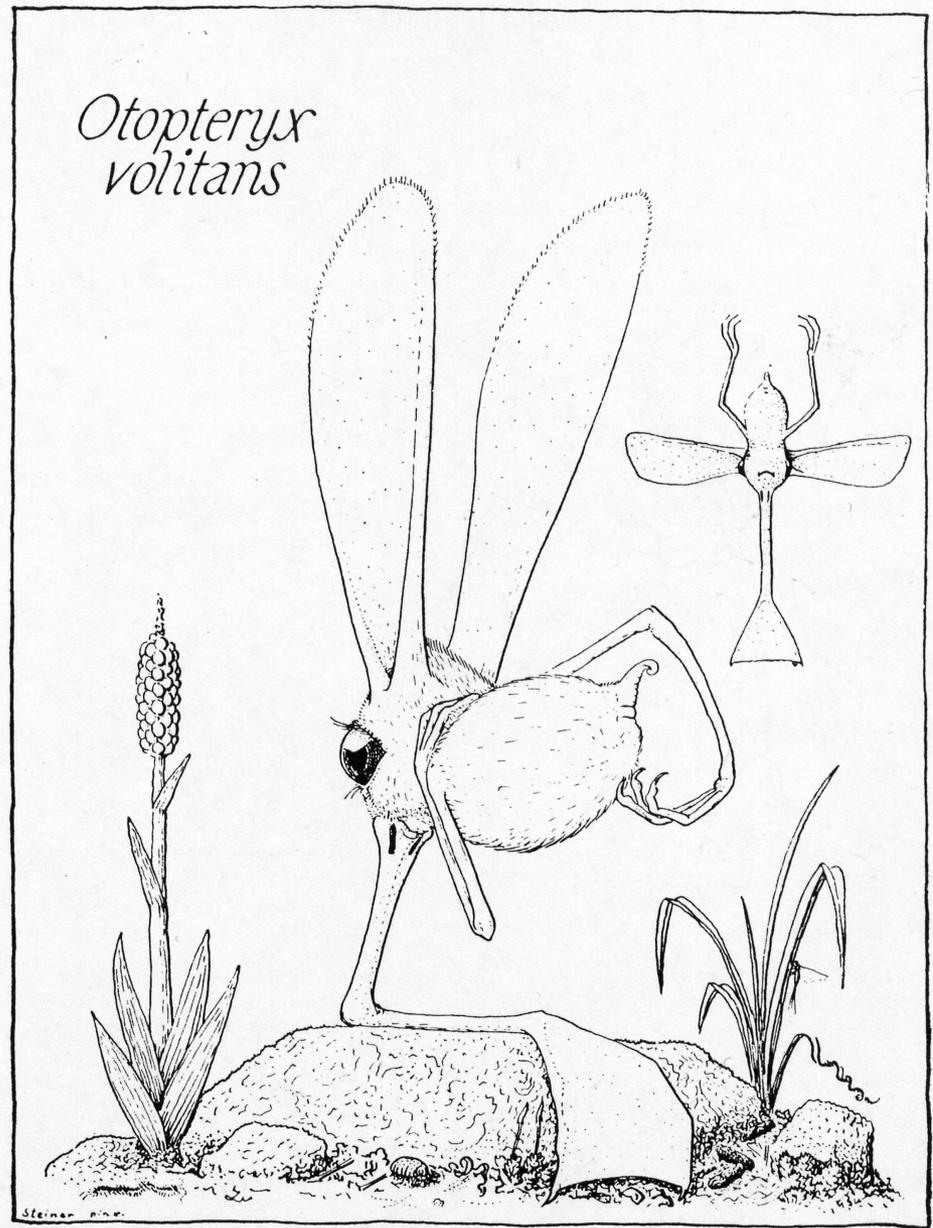
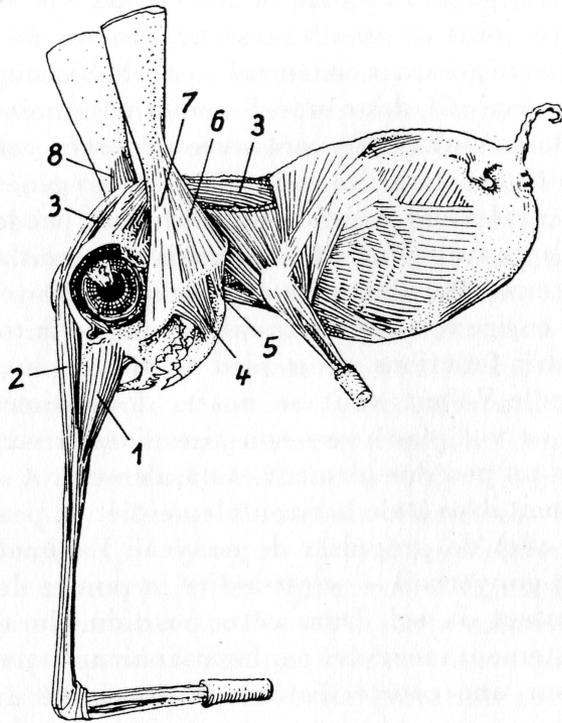


PLANCHE VIII. — *Otopteryx volitans*.

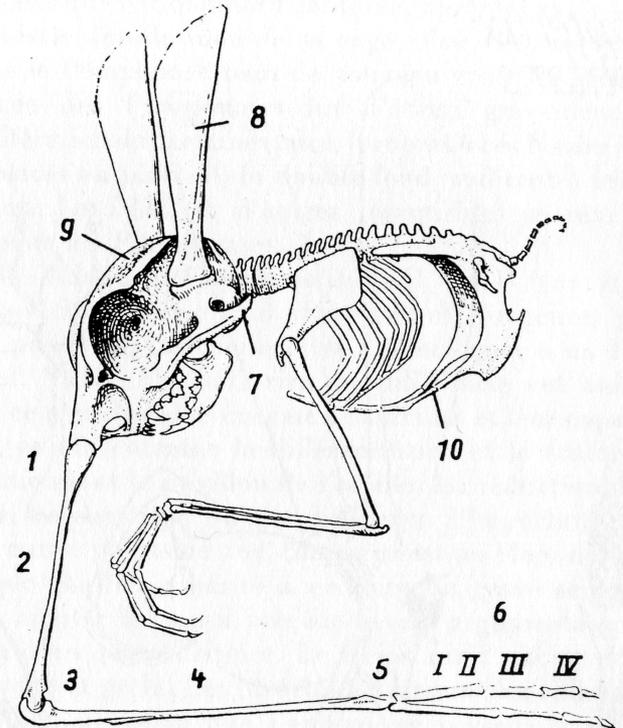
Ecorché et squelette d'un Rhinograde



Otopteryx volitans, musculature. (Orig.)

- | | |
|---|---|
| 1 - <i>M. lacrymonasuralis.</i> | 5 - <i>M. depressor mandibulae.</i> |
| 2 - <i>M. extensor nasipodii superficialis.</i> | 6 - <i>M. aeroplano-jugalauris posterior.</i> |
| 3 - <i>M. extensor nasipodii longus.</i> | 7 - <i>M. aeroplano-jugalauris anterior.</i> |
| 4 - <i>M. masseter.</i> | 8 - <i>Levator aerop lanae.</i> |

A 3, à droite,
la résection partielle du m. trapèze cervical permet d'apercevoir le m. extenseur du nasipode.



Otopteryx volitans, squelette. (Orig.)

- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1 - <i>Articulatio nasofrontalis.</i> | 6 - <i>Rhinanges (= Nasanges) I-IV.</i> |
| 2 - <i>Nasur.</i> | 7 - <i>Processus jugalauris.</i> |
| 3 - <i>Articulatio de-tonasal.</i> | 8 - <i>Os alae auris (= Cartilago aeroplana).</i> |
| 4 - <i>Nasibia.</i> | 9 - <i>Christa temporalis.</i> |
| 5 - <i>Articulatio carponasalis.</i> | 10 - <i>Processus pubici.</i> |



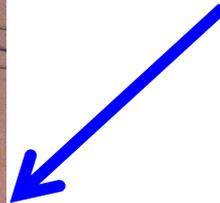
Pedibus sexipensum

Classe des Penismobilia

Ordre des Cerebrobsedae

Famille des Sempererectionidates

Musée Dali
Figueres



Le croconard



Message pour les candides !

Tout ce que vous venez de lire
n'existe pas en réalité

Les rhinogrades (qui marchent avec leur nez !) De nombreuses personnes ont cru à l'existence des rhinogrades, car le livre était réellement écrit comme un vrai livre scientifique. Il s'agissait cependant en fait d'un canular, du zoologiste allemand Gerolf Steiner.

Pedipus sexipensum est une invention de « moi » suite à une visite au musée Dali de Figueras.

Quand au croconard, je n'en ai jamais rencontré !

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

INTRODUCTION : UNE BREVE HISTOIRE DES CLASSIFICATIONS

Le mot taxinomie - ou taxonomie - est proposé en 1813 par le botaniste De Candolle pour désigner la science des lois de la classification des formes vivantes.

Aristote (385-322 AVJC) propose une méthode « divisive » qui aboutit à un partage dichotomique dont l'un des termes est défini de façon négative (plantes avec/plantes sans).

Une autre méthode « agglomérative » consiste à rassembler les organismes sur des critères de similarité.

Au **XVII^e siècle**, **Tournefort** (1656-1708), botaniste de Montpellier arrive à la notion de niveau hiérarchique ou **taxon** dont la codification sera faite par **Linné** au **XVIII^e siècle** (1707-1778) avec le système « **RECOFGE** » chez les animaux. C'est la naissance de la nomenclature binomiale.

Vers la fin du **XVIII^e siècle**, **Jussieu** pour les végétaux et **Cuvier** pour les animaux proposent une classification dite naturelle.

Au XIX^e siècle, Darwin prend en compte la variabilité naturelle des espèces qui était considérée jusqu'alors comme négligeable et propose qu'une population donnée évolue au cours des générations. Ainsi l'ordre de la nature est le reflet de l'histoire évolutive des organismes. La pensée phylogénétique est née.

Au milieu de XIX^e siècle, Haeckel formule les concepts de la phylogénie mais ce n'est qu'au milieu du XX^e siècle (1950) que Hennig (1913-1976) fonde la systématique phylogénétique ou cladistique. Cette méthode se propose de rassembler les espèces en groupes monophylétiques c'est à dire comportant un ancêtre commun, exploitant ainsi le concept darwinien de descendance avec modification.

Entre temps, c'est à dire pendant une centaine d'années, les classificateurs ont confondu la généalogie « *qui descend de qui ?* » avec la phylogénie « *qui est plus proche parent de qui ?* »

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

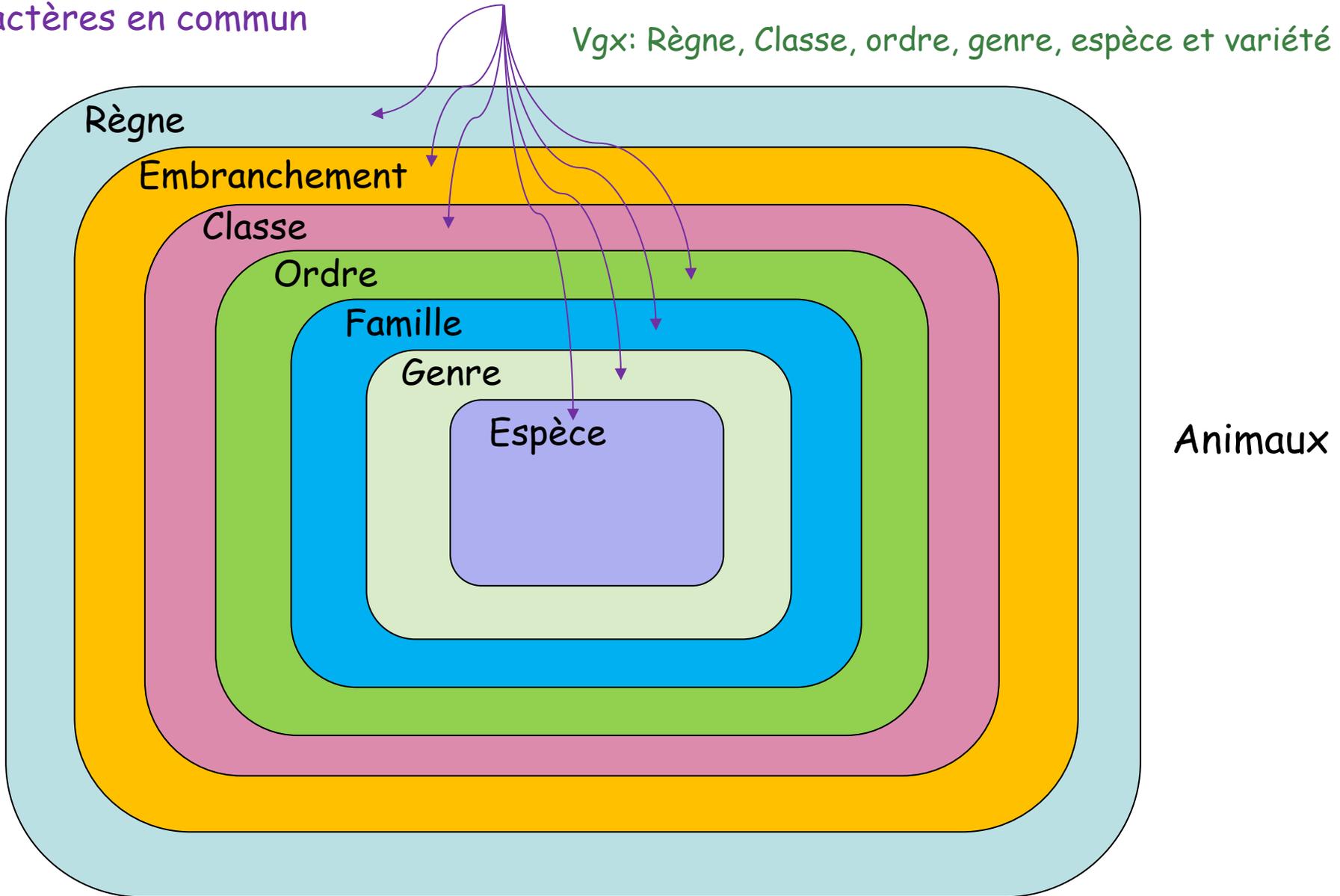
Distinction des organismes basée sur critères identifiables voire quantifiables (morphologiques, anatomique, moléculaires....)

Classement = regroupement des organismes selon ces critères

La classification actuelle cherche à traduire les relations de parentés

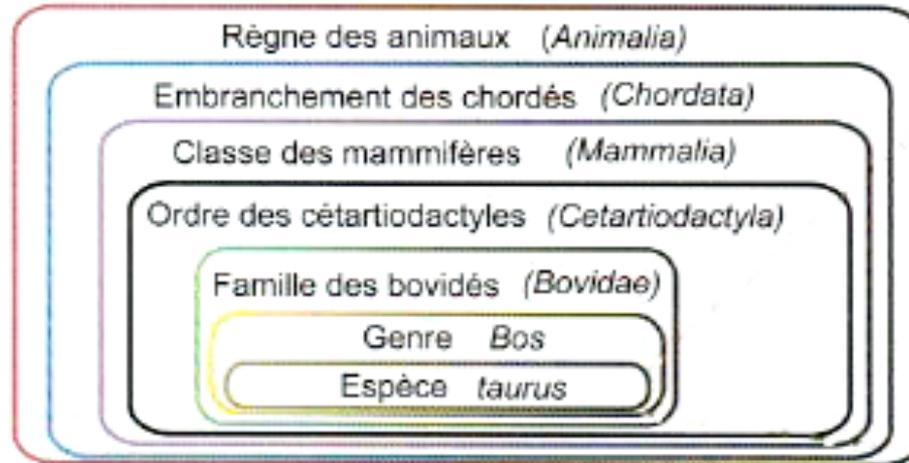
Taxon : entité conceptuelle regroupant tous les organismes ayant certains caractères en commun

Vgx: Règne, Classe, ordre, genre, espèce et variété



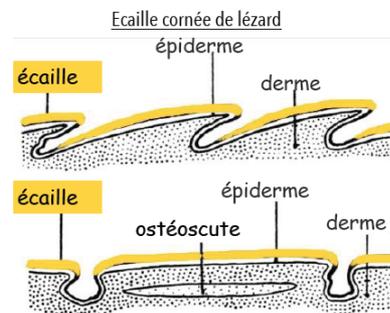
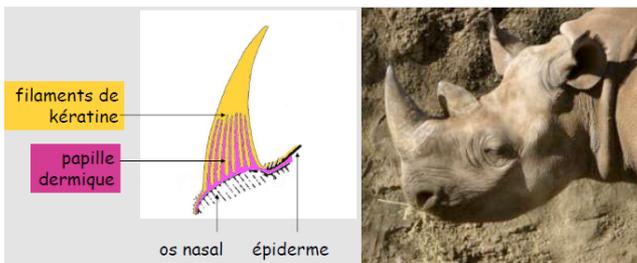
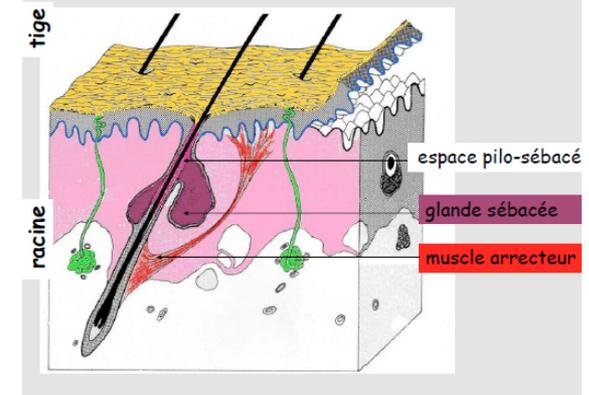
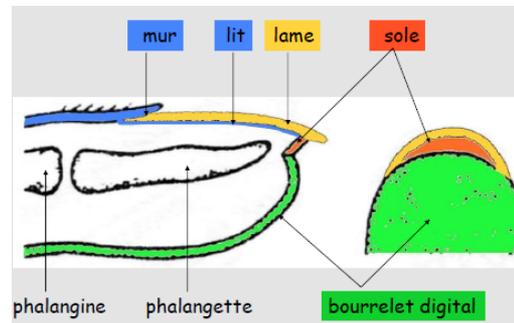
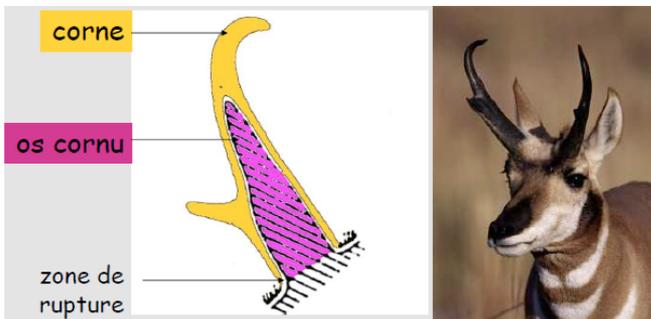
Subordination des caractères : Chaque caractère est propre à un niveau taxonomique

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'intercaler 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.

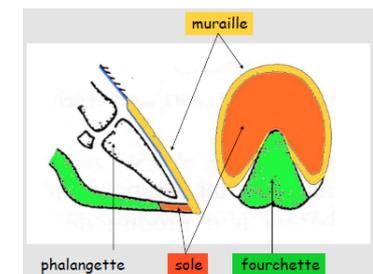


Phyl 1: Quelques exemples de caractères ou attributs

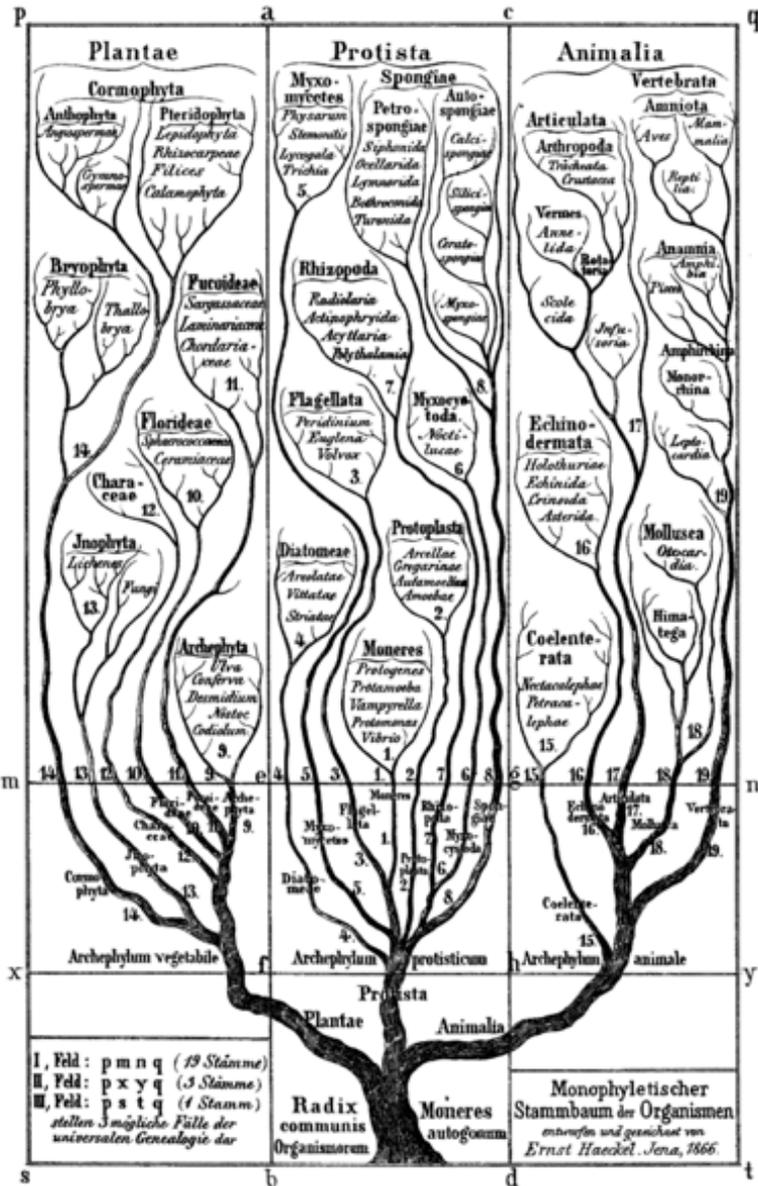
TYPE DE CARACTÈRE	EXEMPLE
Caractères morpho-anatomiques	présence ou absence d'une particularité osseuse (fenêtre <u>anté-orbitaire</u>), présence d'un crâne symétrique ou asymétrique, présence ou absence de poils, présence ou absence de vaisseaux vrais chez les <u>embryophytes</u> .
Caractères <u>étho</u> -écologiques	capacité à produire tel ou tel comportement
Caractères histologiques	présence de tel type de cellule ou de tissu, présence de globules rouges anucléés, présence d'émail,
Caractères cytologiques	présence d'un noyau, présence de chloroplastes
Caractères moléculaires	présence de telle molécule; présence de tel acide aminé, à une position donnée, dans telle protéine; présence de telle base azotée, à une position donnée, dans tel acide nucléique.



Ecaille cornée de crocodile

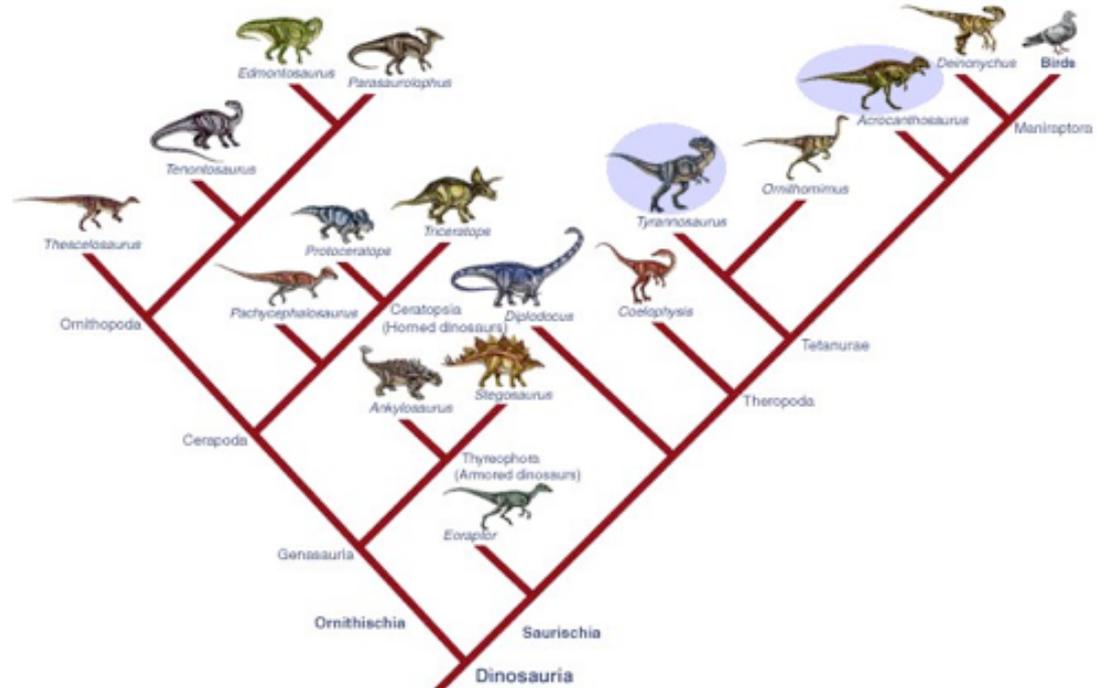


Phyl 2: Arbres comparés de Haeckel (a) et Hennig (b)



(a) Arbre de Ernst Haeckel (1866), basé sur la hiérarchie de la distribution des attributs.

(b) Arbre de Willi Hennig (1966) basé sur le concept d'homologie



Succession d'étapes évolutives,
Idée de but et de progrès: vision finaliste

Notion de ressemblance remplacée
par le concept d'homologie

Bilan

Classification du vivant basée sur le système de nomenclature binomiale linnéen (*Genre espèce*).

Système de type hiérarchique, emboîté qui s'appuie sur:

- ✓ les ressemblances entre organismes et
- ✓ l'idée de subordination des caractères.

La notion de ressemblance a évolué du XIX^e et XX^e siècle :

Aujourd'hui le concept d'homologie sous-tend la systématique phylogénétique moderne ou cladistique.

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

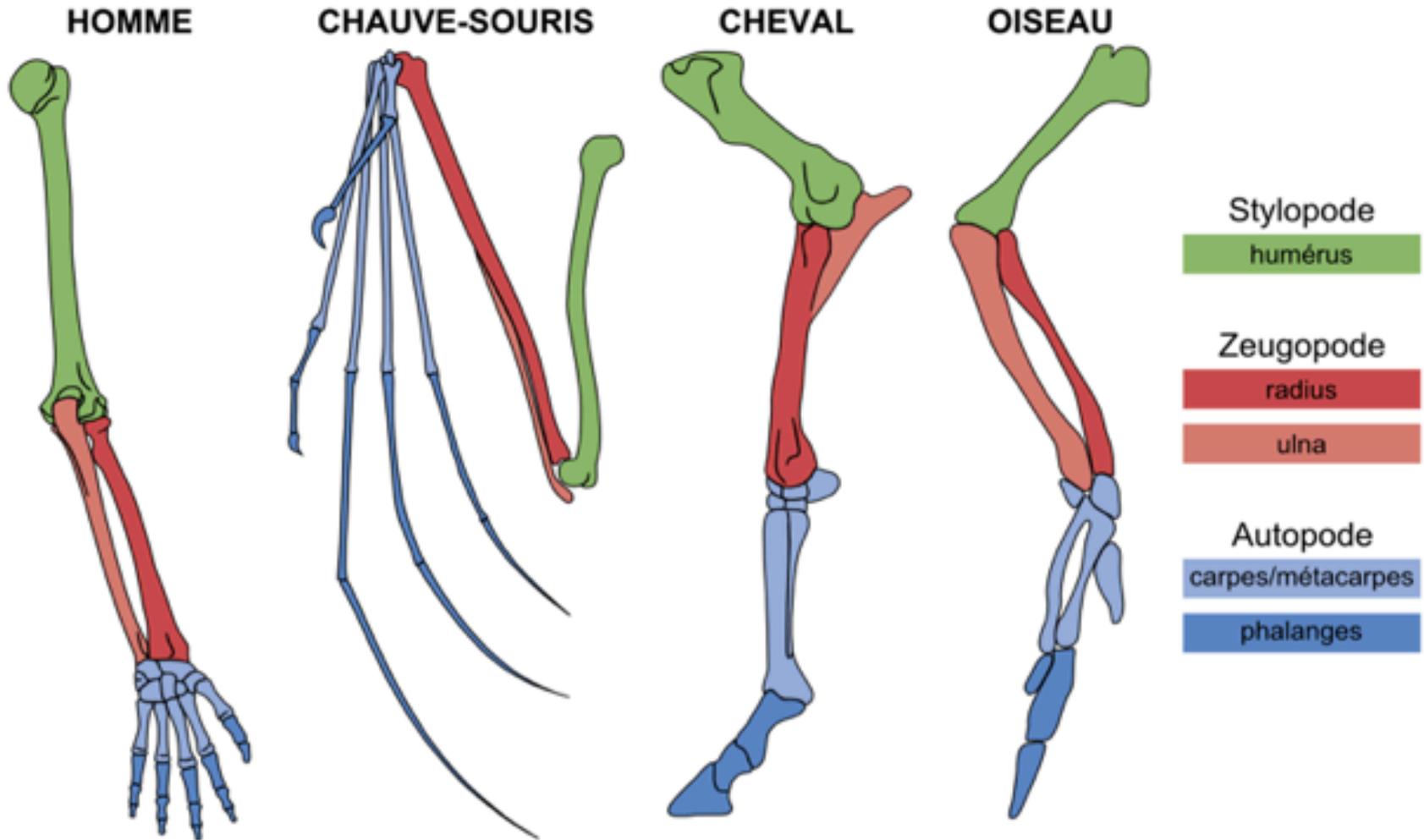
C. Le critère ontogénique et le critère extragroupe

1. Le critère ontogénique

2. Le critère extra-groupe

Phyl 3: Le membre chiridien des vertébrés (in Tout-En-Un, Dunod, 2014)

Étant « encadrés » par le stylo-pode et l'autopode, les os formant le zeugopode (radius-ulna), bien que très différents en forme et taille, sont homologues chez tous les vertébrés.



Hypothèse d'homologie I^{aire} basée sur le principe des connexions.

Principe de connexion anatomique: même connexion avec des structures voisines quelles que soient leurs formes et leurs fonctions.

Infirmier cette hypothèse = trouver un organisme ayant à la fois des membres antérieurs et des ailes

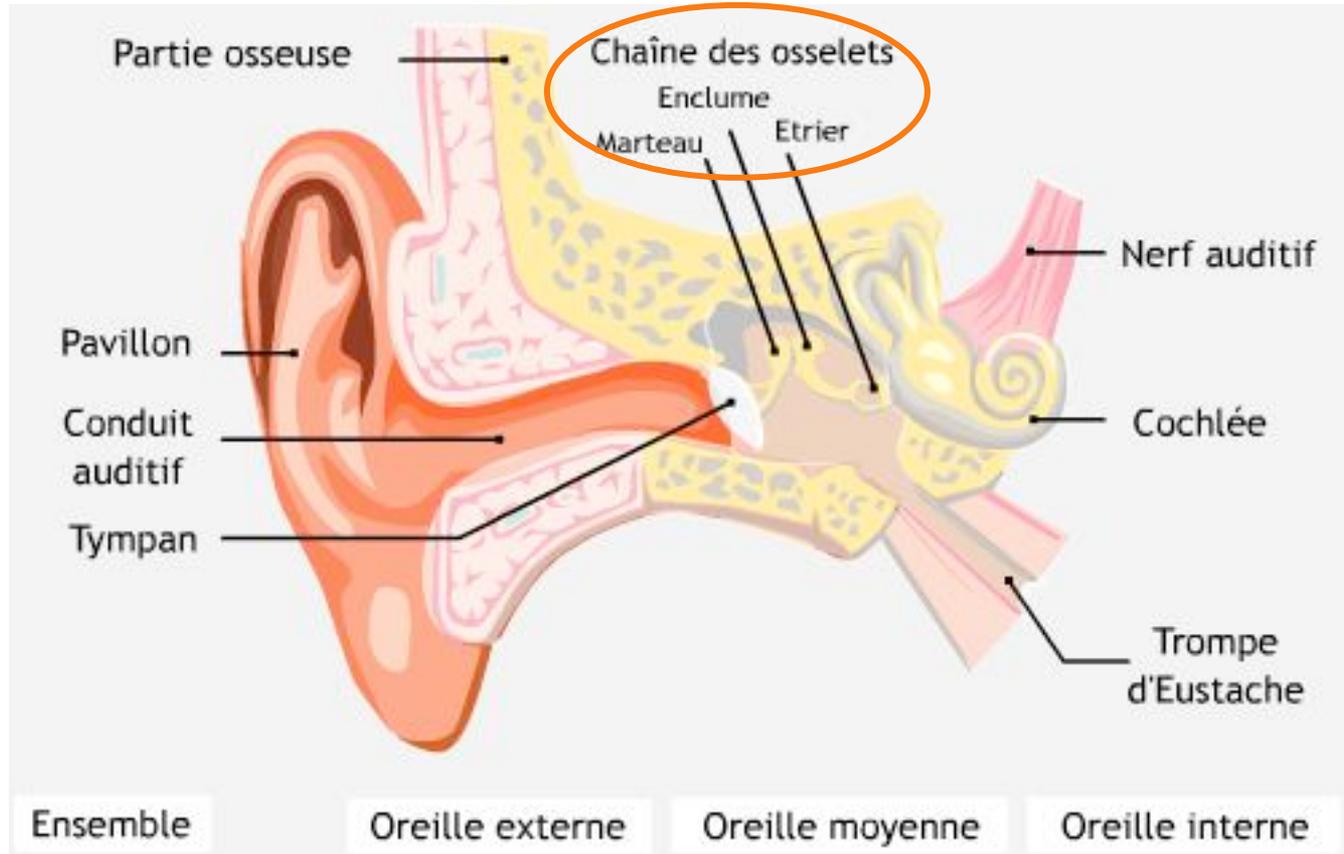


N'existe qu'en statue dans les églises : un ange



Homologie I^{aire} basée sur une origine embryologique commune : cas des os de l'oreille moyenne (marteau, enclume, étrier)

Ils dérivent embryologiquement de pièces squelettiques correspondant à l'articulation de la mandibule



« Transfert » articulation mandibulaire → oreille moyenne bien documenté chez les vertébrés fossiles du Permo-Trias

Bilan

Homologie = similarité d'organes ou de parties d'organes chez plusieurs espèces dont on peut faire le pari qu'elle est héritée d'un ancêtre commun.

Homologie I^{aire}: hypothèse postulée a priori

Homologie II^{aire}: déduction résultant de l'analyse d'un arbre phylogénétique

Seuls les caractères homologues sont les témoins de l'évolution biologique. Ce sont des caractères de même origine embryologique.

L'héritage peut se faire avec des modifications.

Ailes de la chauve-souris et du moineau

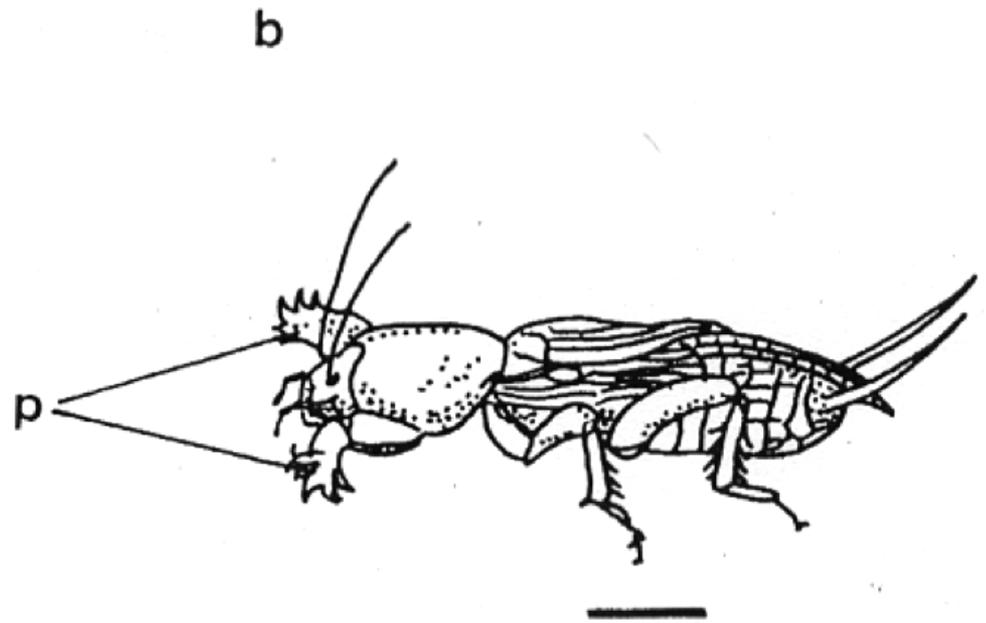
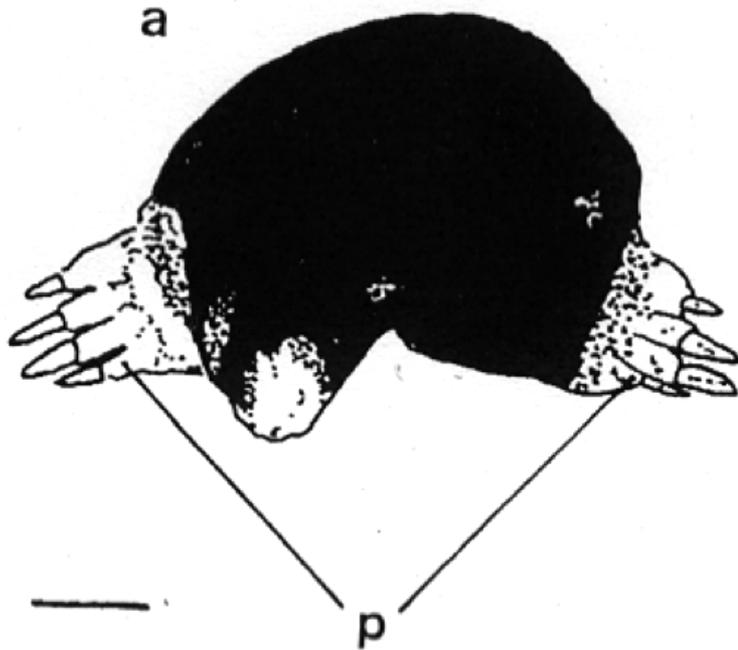
Caractère analogues et homologues



Ailes de l'abeille et du moineau: caractères analogues mais non homologues



PHYL 4: Exemple de structure convergente : une taupe (mammifère) et une courtilière (insecte) dont les pattes antérieures ont des différenciations adaptées au fouissage pour creuser des galeries.



Convergence : acquisition d'un même caractère, dans deux lignées distinctes, de façon indépendante. **Convergence = analogie par la fonction.**

Similarité d'attributs chez plusieurs espèces non héritée par ascendance commune = **homoplasie** : conséquence de la convergence.

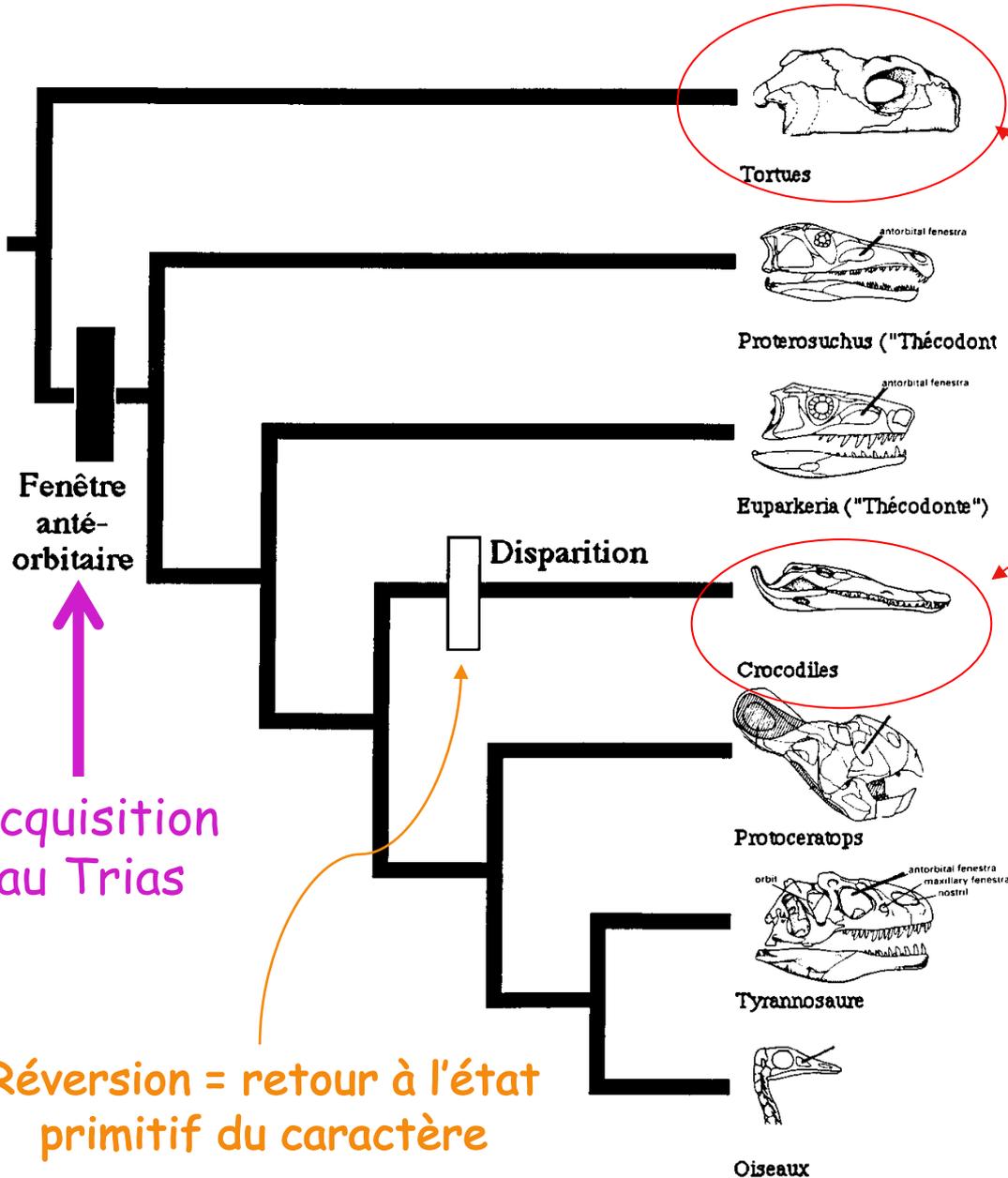
La galerie de la Paléontologie - Tyrannosaure

fenêtre antéorbitaire

orbite



PHYL 5: La réversion: Exemple de la fenêtre antéorbitaire



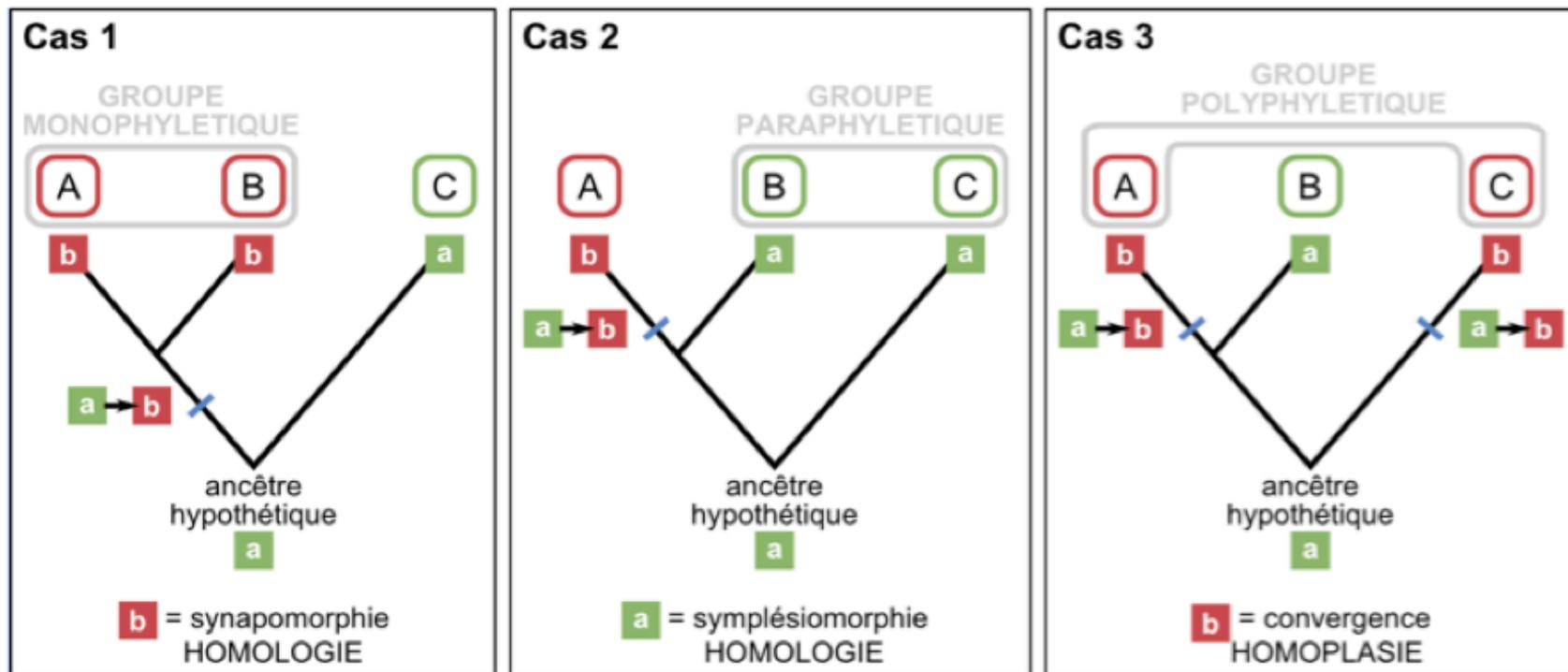
Absence de fenêtre antéorbitaire → Pourquoi ne pas les regrouper ?

Parce que tous les autres caractères indiquent que les crocodiliens partagent de nombreux caractères avec les autres groupes, dinosaures et oiseaux.

Réversion = retour à l'état primitif du caractère

Phyl 6: Les différents types de ressemblances

Les ressemblances entre deux des trois taxons A, B et C dépendent du partage de l'état dérivé ou primitif du caractère X étudié et conduisent à distinguer homologie et convergence.



Cas 1, A et B partagent un état dérivé b du caractère X acquis 1 seule fois : b est une synapomorphie de (A + B). Il y a apparemment des 2 taxons (A plus proche de B que de C) qui forment un groupe monophylétique (**Héritage à partir d'un ancêtre commun = Homologie II^{aire}**)

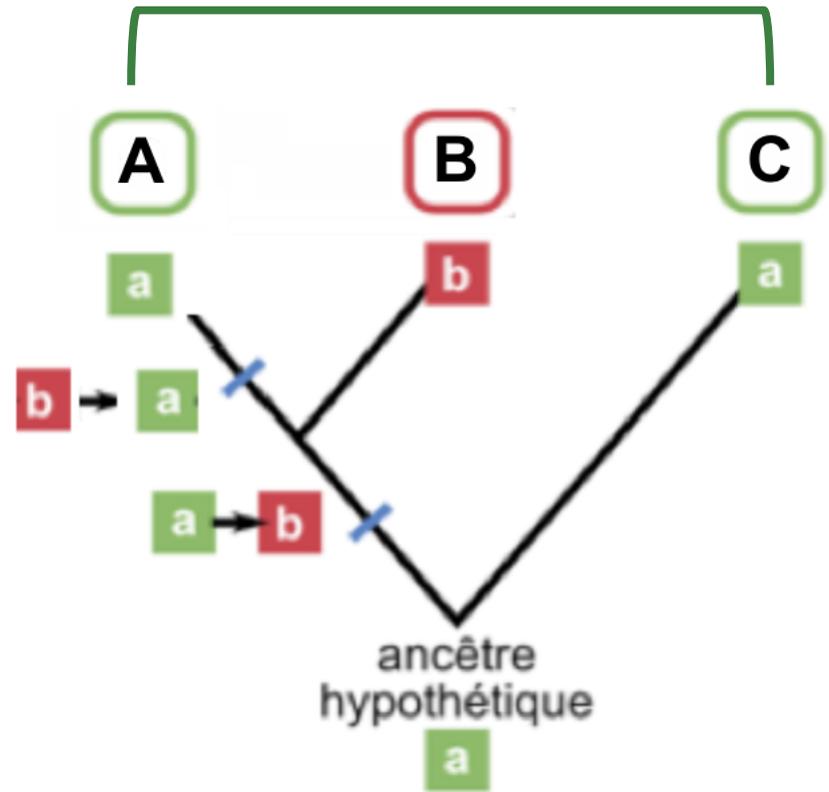
Cas 2, B et C partagent un état primitif a : a est une simplésiomorphie de (B + C). Il n'y a pas apparemment au sens précédent, les deux taxons forment un groupe paraphylétique. (**Hypothèse posée a priori = Hom I^{aire}**)

Cas 3, 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 (**Homoplasie**)

Ressemblance =
hypothèse de départ
Homologie I^{aire}

Reversion

Convergence = homoplasie



La phylogénie moléculaire

- Définition:
 - La phylogénie moléculaire est la discipline ayant pour objectif la reconstruction de l'histoire évolutive des espèces par comparaison des séquences de leurs gènes ou de leurs protéines.
- Données:
 - Un ensemble d'organismes (taxa) et pour chacun un ensemble de données moléculaires (séquences par exemple).

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).

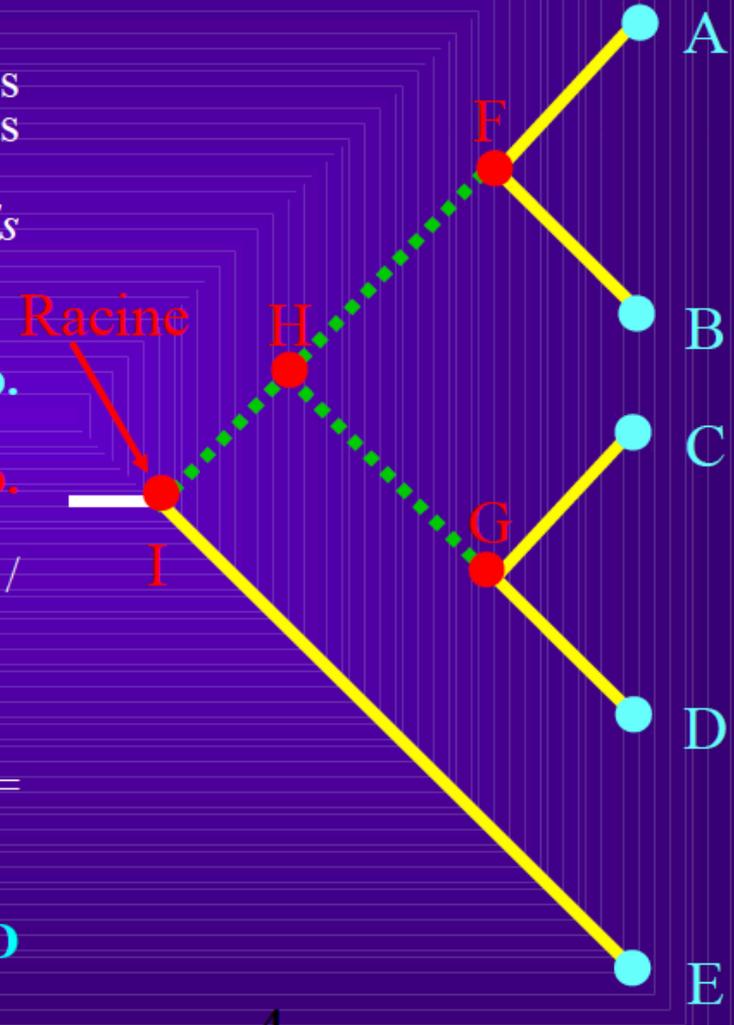
Si une même séquence n'a pas trop évolué chez différents organismes, on peut aligner chaque site un à un.

Etablir un alignement de séquences revient à faire une **hypothèse d'homologie primaire**.

Nombre de substitutions observées (ex. : $A \rightarrow T$) sous-estime généralement son nombre réel (ex. : $A \rightarrow T \rightarrow A \rightarrow C \rightarrow T$) : on parle de **saturation**.

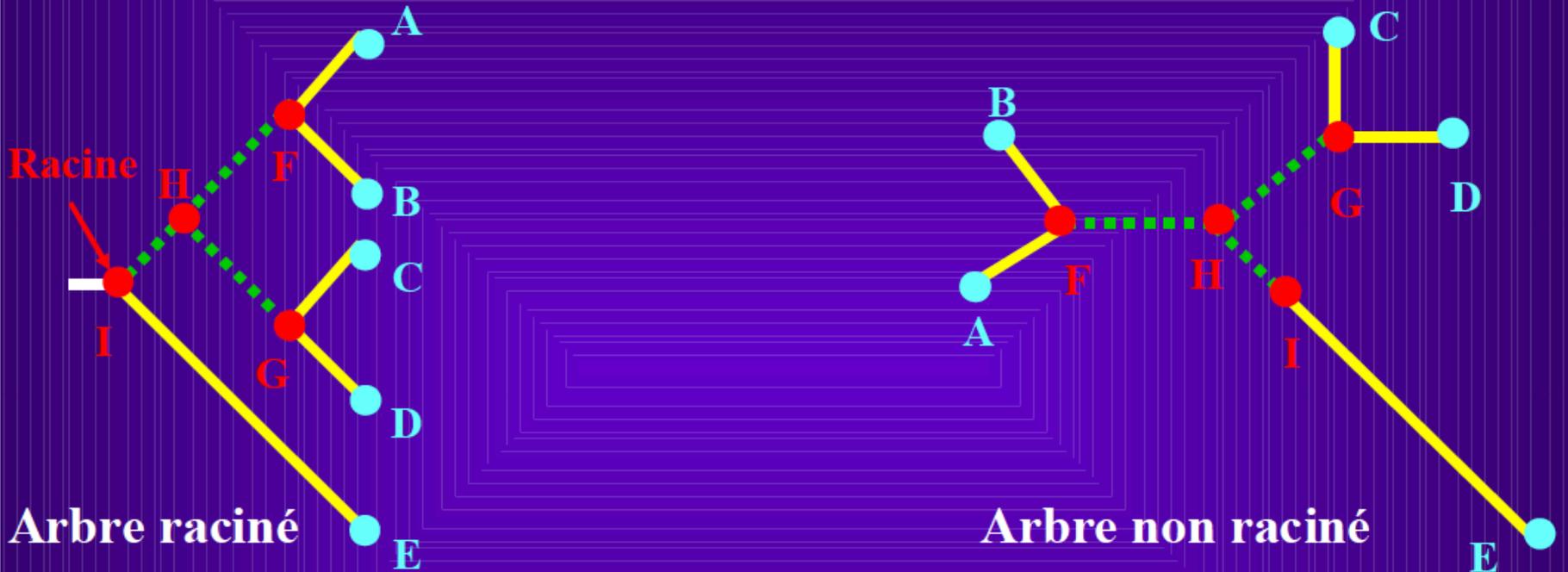
Structure des arbres

- En phylogénie, les relations évolutives entre les objets étudiés sont représentés par des arbres phylogénétiques (ou *dendrogrammes*)
- Les arbres sont des graphes composés de *nœuds* et de *branches*
 - nœuds = unités taxonomiques
 - Feuilles ou UTO = Unités Taxo. Opérationnelles ou (A, B, C, D, E)
 - Nœuds internes ou UTH = Unités taxo. Hypotétiques (F, G, H, I)
 - branches = relations de parentés (ancêtre / descendants) entre les unités taxonomiques
 - Branches internes
 - Branches externes
 - l'ensemble des branchements de l'arbre = topologie de l'arbre
 - A est plus proche parent de B que de C et D



Passé $\xrightarrow{\text{Temps}}$ Présent

Arbres racinés vs Arbres non racinés



- Les arbres racinés sont caractérisés par la présence d'*une racine* qui définit un chemin évolutif unique de la racine vers chaque feuille
- La racine symbolise le *dernier ancêtre commun* de toutes les UTO
- Les arbres non racinés ne sont pas réellement des arbres phylogénétiques car ils n'ont pas de dimension temporelle => N'indiquent pas les relations de parenté entre les UTO

L'arbre du vivant n'est pas raciné !

Données moléculaires

Caractères

- Alignement d'un gène ou d'une protéine.
- Exemple: 3 taxons de 20 caractères et 5 états (A, C, G, T, -)

Espèce A	ATGGCTATTC-TATAGTACG
Espèce B	ATCGCT-GTCTTATATTACA
Espèce C	TTCACT--ACCTGTGGTCCA

- Les taxons représentent les lignes de la matrice et les caractères désignent les colonnes.

Taxons

Espèce A

Espèce B

Espèce C

Espèce D

Espèce E

Caractères

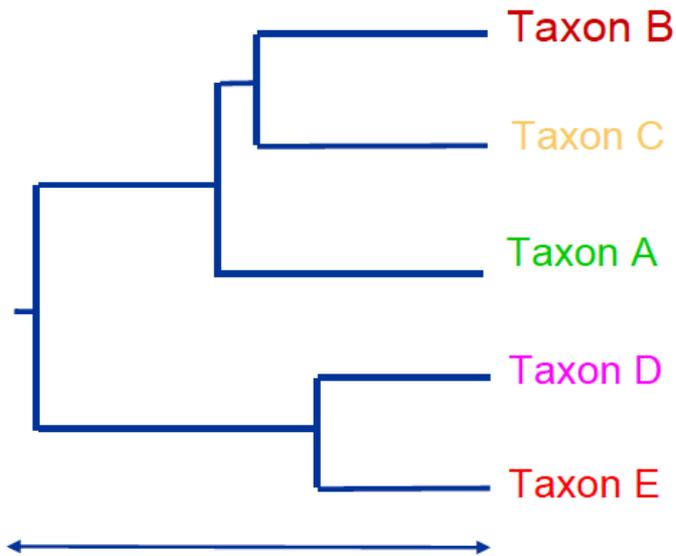
ATGGCTATTCTTATAGTACG

ATCGCTAGTCTTATATTACA

TTCACTAGACCTGTGGTCCA

TTGACCAGACCTGTGGTCCG

TTGACCAGTTCTCTAGTTCG



L'espace entre les taxons et leur position (en terme de hauteur) ne signifie rien.

Cette dimension peut avoir des longueurs de branches identiques (cladogramme et ultramétrique) ou non identiques (arbre additif ou phylogramme)

La phylogénie moléculaire est basée sur la comparaison de séquences moléculaires homologues i.e :

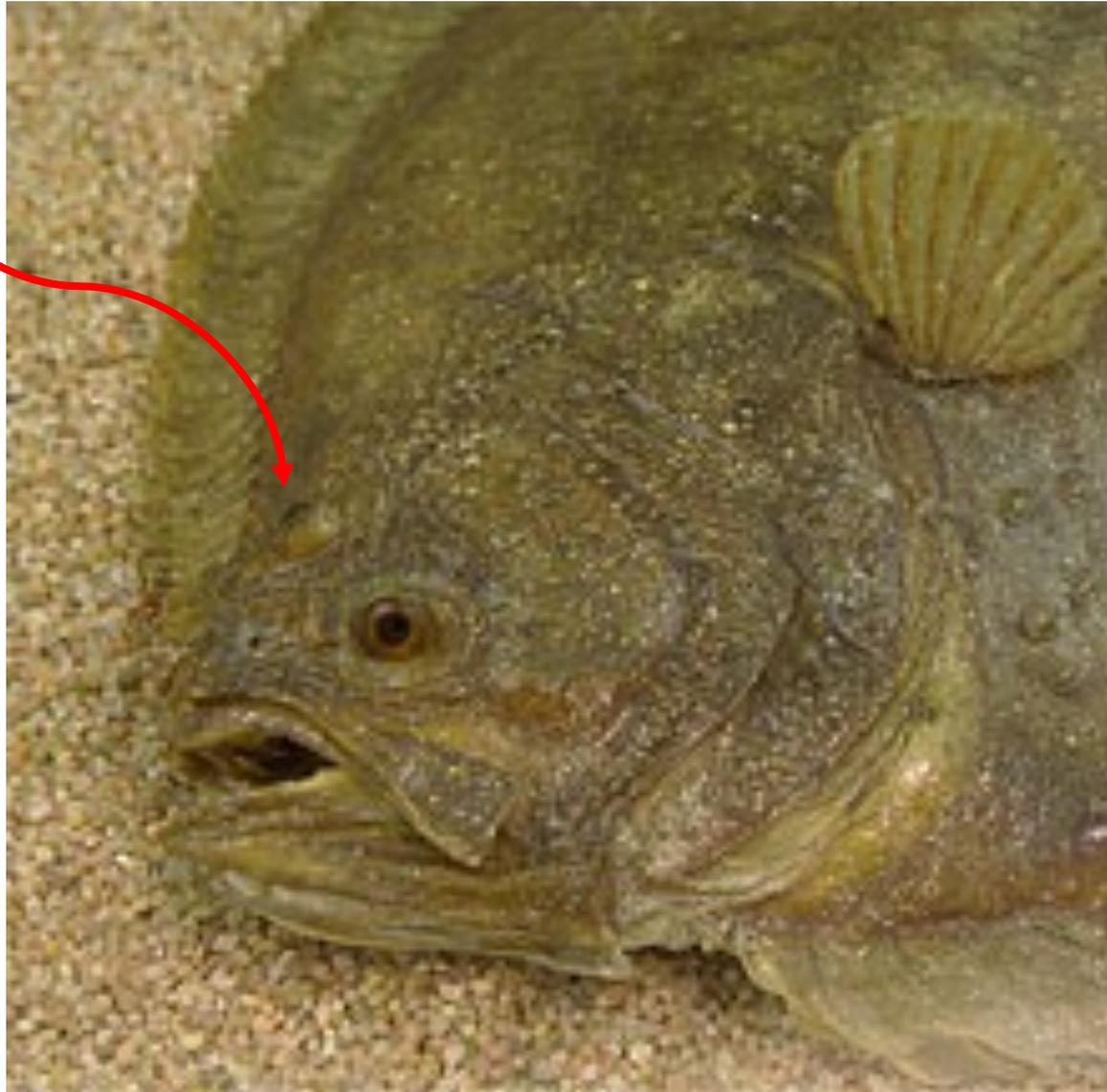
- ✓ Origine évolutive commune
- ✓ Descendent d'un même ancêtre
- ✓ Sont apparentées

Seuil pour les protéines : 30% de similarité sur une longueur de 100 acides aminés → homologie entre les séquences

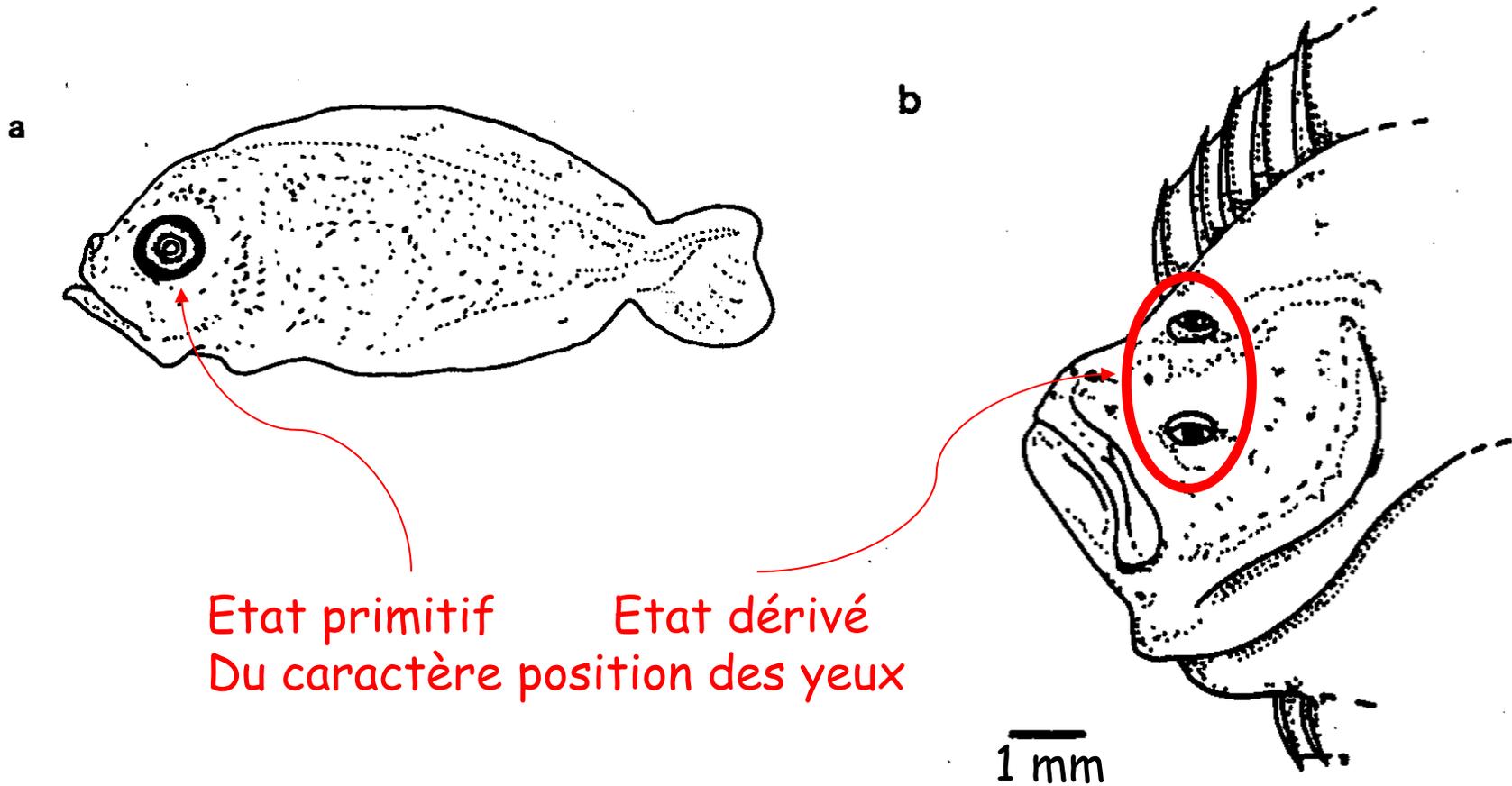
L'alignement des séquences constitue la base de la reconstruction phylogénétique pour pouvoir comparer ce qui est comparable.

Un mauvais alignement fausse une reconstruction.

Le Turbot



Phyl 7: Exemple de transformation évolutive observée au cours du développement embryonnaire chez le Turbot



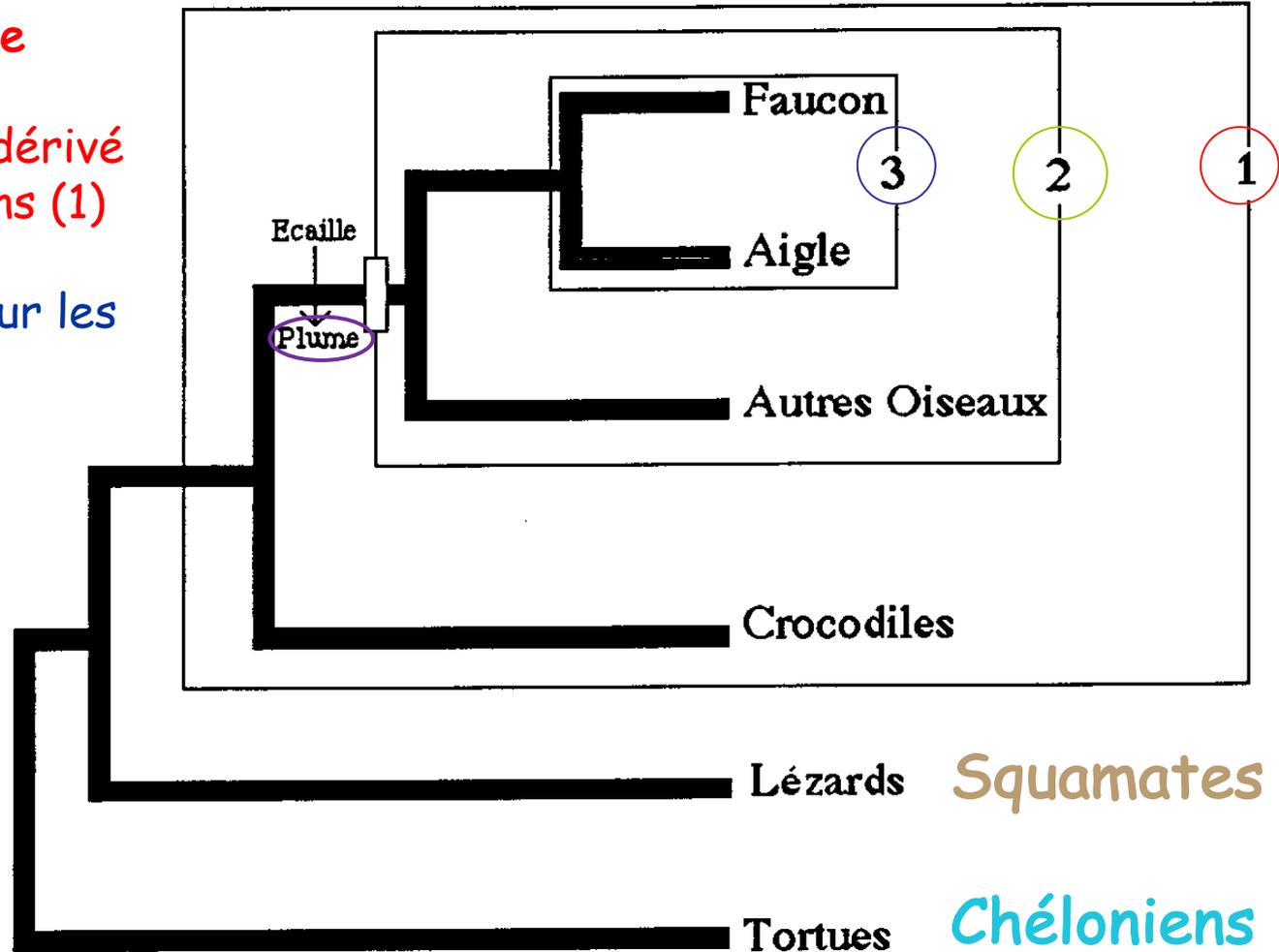
Les poissons plats = pleuronectiformes présentent une transformation évolutive lors du développement embryonnaire

Phyl 8: Etat primitif et état dérivé: exemples des écailles et des plumes.

Pb de cadre taxonomique

Etat plume est un état dérivé au sein des archosauriens (1)

mais un état primitif pour les Falconiformes (3)

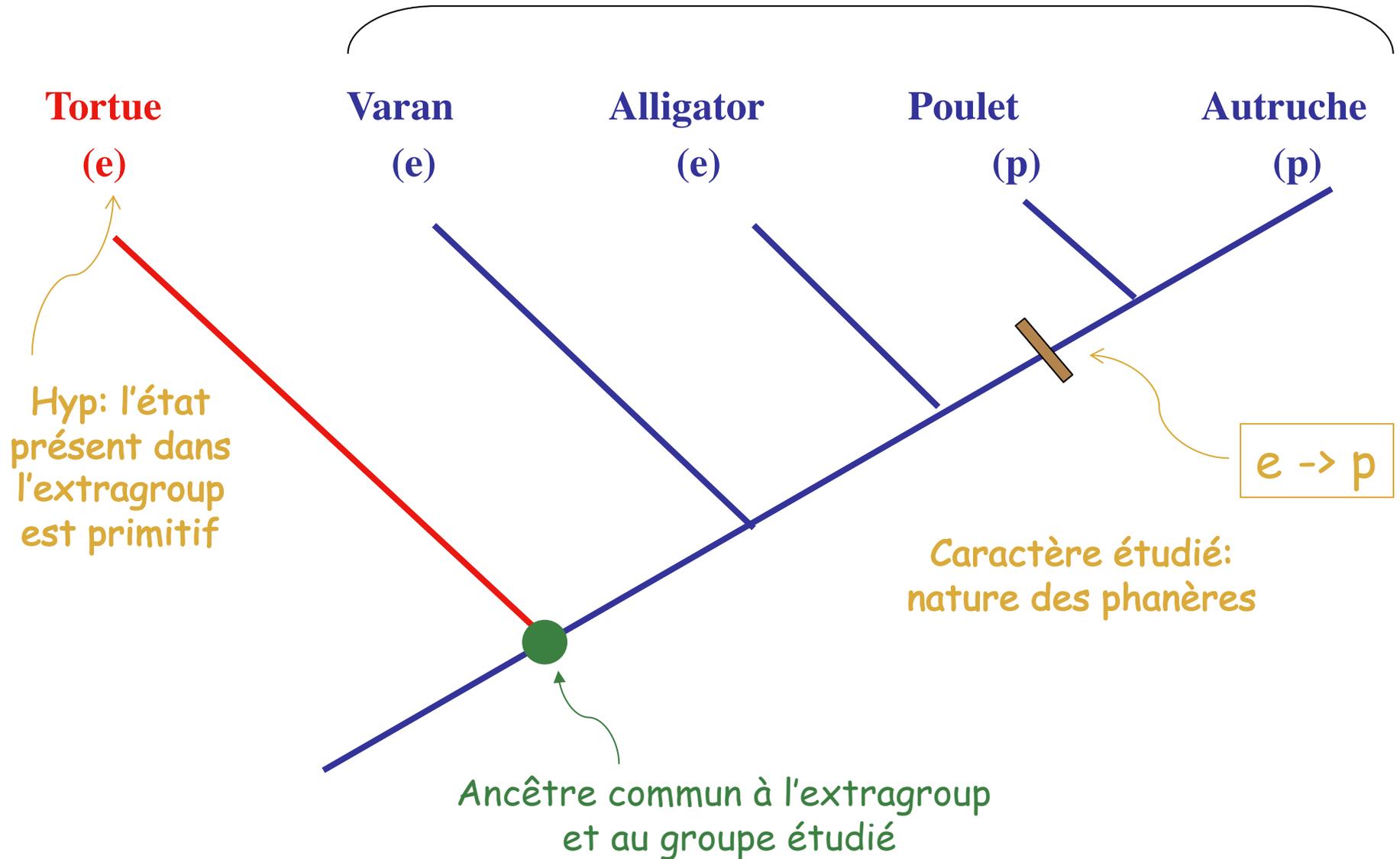


1: Archosauromorphes = archosauriens; 2: Oiseaux; 3: Falconiformes

Le critère extragroupe

Extra groupe

Groupe étudié



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

Phyl 9 La Méthode UGPMA (Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages)

	A	B	C	D	E
A	0	52	64	65	73
B	52	0	17	88	97
C	64	17	0	94	99
D	65	88	94	0	47
E	73	97	99	47	0

	A	B-C	D	E
A	0	58	65	73
B-C	58	0	91	98
D	65	91	0	47
E	73	98	47	0

1: B et C les plus apparentés

	A	B - C	D - E
A	0	58	69
B - C		0	94,5
D - E			0

3. Recalcul / paire (D-E)

$$A/D-E = (A/D + A/E)/2 \text{ soit } (65+73)/2 = 69$$

$$B-C/D-E = (91 + 98)/2 = 94,5$$

2. Recalcul / paire (B-C)

$$A/B-C = (A/B + A/C)/2 \text{ soit } (52+64)/2=58$$

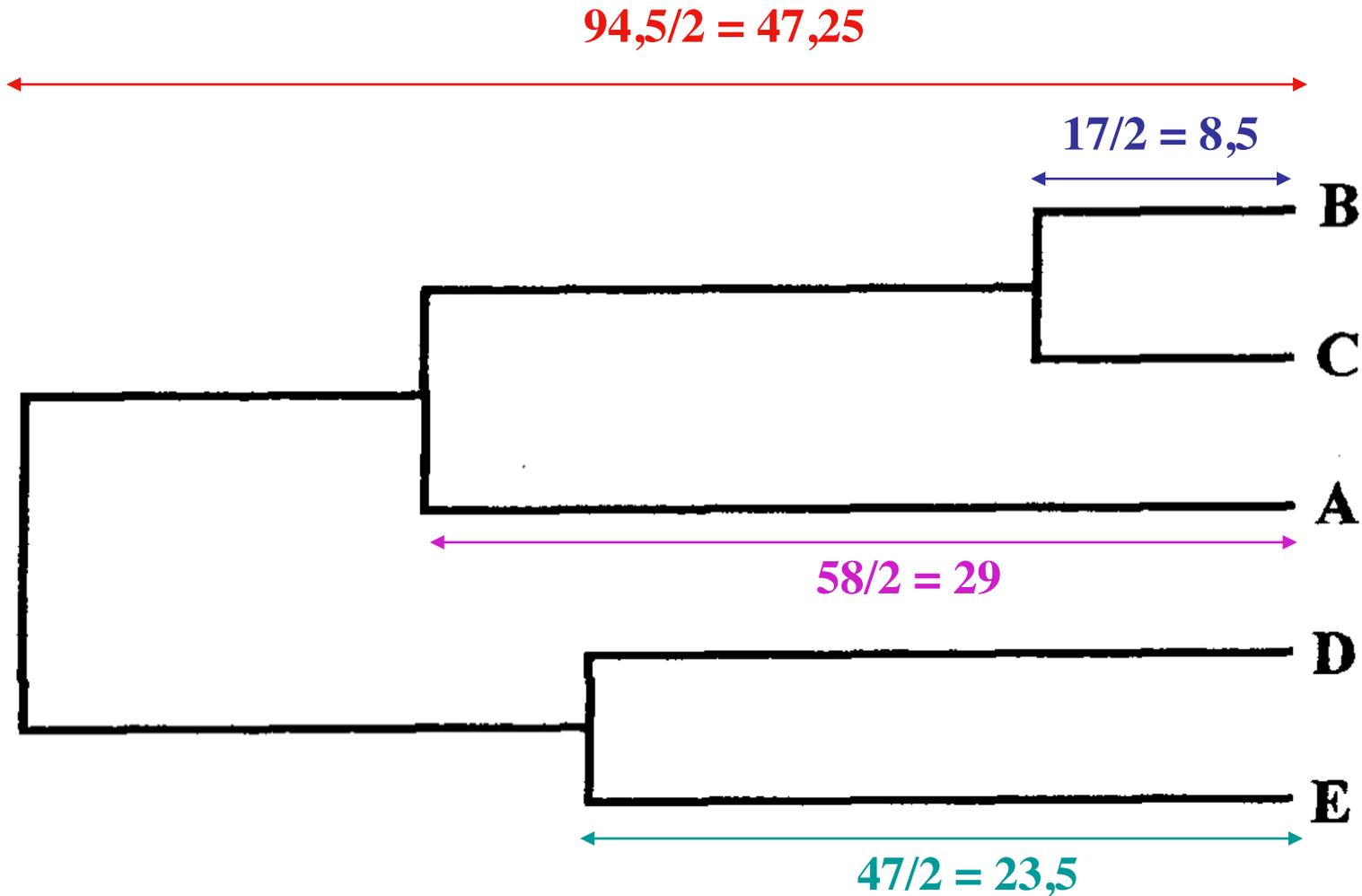
$$D/B-C = (D/B + D/C)/2 \text{ soit } (88+94)/2 = 91$$

$$E/B-C = (97+99)/2 = 98$$

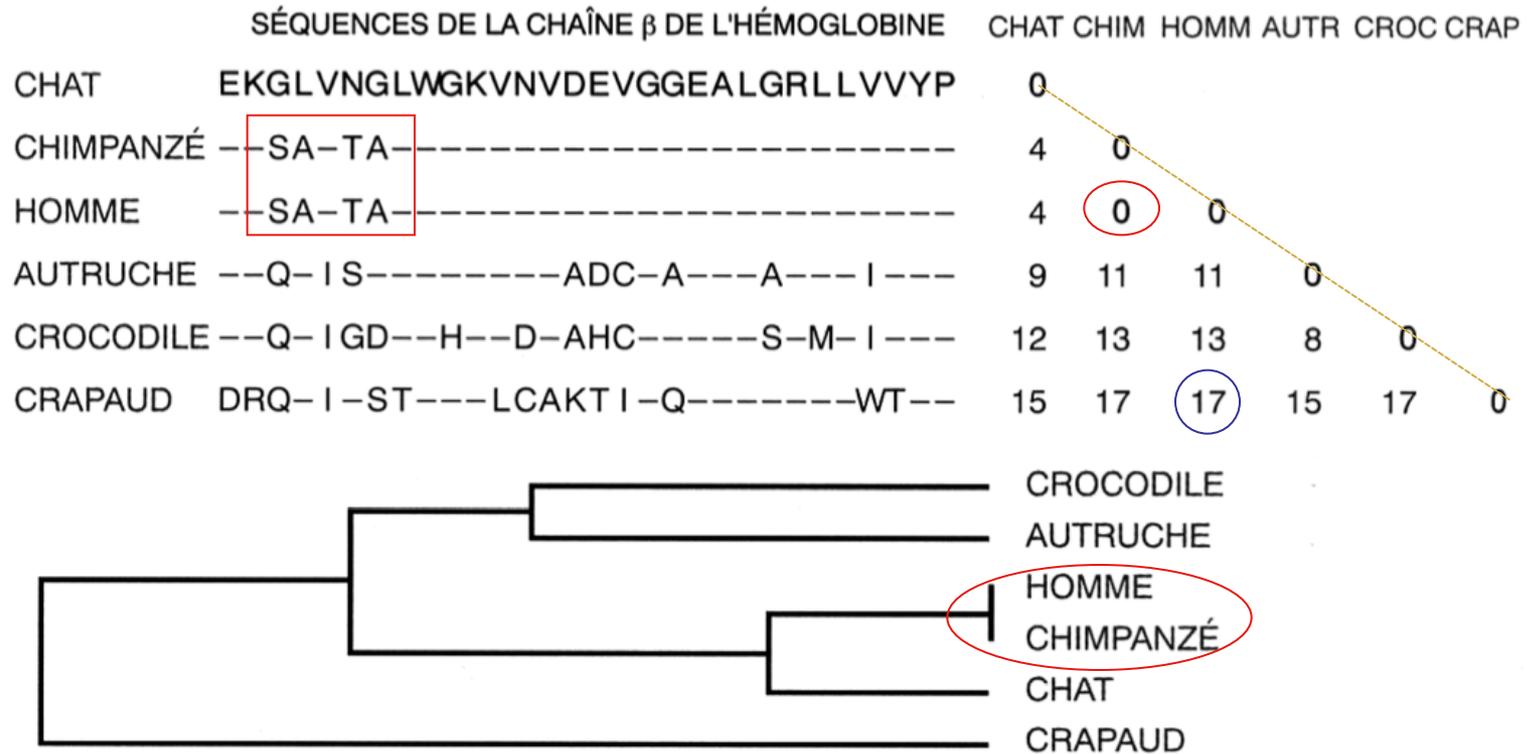
Chaque nombre exprime le degré de différence (exple: nbr de nt ou d'aa pour une même séquence d'un ADN ou d'une protéine)

Phyl 10 Le phénogramme

Calcul de la distance à la racine: on divise par deux les valeurs du tableau



Phyl 11: L'étude des séquences des acides aminés (in Le Guyader, L'évolution, Bibliothèque Pour La Science 1998)



L'homme et le crapaud ont divergé voici 400 Ma, 17 positions/30 différentes
 A droite la matrice de dissimilitudes indiquant le nombre de différences entre chaque paire d'espèces.

La longueur des branches est proportionnelle aux dissimilitudes.

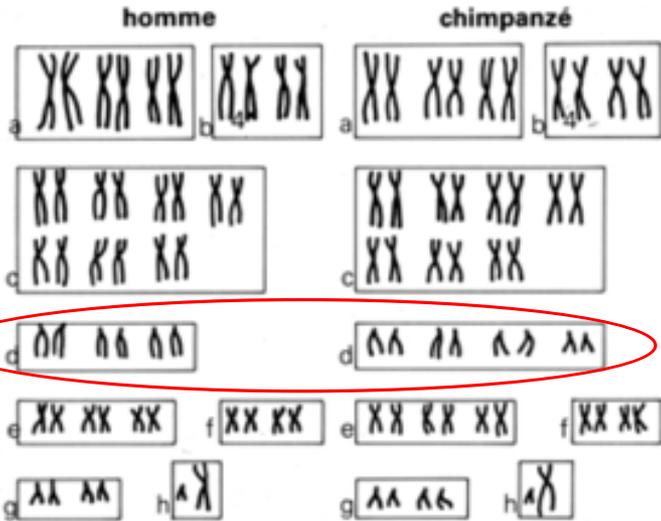
Les phylogénies ne sont fiables que si l'horloge moléculaire est la même, ce qui est rarement le cas → **les méthodes phénétiques ne sont plus utilisées**

Phyl 12: Caryotypes comparés de l'homme et du chimpanzé (in Biologie Terminale D Nathan 1989)

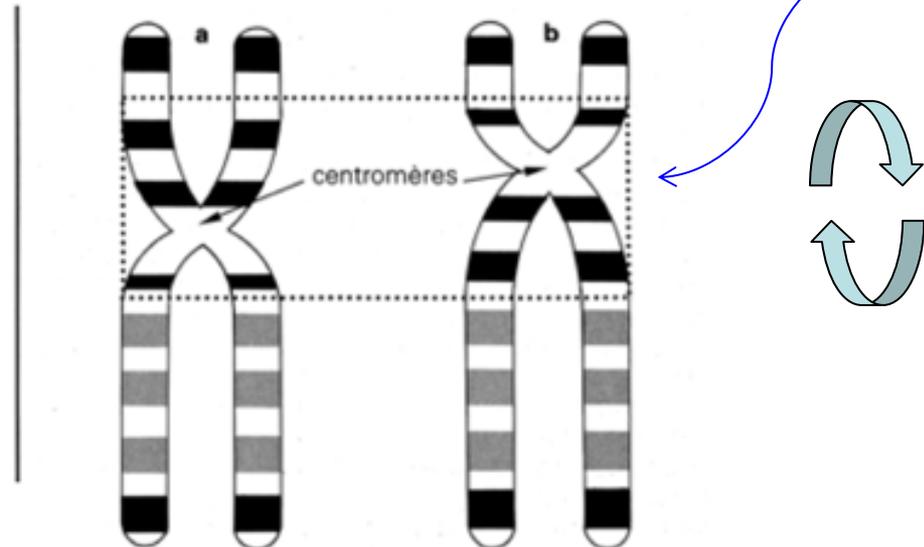


$2n = 46$

$2n = 48$



■ 1 - Caryotypes classés de l'Homme et du Chimpanzé. Le classement souligne l'existence de groupes de chromosomes de tailles voisines.



■ 2 - Comparaison du chromosome 4 du Chimpanzé (a) et de l'Homme (b). Plus de 99% du matériel génétique qu'ils contiennent sont homologues.

Phyl 13a: Les hormones de la neurohypophyse (ou post-HP) présentes dans différents groupes de vertébrés (in Allano & Clamens, Ellipses, 2000)

AVT : vasotocine, OT : ocytocine, GLT : glutitocine, VLT : valitocine, AST : aspartocine, IT : isotocine, MT : mésotocine, AVP : arginine vasopressine, LVP : lysine vasopressine, PP : phénypressine (ces trois dernières sont trois variants de la vasopressine).

Groupe zoologique		Hormone présente
Agnathes		AVT
Poissons cartilagineux	Holocéphales	AVT, OT
	Sélaciens	AVT, GLT
	Raies	AVT, VLT, AST
	Requins	AVT, IT
Poissons osseux	Actinoptérygien	AVT, OT, MT
	Dipneustes	AVT, OT, MT
Amphibiens		AVT, OT
Reptiles		AVT, OT
Oiseaux		AVT, OT
Mammifères		AVT, AVP, LVP, PP, OT

AVT: vasotocine: Equilibre ionique

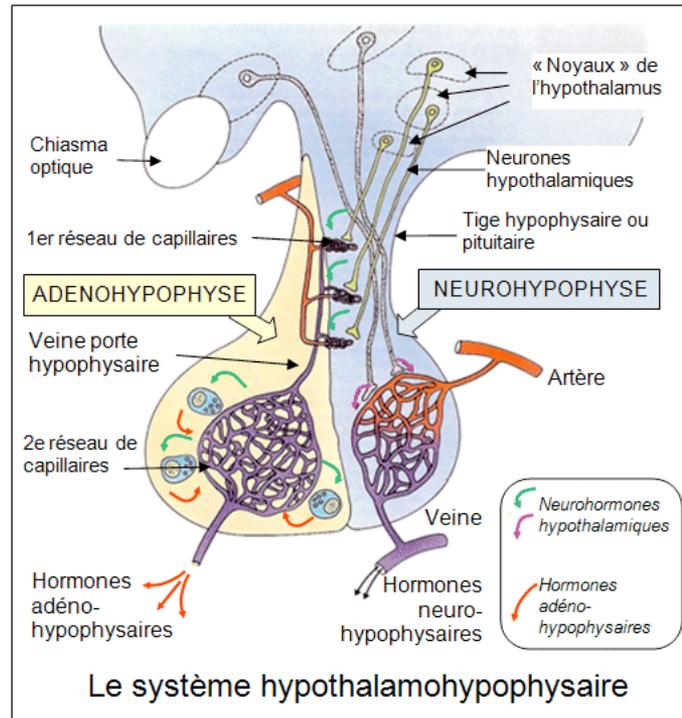
VLT: valitocine: Contraction de l'oviducte

AVP, LVP, PP: variants de la vasopressine

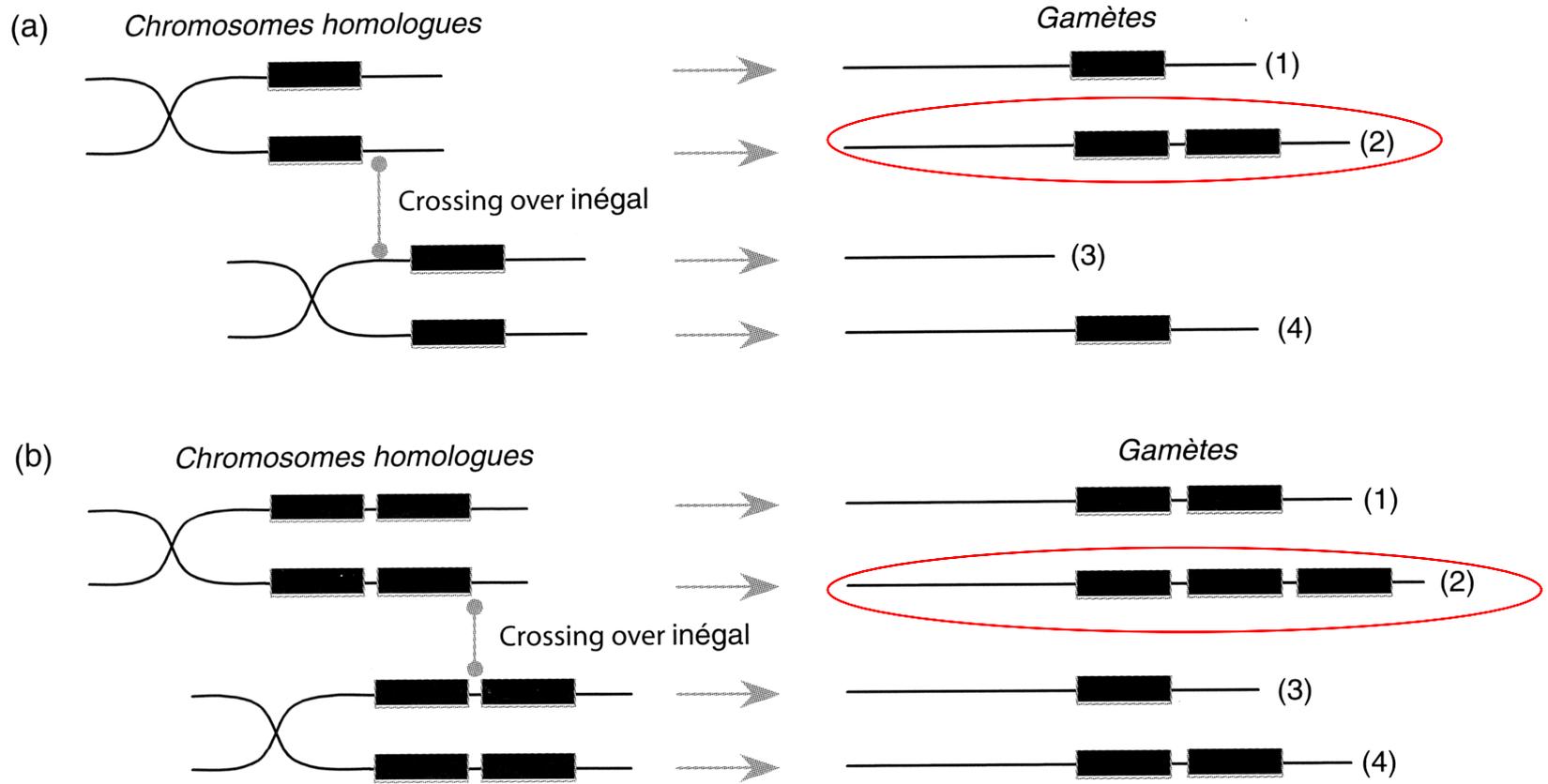
OT: Contraction utérine

Phyl 13b : Composition en acides aminés des différentes hormones

AA comm	Cys	Tyr			Asp	Cys	Pro		Gly
AVT			Ile	Gln				Arg	
OT			Ile	Gln				Leu	
TT			Ile	Ser				Ile	
MT			Ile	Gln				Ile	
VP			Ile	Gln				Arg	



Phyl 14a : Duplication en tandem d'un gène (in Luchetta & al, Dunod, 2005)

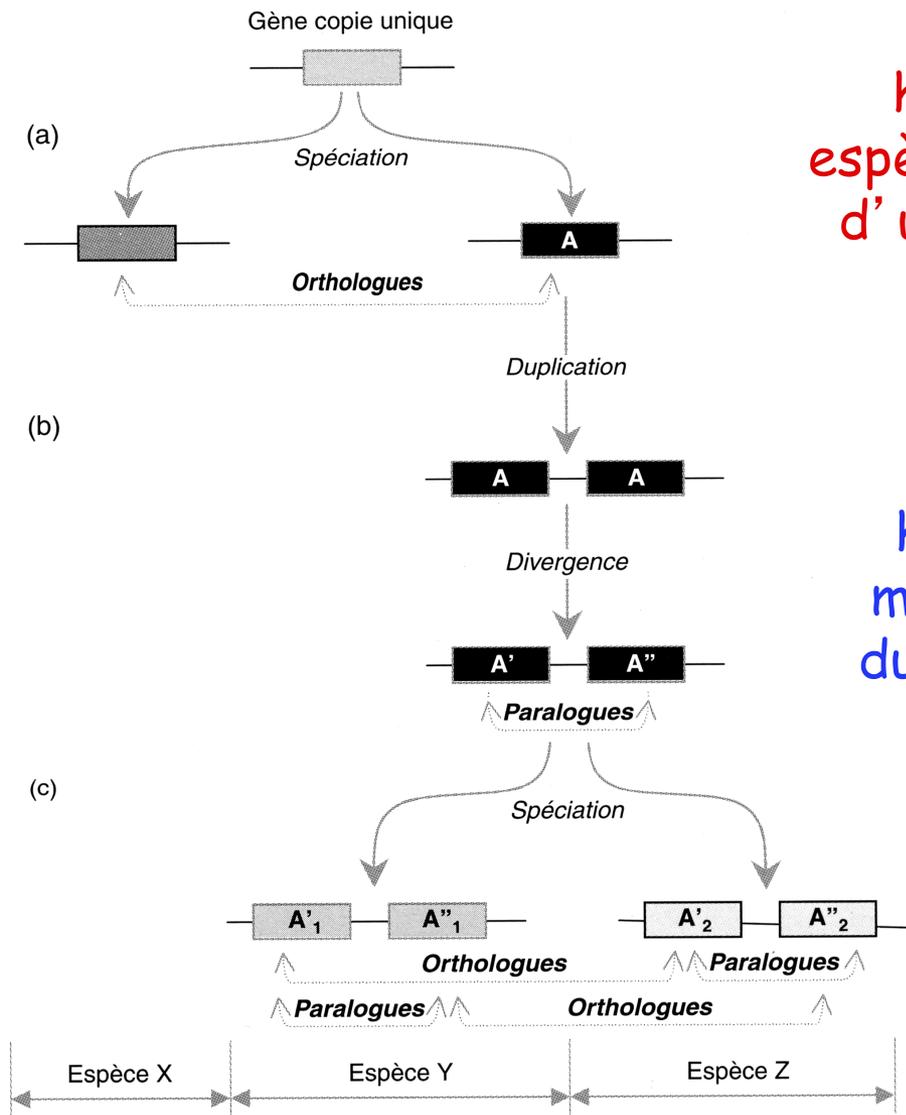


(a) Une duplication simple peut être obtenue au cours de la méiose par un crossing-over inégal entre les chromatides de deux chromosomes homologues. Après la méiose, les gamètes (1) et (4) posséderont toujours le gène d'origine tandis que le gamète (2) possédera deux copies du gène et le gamète (3) aura perdu le gène entier. (b) Lors des méioses des générations qui suivent, les similitudes de séquences dans cette région auront tendance à favoriser ces crossing-over inégaux. On observera alors un accroissement (2) ou une diminution (3) du nombre de copies de ce gène dans les futurs gamètes.

Gènes orthologues: gènes homologues présents dans des espèces différentes car ils dérivent d'un ancêtre commun ayant évolué lors d'une spéciation

Gènes paralogues : gènes homologues présents dans une même espèce et provenant de la duplication d'un gène préexistant

Evolution par duplication/Divergence



(a) Au cours de la séparation entre deux espèces (spéciation), un même gène peut diverger. Les deux gènes obtenus seront appelés orthologues car ils dérivent d'un gène unique. (b) Le gène A peut ensuite se dupliquer puis diverger pour donner les deux gènes A' et A''. Ces deux gènes seront appelés paralogues car ils sont présents au sein d'une même espèce. (c) Suite à un autre événement de spéciation, ces deux gènes (A' et A'') se trouvent dans deux espèces différentes et divergent pour donner les gènes A'1, A''1, A'2, et A''2. Les relations qui unissent ces quatre gènes sont les suivantes : A'1/A''1 et A'2/A''2 sont paralogues, A'1/A'2 et A''1/A''2 sont orthologues.

Phyl 14b : Terminologie des gènes dupliqués (in Luchetta & al, Dunod, 2005)

II.2.2 La systématique évolutionniste

Repose sur la prise en compte de l'ensemble de l'homologie (voir Phyl 6, cas 1 et 2) sans distinguer **apomorphie et plésiomorphie**.

Vise à unifier la systématique et la biologie évolutive des années 1970.

Groupe défini sur base de caractères sans distinction, primitifs ou dérivés
→ oiseaux et reptiles forment deux groupes monophylétiques indépendants !

✓ Oiseaux : grpe maintenu à cause des nbrx adaptat° propres (vol, plumes, bréchet, ailes) = « saut adaptatif » → isolement de ce groupe.

✓ Mais on sait aujourd'hui que:

✓ oiseaux proches des crocodiles actuels et

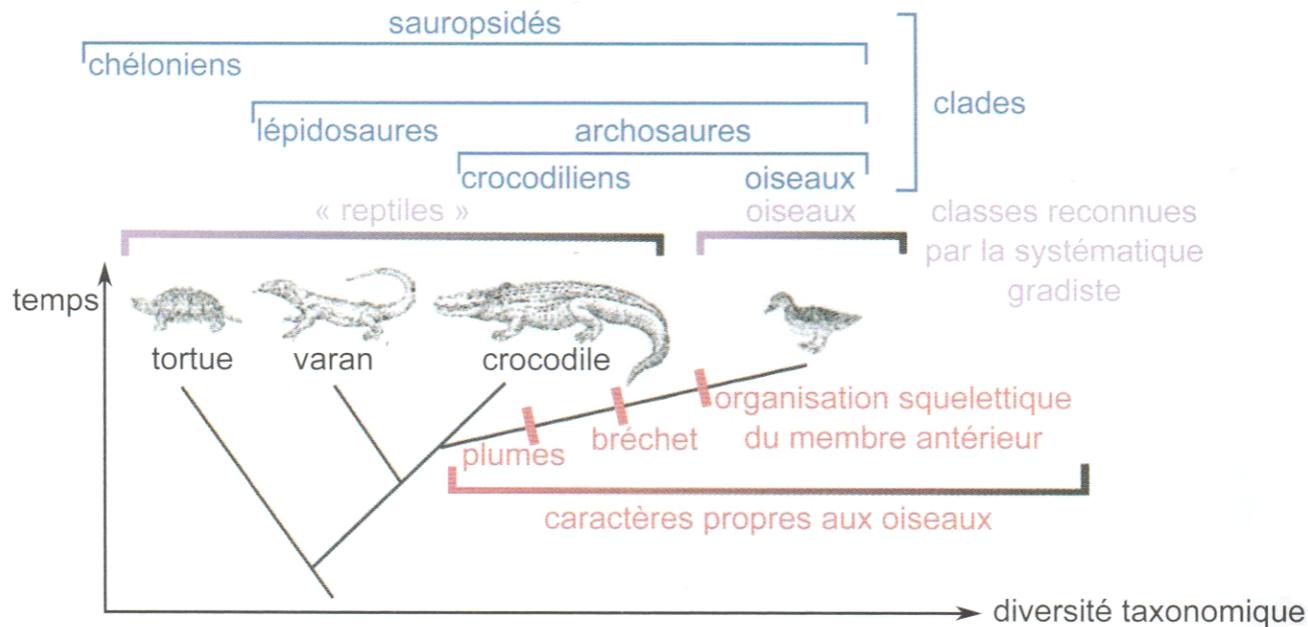
✓ caractères anatomiques définissant les « reptiles » sont des caractères primitifs : ce groupe est paraphylétique.

L'approche évolutionniste a défendu la conservat° du groupe des reptiles en raison de leurs « cohérences » sur le plan biologique, physiologique et écologique /oiseaux.

Reptiles = « grade adaptatif » et n'est pas un groupe monophylétique.

Phyl 15: Classification gradiste et cladiste des sauropsidés

La **systematique cladiste** privilégie 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.



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).

II.2.2 La systématique phylogénétique ou cladistique

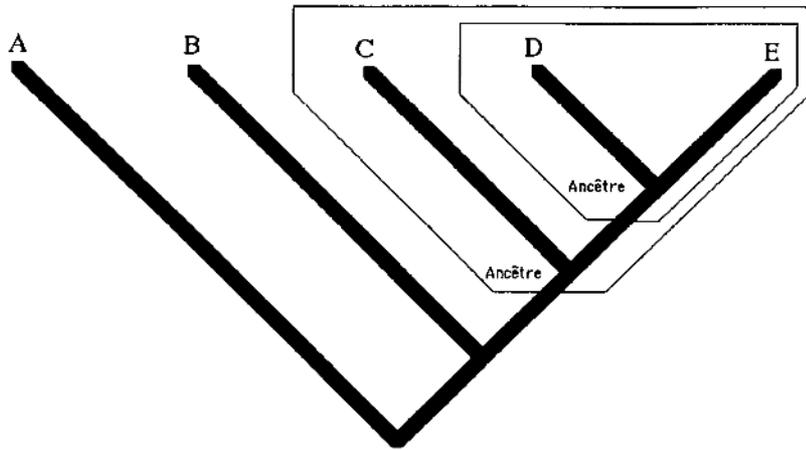
Cladistique = école de pensée + méthode de reconstruction phylogénétique

Repose exclusivement sur la recherche d'homologie secondaire (voir Phyl 6, cas 1), i.e partage d'innovations évolutives ou états dérivés de caractères.

Ces indices d'apparentement permettent de détecter et d'établir des groupes monophylétiques.

Le partage d'états primitifs ne renseigne pas sur la phylogénie.

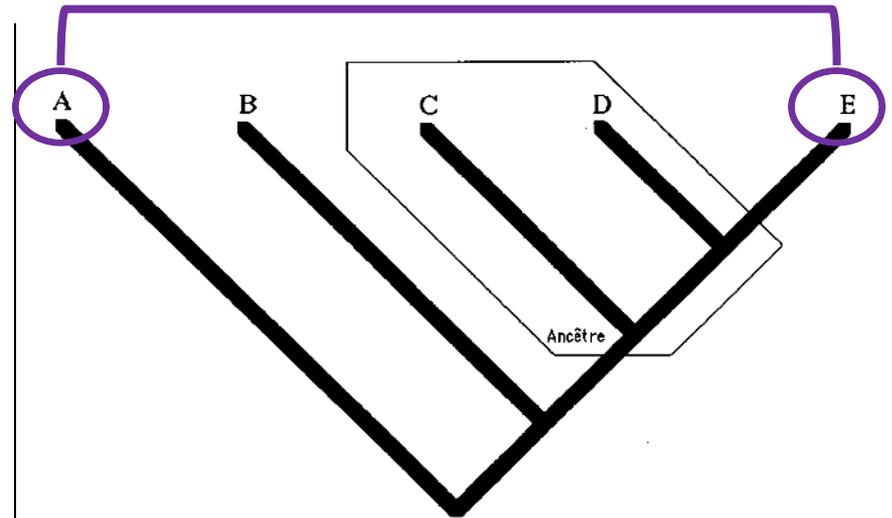
Phyl 16a: Groupes monophylétiques, paraphylétiques et polyphylétiques



Groupes monophylétiques.

Un groupe monophylétique comprend un ancêtre hypothétique et tous ses descendants. On ne connaît de l'ancêtre que les caractères dérivés.

Mammifères



Groupe paraphylétique.

Un groupe paraphylétique ne comprend pas tous ses descendants d'un ancêtre hypothétique.

Poissons, reptiles

Groupe polyphylétique: ensemble d'individus n'ayant pas d'ancêtre commun à tous les membres du groupe (mycètes, algues, végétaux)

Opposit° classificat° phylogénétique vs classificat° traditionnelles qui comportent de nombreux groupes paraphylétiques ou polyphylétiques:

- ✓ Poissons possèdent tous des nageoires, ce qui en exclut les tétrapodes **sans lesquels, ils sont paraphylétiques** ;
- ✓ Reptiles (tortues, rhynchocéphales, squamates, crocodiles) ont le même ancêtre commun mais il manque en leur sein les oiseaux **sans lesquels, ils sont paraphylétiques** ;
- ✓ Les organismes filamenteux hétérotrophes regroupés sous le nom de champignons (eumycètes, oomycètes) sont **polyphylétiques** ;
- ✓ Les algues, les végétaux,...sont également **polyphylétiques**.

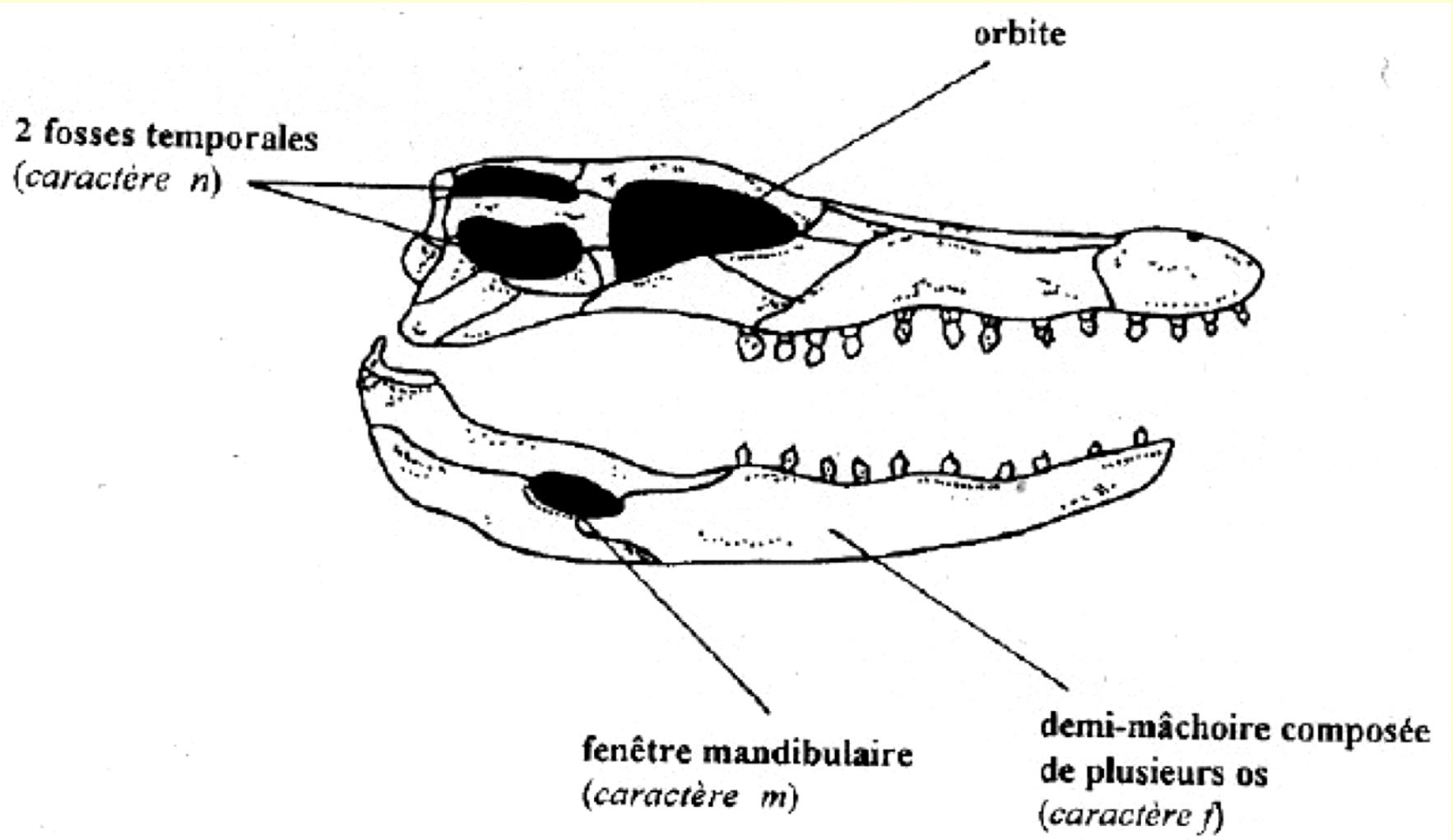
Ainsi

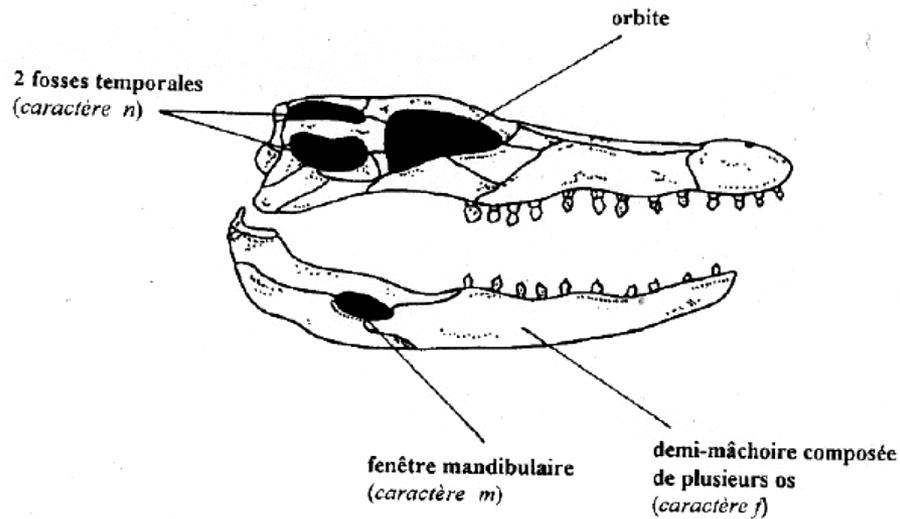
- ✓ **Seules les synapomorphies prouvent l'apparementement et**
- ✓ **Seuls les groupes monophylétiques fondés sur ces caractères possèdent une histoire évolutive rigoureusement commune.**

Mise en pratique de la méthode cladistique

- ✓ définir les caractères homologues (homologie primaire) dans le groupe de taxons que l'on étudie (= construire une matrice taxon-caractère),
- ✓ rechercher une parenté = déterminer les couples de taxons qui partagent des états de caractères dérivés de façon exclusive,
- ✓ polariser ces caractères = raciner l'arbre sur un groupe extérieur à l'analyse (outgroup) (démarche toujours réalisée plus tardivement !) → raciner l'arbre.
- ✓ tester tous les cas possibles de relat° entre taxons et placer les hypothèses de transformat° de caractères sur chaque cas
- ✓ rechercher la topologie la plus cohérente afin de minimiser le nombre de transformations → « principe de parcimonie ».

Phyl 16b: Reconstitution d'une phylogénie par la méthode cladistique : exemple des vertébrés

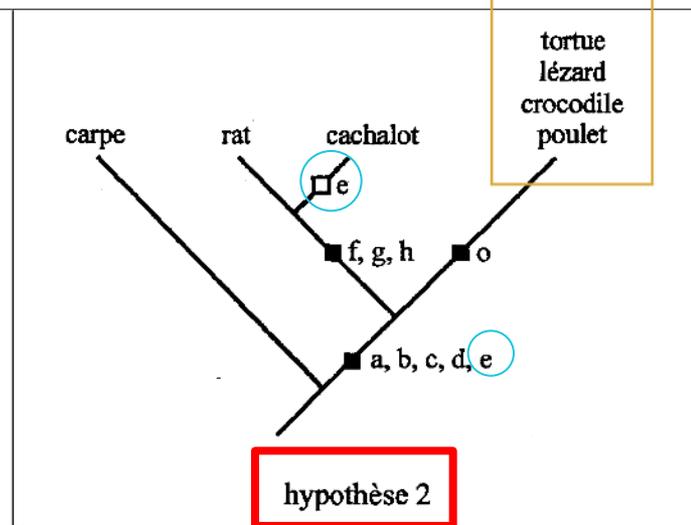
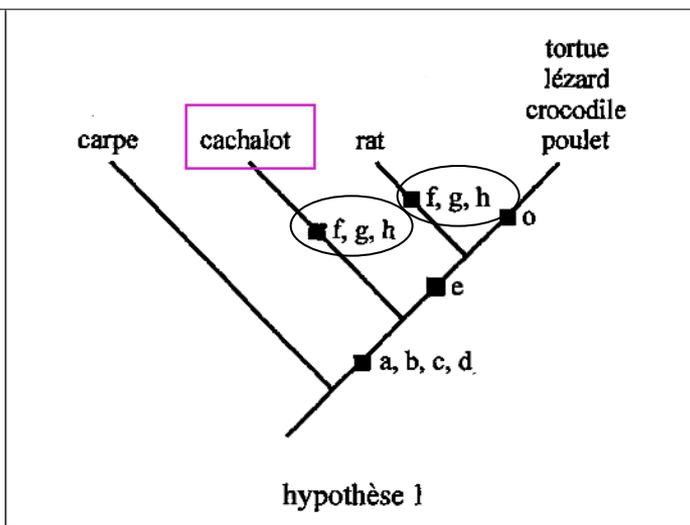
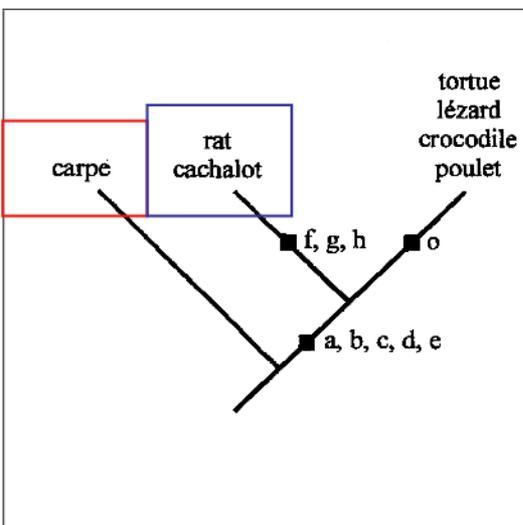




	Etat primitif ou plésiomorphe (0)	Etat dérivé ou apomorphe (1)
a	absence d'amnios	présence d'un amnios
b	pas d'appendice pair charnu	présence d'appendices pairs charnus (= pattes chez les tétrapodes)
c	pas de poumon fonctionnel	poumon fonctionnel
d	pas de vertèbre cervicale	vertèbres cervicales présentes
e	pas d'écaille épidermique	écailles épidermiques présentes
f	demi mâchoire composée de plusieurs os	demi mâchoire composée d'un seul os
g	pas de poil	poils présents
h	pas d'allaitement	allaitement
i	pas de fenêtre anté-orbitaire	fenêtre anté-orbitaire présente
j	pas d'aile	aile présente
k	pas de gésier	gésier présent
l	œil sans membrane nictitante	œil avec membrane nictitante (membrane rétractable recouvrant la cornée)
m	pas de fenêtre dans la mandibule	fenêtre mandibulaire présente
n	absence de deux fosses temporales	deux fosses temporales présentes
o	iris composé de muscles lisses	iris composé de muscles striés

1: raciner l' arbre; 2: passage état primitif --> état dérivé: a, b, c, d et e; 3: passage état primitif --> état dérivé: f, h et h; 3': passage état primitif --> état dérivé: 4: état primitif ? 5: n; 6: k, l, m; 7: i et j.

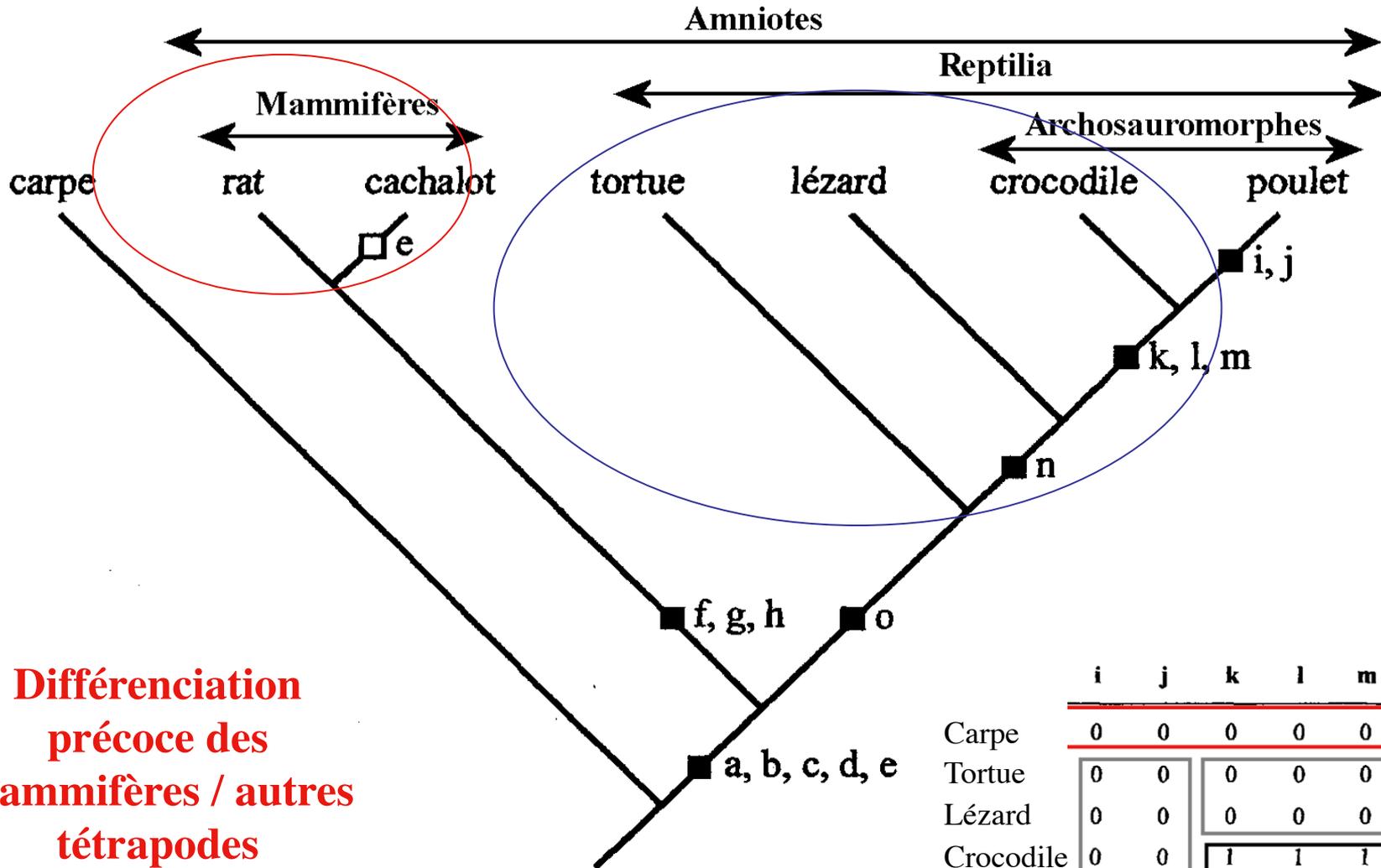
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o
Carpe	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tortue	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lézard	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Crocodile	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Poulet	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Cachalot	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Rat	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0



Phyl 17a: Cladogramme des relations de parenté entre 7 espèces de vertébrés

Groupe monophylétique

Groupe paraphylétique



Différenciation précoce des mammifères / autres tétrapodes

	i	j	k	l	m	n	o
Carpe	0	0	0	0	0	0	0
Tortue	0	0	0	0	0	0	1
Lézard	0	0	0	0	0	1	1
Crocodile	0	0	1	1	1	1	1
Poulet	1	1	1	1	1	1	1

Le Coelacanthe

Latimeria chalumnae

Découvert en 1938

Connu uniquement à l'état de fossile datés
de 70 Ma → forme panchronique

Nageoire dorsale creuse

Coordination des mvts de type
tétrapode



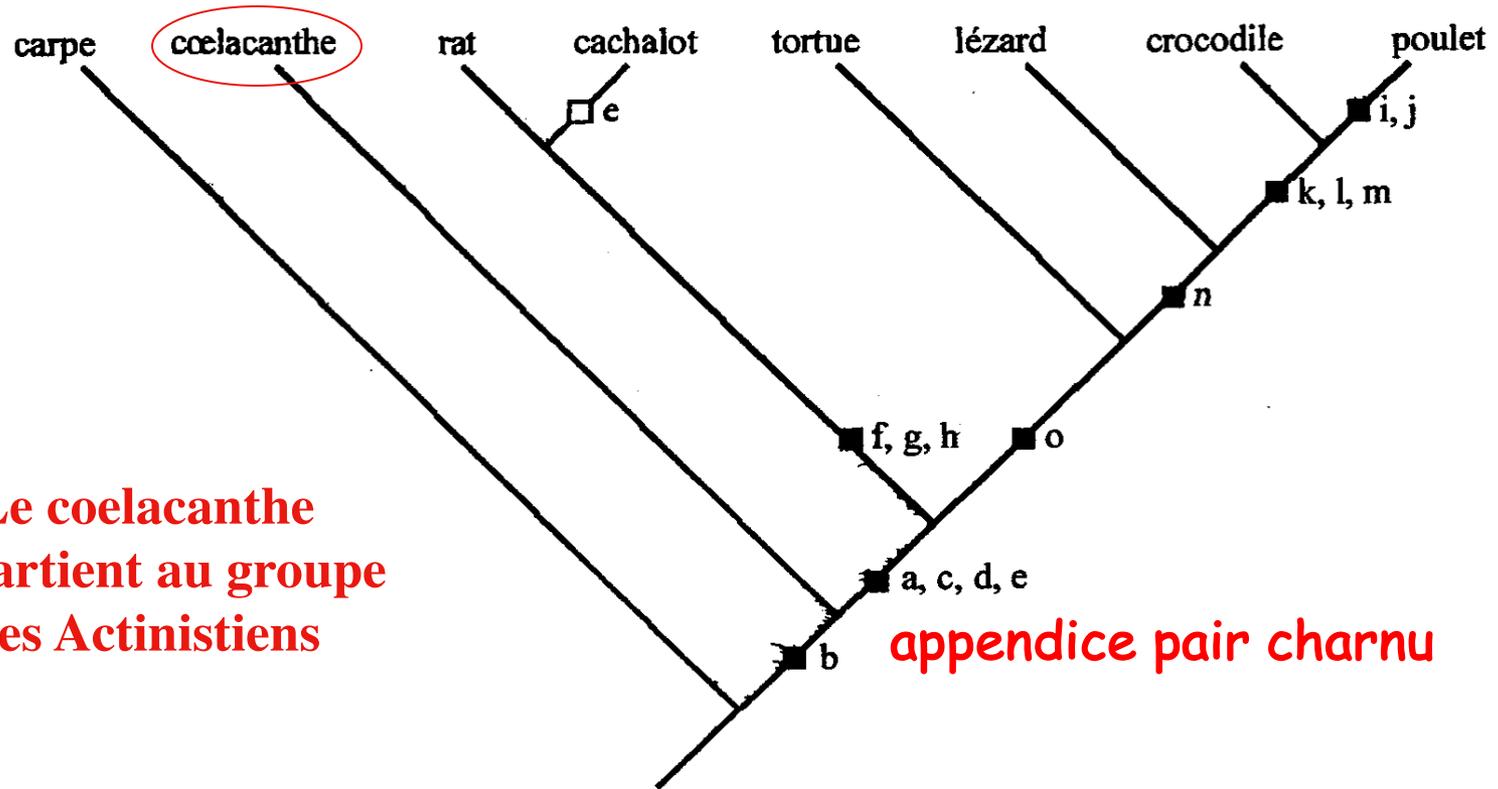
Fossile de Macropoma

Poisson européen qui mesurait moins de 60 cm. Sa queue présente trois lobes, un caractère commun à tous les coelacanthes.



Phyl 17b La place du coelacanthe chez les vertébrés

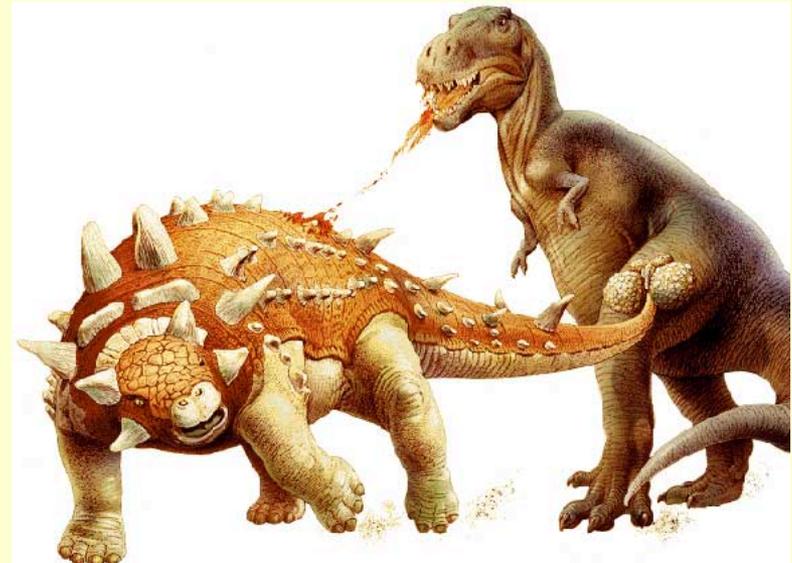
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o
Coelacanthe	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Le coelacanthe appartient au groupe des Actinistiens

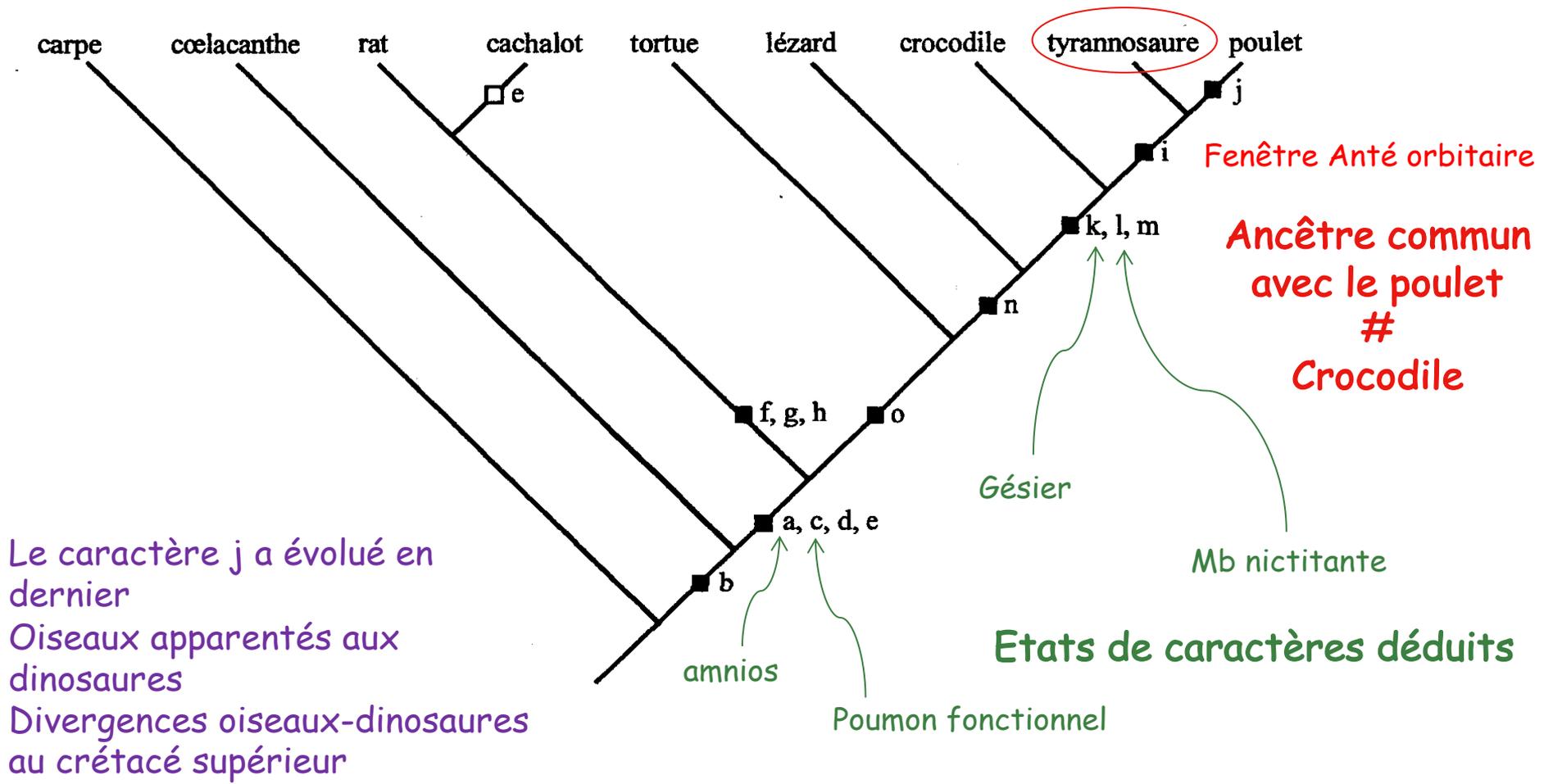
appendice pair charnu

Le Tyrannosaure



Phyl 18: La place du tyrannosaure chez les vertébrés

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o
tyrannosaure	?	1	?	1	1	0	?	?	1	0	?	?	1	1	?



Bilan :

Homologie primaire = pari concernant la similarité des caractères : connexions anatomiques similaires ou origine embryologique commune.

Caractères homologues → construction d'arbres phylogénétiques = reflet de l'évolution de chaque caractère et des espèces qui les partagent.

Systematique phylogénétique = démarche explicite basée sur le partage d'un état dérivé de caractère entre plusieurs espèces (= **homologie secondaire**)

Synapomorphie = indication formelle d'une origine évolutive commune d'un groupe d'espèces = **groupe monophylétique**

Homoplasie = partage d'un état de caractère par convergence ou réversion.

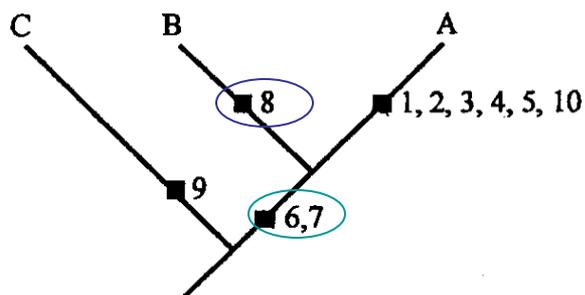
Evolut° moléculaire fondée sur des homologues de séquences: modèles d'évolut° moléculaire + approche probabiliste → construct° arbres phylogénétiques.

La différence phénétique/Cladistique

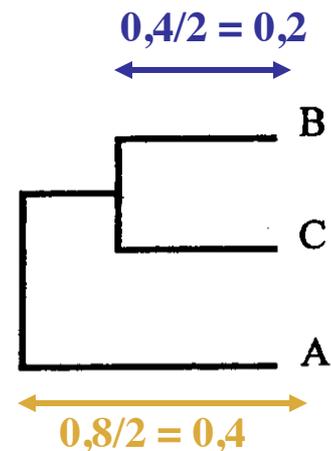
Soient 3 groupes d'organismes (3 espèces, 3 genres, 3 ordres...) A, B, C et 10 caractères numérotés de 1 à 10 et dont la répartition des états de caractères est la suivante :

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
B	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
C	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Analyse cladistique : Les caractères 6 et 7 témoignent d'étroites relations de parenté entre A et B, donc on obtient le cladogramme ci-dessous, à gauche, avec les groupes A et B les plus apparentés.



	A	B	C
A	0	0,7	0,9
B	0,7	0	0,4
C	0,9	0,4	0

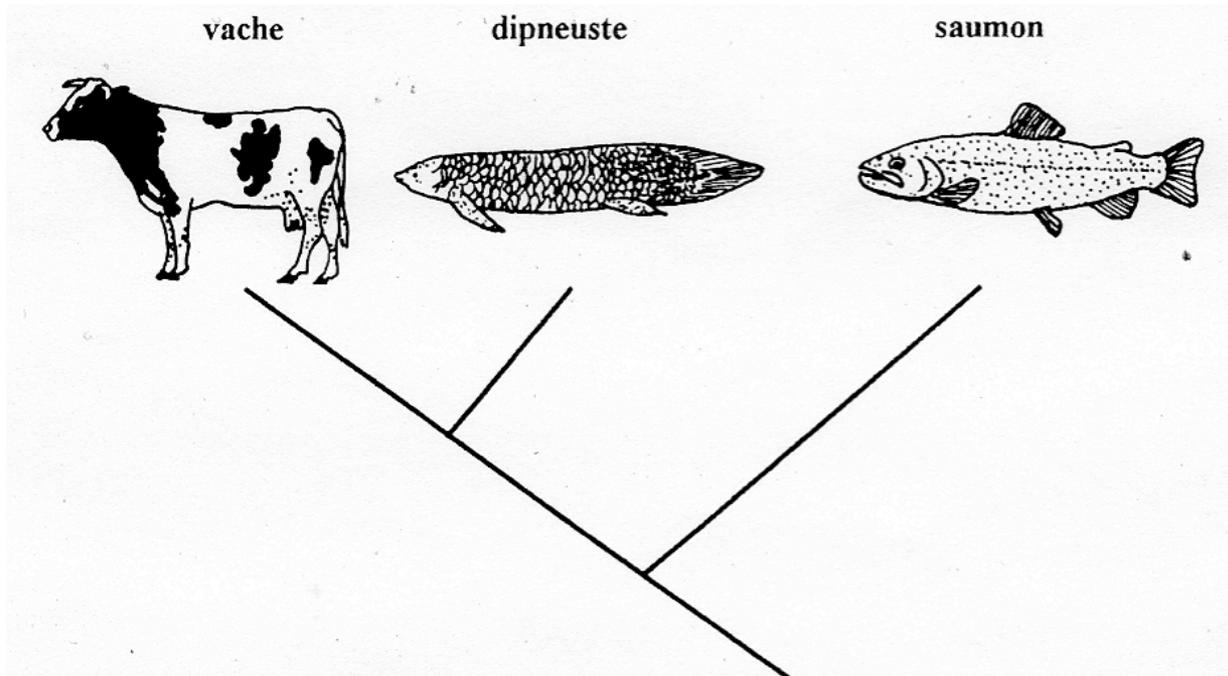


Analyse phénétique.: Il faut d'abord quantifier les différences entre groupes : les groupes A et B présentent des différences sur 7 caractère parmi 10, A et C montrent des différences sur 9 caractères sur 10 et B et C, 4 différences sur 10 caractères. Nous voyons que cette fois-ci ce sont les groupes B et C qui sont le plus apparentés.

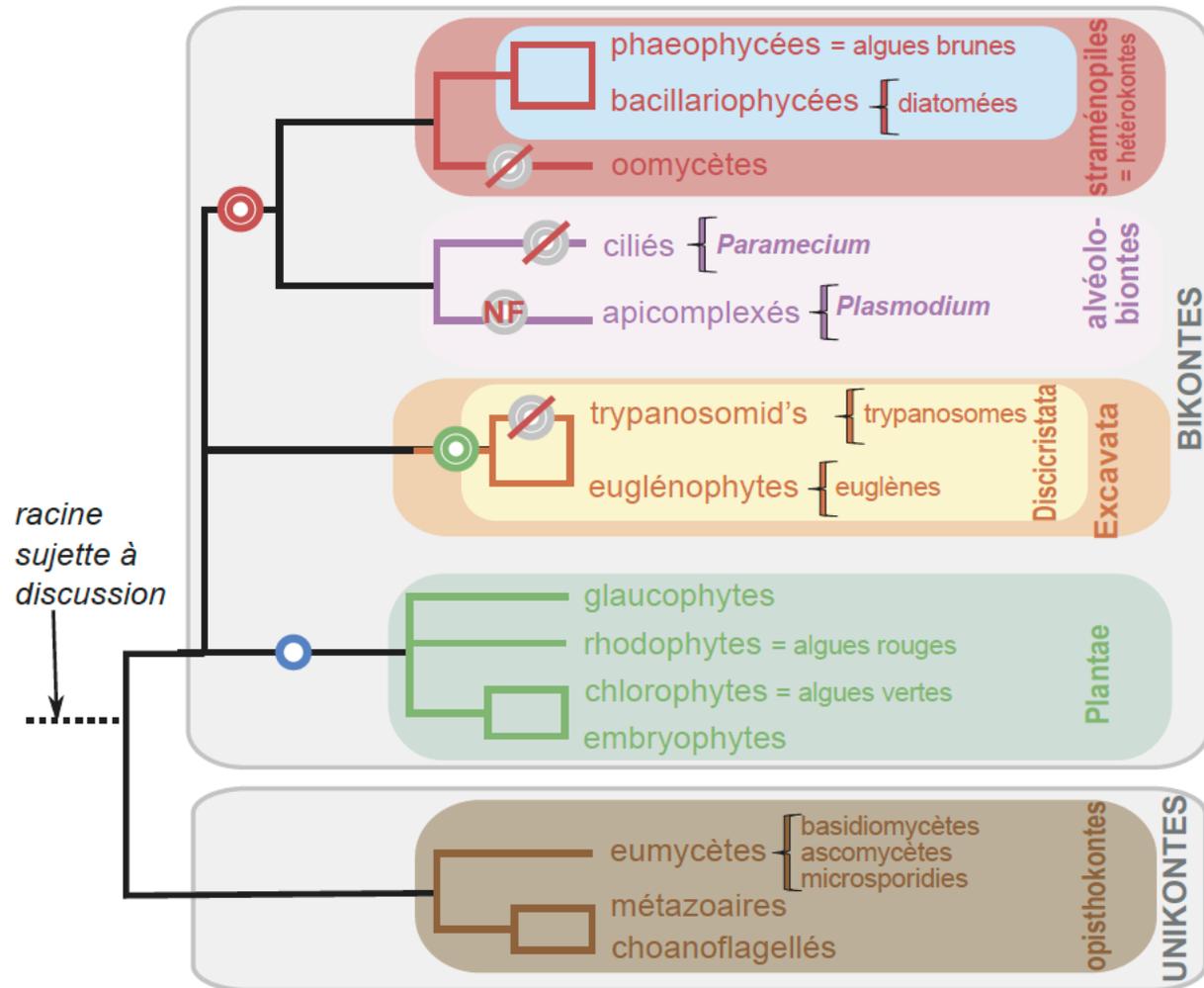
Illustration : A serait la vache, B le dipneuste et C le saumon. Arbre des relations de parenté entre le saumon, le dipneuste et la vache.

Par analyse phénétique, dipneuste et saumon sont apparentés ; ce sont des poissons.. Ils ont en commun la présence d'écailles, de nageoires, la forme générale, le mode de vie...

L'analyse cladistique montre que le dipneuste et la vache partagent des caractères qui leur sont uniques (que le saumon ne possède pas): cœur à deux oreillettes, structure de la ceinture pectorale et du membre antérieur, tous caractères qui ont été hérités d'un ancêtre commun. La vache et le dipneuste sont donc à l'évidence étroitement apparentés, contrairement à ce que laisse penser leur apparence.



Arbre simplifié des eucaryotes (modifié d'après Burki et coll, 2012, Pawlowski, 2013)



deux flagelles différents
 autotrophie au carbone ou hétérotrophie
 plastes à quatre membranes,
 chlorophylles a et c,
 β1-3 glucane (polyoside de réserve)

deux ou quatre flagelles, perdus chez
 les rhodophytes et les angiospermes
 autotrophie au carbone, plastes à deux
 membranes, chlorophylles a et b,
 amidon (polyoside de réserve)

un flagelle unique et propulseur
 hétérotrophie au carbone
 glycogène (polyoside de réserve)
 chitine (polyoside de structure)

- endosymbiose primaire
 - endosymbiose secondaire d'une algue verte
 - endosymbiose secondaire d'une algue rouge
 - ⊘ perte des plastes (sauf exceptions)
 - NF plastes non fonctionnels
- Evolution réticulée* *Régression et perte*

Quelques apomorphies cellulaires caractéristiques de trois clades d'eucaryotes

Il existe **plusieurs façons de classer** et tout dépend de ce que l'on cherche à distinguer dans la classification retenue.

L'histoire des classifications est le **reflet de l'évolution des idées** en sciences biologiques. La classification linnéenne apparue au milieu du XVIII^e siècle est basée sur les **ressemblances et les dissemblances** entre organismes et ne recherche pas leurs liens de parenté.

À la fin du XVIII^e siècle, l'idée que les espèces se modifient est acquise. À la fin du XIX^e siècle et durant le XX^e siècle, les **idées darwiniennes de variation et d'évolution** sont progressivement intégrées dans les classifications.

Lors de la seconde moitié du XX^e siècle, la systématique phénétique, basée sur des matrices de distance permet la construction de phénogrammes. La **classification phénétique n'est pas un reflet de l'évolution**. 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 cladistique permet de mieux comprendre les parentés entre les êtres vivants mais c'est une classification qui, elle aussi, évolue au grès des découvertes.