

Systematique, phylogénie et biologie comparative

Aperçu du chapitre

- 23.1 Systematique
- 23.2 Cladistique
- 23.3 Systematique et classification
- 23.4 Phylogénétique et biologie comparative
- 23.5 Phylogénétique et évolution des maladies



Introduction

Tous les organismes partagent de nombreuses caractéristiques biologiques. Ils sont composés d'une ou plusieurs cellules, leur métabolisme et les transferts d'énergie dépendent de l'ATP et leur information génétique est codée dans l'ADN. Mais leur diversité est aussi extrême, allant des bactéries et des amibes aux baleines bleues et aux séquoias. Pendant des générations, les biologistes ont tenté de classer les organismes en se basant sur des caractères communs. Les classifications les plus significatives sont basées sur les relations évolutives entre les organismes. L'utilisation de nouvelles méthodes pour la construction des arbres généalogiques et une foule de données sur les séquences moléculaires conduisent à de nouvelles hypothèses évolutives pour expliquer la diversification de la vie.

23.1 Systematique

Objectifs

1. Comprendre ce qu'une phylogénie représente.
2. Expliquer pourquoi des similitudes phylogénétiques n'indiquent pas nécessairement des parentés évolutives étroites.

Un des plus grands défis de la science moderne est de comprendre l'histoire des relations entre ancêtre et descendants qui unissent toutes les

formes de vie sur terre, depuis le premier organisme unicellulaire jusqu'aux organismes complexes que nous voyons aujourd'hui. Si les archives paléontologiques étaient parfaites, nous pourrions reconstituer l'histoire évolutive des espèces et voir comment chacune est apparue et a proliféré. Cependant, comme nous l'avons vu au chapitre 21, les archives fossiles sont loin d'être complètes. Bien qu'elles apportent des réponses à beaucoup de questions concernant la diversification de la vie, elles en laissent beaucoup d'autres en suspens.

Par conséquent, les scientifiques doivent se baser sur d'autres types d'informations pour concevoir la meilleure hypothèse expliquant les relations évolutives. Il est important de garder à l'esprit que les résultats de ces recherches *sont* des hypothèses, qui demandent à être contrô-

lées par d'autres tests. Toutes les hypothèses peuvent être réfutées par de nouvelles données, ce qui peut conduire à la conception d'idées scientifiques plus correctes.

La reconstitution et l'étude des relations évolutives constituent ce que l'on appelle la **systematique**. En examinant les ressemblances et les différences entre les espèces, la systematique peut construire un arbre généalogique, ou **phylogénie**, qui représente une hypothèse concernant les divers aspects des relations entre espèces.

Des diagrammes ramifiés représentent les relations évolutives

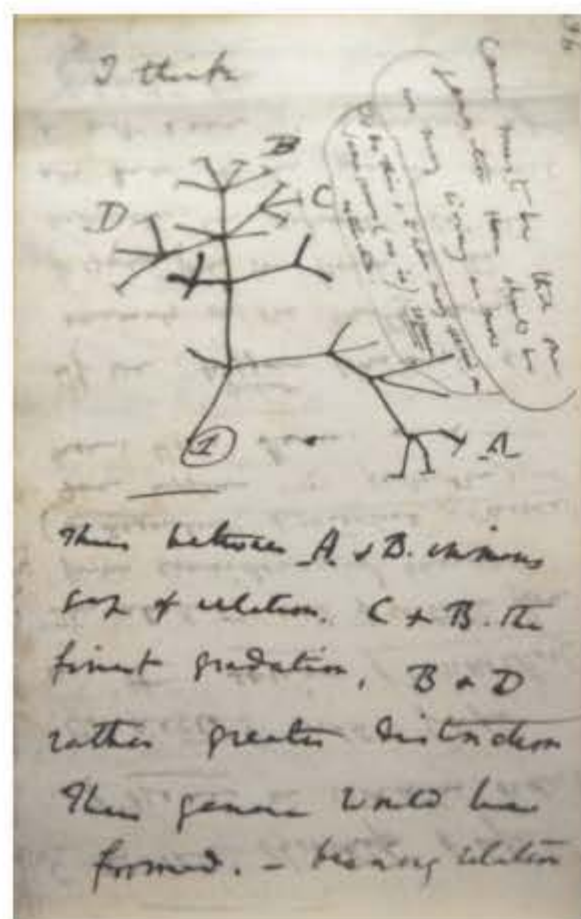
Darwin envisageait que toutes les espèces descendaient d'un seul ancêtre commun, et que l'histoire de la vie pouvait être représentée par un arbre et ses branches (figure 23.1). Selon lui, les brindilles au bout des ramifications représentaient les espèces existantes, les jonctions des brindilles et des branches symbolisaient des ancêtres communs, le tronc de l'arbre figurant l'ancêtre de tous les organismes vivants. Le processus de descendance avec des modifications progressives de l'ancêtre commun aboutit, de manière hiérarchique, à toutes les espèces liées à ce tronc ; leur histoire évolutive peut être décrite sous forme des diagrammes ramifiés ou arbres phylogénétiques. La figure 23.1b montre comment les relations évolutives sont représentées par un diagramme ramifié. Les humains et les chimpanzés descendent d'un ancêtre commun et sont les parents vivants les plus proches les uns des autres (la position de cet ancêtre commun est indiquée par la jonction étiquetée 1). Les humains, les chimpanzés et les gorilles partagent un ancêtre commun plus ancien (jonction 2), et tous les grands singes partagent un ancêtre commun plus lointain (jonction 3).

Pour interpréter une phylogénie, il faut évaluer le caractère plus ou moins récent du partage d'un ancêtre commun, plutôt que de regarder la disposition des espèces au sommet de l'arbre. Si vous comparez les trois versions phylogénétiques de la figure 23.1b, vous verrez que les relations sont les mêmes ; quelle que soit leur localisation, les chimpanzés et les humains sont toujours étroitement liés les uns aux autres, plus que toutes les autres espèces.

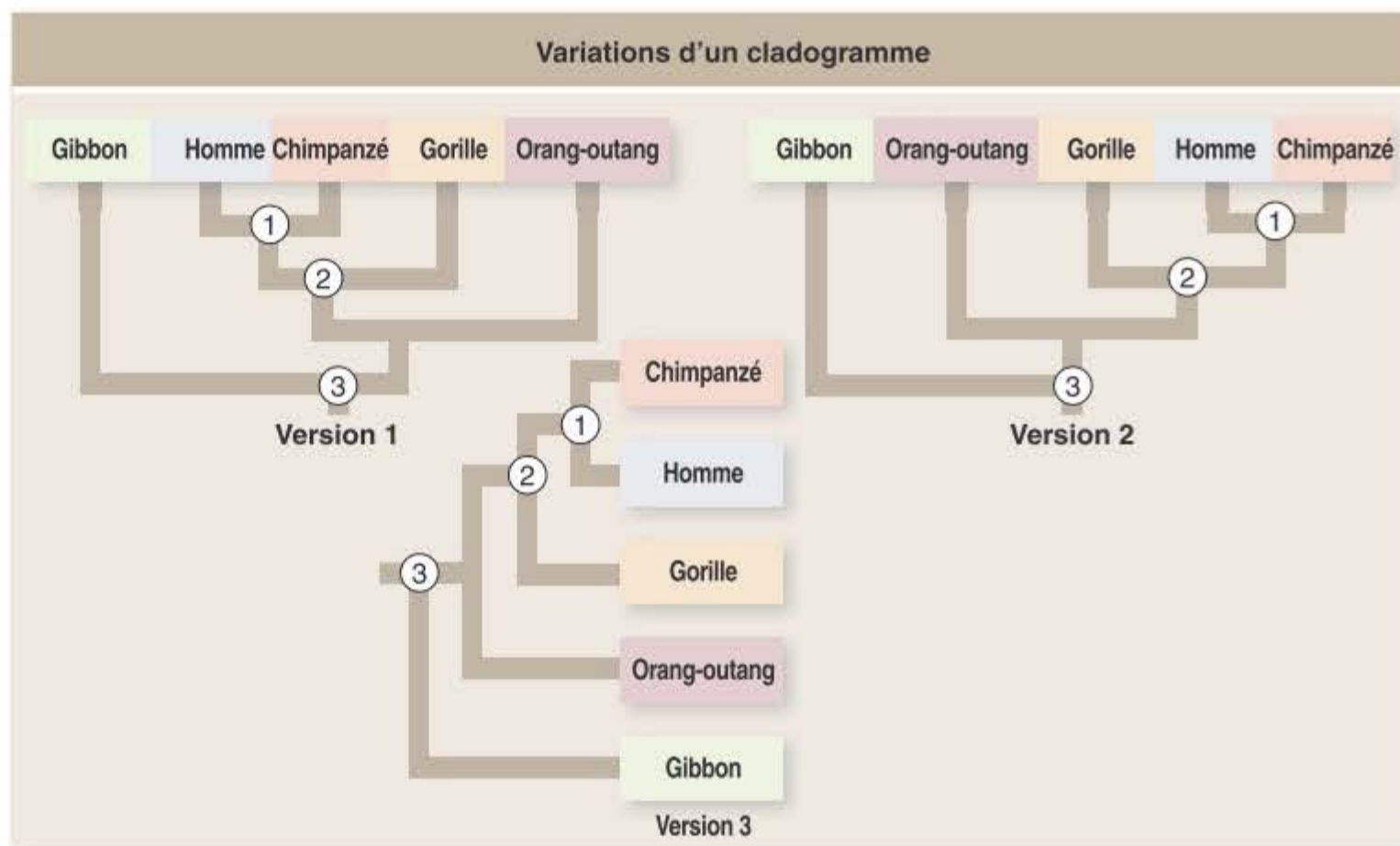
En outre, même si les humains sont placés à côté des gibbons dans la version 1 de la figure 23.1b, la représentation des relations indique toujours que les humains sont plus étroitement apparentés (c'est-à-dire partagent un ancêtre commun plus récent) aux gorilles et aux orangs-outans qu'aux gibbons. Parfois, les phylogénies sont présentées de côté, plutôt que verticalement comme dans la version 3 de la figure 23.1b, mais cette disposition n'affecte pas non plus l'interprétation.

Une similitude peut ne pas prédire avec précision des relations évolutives

On pourrait s'attendre à ce que deux espèces soient d'autant plus différentes que le temps depuis qu'elles ont divergé d'un ancêtre commun a été long. Les premiers systematiciens se basaient sur ce raisonnement et construisaient des phylogénies sur base des similitudes globales. Si, en effet, les espèces avaient évolué à un rythme constant, alors l'étendue des divergences entre les deux espèces dépendrait du délai qui les sépare du moment de leur divergence, et les phylogénies basées sur le degré de similitude seraient correctes. Selon ce raisonnement, on peut penser que le chimpanzé est plus étroitement apparenté au gorille que ne l'est l'un des deux à l'homme.



a.



b.

Figure 23.1 Les phylogénies représentent les relations évolutives. a. Un dessin de l'un des cahiers de notes de Darwin, écrit en 1837, lorsqu'il a développé ses idées qui ont conduit à l'*Origine des espèces*. Darwin voyait la vie comme un processus ramifié semblable à un arbre, avec des espèces représentées par les brindilles extrêmes et les changements évolutifs représentés par les jonctions des ramifications s'échappant des branches principales avec la croissance de l'arbre. b. Exemple d'une phylogénie. Les humains et les chimpanzés sont plus étroitement liés les uns aux autres qu'ils ne le sont à toute autre espèce vivante. En effet, ils partagent un ancêtre commun (la jonction marquée 1) qui n'a donné naissance à aucune autre espèce actuelle. De même, l'homme, le chimpanzé et le gorille sont plus étroitement apparentés les uns aux autres que ne l'est l'un d'entre eux avec l'orang-outan car ils partagent un ancêtre commun (jonction 2) qui n'a pas généré les orangs-outans. La jonction 3 représente l'ancêtre commun de tous les singes. À chaque jonction, les deux descendants peuvent subir une rotation sans changer la signification. Par exemple, une différence entre les versions 1 et 2 est que les descendants de la jonction 2 ont subi une rotation de telle manière que la branche des gorilles est orientée vers la droite dans la version 1 et vers la gauche dans la version 2. Cependant, cela n'affecte pas l'interprétation que les humains et les chimpanzés sont plus étroitement apparentés entre eux que les deux ne le sont avec les gorilles.

Mais, comme le chapitre 22 l'a révélé, l'évolution peut avancer très vite à certains moments et très lentement à d'autres. En outre, l'évolution n'est pas unidirectionnelle ? Parfois des traits de certaines espèces évoluent dans un sens, puis dans l'autre sens (une conséquence d'une sélection oscillante, voir chapitre 20). Des espèces envahissant un nouvel habitat peuvent subir de nouvelles pressions de sélection et peuvent changer fortement, alors que celles qui sont restées dans le même habitat que celui de leurs ancêtres peuvent ne changer que très peu. Pour cette raison, la similitude n'est pas nécessairement un bon indicateur de la longueur du temps qui s'est écoulé depuis que deux espèces ont partagé un ancêtre commun.

Un second problème fondamental se pose : l'évolution n'est pas toujours divergente. Au chapitre 21, nous avons discuté de l'évolution convergente, dans laquelle deux espèces acquièrent indépendamment les mêmes caractéristiques. Souvent, les espèces évoluent de façon convergente, car elles occupent des habitats similaires, où des adaptations similaires sont favorisées. En conséquence, deux espèces qui ne sont pas étroitement apparentées peuvent se retrouver plus semblables l'une avec l'autre qu'elles ne le sont avec des espèces plus proches. Un tel effet peut également être observé en cas de réversion, qui est un processus par lequel une nouvelle espèce acquiert des caractéristiques d'une espèce ancestrale.

Questions d'apprentissage 23.1

La systématique est l'étude des relations évolutives. Les phylogénies ou arbres phylogénétiques sont des représentations graphiques des relations entre espèces. Une similitude des organismes ne correspond pas nécessairement à leur degré de parenté, car les changements évolutifs ne sont pas constants en rythme et en direction.

- Pourquoi une espèce pourrait-elle être plus semblable phénotypiquement à une autre qui ne lui est pas étroitement apparentée ?

23.2 Cladistique

Objectifs

1. Décrire la différence entre similitudes ancestrale et dérivée.
2. Expliquer pourquoi seulement les caractères dérivés et partagés indiquent une parenté évolutive étroite.
3. Montrer comment un cladogramme est construit.

Puisque la similitude phénotypique peut être trompeuse, la plupart des systématiciens ne fondent plus seulement leurs hypothèses phylogénétiques sur la base des ressemblances. Ils distinguent plutôt la similitude entre espèces qui a été héritée de l'ancêtre commun le plus proche du groupe entier et qui est qualifiée de **dérivée**, de celle qui est survenue avant l'ancêtre commun du groupe et qui est qualifiée d'**ancestrale**. Dans cette logique, appelée **cladistique**, seuls les **caractères dérivés communs** sont pris en considération pour déterminer les relations évolutives.

La méthode cladistique requiert que la variation des caractères soit identifiée comme ancestrale ou dérivée

Pour appliquer cette méthode, les systématiciens collectent d'abord des données sur plusieurs caractères chez toutes les espèces analysées. Ces caractères peuvent concerner tous les aspects du phénotype, comme la morphologie, la physiologie, le comportement et l'ADN. Comme on l'a montré aux chapitres 18 et 24, grâce à ses progrès rapides, la génomique fournira bientôt des données abondantes qui pourraient bouleverser nos procédés d'identification et d'étude des variations de caractères.

Pour être utile, il faut que l'état des caractères soit différent entre espèces. Prenons, par exemple, le caractère « dents » chez les vertébrés amniotes (oiseaux, reptiles et mammifères). Ce caractère présente deux états : présence chez la plupart des mammifères et reptiles et absence chez les oiseaux et quelques autres groupes, comme les tortues.

Exemples de caractères ancestraux comparés aux dérivés

La présence de poils est un caractère dérivé partagé commun aux mammifères (figure 23.2) ; en revanche, la présence des poumons chez les mammifères est une caractéristique ancestrale, car ils sont également présents chez les amphibiens et les reptiles (représenté par une salamandre et un lézard) ; il a donc probablement évolué avant l'ancêtre commun des mammifères (voir figure 23.2). La présence de poumons, donc, ne nous dit pas que toutes les espèces de mammifères sont plus étroitement liées les unes aux autres qu'à des reptiles ou des amphibiens, mais la pilosité, un caractère dérivé et partagé, suggère que toutes les espèces de mammifères ont un ancêtre commun qui a existé plus récemment que l'ancêtre d'où dérivent les mammifères, les amphibiens et les reptiles.

Pour revenir à la question concernant les relations entre êtres humains, chimpanzés et gorilles, un certain nombre de caractères morphologiques et génétiques existent qui sont dérivés et partagés par les chimpanzés et les humains, mais non par les gorilles ou les autres grands singes. Ces caractères suggèrent que les chimpanzés et les humains ont divergé d'un ancêtre commun (voir figure 23.1b, jonction 1) qui existait plus récemment que l'ancêtre commun des gorilles, chimpanzés et humains (jonction 2).

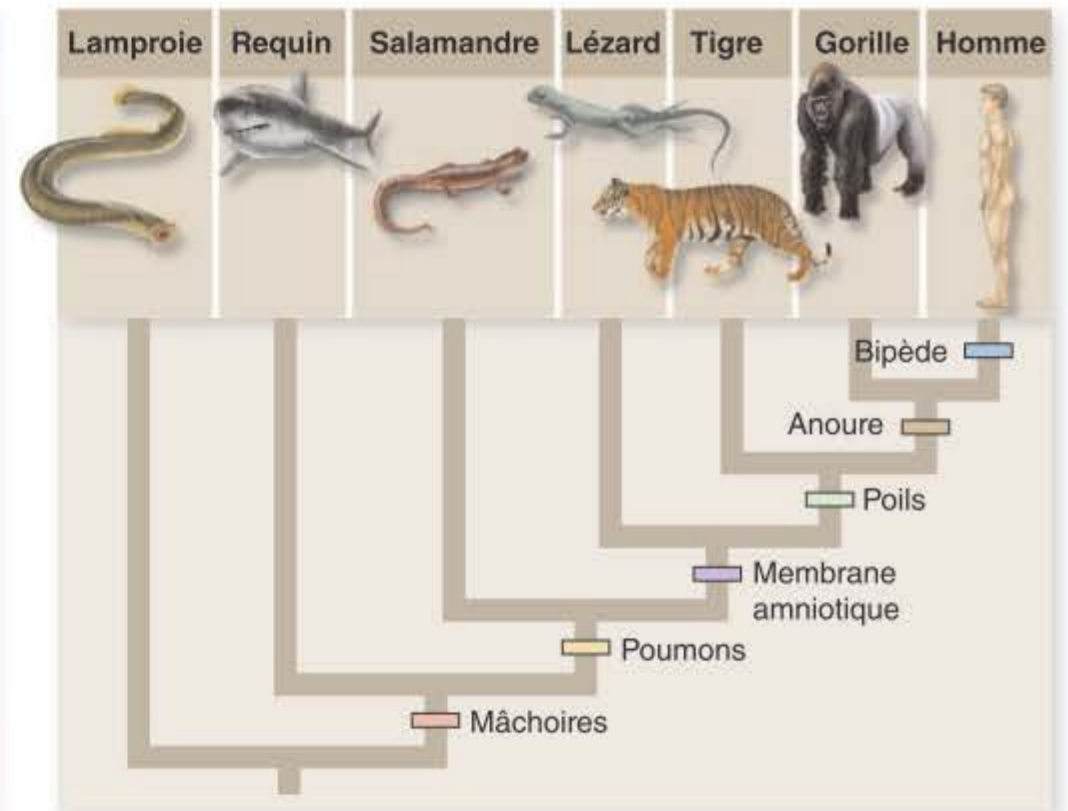
Déterminer le caractère ancestral ou dérivé

Une fois les données rassemblées, la première étape dans une analyse cladistique manuelle est une **polarisation** des caractères, c'est-à-dire que l'on détermine si un caractère est ancestral ou dérivé. Pour polariser le caractère « dents », les systématiciens doivent déterminer quel était l'état, présence ou absence, chez l'ancêtre commun le plus récent de ce groupe.

Nous ne disposons généralement pas d'un fossile qui serait avec certitude l'ancêtre le plus récent, ou nous ne pouvons pas être certains qu'il le soit. C'est pourquoi on recourt à la méthode de *comparaison à un groupe de référence* pour déterminer la polarité d'un caractère. Pour cela, on considère comme **groupe externe** une espèce, ou un groupe d'espèces, étroitement apparentée au groupe étudié, mais n'en faisant pas partie. Lorsque le groupe étudié montre de multiples états du caractère, et qu'un seul de ces états est présent dans le groupe externe, alors cet état est considéré comme ancestral et les autres états sont considérés comme dérivés. Cependant, les espèces de références ont également évolué à partir de leurs ancêtres, si bien que l'espèce de référence ne montrera pas toujours le caractère ancestral.

Traits : Organisme	Mâchoires	Poumons	Membrane amniotique	Poils	Anoure	Bipède
Lamproie	0	0	0	0	0	0
Requin	1	0	0	0	0	0
Salamandre	1	1	0	0	0	0
Lézard	1	1	1	0	0	0
Tigre	1	1	1	1	0	0
Gorille	1	1	1	1	1	0
Homme	1	1	1	1	1	1

a.



b.

Figure 23.2 Cladogramme. a. Tableau de données morphologiques pour un groupe de sept vertébrés. «1» indique la présence d'un état de caractère dérivé, et «0» indique la présence d'un état de caractère ancestral. («anoure» = absence de queue; pour tous les autres traits, leur absence est un état de caractère ancestral. b. Un arbre, ou un cladogramme, schématise les relations entre les organismes sur base du partage des caractères dérivés. Les caractères dérivés situés entre les ramifications du cladogramme sont présents chez tous les organismes situés au-dessus, mais chez aucun de ceux qui sont en dessous. Le groupe externe (la lamproie dans ce cas) ne possède aucun des caractères dérivés.

La détermination de la polarité est plus fiable quand le même état de caractère est présent dans plusieurs groupes de référence différents. Dans l'exemple précédent, les dents sont généralement présentes dans les groupes de référence les plus proches des amniotes, les amphibiens et les poissons, ainsi que dans de nombreuses espèces d'amniotes. Par conséquent, la présence de dents chez les mammifères et les reptiles est considérée comme ancestrale et leur absence chez les oiseaux et les tortues est considérée comme dérivée.

Construction d'un cladogramme

Quand tous les caractères ont été polarisés, les systématiciens se servent de ces informations pour construire un **cladogramme** qui représente les relations évolutives supposées. Les espèces qui possèdent les mêmes caractères dérivés appartiennent à un **clade**. Les clades sont donc des unités évolutives et désignent tous les descendants d'un ancêtre commun particulier. Un caractère dérivé commun aux membres du clade est appelé une **synapomorphie** de ce clade. La figure 23.2b montre qu'un simple cladogramme est formé d'une série hiérarchique de clades caractérisés, chacun, par ses propres synapomorphies. Par exemple, les amniotes forment un clade dans lequel l'évolution d'une membrane amniotique est une synapomorphie. Au sein de ce clade, les mammifères en forment un autre, avec la pilosité comme synapomorphie, et ainsi de suite.

Les états ancestraux sont aussi appelés **plésiomorphies**, et les états ancestraux communs sont appelés **symplesiomorphies**. Contrairement aux synapomorphies, les symplesiomorphies ne donnent pas d'informations sur les relations phylogénétiques.

Considérons, par exemple, l'état du caractère « présence d'une queue », qui apparaît chez les lamproies, les requins, les salamandres, les lézards et les tigres. Cela signifie-t-il que les tigres sont plus étroitement apparentés, et donc possèdent un ancêtre commun plus récent, aux lézards et aux requins qu'aux singes et aux hommes, qui sont, comme eux, des mammifères ? La réponse est évidemment négative : parce que les symplesiomorphies ne font que traduire des états de caractères hérités

d'un ancêtre lointain, elles n'impliquent pas une parenté étroite entre les espèces possédant cet état.

Les homoplasies compliquent l'analyse cladistique

Dans la réalité, les études phylogénétiques sont rarement aussi simples que dans les exemples que nous avons montrés jusqu'à présent. La raison est que, dans certains cas, le même caractère a évolué indépendamment dans plusieurs espèces. Ces caractères seraient catalogués comme dérivés communs, mais ils constitueraient de fausses indications d'une parenté évolutive étroite. En outre, des caractères dérivés peuvent parfois être perdus quand des espèces d'un clade sont retournées à leur état ancestral, ou non reconnaissables quand le caractère s'est re-transformé

Homoplasie désigne un état de caractère partagé qui n'a pas été hérité d'un ancêtre commun doté de cet état de caractère. Une homoplasie peut résulter d'une évolution convergente ou d'une inversion évolutive. Par exemple, les grenouilles n'ont pas de queue. L'absence de queue est donc potentiellement une synapomorphie qui réunit non seulement les gorilles et les humains, mais aussi les grenouilles. Cependant, les grenouilles n'ont ni membrane amniotique ni poils, ces deux caractères étant des synapomorphies pour des clades comprenant les gorilles et les humains.

Dans de tels cas, où existent des conflits parmi les caractères, les systématiciens s'appuient sur le **principe de parcimonie** ; celui-ci favorise l'hypothèse qui demande le moins de suppositions. Par conséquent, la phylogénie qui demande le plus petit nombre d'étapes évolutives est considérée comme la meilleure hypothèse concernant les relations phylogénétiques (figure 23.3). Dans l'exemple qui vient d'être cité, le regroupement des grenouilles et des salamandres est donc favorisé puisqu'il ne demande qu'un exemple d'homoplasie (les cas multiples de l'absence de queue), alors qu'une phylogénie qui rapprocherait les grenouilles des humains et des gorilles nécessiterait de très nombreux événements d'homoplasie évolutive, dont la perte des membranes amniotiques et de la pilosité chez les grenouilles.

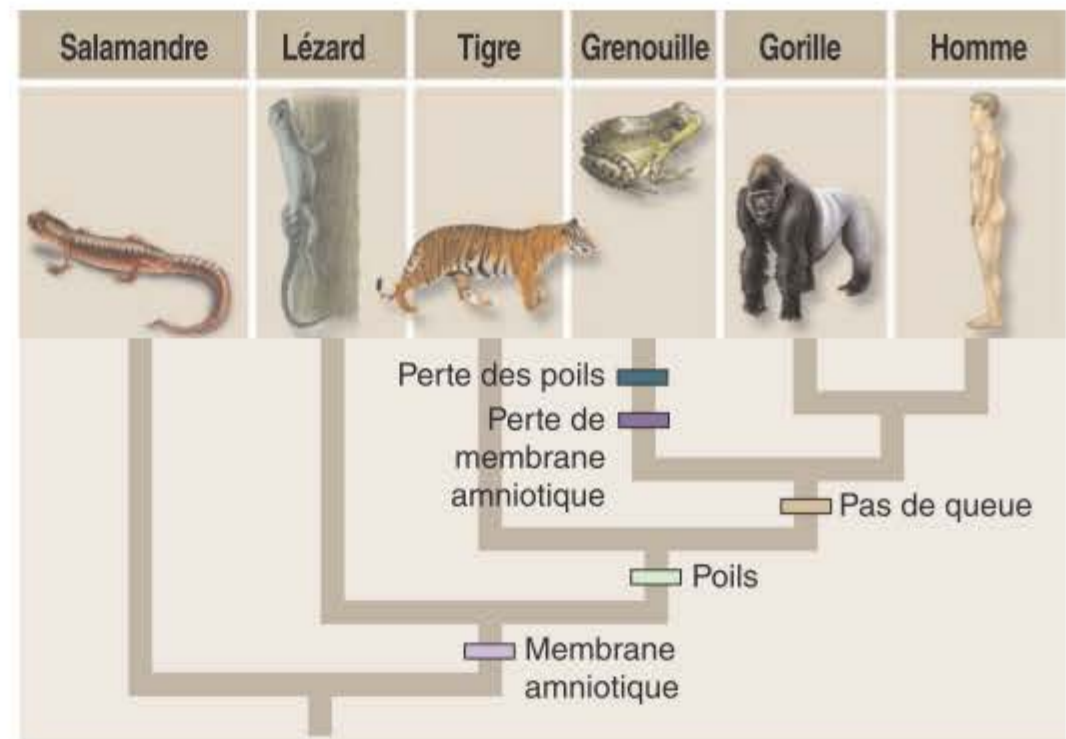
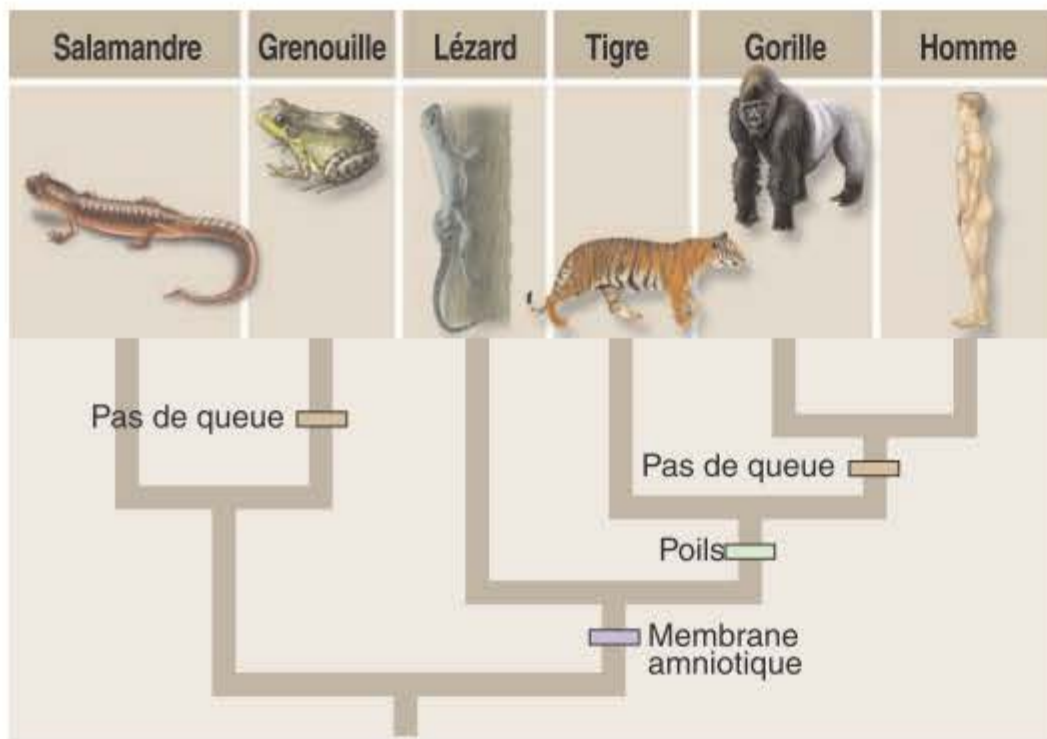


Figure 23.3 Parcimonie et homoplasie. *a.* Placer les grenouilles comme étroitement liées aux salamandres exige que le caractère anoure ait été acquis à deux reprises, un exemple d'homoplasie. *b.* Si les grenouilles étaient étroitement liées aux gorilles et aux humains, alors le caractère anoure ne devait être acquis qu'une seule fois. Cependant, cet arrangement aurait requis deux autres changements évolutifs: les grenouilles auraient dû avoir perdu la membrane amniotique et les poils (à défaut, la pilosité aurait pu être acquise indépendamment par les tigres et par le clade des gorilles et des hommes; cette interprétation aurait besoin de deux changements évolutifs dans le caractère pilosité, comme dans l'interprétation montrée dans la figure, qui montre que la pilosité n'a évolué qu'une seule fois, mais aurait été perdue chez les grenouilles). Basé sur le principe de parcimonie, le cladogramme qui nécessite le moins de changements évolutifs est favorisé; dans ce cas, le cladogramme en (*a.*) nécessite quatre changements, alors qu'en (*b.*) il en requiert cinq; ainsi (*a.*) représente l'hypothèse des relations évolutives la plus parcimonieuse.

Analyse de données Construisez une matrice des résultats semblable à celle de la figure 23.2, montrant la distribution dans les six espèces des caractères: pilosité, membrane amniotique et queue.

Les exemples présentés jusqu'à présent concernaient tous des caractères morphologiques, mais les systématiciens utilisent de plus en plus les données des séquences d'ADN pour construire des phylogénies. En effet, ils disposent du grand nombre de caractères qui peut être obtenu par le séquençage. La cladistique analyse les données séquentielles, de la même manière que tous les autres types de données, c'est-à-dire que les états de caractère sont polarisés par référence aux séquences d'un groupe de référence, et l'on construit un cladogramme en minimisant le nombre de caractères évolutifs requis (figure 23.4)

Dans certaines situations, d'autres méthodes phylogénétiques s'avèrent plus utiles que la cladistique

Si des caractères évoluent lentement d'un état à un autre en comparaison avec la fréquence des événements de spéciation, le principe de parcimonie convient bien pour la reconstruction des relations évolutives. Dans cette situation, la présomption sous-jacente au principe, à savoir qu'une similitude dérivée et partagée indique un ancêtre commun récent, est

	Séquence d'ADN									
Référence	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Espèce A	G	C	A	T	A	G	G	C	G	T
Espèce B	A	C	A	G	C	C	G	C	A	T
Espèce C	G	C	A	T	A	G	G	T	G	T
Espèce D	A	C	A	T	C	G	G	T	G	G
Position	A	T	A	T	C	C	G	T	A	T

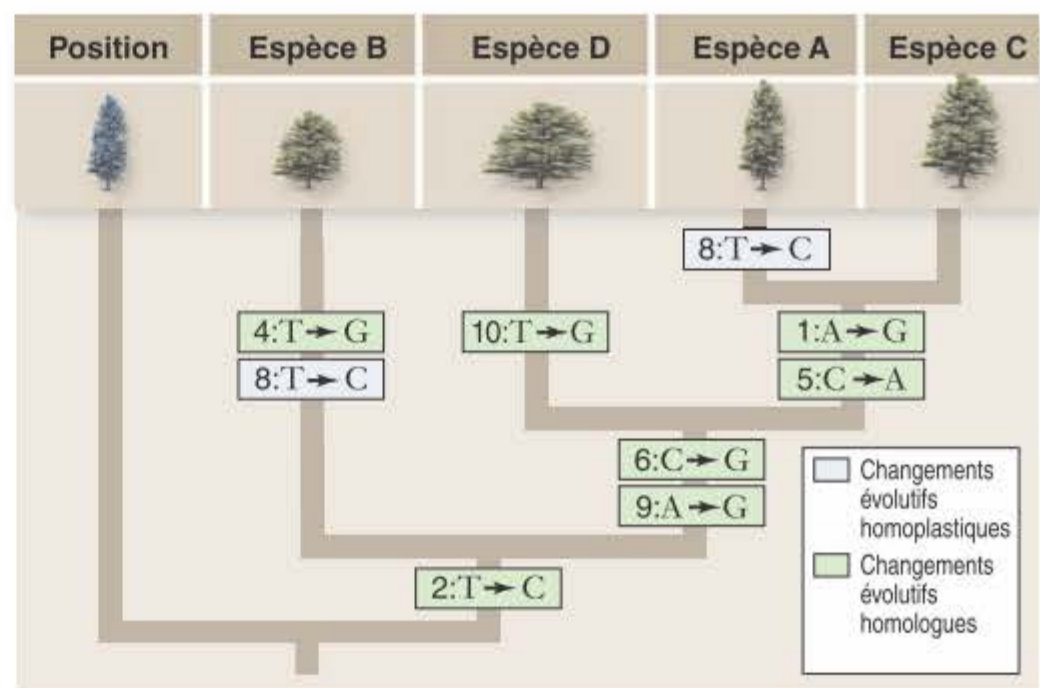


Figure 23.4 Analyse cladistique des séquences d'ADN. Les données provenant des séquences d'ADN sont analysées comme les autres types de données. L'interprétation la plus parcimonieuse des données des séquences d'ADN requiert neuf changements évolutifs. Chacun de ces changements est indiqué sur la phylogénie. Un changement en position 8 est homoplastique: dans les espèces A et B, indépendamment, une thymine a été remplacée par une cytosine

habituellement correcte. Récemment, cependant, les systématiciens ont réalisé que certains caractères évoluent si rapidement que le principe de parcimonie peut être trompeur.

Changements évolutifs rapides et homoplasie

Particulièrement intéressante est la rapidité avec laquelle certaines parties du génome évoluent. Comme on l'a vu au chapitre 18, certaines portions de l'ADN paraissent dépourvues de toute fonction. Il en résulte que les mutations survenant dans ces parties de l'ADN ne sont pas éliminées par sélection naturelle ; dès lors l'évolution de nouveaux états de caractère peut être très rapide dans ces régions comme conséquence d'une dérive génétique.

En outre, étant donné que quatre états de caractère seulement sont possibles pour chaque base nucléotidique (A, C, G et T), la probabilité est très élevée de voir apparaître indépendamment le même état de caractère dérivé chez deux espèces. En fait, si cette homoplasie est prédominante parmi les caractères, les suppositions du principe de parcimonie ne sont pas respectées et les phylogénies obtenues par cette méthode risquent de ne pas être correctes.

? **Question** Pourquoi la rapidité de changements évolutifs et un nombre restreint d'états de caractère compliquent-ils l'application du principe de parcimonie ?

Approches statistiques

Puisqu'une évolution peut parfois avancer rapidement, ces dernières années, des systématiciens ont exploré d'autres méthodes basées sur des approches statistiques, comme la probabilité maximale, pour établir les phylogénies. Ces méthodes partent d'une vitesse hypothétique de l'évolution des caractères, puis elles ajustent les données à ces modèles pour en déduire la phylogénie qui s'accorde le mieux (probabilité maximale) à ces hypothèses.

Un avantage de ces méthodes est la possibilité d'utiliser des hypothèses différentes pour des vitesses d'évolution différentes. Si certaines portions d'ADN sont contraintes d'évoluer plus lentement que d'autres, ces méthodes peuvent ainsi appliquer des modèles différents d'évolution pour des états de caractères différents. Cette approche est plus efficace que la parcimonie en tenant compte de l'homoplasie lorsque les changements évolutifs sont rapides.

L'horloge moléculaire

En général, des cladogrammes, comme celui de la figure 23.2, ne donnent que l'ordre des ramifications évolutives ; ils ne fournissent pas d'informations sur l'époque où elles sont apparues. Dans certains cas cependant, on peut dater la ramification, soit en se référant à des fossiles, soit en estimant la vitesse d'évolution des caractères. Une méthode souvent utilisée, mais controversée, est l'**horloge moléculaire**, qui suppose que la vitesse d'évolution d'une molécule au fil du temps est constante. Dans ce modèle, une divergence dans l'ADN peut servir à l'estimation des moments durant lesquels des événements de ramification sont survenus. Pour de telles estimations, on doit pouvoir évaluer de manière fiable les moments où sont survenus certains événements. Par exemple, la découverte d'un fossile peut indiquer que deux clades ont divergé à partir d'un ancêtre commun à un moment particulier. Par ailleurs, le moment de la séparation des deux clades peut être estimé à partir d'événements géologiques qui ont conduit probablement à leur divergence, comme la formation d'une montagne qui sépare maintenant les deux clades. Avec cette information, la quantité de divergences dans l'ADN séparant les deux clades peut être divisée par la longueur de temps séparant les deux clades,

ce qui donne une estimation de la vitesse de la divergence de l'ADN par unité de temps (habituellement, par million d'années). Si l'on accepte l'idée d'horloge moléculaire, on peut alors utiliser cette vitesse estimée pour dater d'autres événements de divergence dans un cladogramme.

Bien que l'horloge moléculaire paraisse fonctionner dans certains cas, dans beaucoup d'autres, les résultats montrent que les vitesses d'évolution ne sont pas suffisamment constantes dans toutes les branches d'un arbre évolutif. C'est pourquoi, les dates évolutives dérivées des données moléculaires doivent être traitées de manière prudente. Des méthodes récentes ont été développées afin de dater des événements évolutifs sans que l'on ne compare l'évolution moléculaire à une horloge. Ces méthodes très prometteuses devraient fournir des estimations plus fiables du rythme de l'évolution.

Questions d'apprentissage 23.2

En cladistique, des états de caractères dérivés se distinguent des états de caractères ancestraux ; les espèces sont regroupées sur base des états de caractères dérivés partagés. Des caractères dérivés sont déterminés à partir de la comparaison à un groupe connu pour être étroitement apparenté, appelé groupe de référence. Un clade contient tous les descendants d'un ancêtre commun. Un cladogramme est une représentation hypothétique des relations évolutives sur base des états de caractères dérivés. Des homoplasies peuvent donner une image trompeuse des relations.

- Pourquoi la cladistique a-t-elle plus de succès dans l'inférence des relations phylogénétiques dans certains cas plutôt que dans d'autres ?
- Pourquoi seuls les caractères partagés dérivés, et non ceux entièrement dérivés, sont-ils utiles en cladistique pour la reconstruction de phylogénies ?

23.3 Systématique et classification

Objectifs

1. Expliquer le système de classification taxonomique
2. Différencier les groupes monophylétiques, paraphylétiques et polyphylétiques.
3. Expliquer la signification du concept d'espèces phylogénétiques et pourquoi il est controversé.

Alors que la systématique est la reconstruction et l'étude des relations évolutives, la **classification** concerne la manière de placer les espèces et les groupes de rang supérieur, genre, famille, classe, etc., dans la hiérarchie taxonomique.

Le système de classification taxonomique est hiérarchique

La taxonomie est la science de la classification des êtres vivants. Un groupe d'organismes à un niveau quel qu'il soit dans un système de

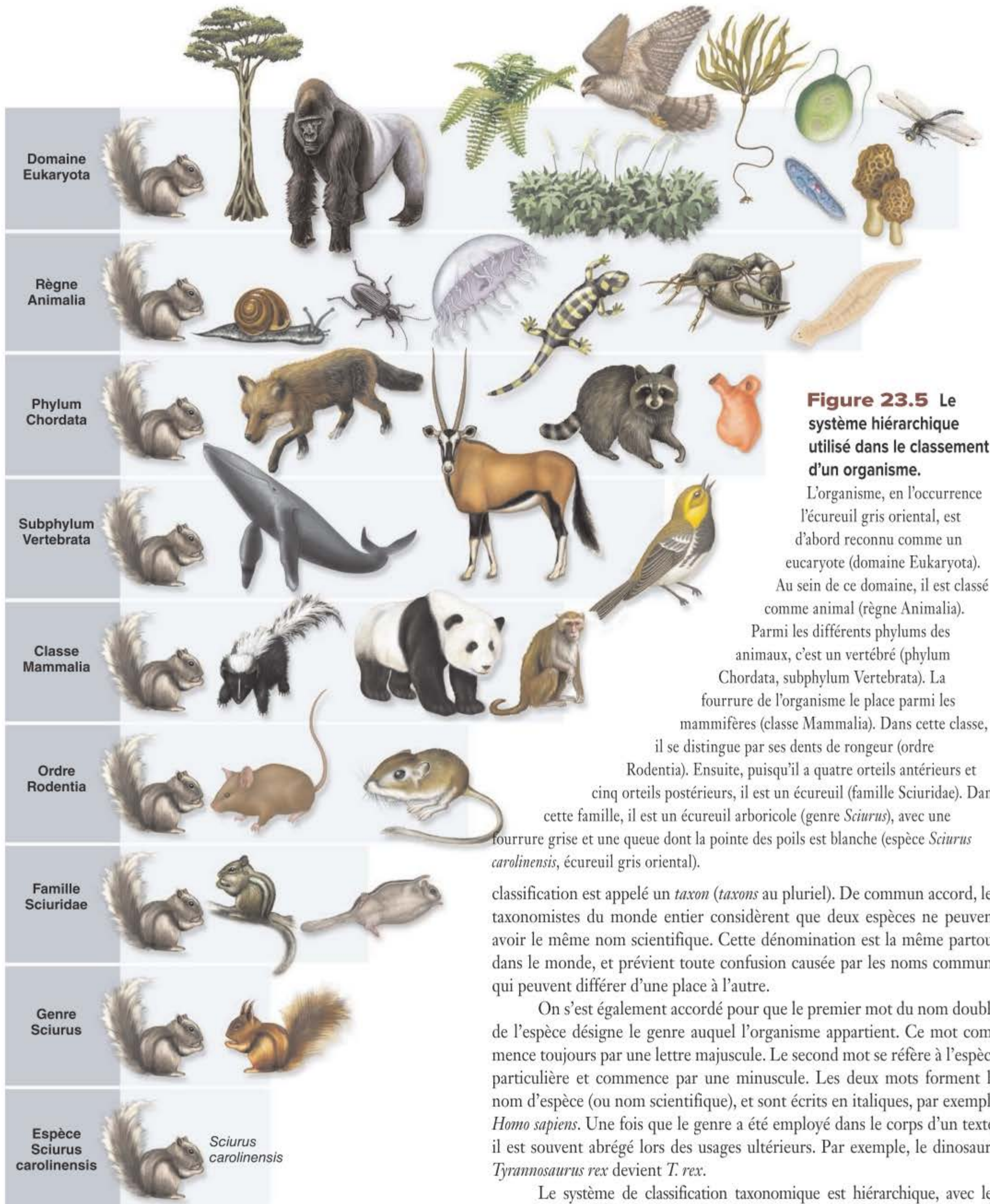


Figure 23.5 Le système hiérarchique utilisé dans le classement d'un organisme.

L'organisme, en l'occurrence l'écureuil gris oriental, est d'abord reconnu comme un eucaryote (domaine Eukaryota).

Au sein de ce domaine, il est classé comme animal (règne Animalia).

Parmi les différents phylums des animaux, c'est un vertébré (phylum Chordata, subphylum Vertebrata). La fourrure de l'organisme le place parmi les mammifères (classe Mammalia). Dans cette classe,

il se distingue par ses dents de rongeur (ordre

Rodentia). Ensuite, puisqu'il a quatre orteils antérieurs et

cinq orteils postérieurs, il est un écureuil (famille Sciuridae). Dans

cette famille, il est un écureuil arboricole (genre *Sciurus*), avec une

fourrure grise et une queue dont la pointe des poils est blanche (espèce *Sciurus carolinensis*, écureuil gris oriental).

classification est appelé un *taxon* (*taxons* au pluriel). De commun accord, les taxonomistes du monde entier considèrent que deux espèces ne peuvent avoir le même nom scientifique. Cette dénomination est la même partout dans le monde, et prévient toute confusion causée par les noms communs qui peuvent différer d'une place à l'autre.

On s'est également accordé pour que le premier mot du nom double de l'espèce désigne le genre auquel l'organisme appartient. Ce mot commence toujours par une lettre majuscule. Le second mot se réfère à l'espèce particulière et commence par une minuscule. Les deux mots forment le nom d'espèce (ou nom scientifique), et sont écrits en italiques, par exemple *Homo sapiens*. Une fois que le genre a été employé dans le corps d'un texte, il est souvent abrégé lors des usages ultérieurs. Par exemple, le dinosaure *Tyrannosaurus rex* devient *T. rex*.

Le système de classification taxonomique est hiérarchique, avec les taxons à l'échelon inférieur regroupés en un nombre plus petit au niveau supérieur. Comme les espèces sont groupées en genres, ceux qui partagent des caractéristiques semblables forment des familles, celles qui se ressemblent constituant un **ordre**. Les ordres aux propriétés communes sont intégrés dans une même **classe**, alors que les classes ayant les mêmes caractéristiques forment un **phylum** (phylums au pluriel). Finalement, les phylums sont assignés à

un des divers grands groupes, les **règnes**. Un huitième niveau de classification appelé **domaine** est fréquemment utilisé. La figure 23.5 illustre le système de classification appliqué à l'écureuil gris à titre d'exemple.

Les catégories de différents niveaux peuvent inclure beaucoup, peu ou parfois un seul taxon. Par exemple, il n'existe qu'un seul genre vivant de la famille des Hominidés (à savoir *Homo*), mais plusieurs genres vivants de Fagaceae (famille des bouleaux). Pour quelqu'un familiarisé avec la classification ou ayant accès à des manuels appropriés, chaque taxon implique un ensemble de caractéristiques et un groupe d'organismes appartenant au taxon.

Parfois, la classification actuelle ne reflète pas des relations évolutives

La systématique moderne et la classification traditionnelle sont parfois discordantes. Pour le comprendre, il faut considérer comment il est possible de réunir des espèces sur base de leurs relations phylogénétiques. Un groupe **monophylétique** comprend l'ancêtre commun le plus récent du groupe et tous ses descendants. Par définition, un clade est un groupe monophylétique. Un groupe **paraphylétique** comprend l'ancêtre le plus récent du groupe, mais pas tous ses descendants (il est basé sur un par-

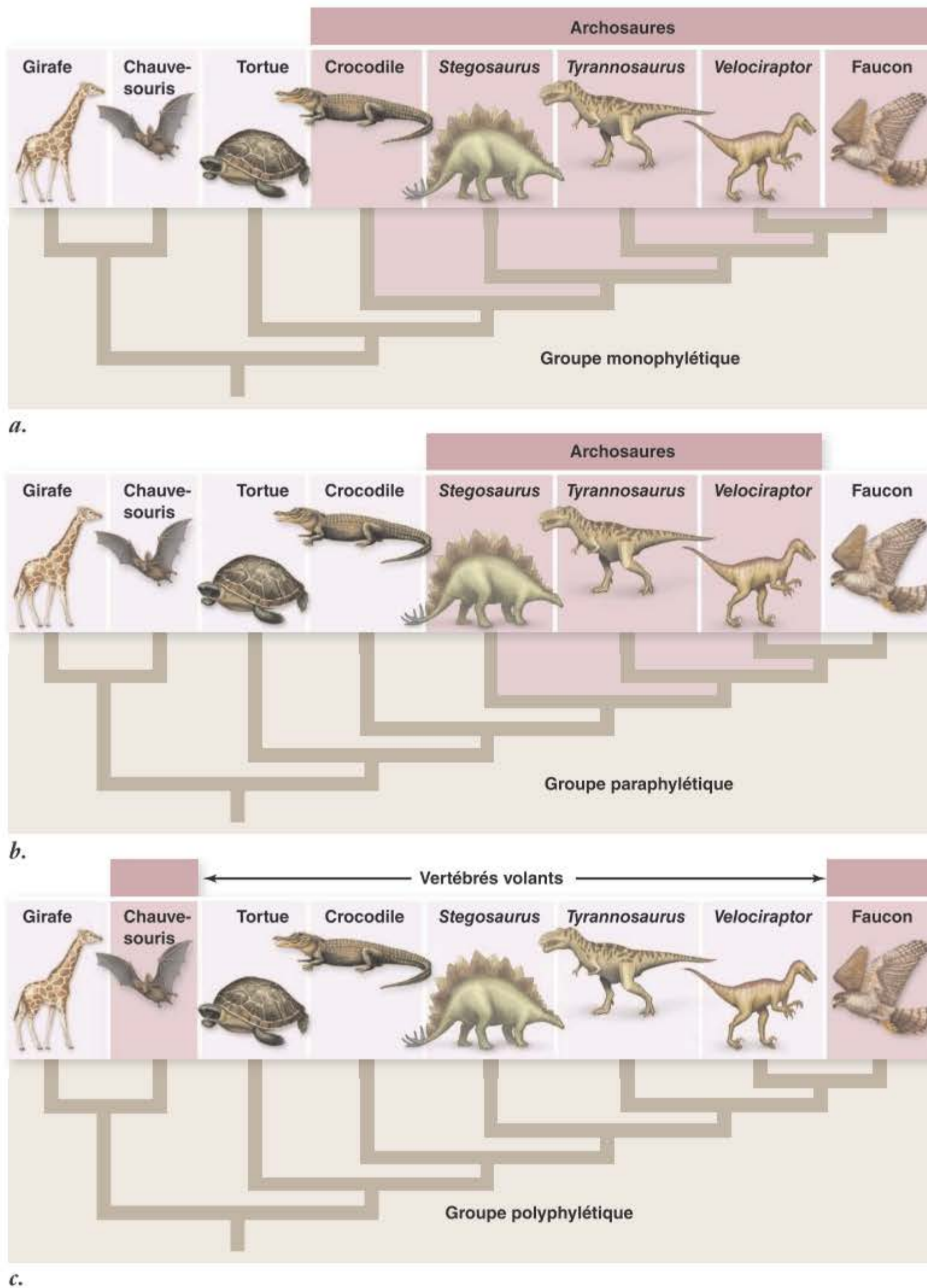


Figure 23.6 Groupes monophylétique, paraphylétique et polyphylétique. a Un groupe monophylétique comprend l'ancêtre commun le plus récent et tous ses descendants. Par exemple, le terme « archosaures » désigne le groupe monophylétique réunissant le crocodile, *Stegosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Velociraptor* et le faucon. b Un groupe paraphylétique comprend l'ancêtre commun le plus récent et certains de ses descendants. Par exemple, certains taxonomistes, mais pas tous, donnent traditionnellement le nom de « dinosaures » au groupe paraphylétique comprenant *Stegosaurus*, *Tyrannosaurus* et *Velociraptor*. Ce groupe est paraphylétique parce qu'un descendant de l'ancêtre le plus récent de ces espèces, l'oiseau, n'y est pas inclus. D'autres taxonomistes incluent les oiseaux dans les dinosaures parce que *Tyrannosaurus* et *Velociraptor* sont plus proches des oiseaux que des autres dinosaures. c Un groupe polyphylétique ne comprend pas l'ancêtre commun le plus récent du groupe. On pourrait, par exemple, classer les chauves-souris et les oiseaux dans un même groupe appelé « vertébrés volants » parce qu'ils se ressemblent par leur morphologie, leur anatomie et leurs habitats. Leurs ressemblances traduisent cependant une évolution convergente et non une origine commune.

? **Question** Sur base de cette phylogénie, existe-t-il d'autres explications que la convergence pour expliquer la présence d'ailes chez les oiseaux et les chauves-souris? Quels types de données pourrait-on utiliser pour tester ces hypothèses?

tage de plésiomorphies), et un groupe **polyphylétique** ne comprend pas l'ancêtre commun le plus récent de tous les membres du groupe (car il est basé sur un partage de caractère homoplasiques) (figure 23.6).

Les hiérarchies taxonomiques sont basées sur les caractères communs et devraient idéalement refléter les relations évolutives. Mais, les groupes taxonomiques traditionnels ne correspondent pas toujours parfaitement aux nouvelles connaissances des relations phylogénétiques. Historiquement, les oiseaux sont placés dans la classe Aves, alors que les dinosaures le sont dans la classe Reptilia. Cependant, les progrès récents de la phylogénie montrent clairement que les oiseaux ont évolué à partir des dinosaures, ou plus exactement que les dinosaures tels que délimités traditionnellement sont paraphylétiques par rapport aux oiseaux (voir figure 23.6).

Dès lors, avoir deux groupes monophylétiques séparés, un pour les oiseaux et l'autre pour les reptiles (notamment, les dinosaures et les crocodiles, mais aussi les lézards, les serpents et les tortues) est impossible sur base de la phylogénie. De plus, les termes Aves et Reptilia sont si familiers et bien établis que présenter soudainement les oiseaux comme un type de dinosaure, et donc de reptile, est déconcertant pour certains. Néanmoins, les biologistes désignent de plus en plus les oiseaux comme un type de dinosaure et, donc, comme un type de reptile.

De telles situations ne sont pas rares. Un autre exemple concerne la classification des plantes. Traditionnellement, trois grands groupes ont été reconnus : les algues vertes, les bryophytes et les plantes vasculaires (figure 23.7). Toutefois, des recherches récentes montrent que ni les algues vertes, ni les bryophytes ne constituent des groupes monophylétiques. Au contraire, certains groupes de bryophytes sont plus étroitement liés aux plantes vasculaires qu'ils ne le sont à d'autres bryophytes, et certaines algues vertes sont plus étroitement apparentées aux bryophytes et aux plantes vasculaires qu'elles ne le sont à d'autres algues vertes. En conséquence, les systématiciens ne reconnaissent plus les algues vertes ou bryophytes comme groupes évolutifs, et le système de classification a été modifié afin de refléter les relations évolutives.

Le concept phylogénétique d'espèce repose sur des caractères dérivés partagés

Le chapitre précédent vous a proposé un certain nombre d'idées différentes sur ce qui fait que deux populations appartiennent à la même espèce. Le concept biologique d'espèce (CBE) définit les espèces comme des groupes de populations capables de se reproduire entre eux, mais qui ne le peuvent avec d'autres groupes. Ces dernières années, une perspective phylogénétique a émergé et a été appliquée à la question des concepts d'espèce. Les tenants du **concept phylogénétique des espèces (CPE)** proposent que le terme espèce soit réservé à des groupes de populations qui ont évolué indépendamment des autres groupes de populations. En outre, ils suggèrent que l'analyse phylogénétique est la façon d'identifier ces espèces. Dans cette perspective, une espèce est une population, ou un ensemble de populations, caractérisée par un ou plusieurs caractères dérivés partagés.

Cette approche résout deux des problèmes soulevés par le CBE qui ont été discutés au chapitre 22. Premièrement, le CBE ne peut être appliqué aux populations allopatriques parce que les scientifiques ne peuvent pas déterminer si les individus de la population peuvent se croiser et produire des descendants fertiles s'ils étaient réunis. Le CPE résout ce problème : au lieu d'essayer de prédire ce qui arrivera dans le futur si les populations allopatriques entraient en contact, le CPE se tourne vers le passé pour déterminer si une population, ou des groupes de populations, a évolué de façon indépendante pendant un temps suffisamment long pour développer ses propres caractères dérivés.

Deuxièmement, la CPE peut être appliqué aux espèces sexuées et aussi bien qu'asexuées, contrairement au CBE, qui ne traite que des formes sexuées.

Le concept phylogénétique des espèces a aussi des inconvénients

Le CPE est, cependant, controversé pour plusieurs raisons. Tout d'abord, certains critiques soutiennent que cela conduira à la reconnaissance de toute population légèrement différenciée comme une espèce distincte.

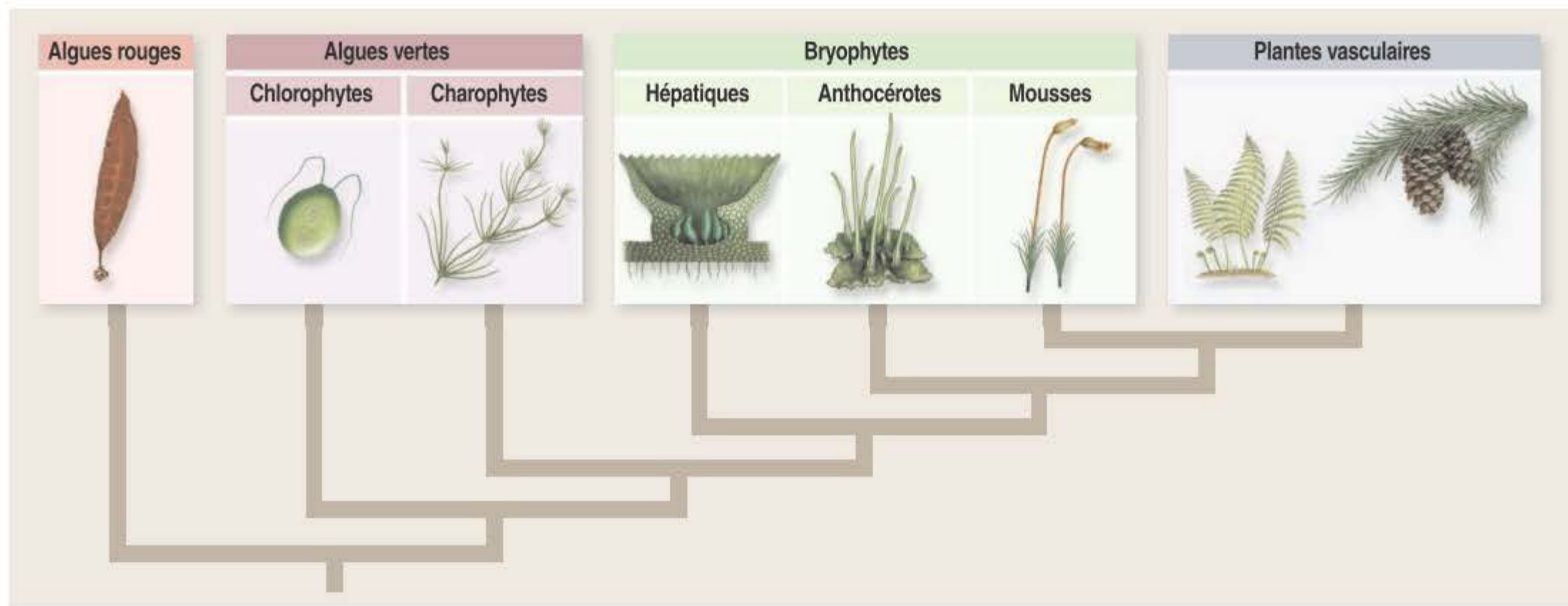


Figure 23.7 Des informations phylogénétiques transforment la classification des plantes. La classification traditionnelle comprenait deux groupes qui, actuellement, ne sont plus considérés comme monophylétiques : les algues vertes et les bryophytes. Pour cette raison, les systématiciens des plantes ont développé une nouvelle classification des plantes qui n'inclut pas ces groupes (voir chapitre 30).

Dans le Missouri, par exemple, des zones ouvertes d'habitat de type désertique, appelées clairières, sont dispersées dans une grande partie de l'État. Ces clairières accueillent une variété d'espèces de plantes et d'animaux qui aiment la chaleur et que l'on ne trouve pas dans les forêts qui séparent les clairières. Celles-ci ont été isolées les unes des autres depuis quelques milliers d'années, un délai suffisant pour que les populations de chaque clairière aient acquis des différences dans certaines régions génomiques en rapide évolution. Est-ce à dire que chacune des centaines, sinon des milliers, de clairières du Missouri contient sa propre espèce de lézards, de sauterelles et de scorpions ? Selon certains scientifiques, c'est exactement à cela que la logique du CPE aboutirait.

Un deuxième problème est que les espèces ne peuvent pas toujours être monophylétiques, contrairement à la définition de certaines versions du concept phylogénétique d'espèce. Considérons, par exemple, une espèce composée de cinq populations avec des relations évolutives comme celles indiquées à la figure 23.8. Supposons que la population C devienne isolée et acquière des différences qui font qu'elle est considérée comme une espèce sur base de n'importe quel concept (par exemple, par isolement reproductif ou par différenciation écologique). Cette distinction signifierait que les populations restantes, qui pourraient encore être parfaitement capables d'échanger des gènes, seraient paraphylétiques, plutôt que monophylétiques. Il est probable que de telles situations se produisent souvent dans le monde naturel.

Des concepts phylogénétiques d'espèce, dont il y a beaucoup de versions différentes, sont de plus en plus utilisés, mais sont également controversés pour les raisons que nous venons d'évoquer. Les biologistes évolutionnistes essaient de trouver des moyens de concilier la perspective historique du CPE avec la perspective axée sur les processus du CBE et d'autres concepts de l'espèce.

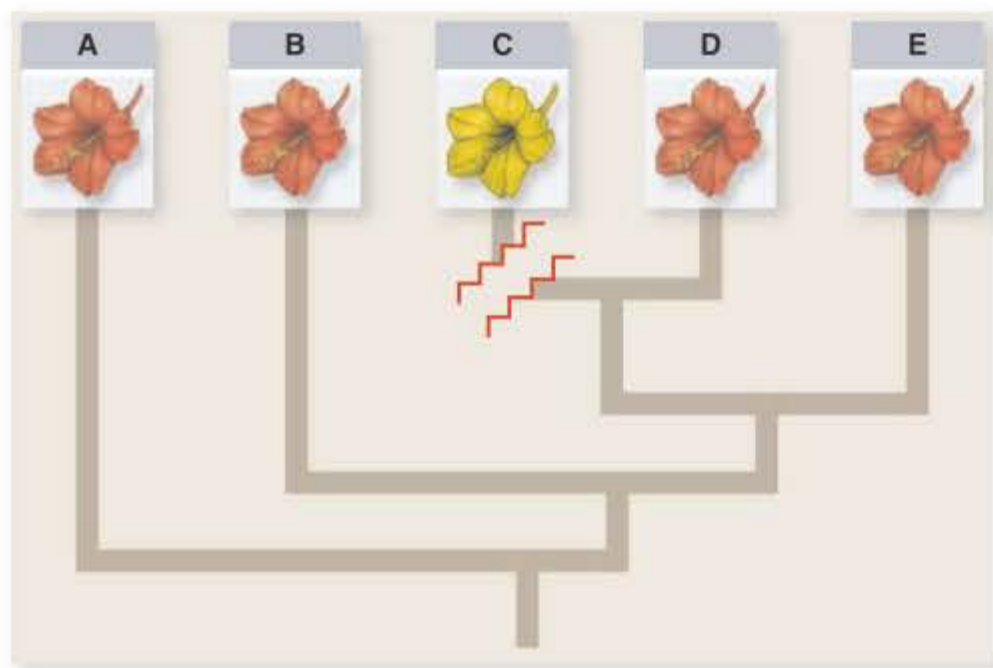


Figure 23.8 Paraphylie et le concept phylogénétique d'espèce.

Ces cinq populations étaient toutes membres de la même espèce, leurs relations historiques étant indiquées par le cladogramme. Ensuite, la population C a évolué d'une certaine manière pour se différencier fortement des autres populations sur les plans écologique et reproducteur. Pour tous les concepts, cette population pourrait être considérée comme une espèce différente. Toutefois, les quatre autres espèces ne forment pas un clade; elles sont paraphylétiques parce la population C a été retirée et placée dans une espèce différente. Ce scénario peut se produire fréquemment dans la nature, mais la plupart des versions du concept phylogénétique d'espèce ne reconnaissent pas les espèces paraphylétiques.

Questions d'apprentissage 23.3

Par définition, un clade est monophylétique. Un groupe paraphylétique contient l'ancêtre commun le plus récent, mais pas tous ses descendants ; un groupe polyphylétique ne contient pas l'ancêtre commun le plus récent de tous les membres. Le concept phylogénétique d'espèce met l'accent sur la possession de caractères dérivés partagés, contrairement au concept biologique d'espèce, qui met l'accent sur l'isolement reproductif. Le CPE résout certains problèmes du CBE, mais il a ses propres difficultés.

- Sur base du concept biologique d'espèce, est-il possible pour une espèce d'être polyphylétique ?

23.4 Phylogénétique et biologie comparative

Objectifs

1. Expliquer le concept d'homoplasie.
2. Décrire comment des arbres phylogénétiques peuvent révéler l'existence d'homoplasie.
3. Discuter comment un arbre phylogénétique peut indiquer le moment d'une diversification d'espèce.

Les phylogénies ne donnent pas seulement des informations sur les relations évolutives entre espèces : elles sont également indispensables pour que nous puissions comprendre comment l'évolution s'est déroulée. En examinant la répartition des caractères parmi les espèces dans le contexte des relations phylogénétiques entre ces espèces, on peut apprendre beaucoup sur le comment et le pourquoi du processus de l'évolution. De cette manière, la phylogénétique est la base de toute la biologie comparative.

Les caractères homologues dérivent du même ancêtre, mais pas les caractères homoplastiques

Au chapitre 21, nous avons fait remarquer que les structures homologues sont celles qui dérivent de la même partie du corps d'un ancêtre commun. C'est ainsi que la nageoire d'un dauphin et la patte d'un cheval sont homologues parce qu'elles dérivent de la même structure présente chez un vertébré ancestral. Par contre, les ailes des oiseaux et des libellules sont homoplastiques parce qu'elles dérivent de structures ancestrales différentes. Avec l'analyse phylogénétique, il est plus facile de déterminer si les structures sont homologues ou homoplastiques.

Des soins parentaux homologues chez les dinosaures, les crocodiles et les oiseaux

Des découvertes récentes de fossiles ont montré que de nombreuses espèces de dinosaures pratiquaient des soins parentaux. Ils couvaient les œufs pondus dans des nids et prenaient soin des jeunes dinosaures dont beaucoup ne pouvaient se défendre seuls. Des fossiles récents montrent des dinosaures installés sur un nid, dans la même posture que



a.



b.

Figure 23.9 Soins parentaux chez les dinosaures et les crocodiles. a. Dinosaur fossile couvant ses œufs. Ce remarquable fossile d'*Oviraptor* montre le dinosaure sur son nid et ses œufs comme les poules aujourd'hui. Non seulement le dinosaure est accroupi sur le nid, mais ses membres antérieurs sont étalés, peut-être pour mettre les œufs à l'ombre. b. Un crocodile assurant des soins parentaux. Les crocodiliens femelles construisent des nids et restent à proximité pour protéger les œufs durant leur incubation. Lorsque ceux-ci vont éclore, les nouveaux-nés émettent des sons auxquels les femelles répondent en déterrants les œufs et en transportant les jeunes dans l'eau voisine.

celle utilisée par les oiseaux d'aujourd'hui (figure 23.9a) ! À l'origine, ces découvertes ont été considérées comme remarquables et inattendues ; les dinosaures semblaient avoir acquis indépendamment des comportements semblables à ceux d'organismes modernes. Cependant, l'examen de la position phylogénétique des dinosaures (voir figure 23.6) indique que leurs plus proches parents sont deux groupes d'animaux actuels, les crocodiles et les oiseaux, qui prennent soin des jeunes (figure 23.9b).

Il semble donc vraisemblable que la sollicitude pour les jeunes manifestée par les crocodiles, les dinosaures et les oiseaux n'est pas le résultat d'une convergence évolutive à partir de différents ancêtres ; ces comportements sont plutôt homologues, hérités par chacun de ces groupes de leur ancêtre commun qui prenait soin de ses jeunes.

Des convergences homoplasiques : les dents de sabre et les tubes conducteurs des plantes

Dans d'autres cas, par contre, l'analyse phylogénétique peut montrer que des caractères semblables ont évolué indépendamment dans des clades différents. Cette évolution convergente à partir d'ancêtres différents indique que de tels caractères représentent des homoplasies. Par exemple, des fossiles révèlent que des dents canines extrêmement allongées (dents de sabre) sont apparues dans plusieurs groupes de mammifères carnivores disparus. Bien que l'on ne sache pas encore comment ces dents étaient utilisées, tous les carnivores à dents de sabre avaient des proportions corporelles semblables à celles des chats, ce qui suggère que ces différents types de carnivores auraient acquis un même mode de prédation. L'examen de l'état de caractère « dent de sabre » dans un contexte phylogénétique révèle que, très probablement, il a été acquis indépendamment au moins à quatre reprises (figure 23.10).

Des tubes conducteurs des plantes fournissent un exemple similaire. Les trachéophytes, un vaste groupe de plantes terrestres décrites au chapitre 30, transportent des produits de photosynthèse, des hormones et d'autres molécules sur de longues distances à travers des cellules tubulaires allongées, qui ont des parois perforées à leur extrémité. Ces structures sont empilées les unes sur les autres pour créer un conduit appelé tube criblé. Les tubes criblés facilitent le transport à longue distance, ce qui est essentiel pour la survie des plantes terrestres de haute taille.

La plupart des membres des algues brunes, notamment le varech, ont également des éléments criblés (voir la figure 23.11 pour une comparaison des plaques criblées dans les algues brunes et les angiospermes) qui aident au transport rapide de substances diverses. Les plantes terrestres et les algues brunes sont très lointainement apparentées (voir figure 23.11), et leur dernier ancêtre commun était un organisme unicellulaire qui ne pouvait pas avoir un système de transport multicellulaire.

Cela indique que la forte similitude structurale et fonctionnelle des éléments criblés dans ces groupes de plantes est un exemple d'évolution convergente.

Des caractères complexes ont été acquis à la suite d'une séquence de changements évolutifs

La plupart des caractères complexes n'évoluent pas en bloc et en une seule étape ; ils se construisent plutôt pas à pas, en passant par une série de transitions évolutives. L'analyse phylogénétique permet la mise en évidence de ces séquences évolutives.

Les oiseaux actuels, avec leurs ailes, plumes, os allégés et bréchet, paraissent être des machines à voler merveilleusement adaptées. Les découvertes fossiles de ces dernières années permettent aujourd'hui de reconstituer l'évolution de ces caractéristiques. Quand on dispose les fossiles selon une phylogénie, il est clair que les caractéristiques typiques des oiseaux actuels ne sont pas apparues simultanément. La figure 23.12 montre comment les caractères nécessaires au vol ont évolué successivement, probablement pendant une longue période, chez les ancêtres des oiseaux modernes.

Les recherches sur l'évolution des caractères complexes ont souvent abouti à une constatation importante : les étapes initiales de l'acquisition d'un caractère consistent en une adaptation à une pression sélective de l'environnement différente de celle à laquelle le caractère est actuellement adapté. L'examen de la figure 23.12 révèle que les premières structures en forme de plumes sont apparues très tôt dans la phylogénie des théropodes, chez des animaux dont les avant-bras n'étaient visiblement pas modifiés pour le vol. Ces structures ont donc dû évoluer pour une autre raison, peut-être pour servir d'isolant ou d'ornement attractif. Avec le temps, ces structures se sont modifiées à un tel point que les plumes modernes permettent d'excellentes performances aérodynamiques.

Des méthodes phylogénétiques peuvent servir à la distinction entre deux hypothèses concurrentes

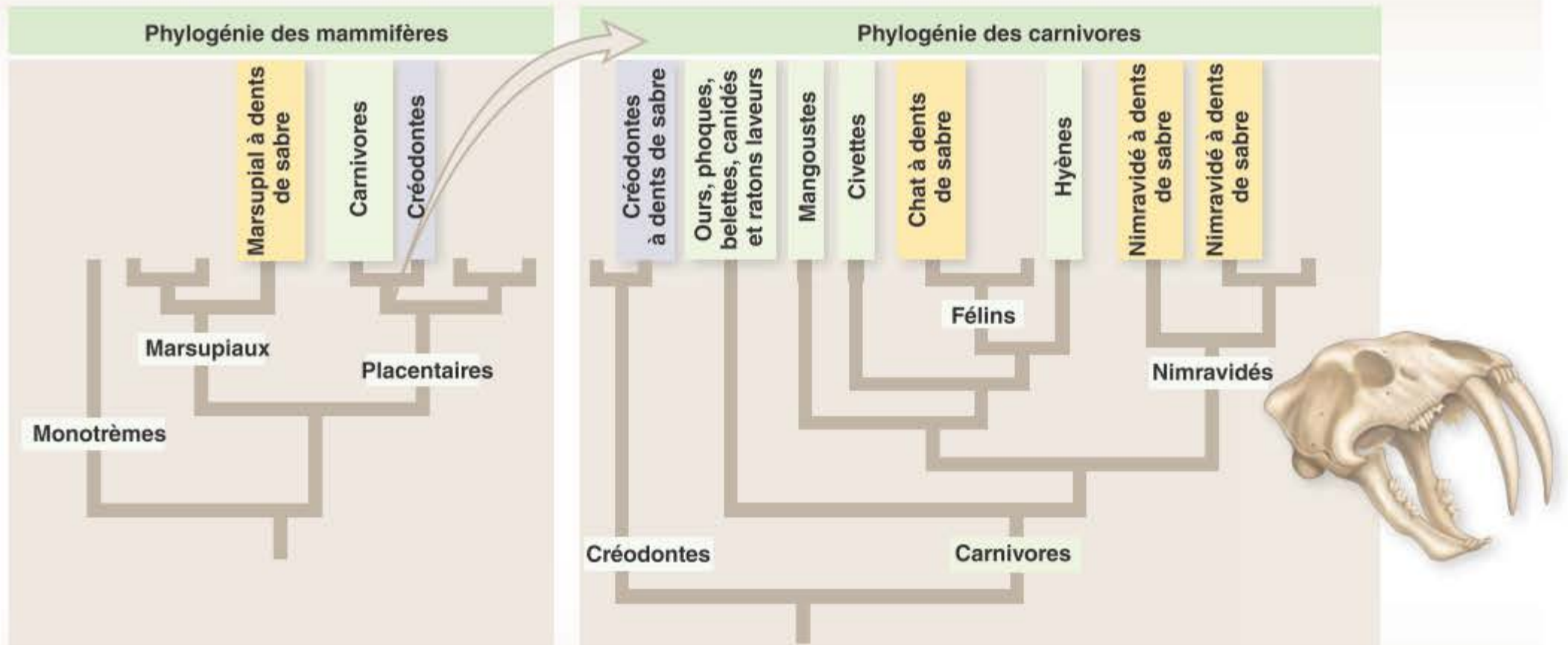
Comprendre les causes des différents aspects de la diversité biologique actuelle peut être difficile, car un aspect unique pourrait souvent avoir été la conséquence de divers processus. Dans de nombreux cas, les scientifiques peuvent utiliser des phylogénies pour distinguer deux hypothèses concurrentes.

RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Question : combien de fois des dents de sabre ont-elles été acquises?

Hypothèse : les dents de sabre sont homologues et n'ont été acquises qu'une fois chez les carnivores (ou, par contre, les dents de sabre sont convergentes et ont été acquises de multiples fois chez les carnivores).

Analyse phylogénétique : examiner la distribution des dents de sabre dans une phylogénie de carnivores et appliquer le principe de parcimonie pour inférer l'histoire de l'évolution de la dent de sabre (notez que la phylogénie ne montre pas toutes les branches des marsupiaux et des placentaires).



Résultat : les dents de sabre ont évolué au moins trois fois chez les mammifères : une fois chez les marsupiaux, une fois chez les félins et au moins une fois chez les nimravidés.

Interprétation : notez qu'il est possible que les dents de sabre aient évolué à deux reprises chez les nimravidés, mais une autre possibilité qui exige le même nombre de changements évolutifs (elle est donc également parcimonieuse), c'est que les dents de sabre n'aient évolué qu'une seule fois chez l'ancêtre de nimravidés puis se soient ensuite perdues dans un groupe de nimravidés.

Figure 23.10 Distribution des mammifères à dents de sabre. Les dents de sabre ont évolué au moins trois fois chez les mammifères, une fois chez les marsupiaux, une fois chez les félins et au moins une fois chez un groupe aujourd'hui éteint de carnivores semblables aux chats, les nimravidés. Ce caractère a peut-être évolué deux fois chez les nimravidés, mais une autre possibilité qui requiert le même nombre de changements évolutifs (et respecte donc tout autant le principe de parcimonie) est que les dents de sabre soient apparues une seule fois chez l'ancêtre des nimravidés et aient ensuite été perdues dans un groupe de nimravidés. (Notez que, pour raison de clarté, toutes les branches chez les marsupiaux et les placentaires ne sont pas montrées dans cette illustration.)

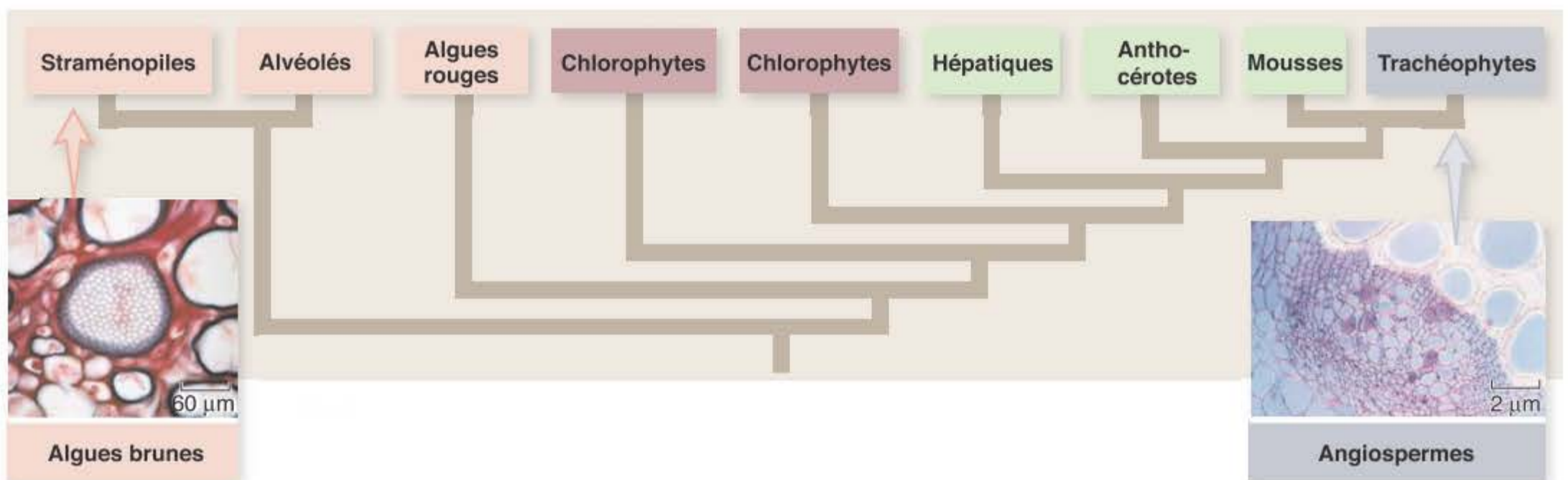


Figure 23.11 Évolution convergente des tubes conducteurs. Des tubes criblés, qui transportent des hormones et d'autres substances à travers la plante, ont évolué dans deux groupes de plantes apparentées de loin (les algues brunes sont des straménopiles et les angiospermes des trachéophytes).

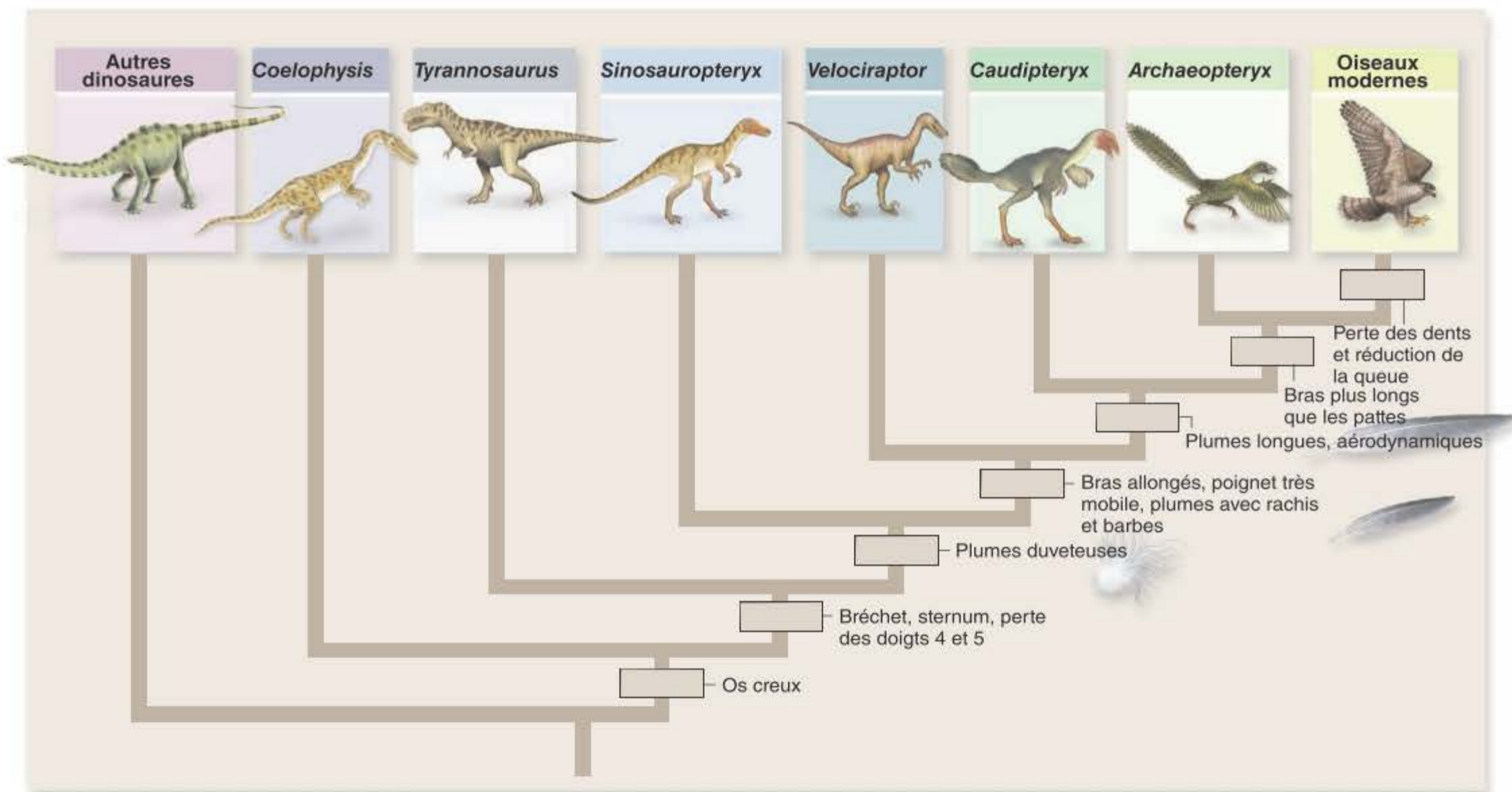


Figure 23.12 L'évolution des oiseaux. Les caractères considérés comme typiques des oiseaux modernes ont évolué par étapes pendant plusieurs millions d'années.

La dispersion des larves des escargots marins

Un exemple de cette utilisation de l'analyse phylogénétique concerne l'évolution des larves des escargots marins. La plupart de ces espèces produisent des larves microscopiques qui dérivent dans les courants océaniques, et parcourent parfois des centaines ou des milliers de kilomètres avant de se fixer et de se transformer en adultes. Cependant, dans certaines espèces, les larves se déposent au fond de l'océan très rapidement et donc ne s'éloignent pas de leur lieu d'origine. Les études d'escargots fossiles indiquent que la proportion d'espèces qui produisent des larves sédentaires a augmenté au fil du temps géologique (figure 23.13).

Deux processus pourraient entraîner une augmentation des larves sédentaires au cours du temps. Premièrement, si des changements évolutifs allant de la dispersion à la sédentarité se produisaient plus souvent que les changements en direction opposée, alors la proportion d'espèces sédentaires augmenterait au fil du temps.

Par ailleurs, si les espèces sédentaires se formaient plus fréquemment, ou disparaissaient moins souvent que les espèces qui se dispersent, avec le temps, la proportion des sédentaires augmenterait également (en supposant que les descendants des espèces sédentaires gardent ce caractère). Ce dernier cas est une hypothèse raisonnable parce que les espèces sédentaires sont probablement soumises à un moindre flux génique que les espèces qui se dispersent, et pourraient donc devenir plus facilement isolées géographiquement, ce qui augmente la probabilité de spéciation allopatrique (voir chapitre 22).

Ces deux processus aboutiraient à différents modèles phylogénétiques. Si l'évolution à partir d'un ancêtre qui se dispersait vers un descendant sédentaire est survenue plus souvent que l'inverse, alors un excès de tels changements devrait être évident dans la phylogénie, comme le montre la figure 23.14a ; les points de ramification menant les larves qui se dispersent aux larves sédentaires sont plus nombreux. En revanche, si les espèces sédentaires ont subi une plus forte spéciation, alors les clades d'espèces sédentaires devraient contenir plus d'espèces que les clades des espèces qui se dispersent, comme le montre la figure 23.14b.

Les observations à l'appui des deux processus ont été obtenues dans l'étude de la phylogénie des escargots de mer du genre *Comus*, dans lequel 30 % des espèces sont sédentaires (figure 23.14c). La phylogénie indique qu'à l'état ancestral les larves se dispersaient ; on en infère que les larves sédentaires ont évolué huit fois, sans qu'aucune observation ne suggère une inversion de l'évolution, c'est-à-dire des larves sédentaires aux larves qui se dispersent.

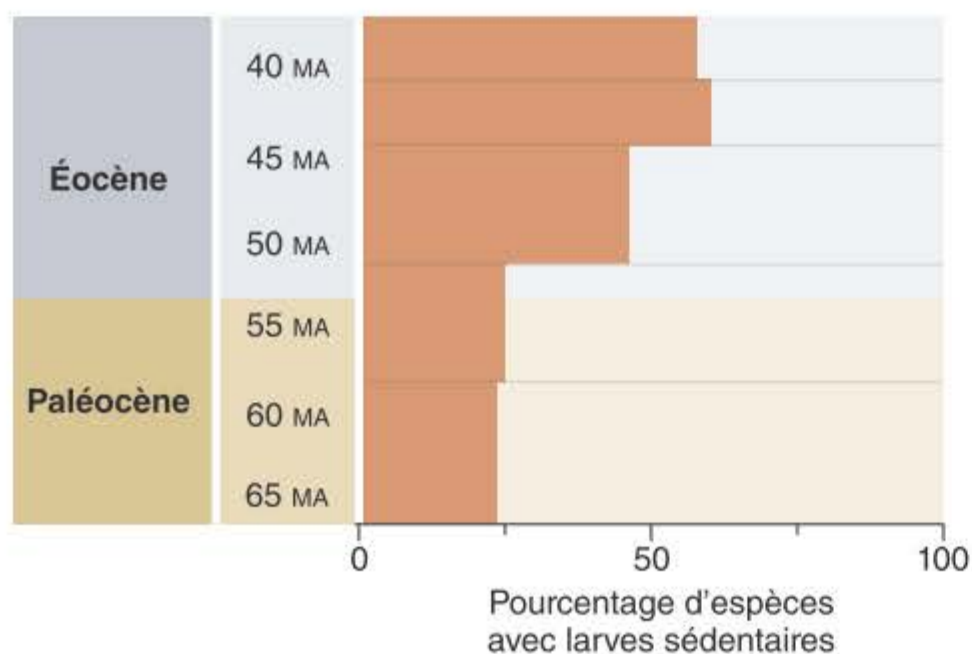


Figure 23.13 Dispersion des larves. Augmentation au fil du temps de la proportion d'espèces dont les larves ne se dispersent pas loin du lieu de leur naissance.

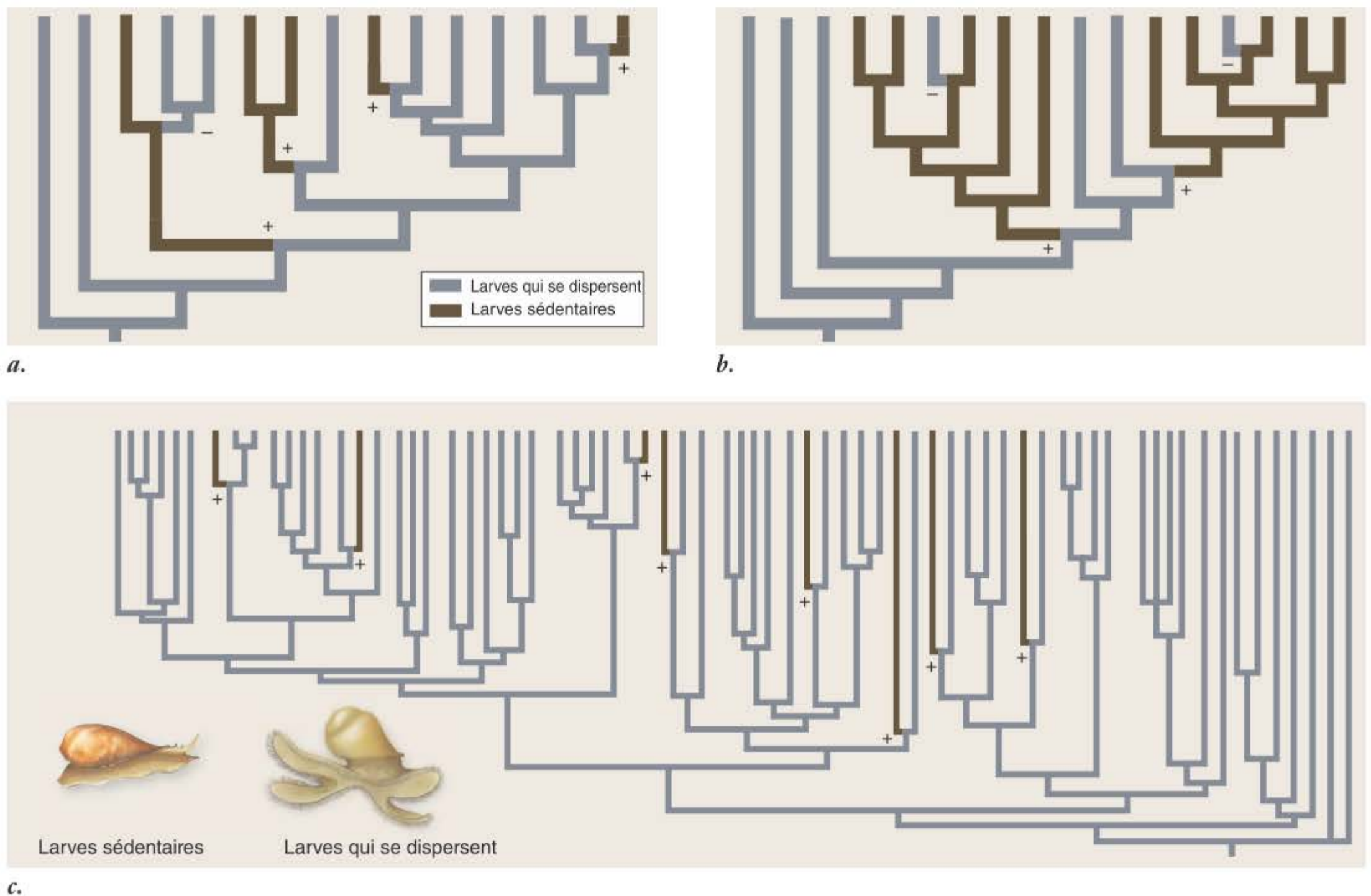


Figure 23.14 Étude phylogénétique de l'évolution des larves sédentaires. *a.* Dans cet exemple hypothétique, la transition évolutive des larves qui passent d'un comportement de dispersion à celui de la sédentarité survient plus fréquemment (quatre fois) que l'inverse (une fois). Par contre, en (*b.*), les clades composés de larves sédentaires se diversifient plus largement en raison d'un taux plus élevé de spéciation ou d'un taux plus bas d'extinction (en supposant que les formes disparues ne sont pas montrées). *c.* Phylogénie de *Conus*, un genre de gastéropodes marins. Des larves sédentaires ont évolué huit fois à des moments différents à partir de larves qui se dispersent, sans exemples d'évolution dans la direction inverse. Cette phylogénie ne montre cependant pas toutes les espèces; les clades sédentaires contiennent en moyenne 3,5 fois plus d'espèces que les clades qui se dispersent.

Dans le même temps, des clades de larves sédentaires ont eu tendance à avoir en moyenne 3,5 fois plus d'espèces que les larves qui se dispersent, ce qui suggère que, dans les espèces sédentaires, les taux de spéciation sont plus élevés, les taux d'extinction sont plus faibles ou les deux.

Cette analyse montre donc que l'augmentation évolutive des larves sédentaires au fil du temps peut être un résultat à la fois d'un biais dans la direction suivie par l'évolution plus une augmentation du taux de diversification (c'est-à-dire, le taux de spéciation moins le taux d'extinction) dans les clades sédentaires.

L'absence d'inversion évolutive n'est pas surprenante; en effet, lorsque les larves évoluent pour devenir sédentaires, elles perdent souvent diverses structures utilisées pour l'alimentation quand elles dérivent dans les courants océaniques. Dans la plupart des cas, une fois qu'une structure est perdue, il est rare qu'elle réapparaisse; en général, on considère donc que l'évolution des larves sédentaires est une voie à sens unique avec peu d'exemples d'évolution revenant aux larves qui se dispersent.

Perte du stade larvaire chez les invertébrés marins

Un phénomène apparenté chez de nombreux invertébrés marins est la perte totale du stade larvaire. La plupart des invertébrés marins, dans des

groupes aussi divers que les escargots, les étoiles de mer et les anémones, passent par un stade larvaire dans leur développement. Mais dans un certain nombre de types différents d'organismes, le stade larvaire est omis, et les œufs se développent directement en adultes.

La perte évolutive du stade larvaire a été proposée comme un autre exemple de changement évolutif irréversible car, une fois que les stades larvaires sont perdus, il est difficile pour eux de réapparaître; c'est du moins ce que l'on pensait. Une récente étude sur un groupe de patelles marines, des organismes marins à coquille apparentés aux escargots, montre que ce n'est pas nécessairement le cas. Parmi ces patelles, le caractère « développement direct » a évolué à de nombreuses reprises; cependant, dans trois cas, la phylogénie suggère fortement que l'évolution s'est inversée et qu'un stade larvaire est réapparu (figure 23.15*a*)

Il est important de se rappeler que les modèles évolutifs suggérés par l'analyse phylogénétique ne sont pas toujours exacts; l'évolution ne respecte pas nécessairement le principe de parcimonie. Dans l'étude des patelles, par exemple, il est possible que dans le clade représenté dans le cadre coloré en bleu clair, la présence d'une larve a été retenue comme état ancestral, et que le développement direct ait évolué indépendamment six fois (figure 23.15*b*). L'analyse phylogénétique ne peut pas exclure cette possibilité, même si, phylogénétiquement, elle respecte moins le principe de parcimonie.

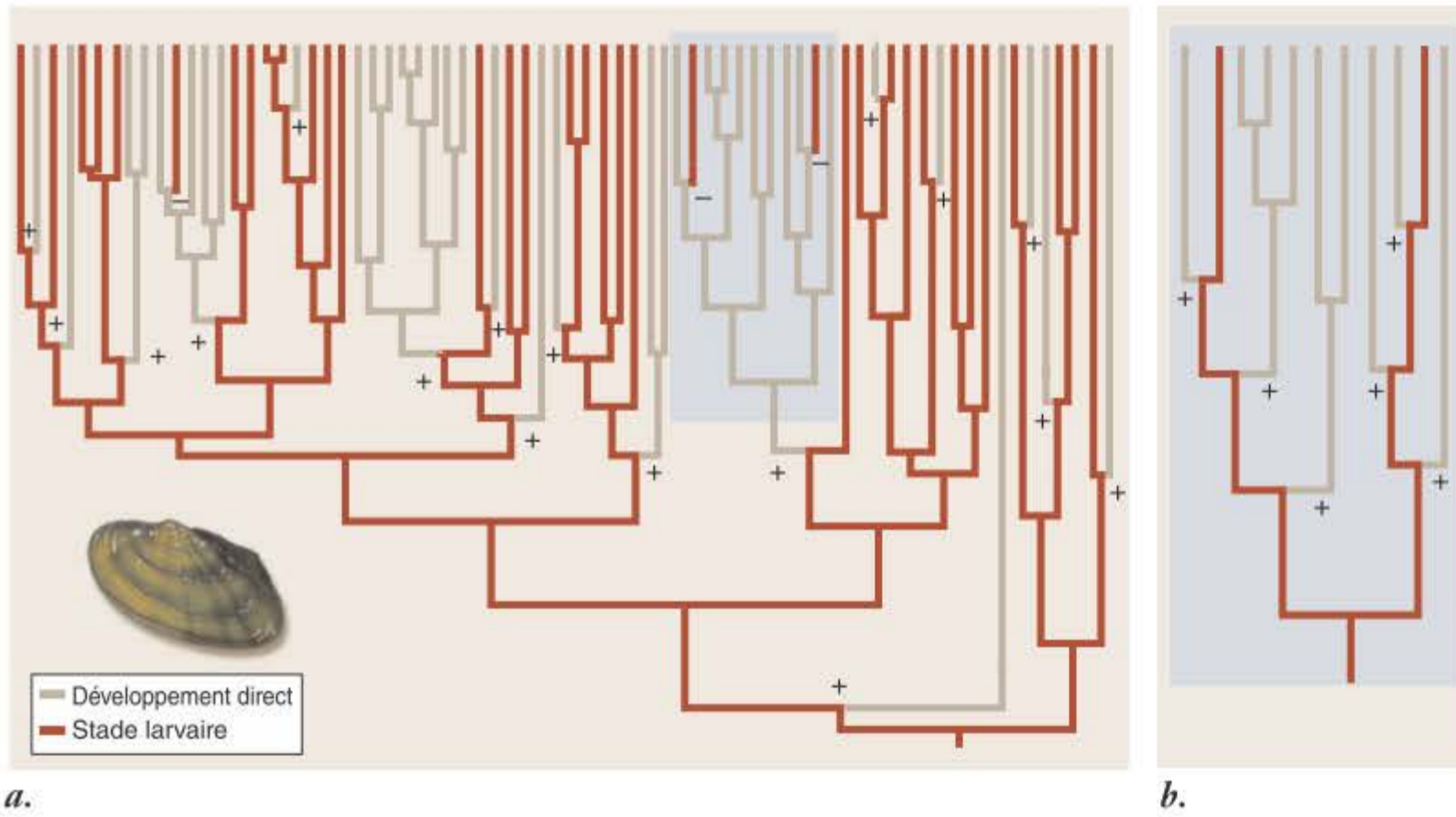


Figure 23.15 Évolution du développement direct dans une famille de patelles. *a.* Le trait «développement direct» a été acquis à de nombreuses reprises (indiqué par des lignes beige se détachant d'un ancêtre représenté en rouge), et trois exemples d'évolution inverse à partir du développement larvaire sont indiqués (lignes rouges à partir d'un ancêtre en couleur beige). *b.* Dans le cadre coloré en bleu clair, une interprétation moins parcimonieuse de l'évolution dans le clade conçoit qu'au lieu de deux événements d'évolution inverse, six exemples d'évolution de développement direct sont survenus sans inversion évolutive.

Question Comment pourriez-vous distinguer les deux hypothèses illustrées dans les parties *a* et *b* de cette figure?

Si une inversion de l'évolution des traits perdus semble peu probable, alors on devrait envisager l'autre hypothèse selon laquelle le trait «développement direct» aurait évolué six fois, plutôt qu'une seule fois à la base du clade avec deux cas d'inversion évolutive. Par exemple, les études de la morphologie ou de l'embryologie des espèces dont le développement est direct pourraient faire la lumière sur la nature homologue ou convergente de ces structures. Dans certains cas, des expériences de sélection artificielle en laboratoire ou de manipulation génétique permettent de tester l'hypothèse selon laquelle il est difficile pour des structures perdues de réapparaître. Des conclusions d'analyses phylogénétiques sont toujours plus fortes lorsqu'elles sont soutenues par des résultats d'autres types d'études.

groupes de plantes à graines à évoluer. En revanche, les plantes à fleurs (angiospermes) ont évolué plus récemment, au cours du Crétacé, et les familles de coléoptères qui s'en nourrissent ont des branches évolutives plus courtes, ce qui indique leur apparition évolutive plus récente.

Cette correspondance entre la position phylogénétique et la période où se situent les origines végétales suggère que les coléoptères ont été remarquablement conservateurs dans leur régime alimentaire. La famille des Nemonychidae, par exemple, semble être restée adepte des conifères depuis le début du Jurassique, il y a environ 210 millions d'années.

La phylogénétique permet d'expliquer la diversification des espèces

L'un des objectifs centraux de la biologie évolutive est d'expliquer les différents aspects de la diversité des espèces : pourquoi certains types de plantes et d'animaux s'avèrent **plus riches en espèces** que d'autres, en d'autres termes, ont un plus grand nombre d'espèces par clade ? L'analyse phylogénétique peut être utilisée pour proposer et tester des hypothèses à propos de ces différences.

La richesse en espèces des coléoptères

Les coléoptères (ordre Coleoptera) forment le groupe animal le plus diversifié. Environ 60 % de toutes les espèces animales sont des insectes, et environ 80 % de toutes les espèces d'insectes sont des coléoptères. Parmi les coléoptères, les familles herbivores sont particulièrement riches en espèces.

Un examen de la phylogénie donne un aperçu de la diversification évolutive des coléoptères (figure 23.16). Parmi les phytophages, le clade qui contient la plupart des espèces de coléoptères herbivores, les branches les plus profondes appartiennent à des familles de coléoptères qui préfèrent les conifères. Cette constatation est conforme à ce que des fossiles nous ont appris ; en effet, les conifères ont été parmi les premiers

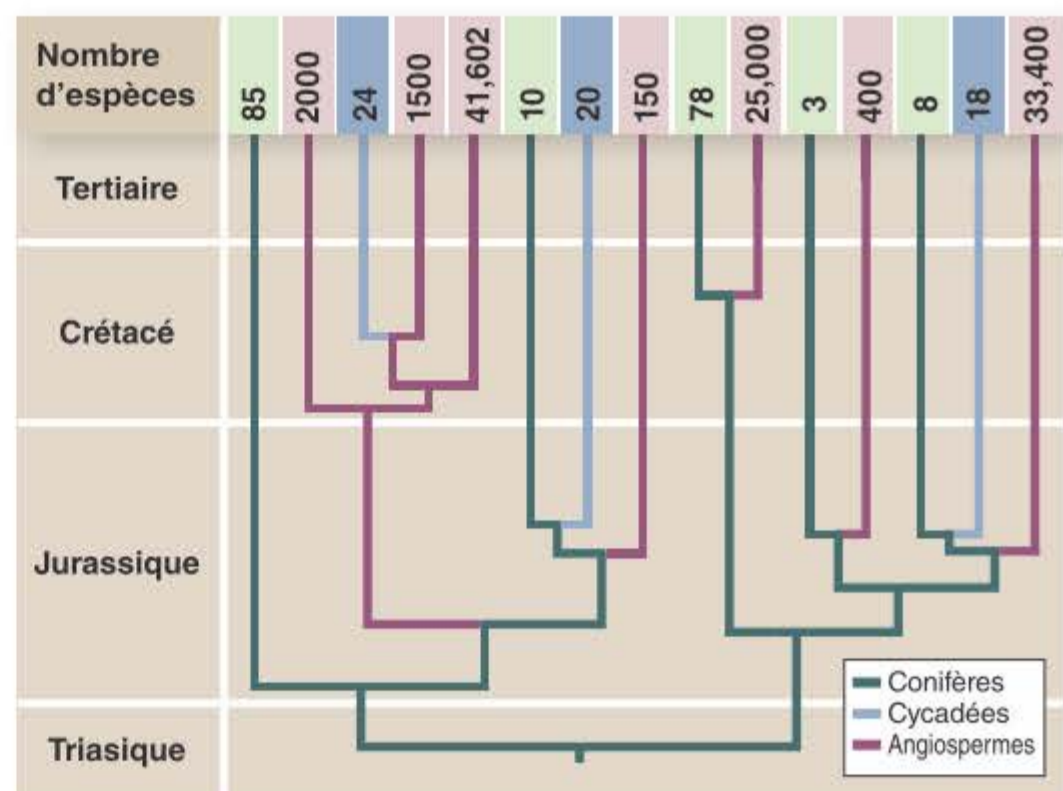


Figure 23.16 Diversification évolutive des phytophages, le plus vaste clade des coléoptères herbivores. Les clades qui trouvent leur origine très profondément dans l'arbre phylogénétique se nourrissent de conifères ; les clades qui se nourrissent d'angiospermes, dont l'évolution est plus récente, ont eux-mêmes une origine plus récente. L'âge des clades a été établi par l'examen des coléoptères fossiles.

Des explications phylogénétiques à la diversification des coléoptères

Le point de vue phylogénétique suggère des facteurs potentiellement responsables de l'incroyable diversité des coléoptères. La phylogénie des phytophages indique que ce n'est pas l'évolution du caractère herbivore lui-même qui explique la grande richesse en espèces. Ce serait plutôt l'adaptation aux angiospermes qui semble avoir été une condition préalable à la vaste diversification de ces espèces. L'attraction pour les angiospermes semble avoir surgi cinq fois de façon indépendante parmi les coléoptères herbivores ; dans chaque cas, le clade adapté aux angiospermes s'est avéré sensiblement plus riche en espèces que le clade auquel il était le plus étroitement apparenté (appelé *clade frère*) et qui est resté adapté à un autre type de plante.

Pourquoi l'adaptation aux angiospermes a-t-elle conduit à cette grande diversité des espèces ? Malgré des recherches intensives, on n'a pas la réponse définitive. Une possibilité serait que cette diversité est liée à la grande richesse en espèces des angiospermes eux-mêmes. Avec plus de 250 000 espèces d'angiospermes, les clades de coléoptères qui s'y sont adaptés ont disposé ainsi d'une multitude de possibilités de varier leur alimentation en sélectionnant certaines espèces, ce qui aurait favorisé la divergence et la spéciation.

Questions d'apprentissage 23.4

Des traits homologues sont issus des mêmes états de caractères ancestraux, alors que les caractères homoplasiques ne le sont pas, même s'ils peuvent exercer une fonction semblable. Une analyse phylogénétique peut aider à déterminer si une homologie ou une homoplasie s'est produite. En corrélant des ramifications phylogénétiques avec des événements évolutifs connus, le moment et la cause de la diversification peuvent être déduits.

- Est-ce que la possession d'un même état de caractère par tous les membres d'un clade signifie-t-elle que l'ancêtre de ce clade possédait nécessairement cet état de caractère ?

23.5 Phylogénétique et évolution des maladies

Objectif

1. Décrire comment l'analyse phylogénétique peut contribuer à l'identification des modes de transmission des maladies.

Jusqu'à présent, les exemples ont illustré l'utilisation de l'analyse phylogénétique dans l'étude des relations entre espèces. Ces analyses peuvent aussi être menées sur pratiquement n'importe quel groupe d'entités biologiques, tant que ces groupes divergent au cours de leur évolution par un processus de ramification avec peu ou pas d'échanges génétiques entre eux. Aucun exemple n'illustre mieux cela que les récentes tentatives de comprendre l'évolution du virus qui cause le syndrome d'immunodéficience acquise (sida).

Le VIH a évolué à partir d'un homologue viral simien

Le sida, reconnu au début des années 1980, est devenu rapidement épidémique dans la population humaine. On estime actuellement que plus de 33 millions de personnes sont infectées par le virus de l'immunodéficience humaine (VIH), dont plus de 2 millions meurent chaque année.

Dans un premier temps, les scientifiques ont cherché l'endroit d'où le VIH était originaire et comment il avait infecté des humains. Au milieu des années 1980, ils ont découvert, chez des singes de laboratoire, un virus apparenté, appelé virus de l'immunodéficience simienne (VIS). En termes biochimiques, les virus sont très similaires, bien que des différences génétiques existent. Au dernier décompte, le VIS a été détecté dans 36 espèces de primates, mais seulement dans des espèces d'Afrique subsaharienne. Fait intéressant, le VIS, qui paraît être transmis sexuellement, ne semble pas causer de maladie chez ces primates.

Sur base du degré de différenciation génétique entre les souches de VIS, les scientifiques estiment que ce virus pourrait avoir contaminé ces primates il y a plus d'un million d'années. Ce qui aurait laissé suffisamment de temps à ces espèces pour qu'elles s'adaptent au virus et l'empêchent ainsi d'avoir des effets néfastes.

L'analyse phylogénétique indique la voie de transmission

Une analyse phylogénétique des souches de VIH et de VIS aboutit clairement à trois conclusions. Premièrement, le VIH descend de manière évidente du VIS. Toutes les souches de VIH sont phylogénétiquement imbriquées dans des clades de souches de VIS, ce qui indique que le VIH est dérivé du VIS (figure 23.17).

Deuxièmement, un certain nombre de souches différentes du VIH existent, et semblent représenter des transferts indépendants à partir de différentes espèces de primates. Chacune des souches humaines est plus étroitement apparentée à une souche de VIS qu'à d'autres souches de VIH, ce qui indique des origines distinctes des souches de VIH.

Enfin, les humains ont contracté le VIH à partir de différentes espèces. Le VIH-1, qui est le virus responsable de l'épidémie mondiale, a quatre sous-types. Deux de ces sous-types sont plus étroitement apparentés à des souches de chimpanzés, tandis qu'un troisième l'est davantage à une souche des gorilles, ce qui indique une transmission à partir des deux espèces de singes. L'origine du quatrième sous-type n'est pas connue ; des analyses d'échantillons supplémentaires révéleront probablement qu'il est un taxon frère d'une souche non encore découverte chez le chimpanzé ou le gorille.

Par contre, les sous-types du VIH-2, qui est beaucoup moins répandu (dans certains cas, connu chez un seul individu), sont liés à un VIS trouvé chez des singes d'Afrique occidentale, surtout le mangabey fuligineux (*Cercocebus atys*). En outre, les sous-types du VIH-2 suggèrent qu'ils ont été transmis à l'homme en passant par de multiples espèces.

Transmission à l'homme à partir d'autres primates

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer comment le VIS a été transmis aux humains à partir des chimpanzés et d'autres singes. L'hypothèse la plus probable est que la contamination est la conséquence d'un contact sanguin qui aurait pu se produire lorsque des hommes ont tué des singes pour la boucherie. Ces dernières années ont vu une forte augmentation de la chasse aux primates pour la viande de brousse, en

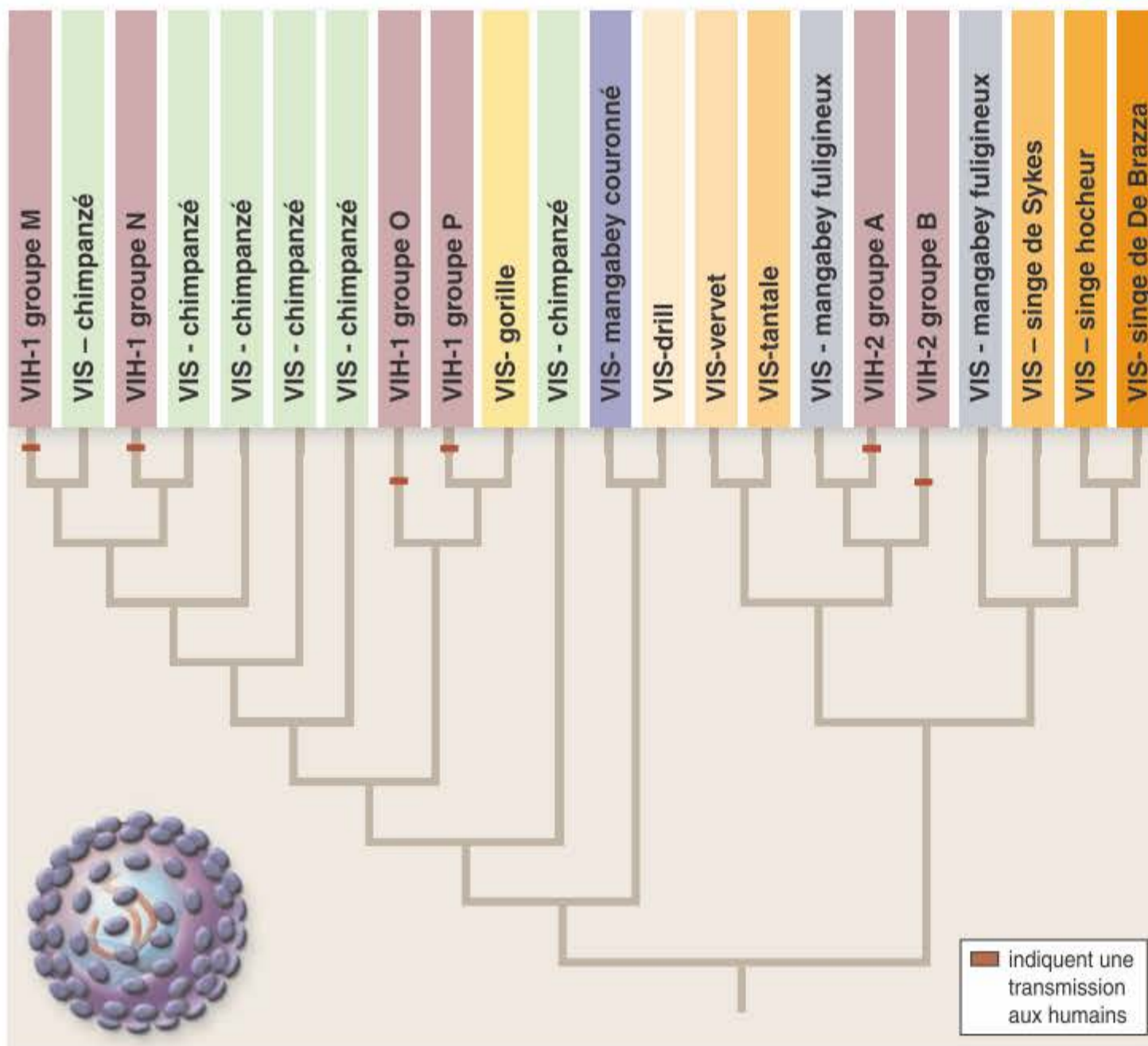


Figure 23.17 Évolution du VIH et du VIS. Le VIH a évolué de multiples fois à partir de souches de VIS dans différentes espèces de primates (chaque espèce de primates est indiquée par une couleur différente; les drills et les tantales sont des espèces de singes). Les rectangles rouges indiquent une transmission aux humains à partir d'autres espèces de primates.

particulier, en Afrique centrale et occidentale. Cela peut s'expliquer par la combinaison d'une consommation accrue de protéines animales et d'un accès plus facile aux habitats des primates à la suite de la construction de routes et du développement économique. La conséquence regrettable est la disparition progressive des populations de nombreuses espèces de primates, y compris celles qui nous sont très proches. Une deuxième conséquence de cette chasse est le risque pour les humains d'entrer de plus en plus en contact avec les fluides corporels de ces animaux ; il est facile d'imaginer comment, pendant le dépeçage de l'animal récemment tué, l'homme, ayant des plaies cutanées, peut-être occasionnées durant la chasse, est contaminé par voie sanguine.

Établir où et quand la transmission entre espèces a eu lieu

Où et quand cette transmission entre espèces s'est-elle produite ? Les souches de VIH sont très diverses en Afrique, et l'incidence du VIH est plus élevée qu'ailleurs dans le monde. Ces constatations ajoutées au fait que le VIH est apparenté au VIS chez les primates africains rendent très probable l'hypothèse que le sida soit apparu en premier lieu en Afrique.

Quand la contamination humaine par d'autres primates est-elle survenue ? Le sida n'a pas été reconnu avant les années 1980, ce qui suggère que le VIH est probablement apparu récemment. Des descendants d'esclaves d'Afrique occidentale amenés en Amérique du Nord au 19^e siècle n'avaient pas la maladie, ce qui indique que le virus n'a probablement pas été transmis au moment de la traite des esclaves.

Une fois que la maladie a été reconnue dans les années 1980, les scientifiques ont examiné d'anciens échantillons de sang pour voir s'ils contenaient le VIH. Le premier résultat positif a été trouvé dans un échantillon de 1959, repoussant la date d'origine d'au moins deux décennies. En se basant sur le nombre de différences génétiques entre les souches du VIH-1, y compris l'échantillon de 1959, et en recourant au principe de l'horloge moléculaire, les scientifiques ont estimé que la souche mortelle du sida avait probablement contaminé les humains un peu avant 1940.

Des phylogénies peuvent être utilisées pour suivre l'évolution du sida parmi les personnes

Le virus du sida évolue très rapidement, si bien que diverses souches peuvent exister chez des individus différents au sein d'une seule population. Par conséquent, l'analyse phylogénétique peut répondre à des questions très spécifiques ; comme la phylogénie s'est avérée utile pour déterminer la source du VIH, elle peut aussi identifier la source d'infection pour certains patients.

La démonstration en a été faite lors d'une affaire judiciaire en Louisiane en 1998 ;

un dentiste était accusé d'avoir injecté à son ancienne compagne du sang prélevé chez un patient infecté par le VIH. Des enregistrements du dentiste ont révélé qu'il avait prélevé du sang du patient dans des conditions suspectes. Des scientifiques ont alors séquencé les souches virales de la victime, du patient et d'un grand nombre de personnes infectées par le VIH dans la communauté locale. L'analyse phylogénétique a clairement démontré que la souche virale de la victime était étroitement apparentée à celle du patient (figure 23.18). Cette analyse a établi, pour la première fois, la phylogénétique comme une forme de preuve légalement admissible devant les tribunaux aux États-Unis ; elle a contribué à condamner le dentiste, qui purge actuellement une peine de 50 ans pour tentative d'assassinat.

Questions d'apprentissage 23.5

Les techniques modernes d'analyse phylogénétique peuvent suivre l'évolution de souches d'agents pathogènes en faisant découvrir leurs origines et leur propagation. Le virus VIH constitue un excellent exemple : l'analyse des souches virales a montré que le virus de l'immunodéficience simienne (VIS) a été transmis à l'homme à plusieurs reprises. L'analyse phylogénétique sert aussi à suivre la transmission de la maladie humaine.

- *Le VIH aurait-il pu se développer chez l'homme et puis être transmis à d'autres espèces de primates ?*

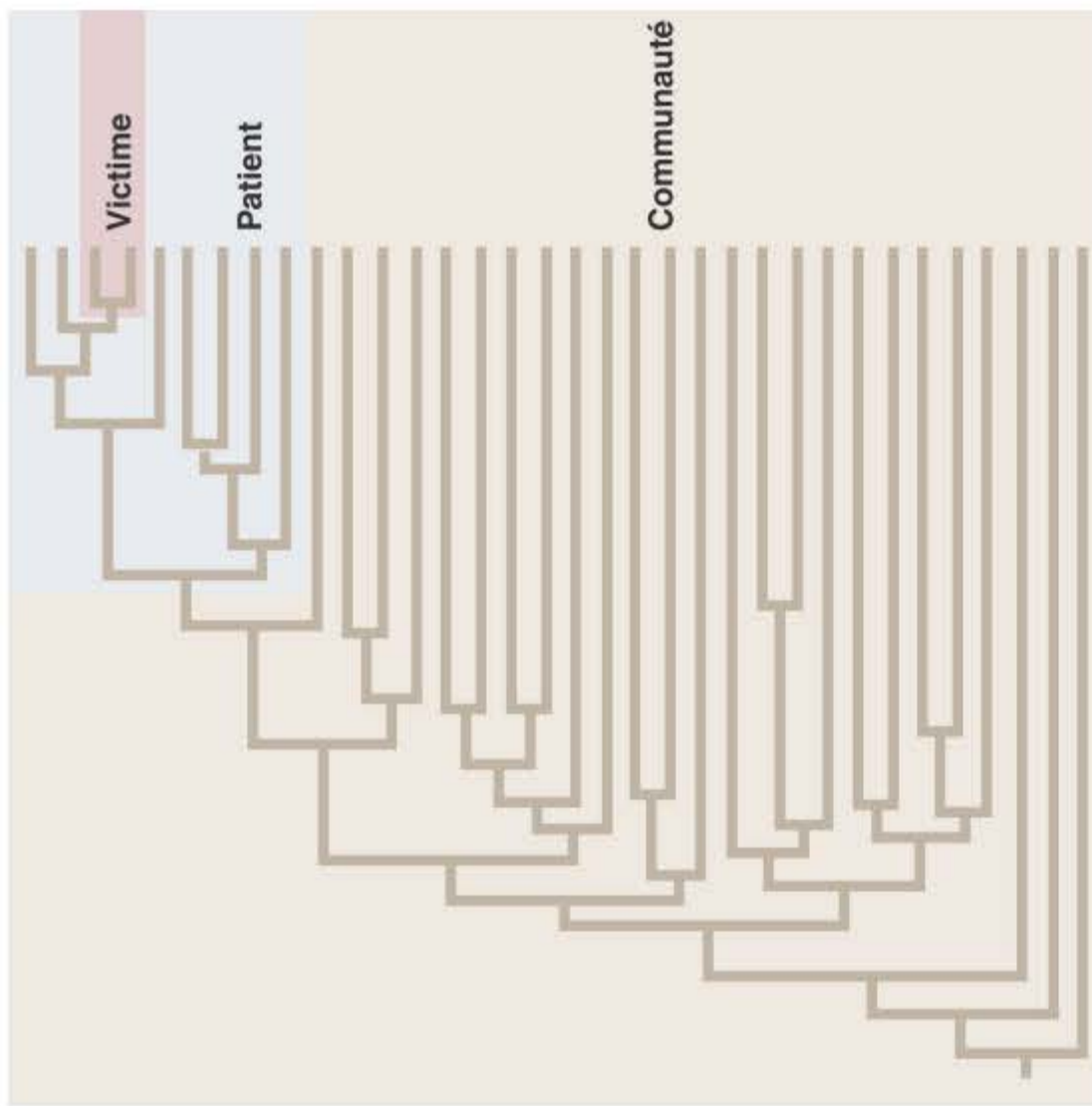


Figure 23.18 L'évolution des souches du VIH révèle l'origine de l'infection. Le VIH mute si rapidement qu'un seul individu infecté par le VIH est souvent porteur de plusieurs génotypes. En conséquence, il est possible de créer une phylogénie des souches de VIH et d'identifier l'origine de l'infection d'un individu particulier. Dans ce cas, les souches du VIH de la victime sont manifestement issues de souches présentes chez un autre individu, le patient. Les autres souches de VIH proviennent de personnes infectées par le VIH dans la communauté locale.

? **Question** À quoi ressemblerait la phylogénie si la victime n'avait pas contracté le VIH du patient?



Résumé

23.1 Systématique

Des diagrammes ramifiés représentent les relations évolutives.

La systématique est l'étude des relations évolutives, qui sont représentées par des arbres ramifiés, appelés phylogénies.

Une similitude peut ne pas prédire avec précision des relations évolutives.

L'évolution des espèces peut se développer à un rythme variable et peut même s'inverser. Des espèces étroitement apparentées peuvent donc différer par leurs caractères phénotypiques.

Inversement, une évolution convergente aboutit à des espèces apparentées de loin, mais phénotypiquement semblables.

23.2 Cladistique

La méthode cladistique requiert que la variation des caractères soit identifiée comme ancestrale ou dérivée.

Des états de caractères dérivés sont ceux qui diffèrent de l'espèce ancestrale. Seuls les caractères dérivés partagés sont utiles pour inférer les phylogénies.

On établit une polarité de caractères en établissant une comparaison entre le groupe étudié et un groupe de référence, celui-ci étant constitué d'une espèce étroitement apparentée ou d'un groupe d'espèces.

Des états de caractère présentés par le groupe de référence sont supposés être ancestraux, les autres états de caractères étant considérés comme dérivés.

Un cladogramme est une représentation graphique hypothétique de relations évolutives.

Une homoplasie complique l'analyse cladistique.

Une homoplasie désigne un état de caractère partagé qui n'a pas été hérité d'un ancêtre commun, par exemple les ailes des oiseaux et des insectes.

Des cladogrammes sont construits sur la base du principe de parcimonie, qui implique que la phylogénie requérant le moins de changements évolutifs est considérée comme la meilleure hypothèse de travail.

Dans certaines situations, d'autres méthodes phylogénétiques s'avèrent plus utiles que la cladistique.

Lorsqu'un changement évolutif est rapide, d'autres méthodes, comme des méthodes statistiques et le recours à l'horloge moléculaire, sont parfois plus utiles.

23.3 Systématique et classification

Le système de classification taxonomique est hiérarchique.

Les espèces sont groupées en genres, les genres en familles, les autres catégories étant : ordre, classe, phylum, règne et domaine.

Parfois, la classification actuelle ne reflète pas des relations évolutives.

Un groupe monophylétique comprend l'ancêtre commun le plus récent et tous ses descendants.

Un groupe paraphylétique comprend l'ancêtre commun le plus récent et certains de ses descendants.

Un groupe polyphylétique ne contient pas l'ancêtre le plus récent du groupe. Certains taxons reconnus actuellement sont monophylétiques, comme les reptiles, qui sont paraphylétiques par rapport aux oiseaux.

Le concept phylogénétique d'espèce repose sur des caractères dérivés partagés.

Le concept phylogénétique d'espèce repose sur la présence de caractères dérivés partagés, tandis que le concept biologique d'espèce met l'accent sur l'isolement reproductif. De nombreuses versions de ce concept ne reconnaissent que les espèces qui sont monophylétiques.

Le CPE (concept phylogénétique d'espèce) a aussi des inconvénients.

L'une des critiques du CPE (concept phylogénétique d'espèce) est la subdivision excessive des groupes sur base de distinctions inapplicables et le fait que la définition d'un groupe sur base du CPE peut ne pas être toujours applicable avec l'avancement de l'évolution.

23.4 Phylogénétique et biologie comparative

Des caractères homologues dérivent du même ancêtre, mais pas les caractères homoplasiques.

Des structures homologues peuvent être identifiées par une analyse phylogénétique, qui établit si oui ou non des structures différentes ont été façonnées à partir de la même structure ancestrale.

Des caractères complexes ont été acquis à la suite d'une séquence de changements évolutifs.

La plupart des caractères complexes n'évoluent pas en une seule étape, mais comprennent des phases de transition. Celles-ci peuvent avoir commencé comme une adaptation à une pression sélective différente de celle pour laquelle le caractère est actuellement adapté.

Des méthodes phylogénétiques peuvent être utilisées pour distinguer deux hypothèses concurrentes.

Différents scénarios évolutifs peuvent être distingués par analyse phylogénétique. Le nombre minimal d'acquisitions d'un trait peut être établi,

ainsi que la direction de l'évolution du caractère, le moment et la cause de diversification.

La phylogénétique permet d'expliquer la diversification des espèces.

Des questions concernant les causes d'une grande diversité d'espèces peuvent être abordées par analyse phylogénétique.

23.5 Phylogénétique et évolution des maladies

Le VIH a évolué à partir d'un homologue viral simien.

Des méthodes phylogénétiques ont indiqué que le VIH était apparenté au VIS.

L'analyse phylogénétique indique la voie de transmission.

Il est clair que le VIH descend du VIS, et qu'il a été transmis des singes aux humains plusieurs fois et de manière indépendante.

Des phylogénies peuvent être utilisées pour suivre l'évolution du sida parmi les personnes.

Même si le VIH évolue rapidement, l'analyse phylogénétique peut relier l'origine d'une souche actuelle à une source spécifique de l'infection.



Questions

COMPRENDRE

- Une similitude phénotypique globale ne reflète pas toujours les relations évolutives
 - en raison de l'évolution convergente.
 - en raison des variations dans les rythmes de changement évolutif de différents types de caractères.
 - en raison de l'homoplasie.
 - en raison de tout ce qui précède.
- La cladistique
 - est basée sur la similitude globale des phénotypes.
 - nécessite de distinguer une similitude due à l'héritage d'un ancêtre commun d'autres causes.
 - n'est pas affectée par homoplasie.
 - n'est rien de ce qui précède.
- Le principe de parcimonie
 - aide les biologistes de l'évolution à distinguer des hypothèses phylogénétiques concurrentes.
 - n'exige pas que la polarité des caractères soit déterminée.
 - est un moyen d'éviter d'avoir à utiliser des groupes externes dans une analyse phylogénétique.
 - ne peut pas être appliqué à des caractéristiques moléculaires.
- Le principe de parcimonie suggère que les soins parentaux chez les oiseaux, les crocodiles et certains dinosaures
 - ont évolué de façon indépendante à plusieurs reprises par évolution convergente.
 - ont évolué une fois chez un ancêtre commun aux trois groupes.
 - est un trait homoplasique.
 - n'est pas un trait homologue.
- Le membre antérieur d'un oiseau et le membre antérieur d'un rhinocéros
 - sont homologues et simplésiomorphes.
 - ne sont pas homologues, mais sont simplésiomorphes.
 - sont homologues et synapomorphes.
 - ne sont pas homologues, mais sont synapomorphes.
- Afin de déterminer une polarité pour différents états d'un caractère
 - on doit disposer d'archives paléontologiques des groupes en question.
 - on doit disposer de données sur les séquences génétiques.
 - un nom approprié pour le groupe taxonomique doit être sélectionné.
 - un groupe externe doit être identifié.

7. Dans un groupe paraphylétique,
 - a. toutes les espèces sont plus étroitement apparentées entre elles qu'elles ne le sont à une espèce extérieure au groupe.
 - b. une inversion évolutive est fréquente
 - c. une polyphylie survient aussi habituellement
 - d. certaines espèces sont plus étroitement apparentées à une espèce extérieure au groupe qu'elles ne le sont à certaines espèces à l'intérieur du groupe.
8. Un groupe paraphylétique comprend
 - a. un ancêtre et tous ses descendants.
 - b. un ancêtre et certains de ses descendants.
 - c. des descendants de plus d'un ancêtre commun.
 - d. tout ce qui précède.
9. Les tubes criblés et les éléments criblés sont
 - a. homoplasiques parce qu'ils ont des fonctions différentes.
 - b. homologues parce qu'ils exercent une fonction similaire.
 - c. homoplasiques parce que l'ancêtre commun des organismes qui les possèdent était unicellulaire.
 - d. des structures impliquées dans le transport chez les animaux.

APPLICATION

1. Un groupe taxonomique qui contient des espèces ayant des phénotypes similaires en raison d'une évolution convergente est
 - a. paraphylétique.
 - b. monophylétique.
 - c. polyphylétique.
 - d. un bon groupe cladistique.
2. Des changements rapides de caractère par rapport à la vitesse de spéciation posent un problème à la cladistique parce que
 - a. la fréquence avec laquelle des espèces apparentées de loin acquièrent le même état de caractère dérivé peut être élevée.
 - b. des inversions évolutives peuvent survenir fréquemment.
 - c. une homoplasie sera fréquente.
 - d. pour les 3 raisons ci-dessus.
3. Des espèces reconnues par le concept phylogénétique d'espèce
 - a. parfois aussi seraient reconnues comme des espèces par le concept d'espèce biologique.
 - b. sont parfois paraphylétiques.
 - c. sont caractérisées par des symplésiomorphies.
 - d. sont plus fréquentes chez les plantes que chez les animaux.

RÉVISION

1. Pour les groupes représentés dans la figure 23.2, mentionnez la synapomorphie et les taxons définis par cette synapomorphie. Nommez chaque groupe défini par un ensemble de synapomorphies d'une manière telle qu'elle soit interprétée comme informative sur le type de caractères qui définit le groupe.
2. Identifier les « groupes externes de référence » est un élément central de l'analyse cladistique. Comme décrit à la page 462, le groupe choisi doit être étroitement lié au groupe étudié, mais n'en fait pas partie. Si l'on ne connaît pas les relations entre les membres du groupe étudié, comment peut-on être certain que le groupe de référence a été bien choisi ? Réfléchissez à des approches visant à minimiser l'effet d'un mauvais choix du groupe de référence.
3. Comme vous l'aurez remarqué dans votre lecture, la cladistique est une méthode largement utilisée de la systématique, et notre système de classification (taxonomie) est de plus en plus le reflet de notre connaissance des relations évolutives. En utilisant les oiseaux comme un exemple, discutez des avantages et des inconvénients de les reconnaître comme des reptiles plutôt qu'un groupe séparé et égal aux reptiles.
4. Dans de nombreuses espèces de patelles, la perte du développement larvaire et sa réapparition après un développement direct semblent être survenues plusieurs fois. En vertu du principe simple de parcimonie, des changements dans les deux directions sont-ils purement considérés comme équivalents dans la recherche de l'hypothèse la plus parcimonieuse ? Si il est beaucoup plus probable de perdre un mode larvaire que d'y revenir après un développement direct, doit-on en tenir compte ? Si oui, comment ?
5. Les oiseaux, les ptérosaures (un type de reptile volant qui vivait durant le Crétacé), et les chauves-souris ont tous adapté leurs pattes afin qu'elles servent d'ailes, mais ils y sont parvenus de différentes manières. Ces structures sont-elles homologues ? Si oui, comment peuvent-elles être à la fois homologues et convergentes ? Y a-t-il des organismes qui possèdent des ailes qui sont convergentes, et formées à partir de parties du corps non homologues ?
6. Le concept biologique d'espèce se concentre sur les mécanismes évolutifs et le concept phylogénétique d'espèce sur l'évolution des formes. Explicitiez ces deux affirmations et, selon vous, lequel de ces deux concepts est-il correct ?