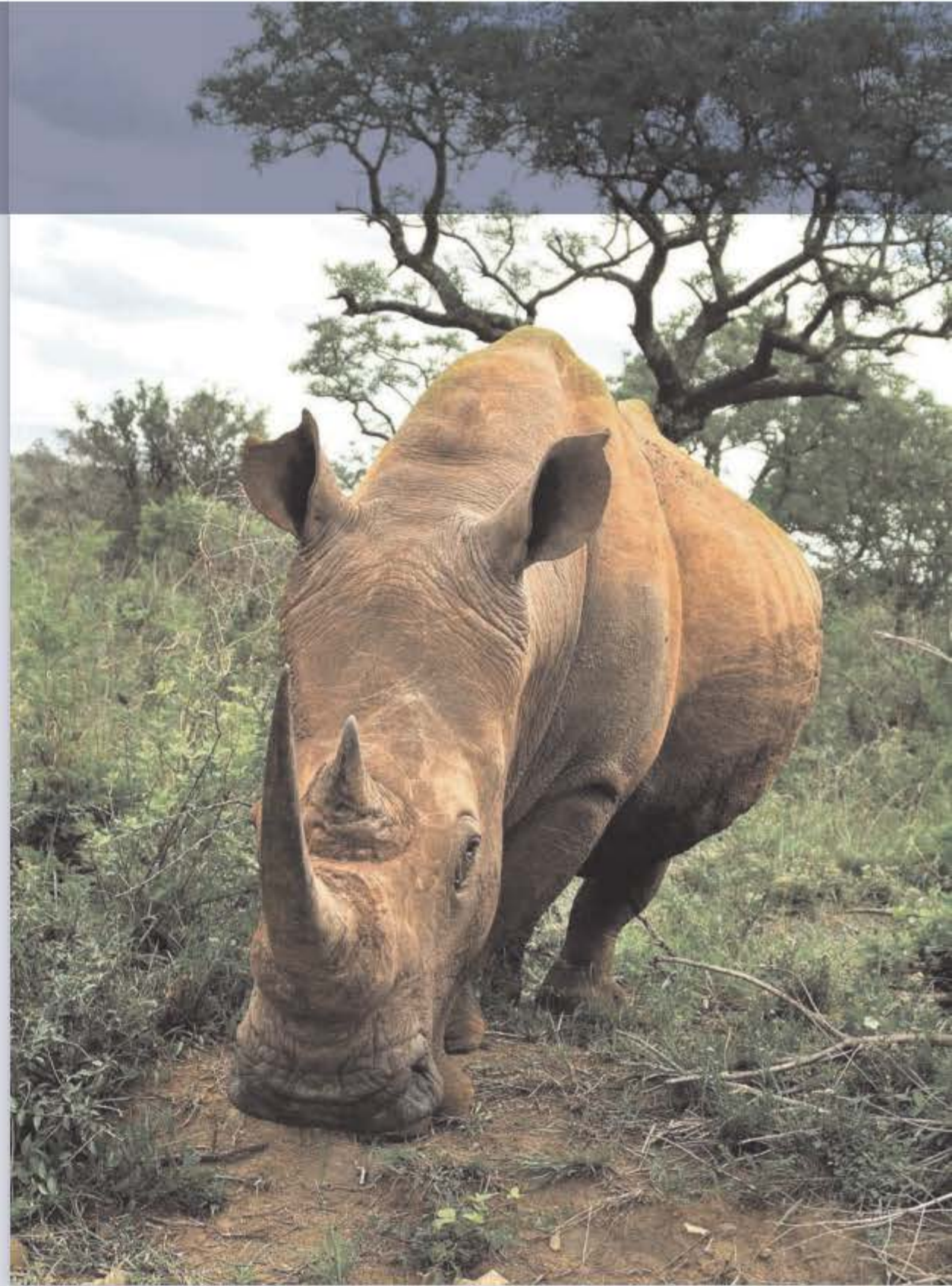


CHAPITRE 35

Deutérostomiens

Aperçu du chapitre

- 35.1 Échinodermes
- 35.2 Cordés
- 35.3 Cordés non vertébrés
- 35.3 Cordés vertébrés
- 35.4 Poissons
- 35.5 Amphibiens
- 35.6 Reptiles
- 35.7 Oiseaux
- 35.8 Mammifères
- 35.9 Évolution des primates



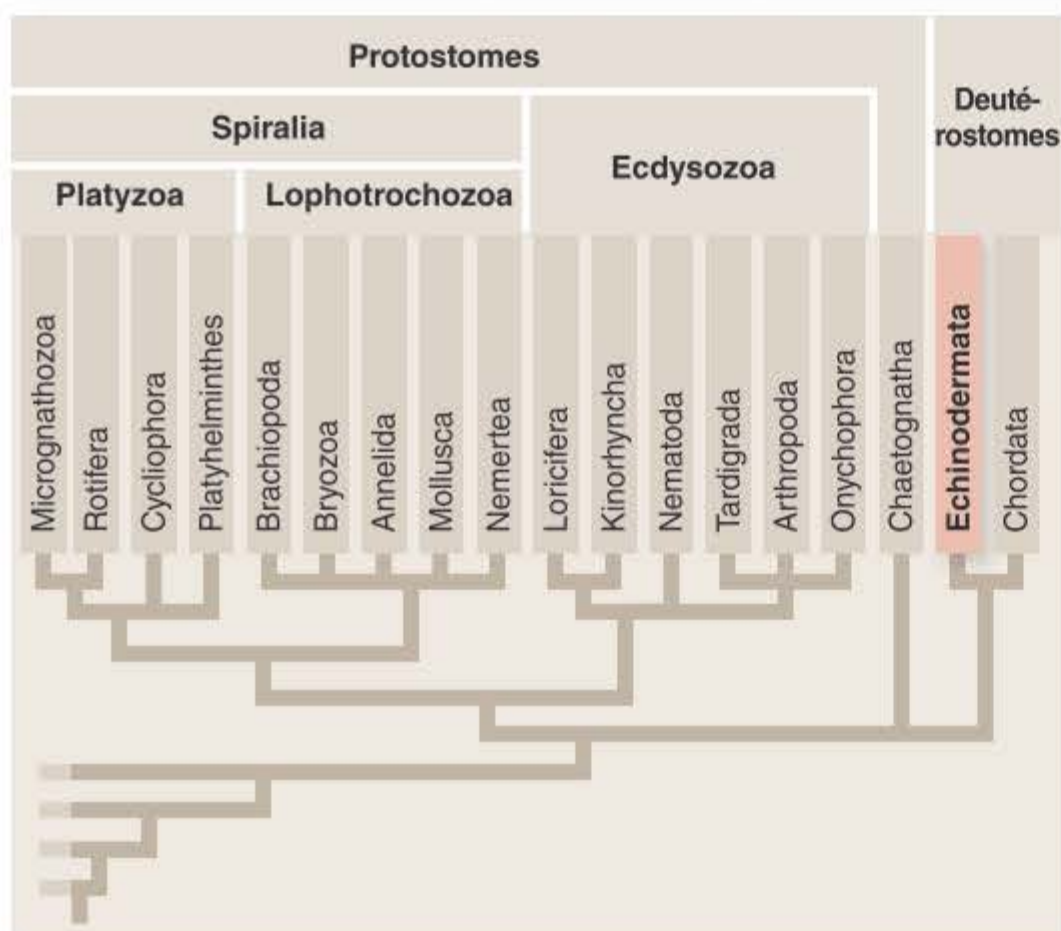
Introduction

À première vue, des échinodermes, comme les étoiles de mer et les concombres de mer, et des cordés tels que des faucons et des éléphants semblent avoir peu en commun. Pourtant, les deux présentent le même modèle de développement, dans lequel l'anus est dérivé du blastopore et la bouche trouve son origine dans une autre partie de l'embryon. Cette synapomorphie réunit les deux clades comme membres des deutérostomiens.

35.1 Échinodermes

Objectifs

1. Énumérer les caractéristiques spécifiques des échinodermes.
2. Expliquer ce que signifie symétrie pentaradiaire.
3. Décrire les cinq classes existantes d'échinodermes.



Les membres du phylum des échinodermes sont exclusivement marins et sont caractérisés par un développement deutérostomien (voir chapitre 33) et la présence d'un endosquelette. Celui-ci est composé de plaques dures, de carbonate de calcium situées juste sous une peau délicate. Le terme *échinoderme*, qui signifie « peau épineuse », se réfère aux épines ou aux bosses qui se forment sur ces plaques chez de nombreuses espèces. Les échinodermes, notamment les étoiles de mer (figure 35.1), les ophiures, les oursins, les dollars de sable, et les concombres de mer sont quelques-uns des animaux les plus familiers sur le rivage. Tous ont cinq axes de symétrie (c'est-à-dire que vous pouvez dessiner des lignes à travers leur corps à cinq endroits différents ; elles produiront des images en miroir de chaque côté) ; ils ont donc une **symétrie pentaradiaire**.

Les échinodermes sont anciens et facilement reconnaissables

Les échinodermes forment un ancien groupe d'animaux marins qui est apparu il y a près de 600 millions d'années et qui comprend environ 12 000 espèces vivantes. Puisque les éléments du squelette des échinodermes sont couverts par des tissus vivants, ils constituent un endosquelette. Une caractéristique unique des échinodermes est le système hydraulique qui contribue à leur déplacement ou à leur alimentation et qui est appelé **système ambulacraire**. Ce système rempli de liquide, qui est une modification de l'un des divers espaces cœlomiques, est composé d'un canal central en forme d'anneau d'où se détachent les **canaux radiaires**. Bien que d'excellentes archives paléontologiques remontent à la période cambrienne, l'origine des échinodermes reste incertaine. Leur emplacement phylogénétique (voir figure 33.5) suggère qu'ils ont évolué à partir d'ancêtres à symétrie bilatérale ; cette hypothèse est soutenue

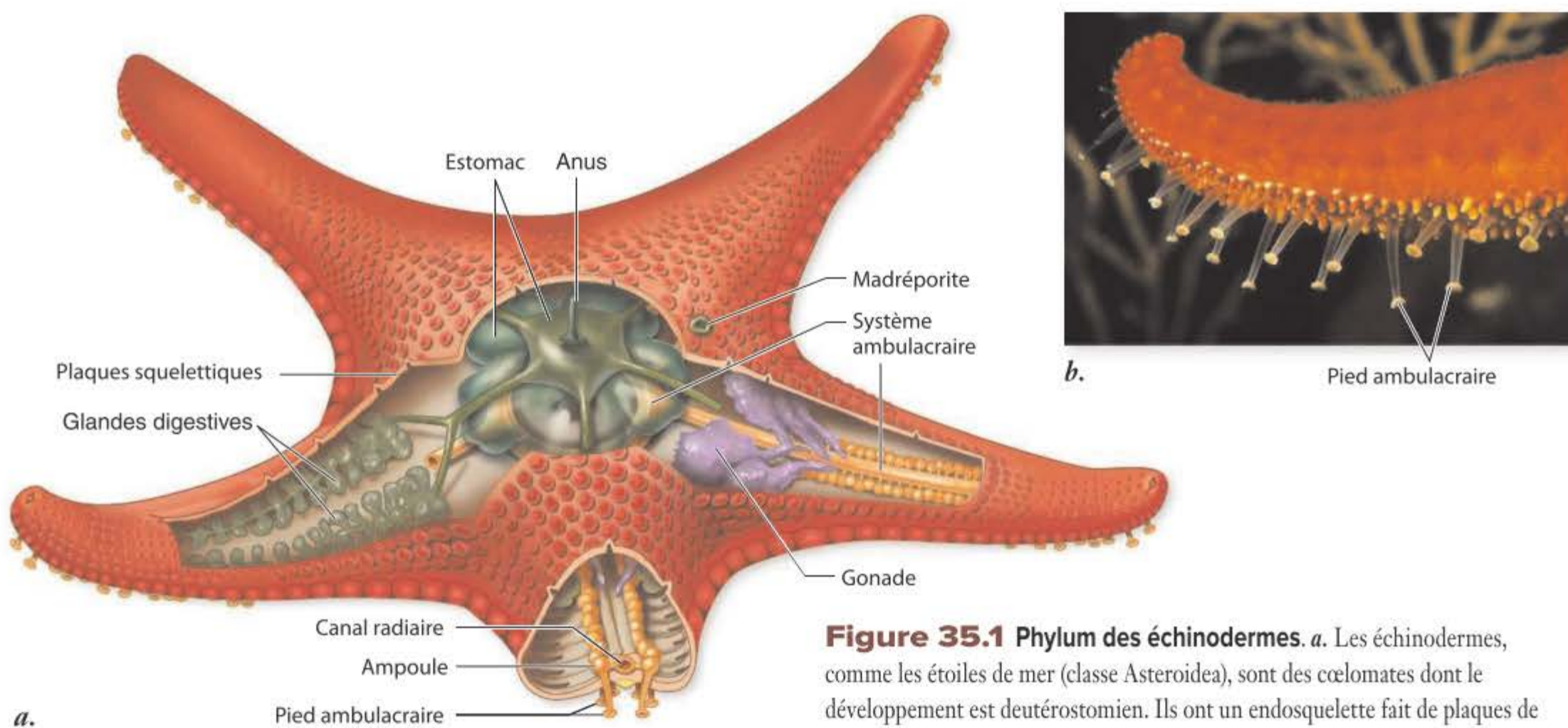


Figure 35.1 Phylum des échinodermes. *a.* Les échinodermes, comme les étoiles de mer (classe Asteroidea), sont des cœlomates dont le développement est deutérostomien. Ils ont un endosquelette fait de plaques de carbonate de calcium. Le système ambulacraire de l'échinoderme est montré en détail. Les canaux radiaires amènent l'eau aux pieds ambulacraires. Lorsque l'ampoule de chaque pied ambulacraire se contracte, le tube s'étend et peut s'attacher au substrat. Ensuite, les muscles dans le pied se contractent, ce qui le courbe et entraîne l'animal vers l'avant. *b.* Pieds ambulacraires en extension de l'étoile de mer, *Ludia magnifica* ; ils sont pourvus de ventouses.

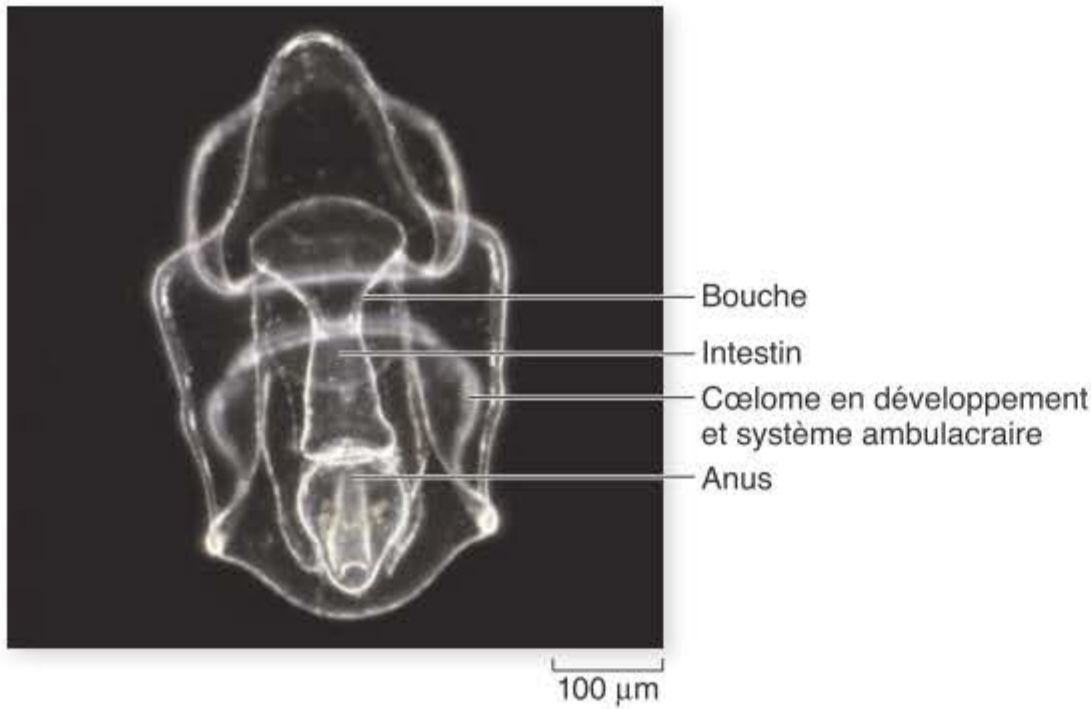


Figure 35.2 Larve nageant librement de l'étoile de mer commune, *Asterias rubens*. De telles larves à symétrie bilatérale suggèrent que les ancêtres des échinodermes n'avaient pas une symétrie radiaire.

par l'observation que les larves d'échinodermes ont une symétrie bilatérale (figure 35.2).

La symétrie des échinodermes est bilatérale chez les larves, mais pentaradiaire chez les adultes

Le corps des échinodermes subit un changement fondamental au cours du développement ; la symétrie, qui est bilatérale chez les larves (voir figure 35.2), devient pentaradiaire chez les adultes (voir figure 35.1). Dorsal, ventral, antérieur ou postérieur, ces adjectifs n'ont pas de sens en absence de tête ou de queue. Pour décrire la structure corporelle des échinodermes, on se réfère à l'emplacement de la bouche et l'on parle alors de **surface orale**. Tous les systèmes d'échinodermes adultes sont organisés avec des branches rayonnant à partir d'un centre. Par exemple, le système nerveux est constitué d'un anneau nerveux central à partir duquel des branches se détachent ; bien que les animaux soient capables de comportements complexes, il n'y a pas de centralisation de la fonction.

Chez de nombreux échinodermes, la surface orale fait face au substrat, mais chez les concombres de mer, l'axe de l'animal est horizontal, donc l'animal rampe avec la surface orale dirigée vers l'avant, et chez les crinoïdes (lys de mer, étoile plumeuse), la surface orale est située du côté opposé au substrat.

Endosquelette

Les échinodermes ont un épiderme délicat qui s'étend sur un endosquelette composé de plaques de carbonate de calcium (calcite) appelées **ossicules**. Chez les échinodermes comme les astéroïdes (étoiles de mer), les différents éléments du squelette sont reliés lâchement entre eux. Chez d'autres, en particulier les échinides (oursins et dollars de sable), les ossicules sont contigus, formant une coque rigide (appelée un test). Chez les concombres de mer, en revanche, les ossicules sont largement dispersés, de sorte que la paroi du corps est souple. Les ossicules dans certaines parties du corps de certains échinodermes comportent des pores, par où sortent les podia (podion au singulier), aussi appelés pieds tubulaires ou ambulacres, qui font partie du réseau ambulacraire décrit plus loin. Les membres de ce phylum ont un tissu collagène mutable, c'est-à-dire qu'il peut varier de texture ; de ferme et caoutchouteuse, elle peut devenir molle et fluide. Ce tissu étonnant explique plusieurs attributs particuliers des échinodermes, comme leur capacité de se séparer de

certaines parties de leur corps. Ce tissu est également responsable de la capacité du concombre de mer de passer, en quelques secondes, d'un état presque rigide à un état flasque.

Système ambulacraire

Le système aquifère est organisé de manière radiaire. Du canal en anneau qui entoure l'œsophage de l'animal, un canal radiaire s'étend dans chaque branche de l'organisme (voir figure 35.1). L'eau pénètre dans le système ambulacraire par la **madréporite**, une plaque filtrante qui, chez la plupart des échinodermes, est sur la surface de l'animal ; elle s'écoule vers le canal en anneau par un canal dit « du sable », car chez les étoiles de mer il est renforcé par du carbonate de calcium. Chaque canal radiaire, à son tour, s'étend à travers de courtes ramifications latérales dans les pieds tubulaires creux (voir figure 35.1b). Chez certains échinodermes, chaque podion se termine par une ventouse, absente chez d'autres. Dans la plupart des types d'échinodermes, à la base de chaque podion, se trouve une vésicule musculeuse, l'ampoule. Lorsque l'ampoule se contracte, le liquide, qui était empêché de pénétrer dans le canal radiaire par une valve unidirectionnelle, est propulsé dans le pied tubulaire, ce qui l'étend. La contraction des muscles longitudinaux d'un côté de la paroi du podion oblige celui-ci à se plier ; la relaxation des muscles dans l'ampoule et la contraction de tous les muscles longitudinaux dans les pieds tubulaires ramènent le liquide dans l'ampoule.

Chez les astéroïdes et les échinides, l'activité concertée d'un très grand nombre de podia, faibles individuellement, permet à l'animal de se déplacer sur le fond de l'océan. Les podia autour de la bouche d'une holothurie sont utilisés pour l'alimentation. Chez les crinoïdes, les podia naissent des ramifications des bras, qui s'étendent à partir des bords d'une coupe tournée vers le haut ; ils sont utilisés pour capter la nourriture dans l'eau environnante. Chez les ophiures, les podia sont pointus et spécialisés dans la capture de nourriture.

Chez la plupart des échinodermes, les gaz s'échangent à travers la surface corporelle et les podia. De plus, une holothurie a des arbres respiratoires jumelés, qui sont des ramifications du proctodéum (intestin postérieur). L'eau y est aspirée et en ressort par l'anus. Chez un astéroïde, l'un des espaces cœlomiques, autre que le système ambulacraire, a des ramifications dans les saillies épidermiques, appelées papules, à travers lesquelles les gaz peuvent s'échanger.

Régénération et reproduction

De nombreux échinodermes sont capables de régénérer des parties de leur corps. Quand certaines espèces d'holothurie sont perturbées, elles peuvent projeter à l'extérieur leur système digestif (éviscération), qu'elles peuvent alors reconstituer. Certains échinodermes peuvent se reproduire de manière asexuée, par scission.

Toutefois, la reproduction chez les échinodermes est en général sexuée, les échinodermes étant gonochoriques. Les gamètes sont le plus souvent libérés dans l'eau, où la fécondation a lieu, et des larves à symétrie bilatérale nageant librement se développent (voir figure 35.2). Chaque classe des échinodermes a un type caractéristique de larve. Ces larves se développent dans le plancton jusqu'à ce qu'elles se métamorphosent en adultes sédentaires.

Les échinodermes comprennent cinq classes existantes

Il existe cinq classes d'échinodermes vivants, mais plus de 20 autres ont disparu. Les vivants sont (figure 35.3) : (1) les astéroïdes ou étoiles de

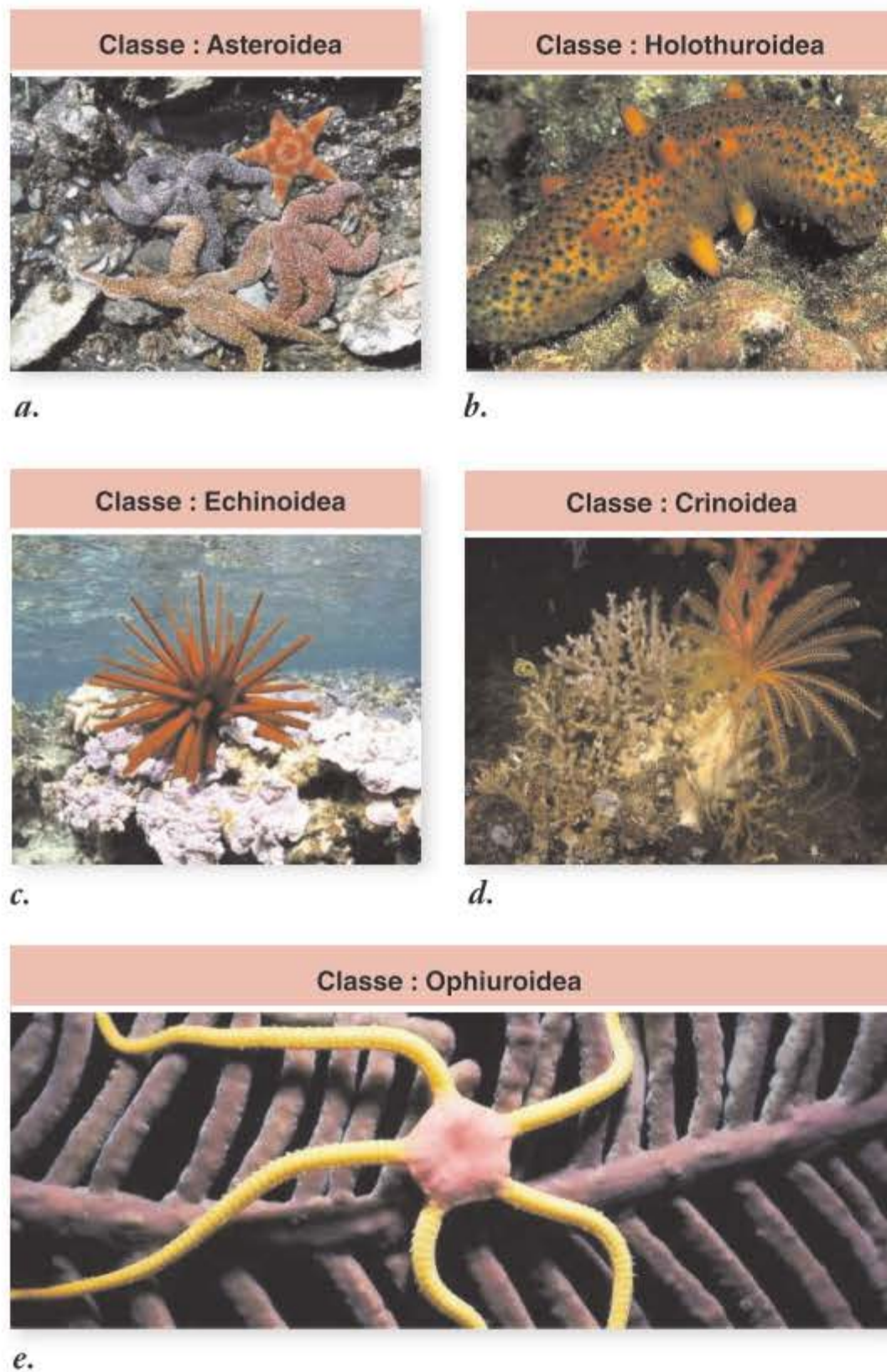


Figure 35.3 Diversité chez les échinodermes. *a.* Étoile de mer, *Oreaster occidentalis*, Golfe de Californie, Mexique. *b.* Concombre de mer verruqueux, *Parastichopus parvimensis*, Philippines. *c.* Oursin du genre *Echinometra*, Carmel Bay, Californie. *d.* Comatules du genre *Comatheria*, Indonésie. *e.* Ophiure lisse éclatante, *Ophioderma ensiferum*, île Grand Turk, Mer des Caraïbes.

mer et marguerites de mer (Asteroidea); (2) les holothuries ou concombres de mer (Holothuroidea); (3) les échinides ou oursins et dollars de sable (Echinoidea); (4) les crinoïdes ou lys de mer et comatules (Crinoidea); (5) les ophiurides ou ophiures (Ophiuroidea).

Les adultes de toutes les classes présentent un plan corporel en cinq parties. Même les concombres de mer, dont la forme rappelle celle de leur homonyme végétal, ont cinq rainures longitudinales le long du corps. Nous décrivons ci-après trois des classes vivantes qui sont les plus caractéristiques du phylum.

Étoiles de mer

Les étoiles de mer sont peut-être les échinodermes les plus familiers. Elles font partie des prédateurs les plus importants dans de nombreux écosystèmes marins. Leur taille va d'un centimètre à un mètre. Elles sont abondantes dans les zones intertidales, mais on les trouve aussi à des profondeurs de 10 000 mètres. On en a répertorié environ 1 500 espèces.

Le corps d'une étoile de mer est composé d'un disque central qui se fond graduellement avec les bras (voir figure 35.1). Bien que la plupart

des étoiles de mer aient cinq bras, les membres de certaines familles en ont beaucoup plus, mais toujours des multiples de cinq. La cavité digestive et les gonades s'étendent dans les bras. Le corps est légèrement aplati, souple et couvert d'un épiderme pigmenté. Les astéroïdes comprennent les marguerites de mer, qui ont été découvertes en 1986 et ont été considérées, à une certaine période, comme constituant leur propre classe.

Ophiures

Les ophiures constituent la plus vaste classe des échinodermes, avec environ 2 000 espèces, et les individus sont probablement aussi les plus nombreux. Elles ressemblent à des astéroïdes, mais diffèrent morphologiquement de plusieurs façons. Les bras, qui sont d'un diamètre presque égal sur toute leur longueur, ne rétrécissant que très légèrement de la base à la pointe, fusionnent de manière abrupte avec le disque central. De caractère compact, elles peuvent facilement être autotomisées, d'où leur dénomination anglaise de *brittle star*, étoile fragile. Leurs pieds ambulacraires sont dépourvus d'ampoules, de ventouses, l'animal les utilisant pour se nourrir et non pour se déplacer. L'animal n'a pas d'anus; les déchets sont éliminés par la bouche.

Les ophiures sont les échinodermes les plus mobiles et se déplacent en se tirant, comme si elles « ramaient » sur le substrat en mobilisant leurs bras grêles, souvent par paires ou groupes, d'un côté à l'autre. Certaines ophiures utilisent leurs bras pour nager, un comportement très inhabituel chez les échinodermes. Une ophiure a cinq bras, mais chez certaines espèces de grande taille (Gorgonocéphale), chaque bras peut se ramifier à plusieurs reprises. Les ophiures évitent la lumière et sont plus actives la nuit.

Oursins et dollars de sable

Les dollars des sables et les oursins n'ont pas de bras distincts. Cinq rangées doubles de pieds ambulacraires sortent à travers les plaques du squelette calcaire. Les épines mobiles protectrices, qui sont attachées au squelette par des muscles et du tissu conjonctif, sont également disposées de manière pentamérique.

Environ 950 espèces vivantes constituent la classe des échinides. Leurs plaques calcaires les préservent; aussi, on a répertorié plus de 5 000 espèces éteintes dans les archives fossiles. Les dollars de sable sont essentiellement des oursins aplatis; les oursins cœur sont intermédiaires entre les deux.

Les oursins, comme les holothuries, sont consommés par les humains. Les gonades, connues sous le nom *uni* au Japon, sont considérées comme un mets délicat.

Synthèse 35.1

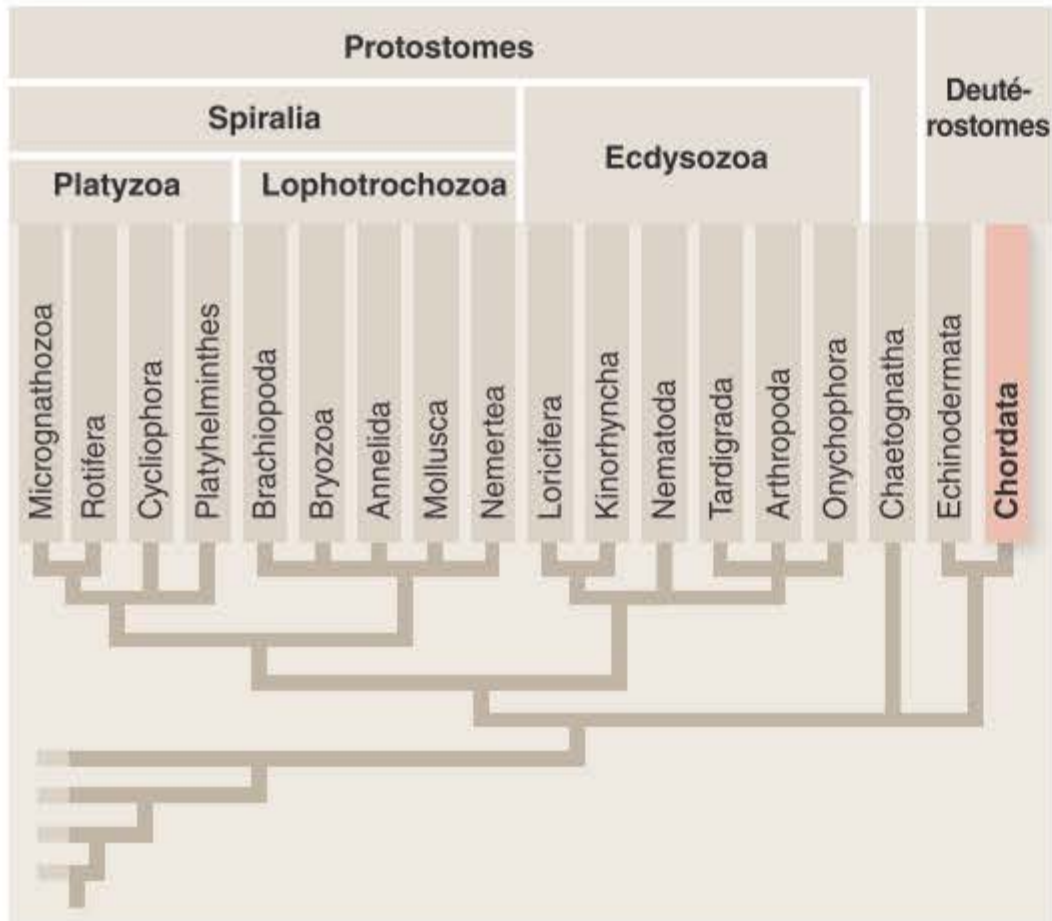
Les échinodermes sont des deutérostomiens marins avec endosquelette. À l'état adulte, ils sont caractérisés par une symétrie pentaradiaire, c'est-à-dire qu'une ligne tirée dans cinq directions produit des images en miroir. Le système ambulacraire et les pieds tubulaires qui agissent comme des ventouses assurent la motilité et l'alimentation. Les cinq classes vivantes d'échinodermes sont Asteroidea (étoiles de mer), Crinoidea (lys de mer), Echinoidea (oursins et dollars de sable), Holothuroidea (concombres de mer) et Ophiuroidea (ophiures).

- Comment l'information phylogénétique a-t-elle conduit à la conclusion que les échinodermes étaient symétriques bilatéralement ?

35.2 Cordés

Objectifs

1. Énumérer les caractères définissant les cordés.
2. Décrire les relations évolutives des cordés avec les autres taxons.



Par rapport à ce que l'on observe chez les échinodermes, les membres du phylum Chordata présentent de grands changements de l'endosquelette. L'endosquelette des échinodermes est fonctionnellement équivalent à l'exosquelette des arthropodes, une coquille dure avec des muscles attachés à sa surface interne. Les cordés utilisent un genre très différent d'endosquelette ; celui-ci est véritablement à l'intérieur du corps. Les membres du phylum des cordés sont caractérisés par une tige flexible qui se développe le long du dos de l'embryon. Les muscles attachés à cette tige ont permis aux premiers cordés de nager en balançant leur corps de gauche à droite. Cet acquis évolutif considérable, à savoir fixer les muscles à un élément interne, a lancé les cordés sur un chemin évolutif qui a conduit aux vertébrés et, pour la première fois, à des animaux de grande taille.

Quatre traits caractérisent les cordés et ont joué un rôle important dans l'évolution du phylum, qui comprend les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères (figure 35.4).

1. Un **tube neural** unique et creux court juste en dessous de la surface dorsale de l'animal. Chez les vertébrés, le tube neural dorsal se différencie en cerveau et moelle épinière.
2. Un axe cylindrique flexible, la **notocorde**, se forme du côté dorsal de l'intestin primitif chez le jeune embryon et est présent à un certain stade de développement chez tous les cordés. La notocorde est située juste sous le tube neural. Elle peut persister pendant le cycle vital de certains cordés ou être remplacée durant le développement embryonnaire par la colonne vertébrale. Elle est d'origine mésodermique.
3. Des **fentes branchiales** connectent le **pharynx** à l'extérieur ; ce tube musculéux relie la cavité buccale à l'œsophage. Chez les vertébrés terrestres, les fentes ne se connectent pas

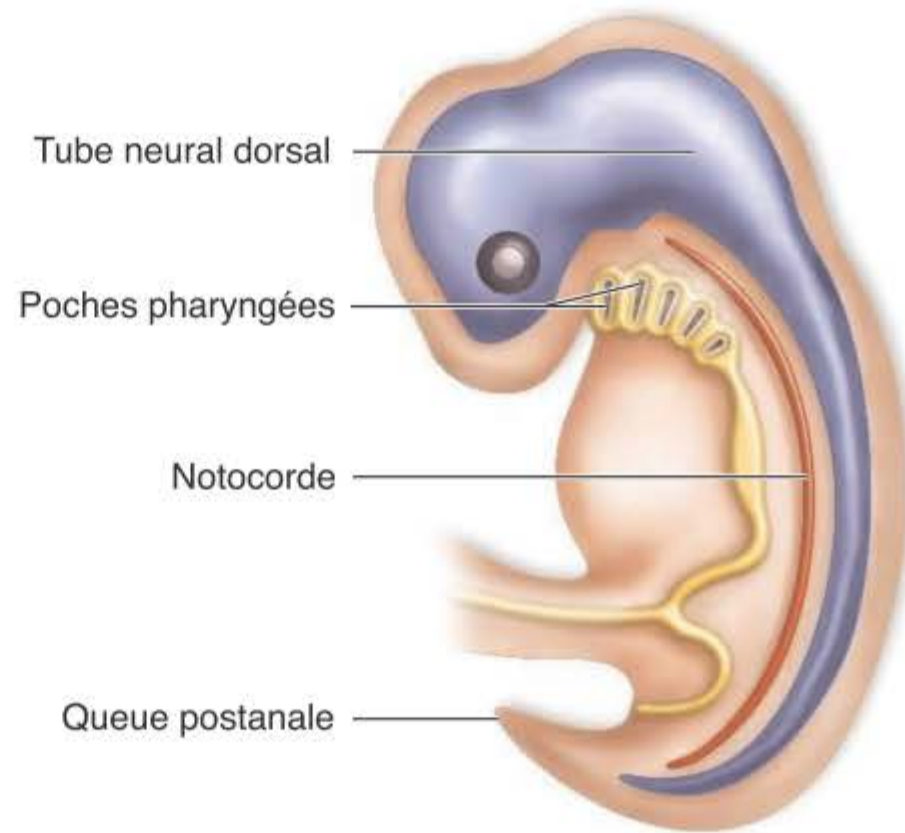


Figure 35.4 Les quatre caractéristiques principales des cordés comme l'illustre cet embryon représentatif.

réellement à l'extérieur et sont appelées, de manière plus pertinente, **poches pharyngées**. Celles-ci sont présentes chez les embryons de tous les vertébrés. Elles deviennent des fentes, ouvertes vers l'extérieur chez les animaux avec branchies, mais disparaissent chez ceux qui en sont dépourvus. La présence de ces structures chez tous les embryons de vertébrés fournit la preuve de l'origine ancestrale aquatique de ces animaux.

4. Les cordés ont une **queue postanale** qui s'étend au-delà de l'anus, du moins durant leur développement embryonnaire. Presque tous les autres animaux ont un anus terminal.

Tous les cordés ont ces quatre caractéristiques à un certain moment de leur vie. Par exemple, les embryons humains ont des poches pharyngées, un tube neural dorsal, une queue postanale et une notocorde. Chez les adultes, le tube neural persiste ; la notocorde est remplacée par la colonne vertébrale et, à l'exception d'une paire, les poches pharyngées disparaissent. Cette paire résiduelle forme les trompes d'Eustache qui connectent la gorge à l'oreille moyenne. La queue postanale régresse et forme le coccyx. La présence de ces caractères chez les embryons humains est un exemple du thème traité au chapitre 21, à savoir que des phases du développement rappellent des changements évolutifs.

Plusieurs autres caractéristiques distinguent fondamentalement les cordés des autres animaux. Les muscles sont disposés en blocs segmentés qui modifient l'organisation corporelle de base des cordés ; souvent, ils sont clairement visibles chez les embryons de ce phylum (figure 35.5). La plupart des cordés ont un squelette interne sur lequel les muscles peuvent exercer des tractions. Soit ce squelette interne, soit la notocorde (figure 35.6) permet aux membres de ce groupe d'appliquer les forces puissantes requises par leurs divers modes de locomotion.

35.3 Cordés non vertébrés

Objectif

1. Décrire les cordés non vertébrés et leurs caractéristiques.



Figure 35.5 Embryon d'une souris. À 11,5 jours de développement, le mésoderme est déjà divisé en segments appelés somites (de coloration sombre dans cette photo), reflétant la nature fondamentalement métamérisée de tous les cordés.

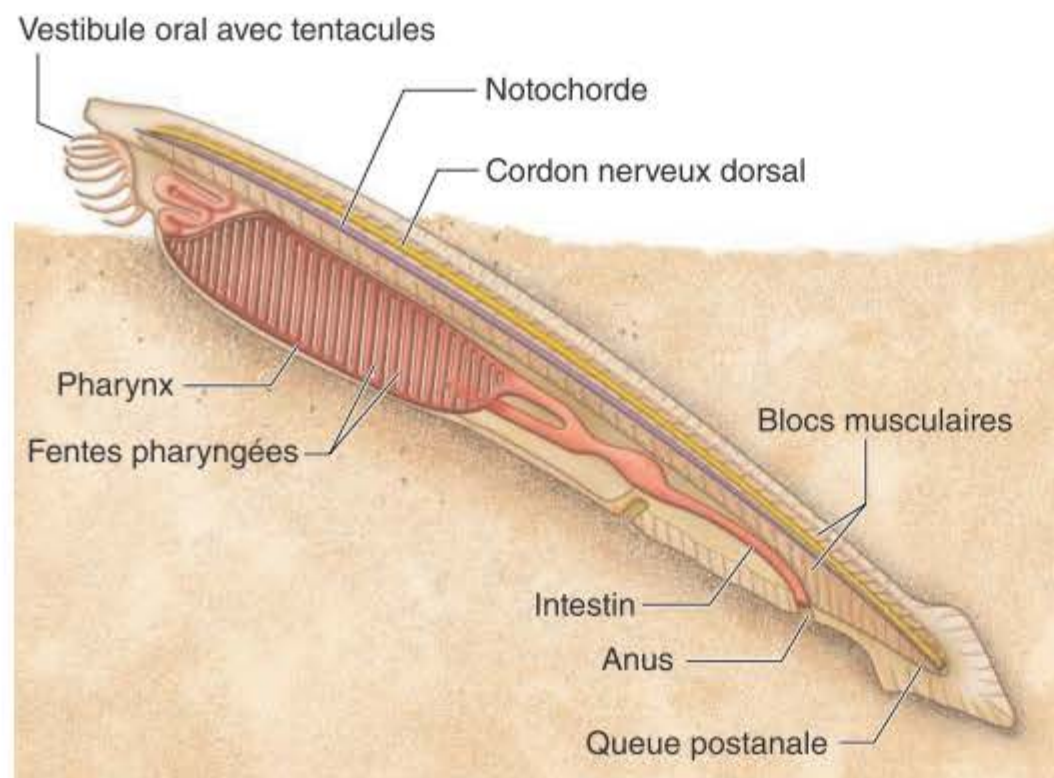


Figure 35.6 Caractéristiques des cordés. Les vertébrés, les tuniciers et les amphioxus sont des cordés, animaux coelomates dotés d'une notocorde, une tige souple qui résiste à la contraction musculaire et permet de rapides mouvements corporels latéraux. Les cordés ont également des poches et des fentes pharyngées (témoins de leur origine ancestrale aquatique, ce milieu restant l'habitat de certains) et un tube neural dorsal. Chez presque tous les vertébrés, la notocorde est oblitérée durant le développement embryonnaire par la colonne vertébrale.

Synthèse 35.2

À un certain moment de leur développement, les cordés sont caractérisés par un tube neural, une notocorde, des poches pharyngées et une queue postanale. Les muscles internes sont attachés à la notocorde flexible, qui permet des mouvements rapides et variés. Les cordés sont des deutérostomiens ; leurs plus proches parents sont les échinodermes.

- Qu'est-ce qui distingue un cordé d'un échinoderme ?

Le phylum (embranchement) Chordata peut être divisé en trois sous-phylums (sous-embranchements). Deux d'entre eux, les Urochordata et les Cephalochordata, sont non vertébrés, le troisième sous-embanchement étant celui des Vertebrata. Les cordés non vertébrés ne produisent pas de vertèbres ou d'autres os et, dans le cas des urocordés, leur forme adulte est très différente de ce que l'on attend de l'aspect des cordés.

Les tuniciers ont des formes larvaires de cordés

Le groupe des tuniciers et des salpes (sous-embanchement Urochordata) comprend environ 2 000 espèces marines. La plupart d'entre elles, à l'état adulte, sont immobiles ; seules les larves ont un tube neural et une notocorde. Adultes, ils n'ont ni une cavité corporelle importante, ni signes visibles de segmentation (figure 35.7a, b). La plupart des espèces vivent en eau peu profonde, mais certaines préfèrent les grandes profondeurs. Chez certains tuniciers, les adultes vivent en colonies massives sur le plancher océanique. Le pharynx est bordé de nombreux cils, dont les battements entraînent un flux d'eau dans le pharynx, où les particules alimentaires microscopiques sont piégées dans une couche de mucus sécrété par une structure appelée *endostyle*.

Les larves de tuniciers, semblables à des têtards, présentent clairement toutes les caractéristiques fondamentales des cordés, ce qui indique que les tuniciers ont la combinaison la plus primitive des caractères propres à tous les cordés (figure 35.7c). Les larves ne se nourrissent pas et ont un intestin peu développé. Elles nagent librement durant quelques jours seulement avant de s'installer au fond et de s'attacher elles-mêmes, au moyen d'une ventouse, à un substrat approprié.

Les tuniciers changent tellement au cours de leur maturation, s'adaptant en se développant à une existence sessile et en se nourrissant par filtration, qu'il serait difficile de découvrir leurs relations évolutives par l'examen d'un adulte. De nombreux tuniciers adultes sécrètent une **tunique**, un sac solide composé surtout de cellulose, une substance trouvée fréquemment dans les parois cellulaires des plantes et des algues mais rarement chez les animaux. La tunique enveloppe l'animal et donne son nom à ce sous-phylum. Les tuniciers vivant en colonies peuvent avoir un sac commun et une ouverture commune vers l'extérieur.

Un groupe d'urocordés, les Larvacea (larvacés ou appendiculaires), gardent une queue et une notocorde à l'âge adulte. Une théorie sur l'origine des vertébrés implique une forme larvaire, peut-être celle d'un tunicier, qui aurait acquis la capacité de reproduction.

Les amphioxus sont de petits cordés marins

Les amphioxus (sous-phylum Cephalochordata) mesurent quelques centimètres de long et sont largement présents dans les eaux peu profondes de tous les océans du monde. Ce sous-embanchement compte environ 30 espèces. La plupart d'entre elles appartiennent au genre *Branchiostoma*. Chez l'amphioxus, la notocorde s'allonge tout au long du tube neural dorsal et persiste durant toute la vie de l'animal.

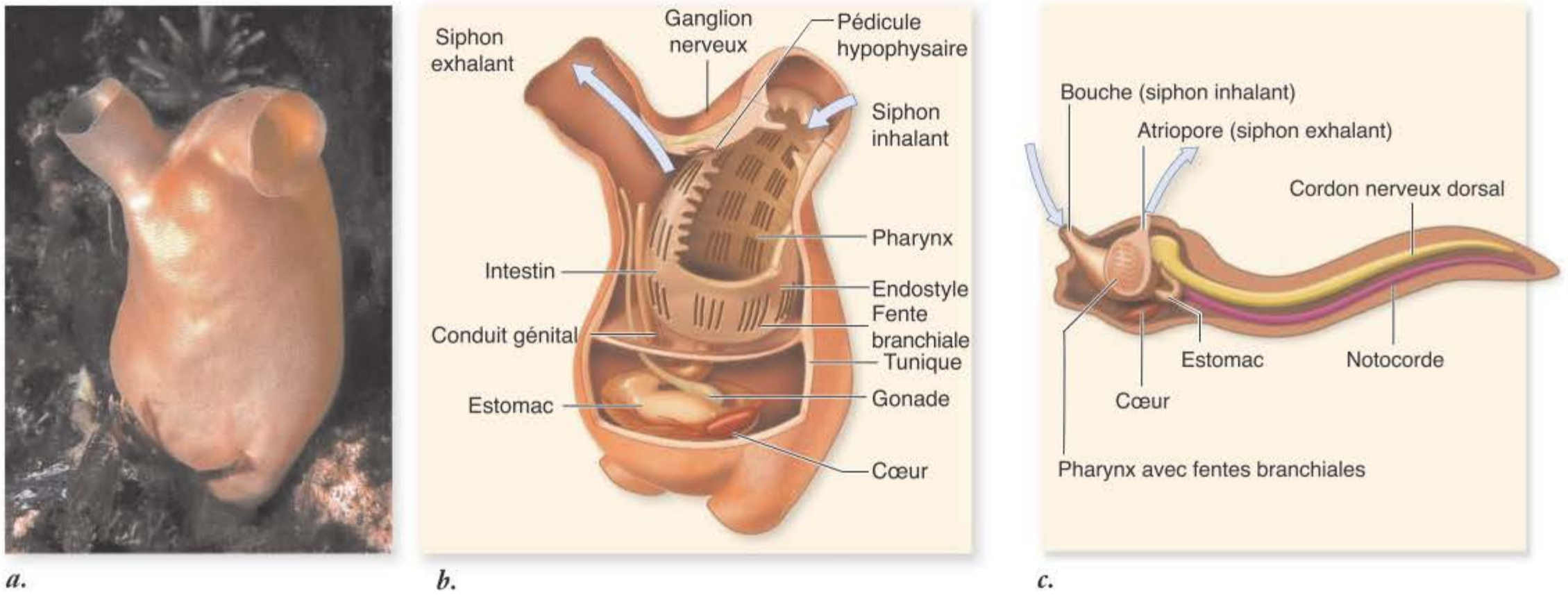


Figure 35.7 Tuniciers (phylum Chordata, sous-phylum Urochordata). *a.* à l'état adulte, une ascidie, *Halocynthia aurantiiformis*, comme la plupart des autres tuniciers, reste immobile; elle est fermement attachée au fond marin. *b.* Schéma de la structure d'une ascidie adulte. *c.* Schéma de la structure d'une larve de tunicier, montrant la forme caractéristique d'un têtard. Les larves de tuniciers ressemblent à l'ancêtre présumé des cordés.

Les amphioxus passent le plus clair de leur temps, en partie enfoncés dans les substrats sablonneux ou boueux, leur extrémité antérieure étant la seule à dépasser (figure 35.8). Ils peuvent nager, mais ils le font rarement. À travers leur tégument mince et transparent, leurs muscles sont facilement visibles comme une série de blocs distincts, appelés myomères. Les amphioxus ont beaucoup plus de fentes branchiales pharyngiennes que les poissons, auxquels ils ressemblent par leur forme générale. Leur tégument est dépourvu de pigments et ne comporte qu'une seule couche de cellules, contrairement à la peau pluristratifiée des vertébrés. Le corps de l'amphioxus se termine en pointe à ses deux extrémités. On ne distingue pas de tête ni de structures sensorielles autres que des photorécepteurs pigmentés.

Les amphioxus se nourrissent de plancton microscopique en utilisant le courant créé par le battement des cils qui tapissent le vestibule oral, le pharynx et les fentes branchiales. Les fentes branchiales per-

mettent la sortie de l'eau et sont adaptées à la nutrition par filtration. Le vestibule oral prolonge la bouche et est entouré d'un anneau de tentacules sensoriels.

La récente découverte, dans des roches de 550 millions d'années, de formes fossiles similaires aux amphioxus actuels plaide pour l'ancienneté de ce groupe. Des études récentes par des systématiciens moléculaires montrent que les tuniciers et non les amphioxus sont les plus proches parents des vertébrés.

Synthèse 35.3

Les cordés non vertébrés ont une notocorde, mais n'ont pas de vertèbres ni d'os. Les urocordés, ou tuniciers, ont des larves d'appartenance évidente aux cordés mais les formes des adultes sont radicalement différentes. Des céphalocordés, comme l'amphioxus, ne changent pas de forme corporelle à l'état adulte.

- Comment les amphioxus et les tuniciers diffèrent-ils les uns des autres, ainsi que de vertébrés ?



Figure 35.8 Amphioxus ou lancelets. Ces deux amphioxus, *Branchiostoma lanceolatum* (phylum des Chordata, sous-phylum Cephalochordata), partiellement enfoncés dans les débris de coquillages, ne laissent dépasser que leur extrémité antérieure. Les segments musculaires sont clairement visibles.

35.4 Cordés vertébrés

Objectifs

1. Distinguer les vertébrés des autres cordés.
2. Expliquer comment le cartilage et les os ont contribué à l'augmentation de la taille chez les vertébrés.

Les vertébrés (sous-branchement Vertebrata) sont des cordés pourvus d'une colonne vertébrale. Le nom *vertébré* vient des segments osseux ou cartilagineux appelés vertèbres qui constituent la colonne vertébrale.

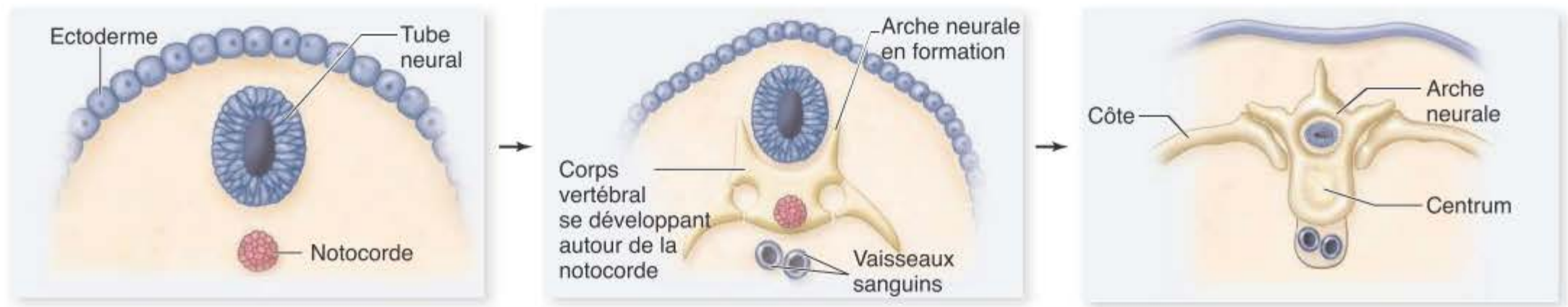


Figure 35.9 Développement embryonnaire d'un vertébré. Durant le développement, la notocorde souple est entourée et finalement remplacée par une enveloppe cartilagineuse ou osseuse, le centrum. Le tube neural est protégé par une arche au-dessus du centrum. La colonne vertébrale fonctionne comme une tige solide et souple sur laquelle les muscles exercent leur traction lorsque l'animal nage ou se déplace.

Les vertébrés ont des vertèbres, une tête distincte et d'autres particularités

Les vertébrés diffèrent des tuniciers et des lancelets sur deux points importants.

Colonne vertébrale. Chez tous les vertébrés, sauf chez les poissons les plus primitifs, la notochorde est remplacée au cours du développement embryonnaire par une colonne vertébrale (figure 35.9). La colonne est une série de vertèbres osseuses ou cartilagineuses qui enferment et protègent le tube neural dorsal comme le ferait un étui.

Tête. Les vertébrés ont une tête distincte et bien différenciée avec trois paires d'organes sensoriels bien développés ; le cerveau est enfermé complètement dans une boîte protectrice, le crâne ou boîte crânienne, faite de cartilage ou d'os.

D'autres points importants distinguent les vertébrés des autres cordés (figure 35.10).

Crête neurale. Un groupe unique de cellules embryonnaires appelé **crête neurale** contribue au développement de nombreuses structures des vertébrés. Ces cellules se développent sur la crête du tube neural lorsque celui-ci se forme par invagination et soudure des replis de la plaque neurale (voir chapitre 53 pour une description détaillée). Les cellules de la crête neurale migrent ensuite dans divers sites embryonnaires où elles contribuent au développement de nombreuses structures différentes.

Organes internes. Les organes internes caractéristiques des vertébrés comprennent un foie, les reins et les glandes

endocrines. Les glandes endocrines sécrètent des hormones qui aident à réguler de nombreuses fonctions de l'organisme. Tous les vertébrés ont un cœur et un système circulatoire fermé, et ils diffèrent nettement des autres animaux par leurs fonctions circulatoire et excrétrice.

Endosquelette. L'endosquelette de la plupart des vertébrés est fait de cartilage ou d'os. Ces tissus spécialisés contiennent une protéine fibreuse, le collagène, dont les molécules sont compactées (voir chapitre 46). Les os contiennent également des cristaux d'un sel de phosphate calcique.

Les vertébrés sont apparus il y a un demi-milliard d'années : vue d'ensemble

Les premiers vertébrés sont apparus dans les océans, il y a environ 545 millions d'années pendant la période cambrienne. Beaucoup d'entre eux avaient l'allure d'une saucisse aplatie, avec un orifice à une extrémité et une nageoire à l'autre. Le développement de mâchoires articulées, un progrès considérable, a permis de nouveaux modes de nutrition, et les poissons dotés de mâchoires sont devenus les créatures marines dominantes. Leurs descendants, les amphibiens, ont envahi la terre ferme. Les amphibiens ont à leur tour donné naissance aux premiers reptiles, il y a environ 300 millions d'années. En 50 millions d'années, les reptiles, mieux adaptés que les amphibiens à vivre en dehors de l'eau, les ont remplacés en tant que vertébrés terrestres dominants.

Avec la réussite des reptiles, les vertébrés ont commencé à dominer véritablement la surface de la terre. De nombreux types de reptiles ont évolué ; certains étaient plus petits qu'un poulet, d'autres étaient plus grands qu'un camion. Certains volaient, alors que d'autres nageaient. Parmi ceux-ci, des reptiles ont évolué qui ont alors donné naissance aux deux grandes lignées encore vivantes de vertébrés terrestres : les oiseaux et les mammifères.

Les dinosaures et les mammifères apparurent presque en même temps, il y a 220 millions d'années. Durant plus de 150 millions d'années, les dinosaures ont dominé la surface terrestre. Tout au long de ce million

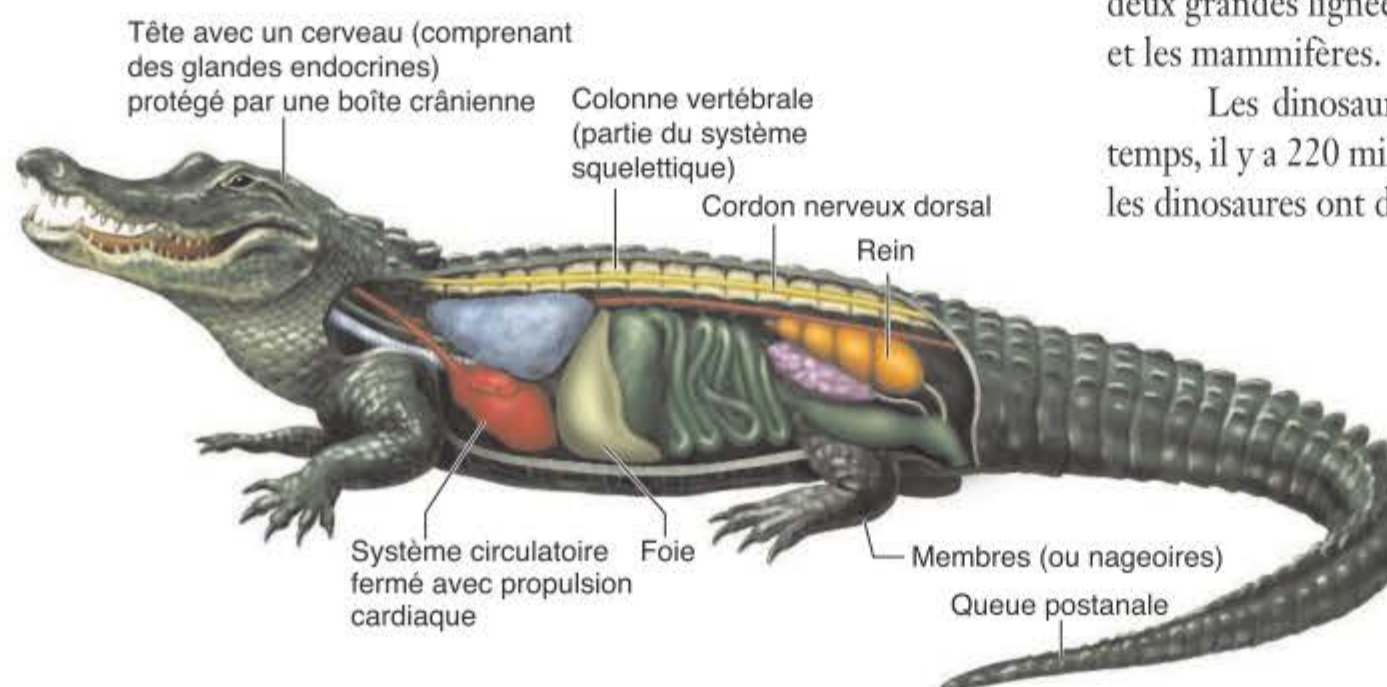


Figure 35.10 Caractéristiques principales des vertébrés. Les vertébrés adultes sont caractérisés par un squelette interne cartilagineux ou osseux, comprenant une colonne vertébrale et un crâne. Plusieurs autres particularités internes ou externes sont propres aux vertébrés.

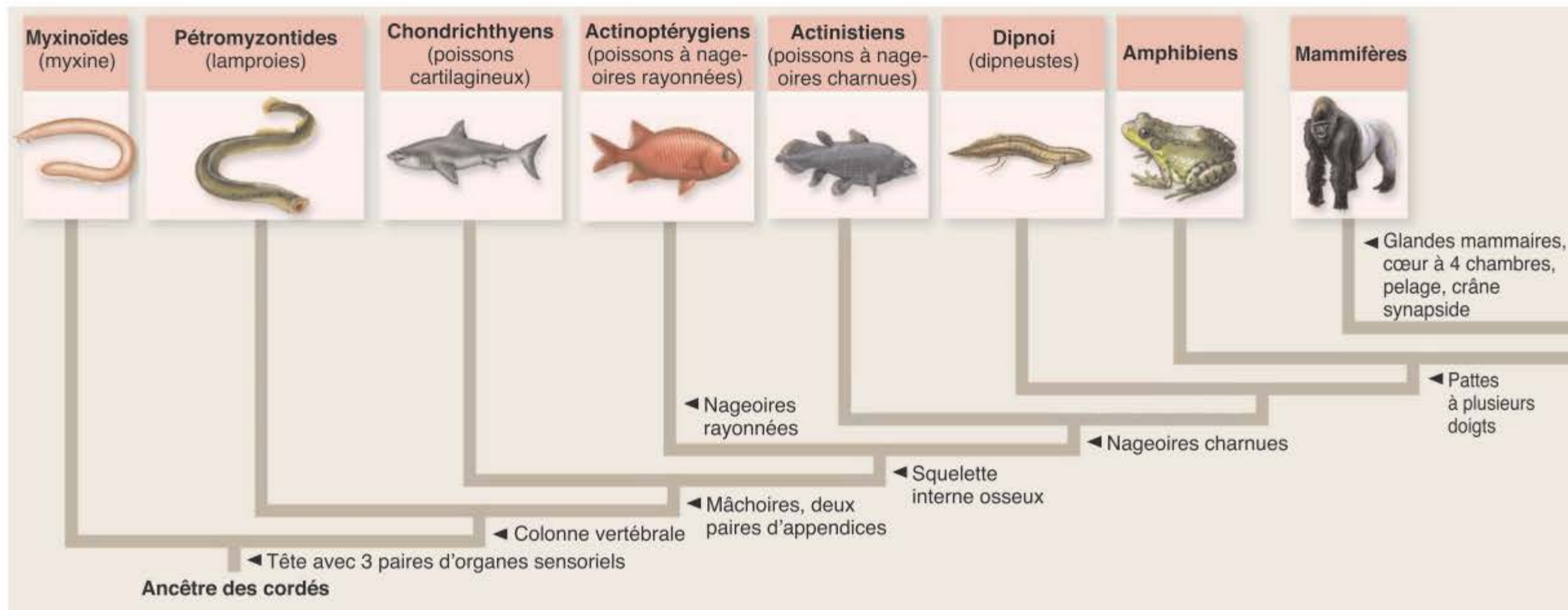


Figure 35.11 Phylogénie des vertébrés vivants. Cet arbre phylogénique montre certaines des caractéristiques principales qui ont évolué parmi les groupes de vertébrés.

? **Question** Quelles classes de vertébrés sont paraphylétiques et pourquoi?

et demi de siècles, le plus grand des mammifères n'a pas dépassé la taille d'un chien de taille moyenne. Alors, lors de l'extinction massive du Crétacé, il y a environ 65 millions d'années, les dinosaures ont brusquement disparu à l'exception des oiseaux. Les mammifères se sont alors considérablement diversifiés et multipliés.

L'histoire des vertébrés a été une succession de progrès évolutifs qui ont permis à ces animaux d'envahir d'abord la mer et ensuite la terre ferme. Dans ce chapitre, nous examinons les progrès évolutifs principaux qui ont permis aux vertébrés de réussir à envahir la terre ferme. Comme vous le constaterez, cette invasion fut une réussite évolutive étonnante, impliquant des changements fondamentaux dans de nombreux systèmes corporels.

Tout en considérant l'évolution des vertébrés, gardez à l'esprit que les deux groupes de vertébrés les poissons et les reptiles sont paraphylétiques (figure 35.11). Certains poissons sont plus étroitement apparentés à d'autres vertébrés qu'ils ne le sont à d'autres poissons. De même, certaines espèces de reptiles sont plus étroitement liées à des oiseaux qu'elles ne le sont à d'autres reptiles. Les biologistes sont actuellement divisés sur la façon de gérer les situations de ce genre, dont il a été question au chapitre 23 (voir figure 23.5). Pour le moment, nous continuons à utiliser la classification traditionnelle des vertébrés, en gardant à l'esprit les implications évolutives de la paraphylie des poissons et des reptiles.

Synthèse 35.4

Les vertébrés sont caractérisés par leur colonne vertébrale et leur tête distincte. Les autres particularités sont le développement d'une crête neurale, d'un système circulatoire fermé, d'organes spécialisés et d'un endosquelette osseux ou cartilagineux qui a la force de supporter une plus grande taille et des mouvements puissants.

- De quelles façons un exosquelette limite la taille d'un organisme ?

35.5 Poissons

Objectifs

1. Décrire les groupes principaux de poissons.
2. Énumérez les innovations évolutives des poissons.

Plus de la moitié de toutes les espèces de vertébrés sont des poissons. L'histoire de l'évolution des vertébrés a commencé dans les mers de la période cambrienne, qui remonte à 545-490 millions d'années, lorsque les premiers animaux à colonne vertébrale sont apparus. La figure 35.11 montre les caractéristiques principales des vertébrés qui ont suivi. Les premiers poissons dépourvus de mâchoires et de dents, tout en frétilant dans l'eau, capturaient de petites particules nutritives au fond de l'océan, agissant comme des aspirateurs miniatures. La plupart avaient moins de 30 centimètres de long, respiraient avec des branchies et n'avaient pas de paires de nageoires ni de vertèbres (toutefois, certains avaient des vertèbres rudimentaires); ils avaient une tête et une queue primitive qui assurait leur propulsion.

Durant les 50 millions d'années de la période ordovicienne, il y a 490 à 438 millions, ces poissons simples représentaient les seuls vertébrés. À la fin de cette période, les poissons avaient acquis des nageoires primitives, qui facilitaient leur déplacement, et des boucliers osseux et massifs pour leur protection. Les poissons à mâchoires sont apparus au Silurien (il y a 438 à 408 millions d'années) avec, en même temps, un nouveau mode de nutrition.

Les poissons présentent cinq caractères principaux

Allant du requin baleine de 18 mètres de long au minuscule cichlidé, pas plus grand que l'ongle d'un doigt, la taille des poissons varie considéra-

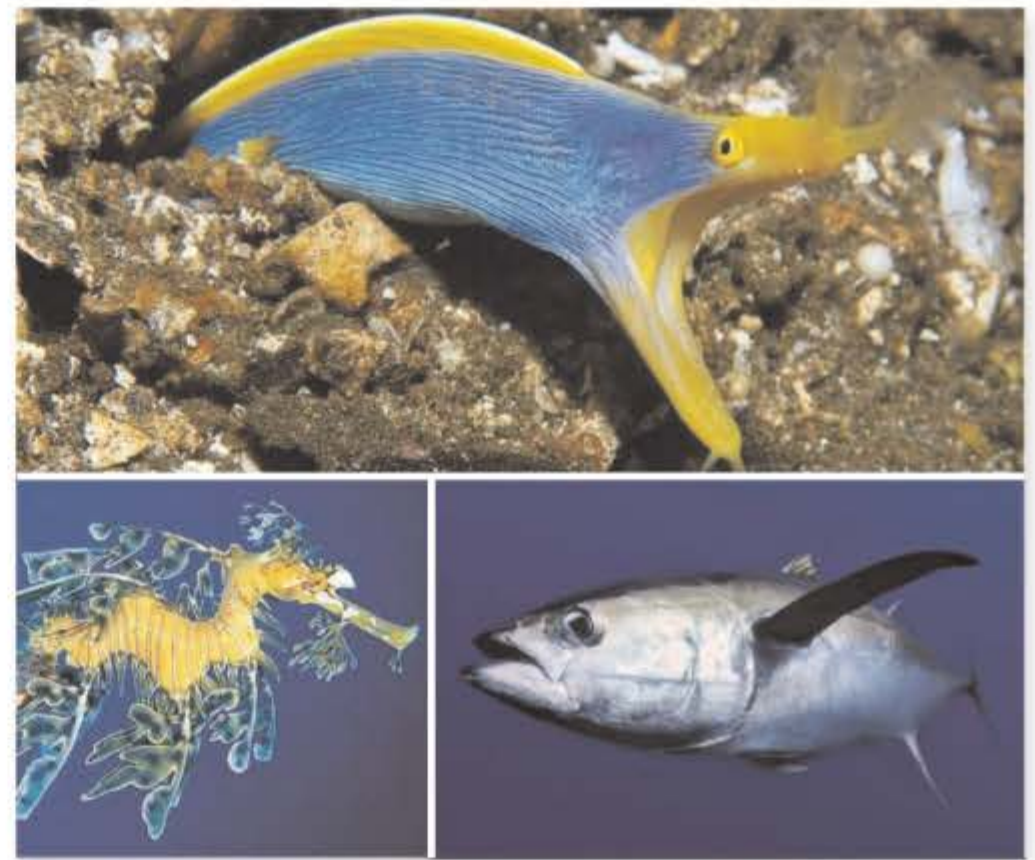
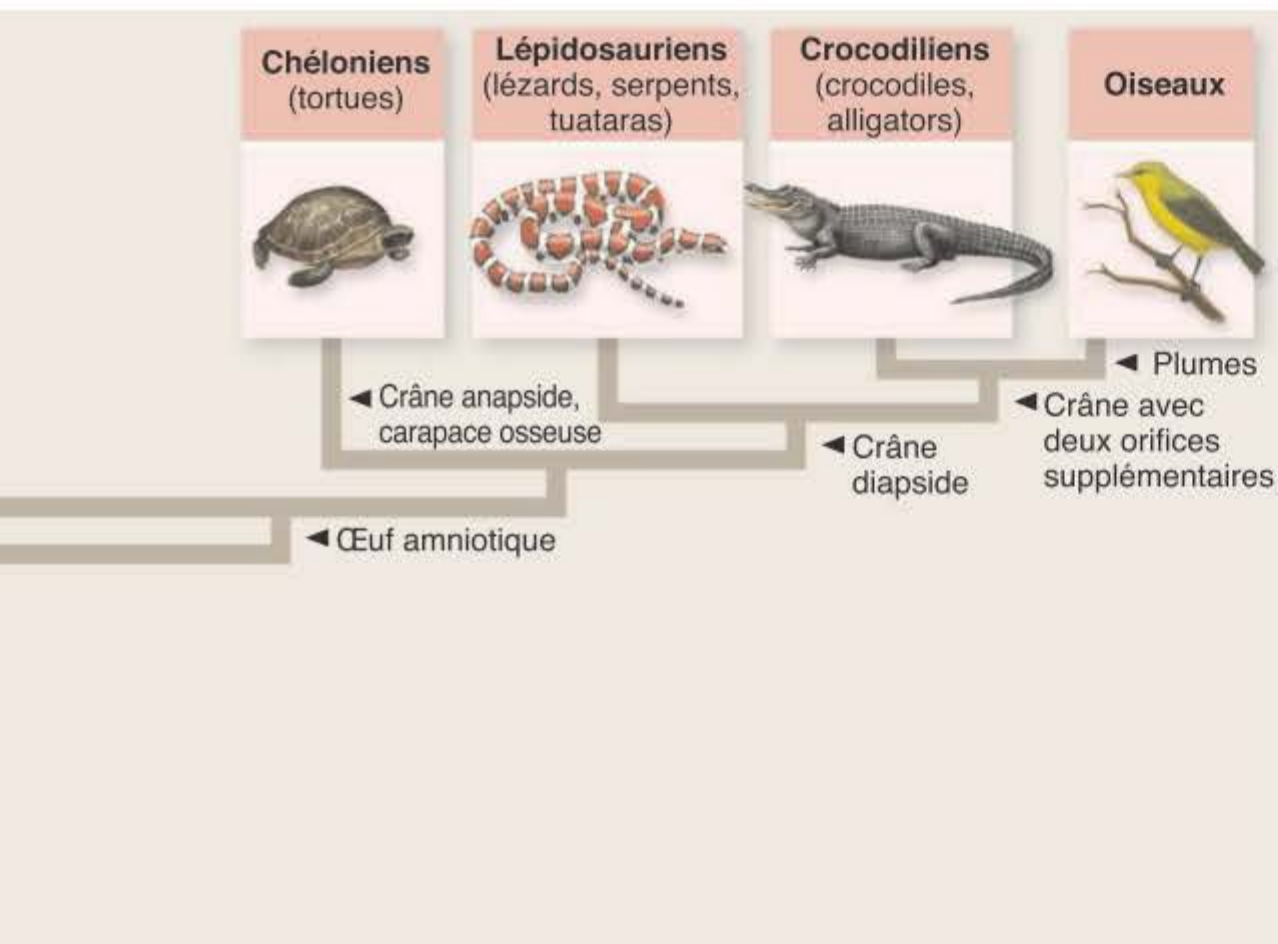
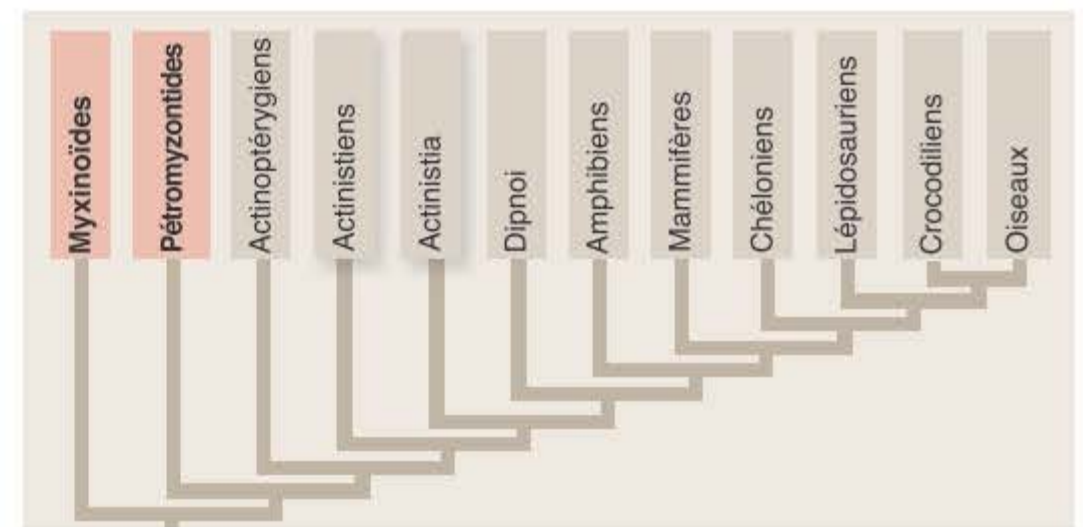


Figure 35.12 Poissons. Les poissons sont les vertébrés les plus diversifiés; ils comprennent plus d'espèces que tous les autres types de vertébrés combinés. En haut, murène ruban, *Rhinomuraena quaesita*; en bas à gauche, hippocampe feuille ou dragon de mer feuillu, *Phycodurus equus*; en bas à droite, thon jaune ou albacore, *Thunnus albacares*.

blement, ainsi d'ailleurs que leur forme, leur couleur et leur apparence (figure 35.12). Certains vivent dans les mers glacées de l'Arctique, d'autres dans des lacs d'eau douce et chaude, d'autres encore passent une grande partie du temps complètement en dehors de l'eau. Quelle que soit cette diversité, tous les poissons partagent d'importantes caractéristiques.

- 1. Colonne vertébrale.** Les poissons ont un squelette interne avec une colonne cartilagineuse ou osseuse entourant le cordon nerveux dorsal, ainsi qu'un crâne cartilagineux ou osseux enfermant le cerveau. Les agnathes, comprenant les mixines et les lamproies font exception. La mixine est pourvue d'un squelette cartilagineux et d'un crâne, mais pas de vertèbres; la notochorde persiste et fournit le soutien nécessaire. Chez les lamproies, un squelette cartilagineux et une notochorde sont présents, mais des vertèbres cartilagineuses rudimentaires entourent la notochorde à certains endroits.
- 2. Mâchoires et appendices articulés.** Les poissons autres que les agnathes (myxines et lamproies) ont tous des mâchoires et des paires d'appendices, caractères présents également chez les tétrapodes (voir figure 35.11). Les mâchoires permettent la prédation de proies de plus grande taille et mobiles. Les poissons cartilagineux et les poissons osseux sont munis d'une paire de nageoires pectorales, aux épaules, et d'une paire de nageoires pelviennes, aux hanches. Chez les sarcoptérygiens, ces paires de nageoires sont devenues articulées.
- 3. Branchies.** En raison de leur vie aquatique, les poissons doivent extraire l'oxygène dissout dans l'eau. Ils y parviennent en dirigeant un courant d'eau à travers leur bouche et à travers leurs branchies (voir chapitre 48), qui sont composées de minces filaments de tissu riche en vaisseaux sanguins.
- 4. Circulation sanguine en simple boucle.** Le sang est pompé par le cœur vers les branchies d'où, après son oxygénation, il passe dans le reste du corps. Il retourne alors au cœur, une pompe tubulaire comportant quatre chambres, qui se contractent successivement.
- 5. Déficiences nutritives.** Les poissons sont incapables de synthétiser les acides aminés aromatiques (phénylalanine, tryptophane et tyrosine; voir chapitre 3) et doivent les obtenir de leur alimentation. Cette incapacité a été transmise à tous les descendants vertébrés.



Les premiers poissons

Les premiers poissons étaient dépourvus de mâchoires; leur bouche s'ouvrait à l'extrémité frontale du corps pour capter la nourriture. Deux groupes survivent aujourd'hui: les myxines (classe Myxinoïdes; tableau 35.1) et les lamproies (classe Pétromyzontides).

Un autre groupe est celui des *ostracodermes*, terme provenant du grec « ostrakon » (écailles) et « derma » (peau). Seul leur bouclier céphalique était osseux; leur squelette interne élaboré était fait de cartilage. De nombreux ostracodermes, qui occupaient les fonds marins, avaient une bouche sans mâchoires sous une tête plate et des yeux à la surface supérieure. Les ostracodermes se sont développés durant l'Ordovicien et le Silurien (il y a 490 à 408 millions d'années), puis ils ont disparu presque complètement à la fin du Dévonien (408-360 millions d'années).

Évolution de la mâchoire

Un progrès évolutif fondamental survenu à la fin du Silurien, il y a 410 millions d'années, fut le développement des mâchoires. Celles-ci ont évolué à partir de plusieurs arcs antérieurs cartilagineux, qui avaient servi à renforcer le tissu entre les fentes branchiales et à maintenir les fentes ouvertes (figure 35.13). Cette transformation ne fut pas aussi radicale qu'il paraît à première vue.

Chaque arc branchial a été formé par plusieurs cartilages (qui deviendront plus tard des os) disposés comme un V tourné sur son côté, avec la

TABLEAU 35.1 Classes principales des poissons

Groupe	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Actinistiens	Poissons avec nageoires lobées 	Groupe en grande partie éteint de poissons osseux; paires de nageoires lobées	8
Actinoptérygiens	Poissons à nageoires rayonnées 	Groupe le plus diversifié de vertébrés; vessie natatoire et squelette osseux; paires de nageoires soutenues par des rayons osseux	30 000
Chondrichtyens	Requins, pocheteaux, raies 	Squelette cartilagineux; pas de vessie natatoire; fécondation interne	1 000
Pétromyzontides	Lamproies 	Groupe en grande partie éteint de poissons sans mâchoires ni appendices; types parasitaires et non parasitaires; tous se reproduisent en eau douce	38
Myxinoïdes	Myxines 	Poissons sans mâchoires ni appendices; détritivores; pratiquement aveugles, mais dotés d'un odorat bien développé	60
Placodermes	Poissons à cuirasse 	Poissons avec mâchoires et une tête solidement protégée; beaucoup pouvaient atteindre une grande taille	Éteint
Acanthodiens et Ostracodermes	Poissons épineux 	Poissons avec (acanthodiens) ou sans (ostracodermes) mâchoires; paires de nageoires soutenues par des épines pointues; cuirasse céphalique osseuse; reste du squelette cartilagineux	Éteint

pointe dirigée vers l'extérieur. Imaginez la fusion de la paire d'arcs frontaux au-dessus et au-dessous, avec des charnières aux points de contact, et vous aurez ainsi une représentation de la mâchoire primitive d'un vertébré. La moitié supérieure de la mâchoire n'est pas attachée au crâne directement sauf à l'arrière. Les dents se sont développées sur les mâchoires à partir d'écailles modifiées qui recouvraient la peau autour de la bouche (voir figure 35.13).

Les placodermes, poissons couverts d'une cuirasse céphalique et thoracique, et les acanthodiens, ou poissons épineux, étaient pourvus de mâchoires. Les acanthodiens étaient très communs durant le début du Dévonien, remplaçant en grande partie les ostracodermes, mais ils ont disparu spontanément à la fin du Permien. Comme les ostracodermes, ils avaient un squelette interne fait de cartilage, mais leurs écailles contenaient de petites plaques d'os, annonçant le rôle beaucoup plus important que les os seront appelés à jouer dans le futur des vertébrés. Les acanthodiens étaient des prédateurs et des nageurs beaucoup plus performants que les ostracodermes ; ils étaient dotés en effet de sept nageoires. Chacune de ces nageoires était renforcée par une épine solide, ce qui a donné le nom d'acanthodien à ce poisson (du grec « acantha », épine).

À la moitié du Dévonien, les placodermes à la lourde cuirasse se multiplièrent. Groupe très diversifié et prolifique, il compta sept ordres qui dominèrent les mers durant la dernière partie du Dévonien, mais disparurent à la fin de cette période. Les placodermes avaient des mâchoires perfectionnées par rapport à celles des acanthodiens ; la mâchoire supérieure avait fusionné avec le crâne et le crâne s'articulait avec les épaules. De nombreux placodermes ont atteint des tailles considérables ; certains étaient longs de plus de 10 mètres et avaient un crâne de 60 centimètres, ce qui devait permettre des morsures énormes.

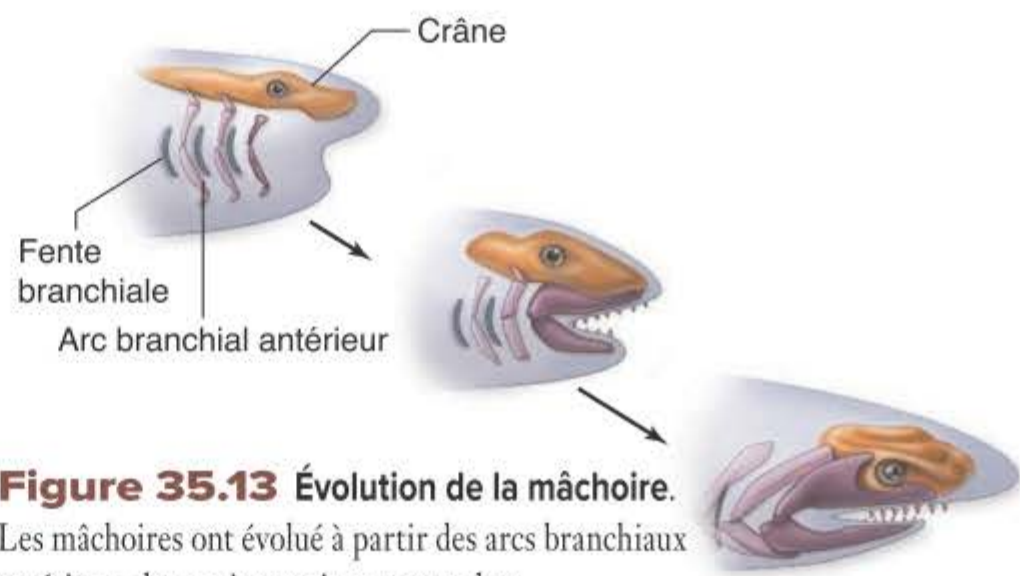
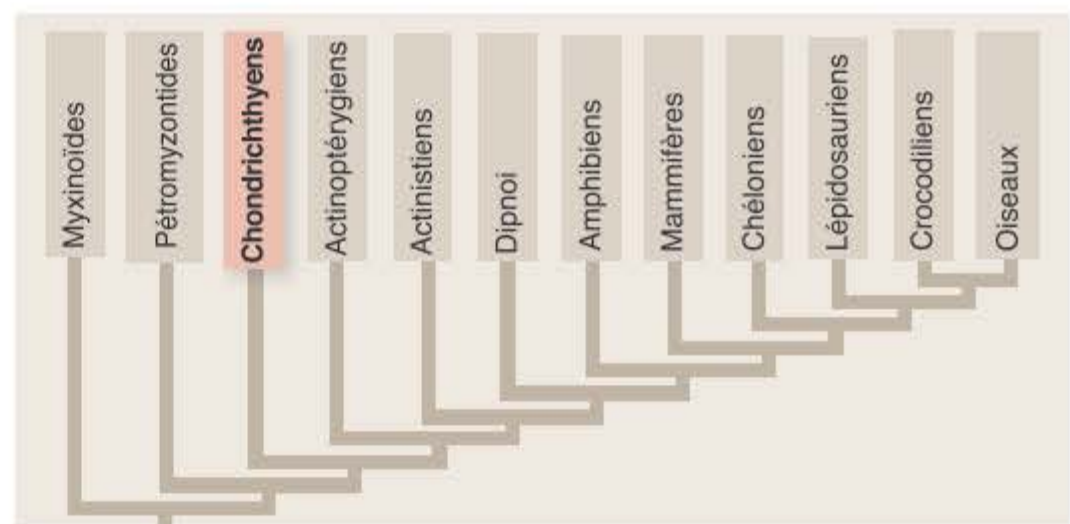


Figure 35.13 Évolution de la mâchoire. Les mâchoires ont évolué à partir des arcs branchiaux antérieurs des anciens poissons agnathes

Les requins, pourvus d'un squelette cartilagineux, sont devenus de redoutables prédateurs

À la fin du Dévonien, pratiquement tous ces vertébrés pionniers disparurent pour être remplacés par les requins et les poissons osseux au cours de plusieurs extinctions de masse qui survinrent durant l'histoire géologique et biologique de la Terre (voir chapitre 26). Les requins et les poissons osseux sont apparus au début du Dévonien, il y a 400 millions d'années. Chez ces poissons, les mâchoires furent encore améliorées, le premier arc branchial derrière les mâchoires étant transformé en une sorte d'étau entre l'arrière de la mâchoire inférieure et l'arrière du crâne. Ceci permettait à la bouche de s'ouvrir beaucoup plus largement.

Au cours de la période Carbonifère (il y a 360 à 280 millions d'années), les requins devinrent les prédateurs marins dominants. Les requins, ainsi que les pocheteaux et les raies (tous de la classe Chondrichthyens), ont un squelette cartilagineux, comme les poissons primitifs, mais il est « calcifié », c'est-à-dire renforcé par des granules de carbonate de calcium déposés dans les couches externes du cartilage. Le résultat est un squelette très léger mais solide.

Hydrodynamiques, dotés de paires d'ailerons et d'un squelette léger et souple, les requins sont de formidables nageurs (figure 35.14). Leurs nageoires pectorales sont particulièrement grandes, s'étalant latéralement et de manière rigide comme les ailes d'un avion ; en fait, c'est comme cela qu'elles fonctionnent, ajoutant une poussée ascendante pour compenser la poussée descendante due à la nageoire caudale. Les requins sont des prédateurs très agressifs, et certains des premiers requins ont atteint une taille énorme.

L'évolution des dents

Les requins furent parmi les premiers vertébrés à être munis de dents. Celles-ci se développèrent à partir d'écailles cutanées grossières et ne sont pas insérées dans la mâchoire comme le sont les dents humaines. Posées ainsi à la surface, elles ne sont pas fermement ancrées et se détachent facilement. Dans la gueule du requin, les dents sont disposées en plusieurs rangées qui peuvent aller jusqu'à vingt ; les dents antérieures mordent et coupent, tandis qu'à l'arrière les autres dents poussent et attendent leur tour. Lorsqu'une dent se brise ou est usée, elle est remplacée à partir de la rangée suivante. Au cours de sa vie, un requin pourra ainsi utiliser plus de 20 000 dents.

La peau d'un requin est couverte de minuscules écailles en forme de dents, lui donnant une texture râpeuse comparable à du papier-émeri. Comme les dents, ces écailles sont constamment remplacées tout au long de la vie du requin.

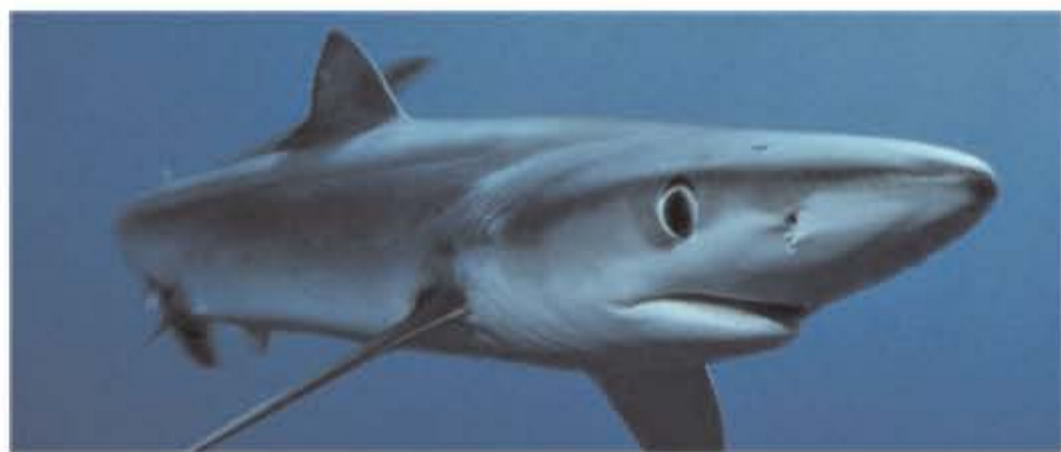


Figure 35.14 Chondrichthyens. Les membres de la classe des chondrichthyens, comme ce requin bleu, *Prionace glauca*, sont surtout des prédateurs ou des charognards.

La ligne latérale.

Les requins, ainsi que les poissons osseux ont une ligne latérale complètement développée. Le **système de la ligne latérale** consiste en une série d'organes sensoriels qui font saillie dans un canal situé sous la surface cutanée. Le canal court tout le long du corps du poisson et s'ouvre à l'extérieur par une série de pores. Le mouvement de l'eau le long du poisson force l'eau à passer par le canal. Les pores sont orientés de telle manière que certains permettront le passage des stimulus quelle que soit la direction du mouvement de l'eau. Des détails sur le fonctionnement de la ligne latérale sont fournis au chapitre 45. Dans un sens très réel, le système de la ligne latérale est, chez le poisson, l'équivalent de l'audition et constitue dès lors un moyen supplémentaire de mécanoréception.

La reproduction chez les poissons cartilagineux

La reproduction dans la classe des chondrichthyens diffère de celle de la plupart des autres poissons. Les ovules des requins sont fécondés à l'intérieur. Au cours de l'accouplement, le mâle saisit la femelle au moyen de nageoires modifiées appelées ptérogopodes. Les spermatozoïdes passent du mâle chez la femelle par des sillons dans les ptérogopodes. Bien que quelques espèces pondent des œufs fécondés, les femelles de la plupart gardent les œufs, qui se développent dans leur corps, et donnent ainsi naissance à des jeunes vivants (voir figure 52.4).

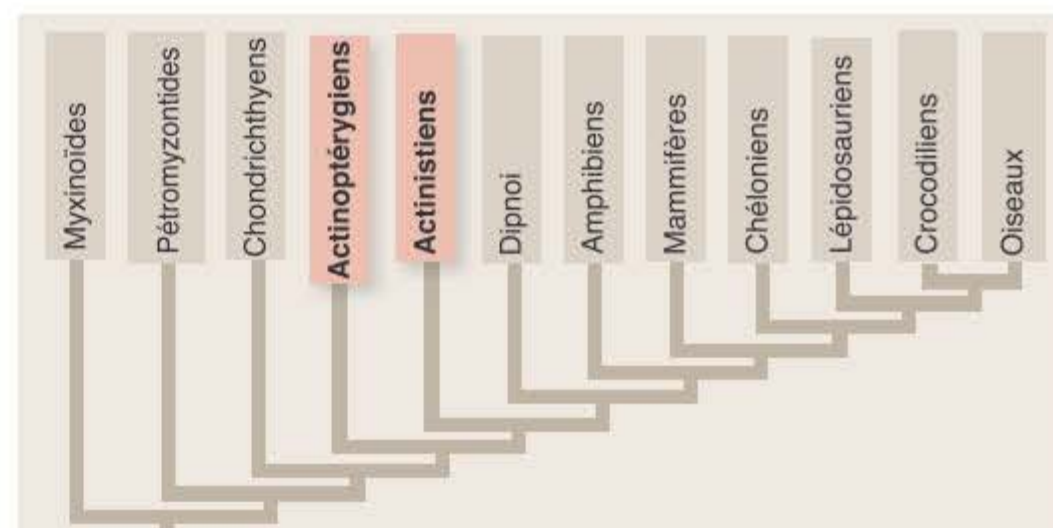
Récemment, ce système de reproduction s'est avéré désavantageux pour les requins. En raison de leur longue période de gestation et du nombre relativement petit de descendants, les populations de requins ne sont pas en mesure de se reconstituer rapidement. Parce que la soupe d'ailerons de requin est devenue populaire en Asie et ailleurs, les requins ont été pêchés en abondance. Aussi, leurs populations ont diminué considérablement, et il est à craindre que de nombreuses espèces soient bientôt menacées d'extinction.

L'évolution du requin

Beaucoup des lignées évolutives précoces de requins ont disparu durant la grande extinction à la fin du Permien (248 millions d'années). Les survivants se sont développés et sont passés par une poussée de diversification durant l'ère mésozoïque (248 à 65 millions d'années), lorsque la plupart des groupes modernes de requins sont apparus. Après l'évolution des premiers requins, à la même époque, il y a environ 200 millions d'années, sont apparus les pocheteaux et les raies, qui ont une forme aplatie, et sont apparentés aux requins.

Les poissons osseux dominent le monde aquatique

Les poissons osseux évoluèrent en même temps que les requins, il y a 400 millions d'années, mais ont pris une voie évolutive complètement



différente. Au lieu de gagner de la vitesse par la légèreté, comme les requins le firent, les poissons osseux adoptèrent un lourd squelette interne fait complètement d'os.

Un tel squelette interne est très solide, fournissant un support sur lequel des muscles peuvent exercer une traction très forte. Non seulement le squelette interne est ossifié, mais aussi l'enveloppe externe faite de plaques et d'écaillés. La plupart des poissons osseux ont des nageoires très mobiles, des écaillés très fines et une queue parfaitement symétrique (qui maintient le poisson sur un trajet rectiligne au cours de la natation). Les poissons osseux sont les plus prolifiques de tous les poissons, en fait de tous les vertébrés. Il y a plusieurs douzaines d'ordres comprenant plus de 30 000 espèces vivantes.

Le succès remarquable des poissons osseux est le résultat d'une série d'adaptations décisives qui les ont rendus capables de dominer la vie aquatique. Elles comprennent la vessie natatoire et la couverture des branchies (figure 35.15).

La vessie natatoire

Bien que le squelette osseux soit plus lourd que le cartilagineux, les poissons osseux peuvent encore flotter parce ce qu'ils sont pourvus d'une **vessie natatoire**, un sac rempli de gaz qui assure leur flottabilité et leur permet ainsi de se maintenir sans effort à toute profondeur. Les requins, au contraire, doivent se déplacer dans l'eau ou couler, puisque leur corps est plus dense que l'eau.

Chez les poissons osseux primitifs, la vessie natatoire est une poche dorsale communiquant avec le pharynx derrière la gorge. Ces espèces remplissent la vessie natatoire simplement en gobant l'air à la surface de l'eau. Chez la plupart des poissons osseux actuels, la vessie natatoire est un organe indépendant qui est rempli de gaz, surtout d'azote et d'oxygène, d'origine interne.

Comment les poissons osseux sont-ils capables de réaliser une telle opération ? Il apparaît que les gaz sont récoltés à partir du sang par une glande particulière qui décharge les gaz dans la vessie lorsque le poisson doit flotter davantage. Pour réduire la flottabilité, le gaz est

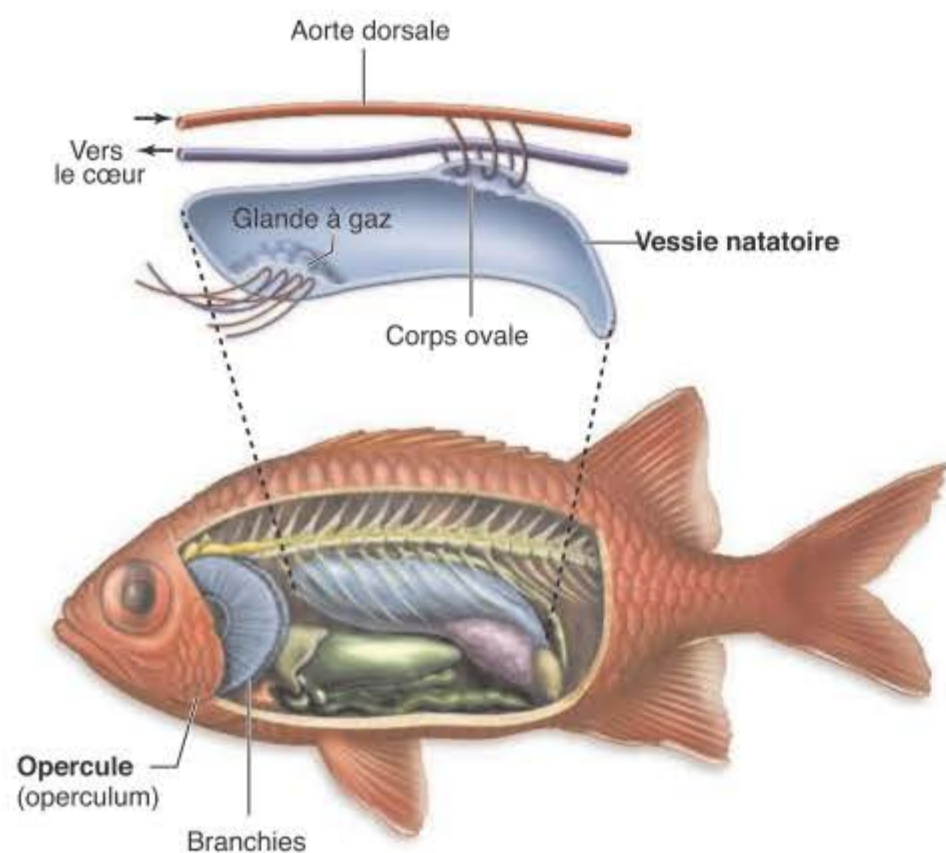


Figure 35.15 Schéma de la vessie natatoire. Les poissons osseux utilisent cette structure, qui a évolué comme une poche dorsale issue du pharynx, pour contrôler leur flottation dans l'eau. La vessie natatoire peut être remplie ou vidée d'un gaz qui permet au poisson de contrôler sa flottation. Les gaz proviennent du sang, et une glande sécrète le gaz dans la vessie natatoire; le gaz est libéré de la vessie par une valve musculaire, le corps ovale.

réabsorbé dans le sang par une structure appelée corps ovale. Divers facteurs physiologiques contrôlent les échanges gazeux entre le courant sanguin et la vessie natatoire.

La couverture des branchies

La plupart des poissons osseux sont munis d'une plaque dure appelée **opercule** qui couvre les branchies de chaque côté de la tête. En activant les opercules, les poissons osseux entraînent l'eau à travers leurs branchies. Celles-ci sont suspendues dans les fentes pharyngées qui forment un passage entre le pharynx et l'extérieur du corps. Lorsque l'opercule est fermé, il bouche la sortie.

Lorsque la bouche est ouverte, la fermeture de l'opercule augmente le volume de la cavité buccale, si bien que l'eau est attirée dans la bouche. Lorsque celle-ci est fermée, l'ouverture de l'opercule diminue le volume de la cavité buccale, ce qui force l'eau à s'échapper le long des branchies vers l'extérieur. En utilisant ce « soufflet » très efficace, les poissons osseux peuvent faire passer l'eau sur leurs branchies même lorsqu'ils sont en position stationnaire. C'est ce qu'un poisson rouge est en train de faire dans son aquarium lorsqu'il semble gober.

Les poissons à nageoires lobées ont conduit au passage sur la terre ferme

Deux grands groupes de poissons osseux sont les poissons à nageoires rayonnées (classe Actinopterygii ; figure 35.16a) et les poissons à nageoires lobées ou charnues (classe Sarcopterygii). Les groupes diffèrent par la structure de leurs nageoires (figure 35.16b). Chez les poissons à nageoires rayonnées, le squelette interne de la nageoire est composé de rayons osseux parallèles qui supportent et rigidifient chaque nageoire. Il n'y a pas de muscles dans les nageoires ; celles-ci sont déplacées par des muscles du corps.

Par contre, les poissons à nageoires lobées ont des paires de nageoires qui consistent en un long lobe, charnu et musculueux qui est soutenu par un axe central de plusieurs os articulés. Des rayons osseux sont présents uniquement à la pointe de chaque nageoire lobée. Les muscles dans chaque lobe peuvent mouvoir les rayons des nageoires indépendamment l'un de l'autre, une action que les actinoptérygiens ne peuvent exécuter.

Les poissons à nageoires lobées sont apparus il y a 390 millions d'années, peu après l'apparition des premiers poissons osseux. Seulement huit espèces ont survécu jusqu'aujourd'hui : deux espèces de coelacanthe (figure 35.16b) et six espèces de dipneustes. Bien que rares aujourd'hui, les poissons à nageoires lobées ont joué un rôle important dans l'histoire évolutive des vertébrés. Les amphibiens ont évolué quasi certainement à partir des poissons à nageoires lobées.

Synthèse 35.5

Les poissons sont caractérisés généralement par la possession d'une colonne vertébrale, des mâchoires, des paires d'appendices, un système de ligne latérale, des branchies internes et une circulation en simple boucle. Les poissons cartilagineux ont un squelette léger et ont été parmi les premiers vertébrés à développer des dents. Les poissons osseux, très prolifiques, ont des caractéristiques uniques telles qu'une vessie natatoire et des opercules, ainsi qu'un squelette ossifié. Un type de poissons osseux, les poissons à nageoires lobées, a donné naissance aux ancêtres des amphibiens.

- *Quels sont les avantages des nageoires lobées sur les nageoires rayonnées ?*

35.6 Amphibiens

Objectifs

1. Décrire les caractéristiques et les principaux groupes d'amphibiens.
2. Expliquer les défis que représente le passage de la vie aquatique à la vie terrestre.

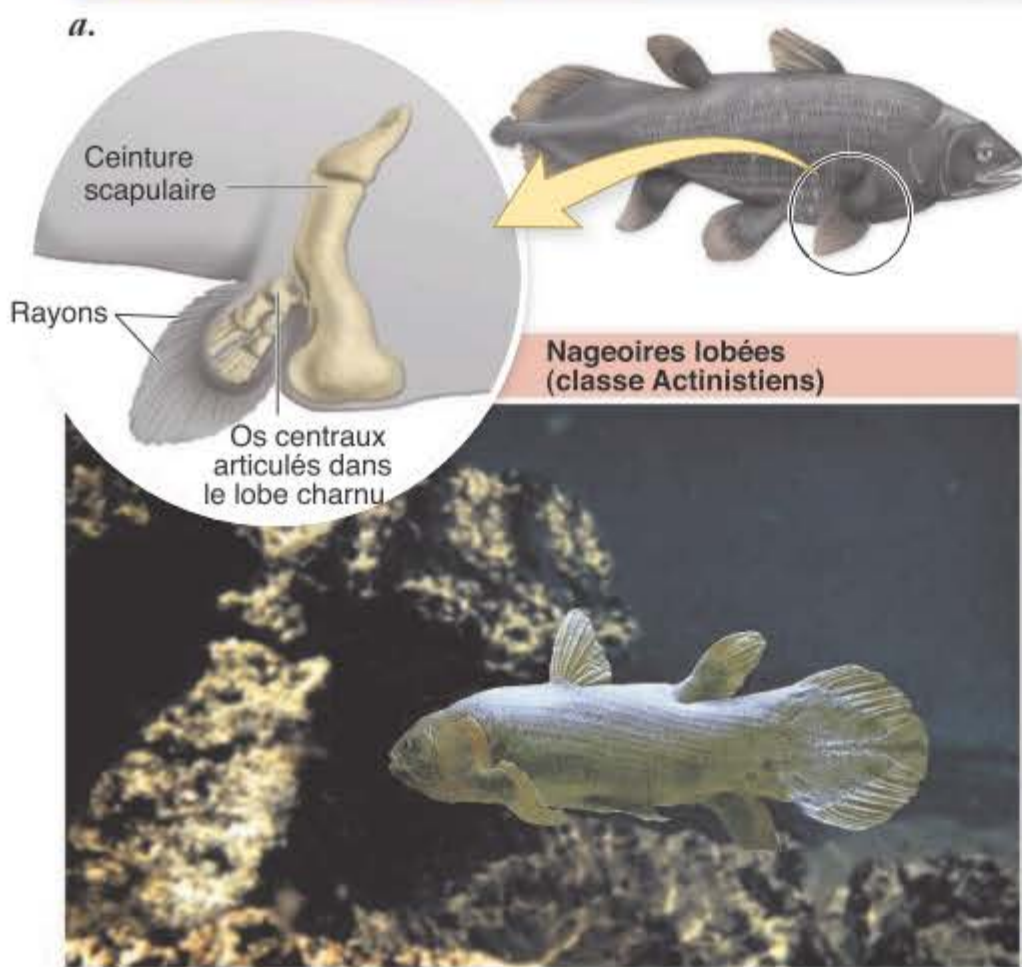
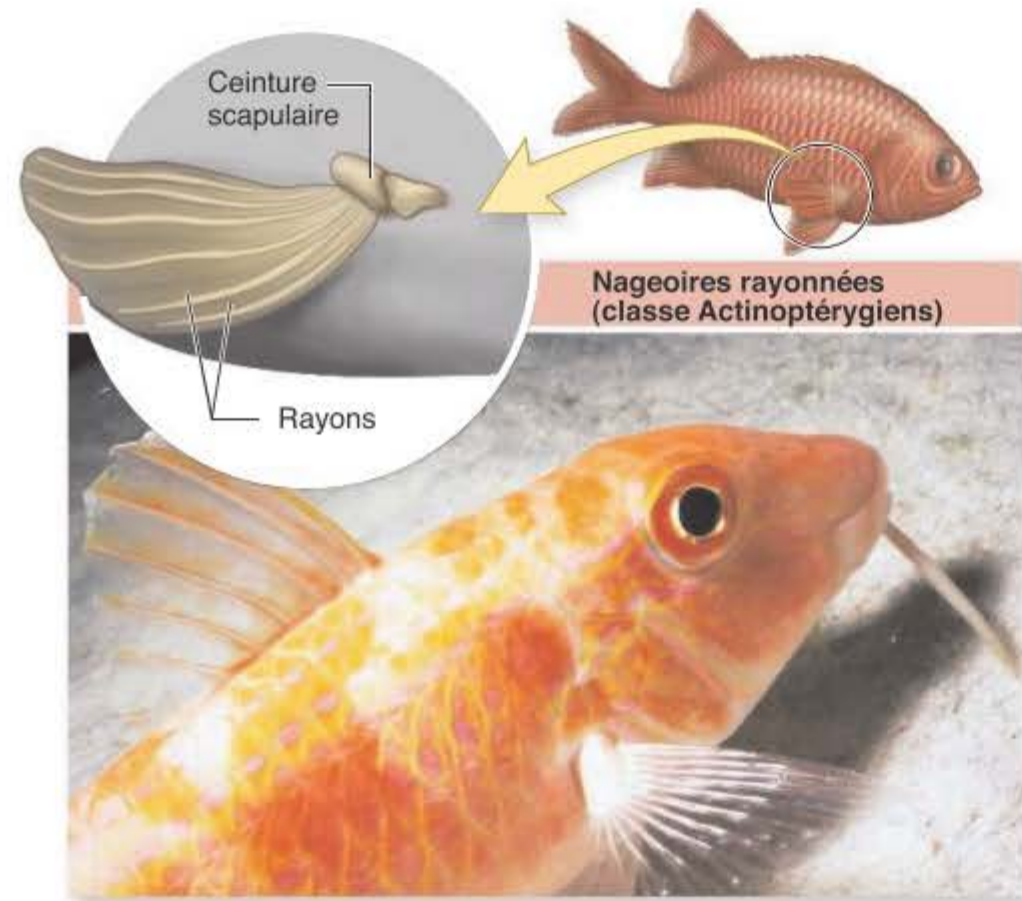
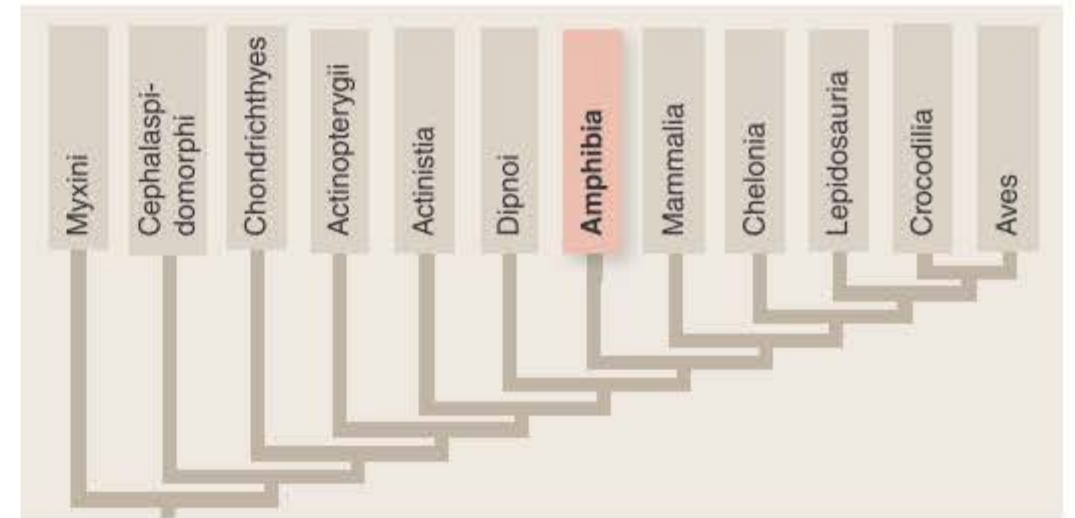


Figure 35.16 Poissons à nageoires rayonnées et à nageoires lobées. *a.* Les poissons à nageoires rayonnées, comme cette carpe koi (*Cyprinus carpio*), sont caractérisés par des nageoires ne contenant que des rayons osseux parallèles. *b.* En revanche, chez les poissons à nageoires lobées, celles-ci ont un axe central osseux ainsi que des rayons. Le coelacanth, *Latimeria chalumnae*, un poisson aux nageoires lobées (classe Actinistiens), a été découvert dans l'ouest de l'océan Indien en 1938. Ce coelacanth représente un groupe de poissons que l'on croyait être éteint depuis environ 70 millions d'années. Les scientifiques qui ont étudié les individus vivant dans leur habitat naturel à des profondeurs de 100-200 les ont vus dériver dans le courant et chasser d'autres poissons durant la nuit. Certains individus atteignent près de 3 m de long; ils ont une vessie natatoire mince, remplie de graisse.






Les grenouilles, les salamandres et les cécilies, vertébrés à la peau humide sont des descendants directs des poissons. Ils sont les seuls survivants d'un groupe très prolifique, les amphibiens, premiers vertébrés à se déplacer sur la terre ferme. La plupart des amphibiens actuels sont petits et vivent de manière discrète, le plus souvent ignorés des humains. Les amphibiens sont parmi les animaux terrestres les plus nombreux. À travers le monde, les amphibiens jouent un rôle capital dans la chaîne alimentaire terrestre.

Les amphibiens actuels ont cinq caractères distinctifs

Les biologistes ont classifié les espèces vivantes d'amphibiens en trois ordres (tableau 35.2) : les grenouilles et les salamandres sont bien connues ; moins familières sont des organismes vermiformes, presque aveugles appelés cécilies qui vivent dans les tropiques et constituent

TABLEAU 35.2 Ordres des amphibiens

Ordre	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Anura	Grenouilles, crapauds 	Corps compact, sans queue; grande tête fusionnée avec le tronc; membres postérieurs adaptés au saut	5000
Caudata	Salamandres, tritons 	Corps élancé; longue queue et membres disposés à angle droit par rapport au corps	500
Apoda	Cécilies 	Groupe tropical avec un corps ressemblant à celui d'un serpent; pas de membre ni de queue	170

l'ordre des apoda (« sans pattes »). Ces amphibiens ont plusieurs caractères principaux en commun.

- 1. Des pattes.** Les grenouilles et les salamandres ont quatre pattes et peuvent se déplacer facilement sur la terre ferme. Les pattes constituaient une acquisition essentielle pour la vie sur la terre ferme. Les cécilies ont perdu leurs pattes à la suite de leur adaptation à une existence souterraine.
- 2. Des poumons.** La plupart des amphibiens possèdent une paire de poumons, mais dont la surface interne est peu développée, bien moins que celle des poumons des reptiles ou des mammifères. Les amphibiens respirent en abaissant le plancher de la bouche pour aspirer l'air, et en le soulevant ensuite pour forcer l'air à entrer dans les poumons (voir chapitre 48).
- 3. Une respiration cutanée.** Les grenouilles, les salamandres et les cécilies complètent l'apport pulmonaire par une respiration directe à travers la peau, qui reste moite et offre une surface de diffusion étendue.
- 4. Des veines pulmonaires.** Après son passage à travers les poumons, le sang aéré est ramené par deux grandes veines pulmonaires dans le cœur, qui le renvoie en périphérie. Ce qui permet au sang aéré d'être pompé vers les tissus sous une pression beaucoup plus forte que lorsqu'il quitte les poumons.
- 5. Un cœur partiellement divisé.** Une cloison évite que le sang aéré venant des poumons ne se mélange avec le sang non aéré ramené dans le cœur à partir du reste du corps. La circulation sanguine est ainsi séparée en deux voies distinctes : pulmonaire et systémique, mais la séparation est imparfaite, car la troisième chambre ne comporte pas de cloison (voir chapitre 49).

Les amphibiens ont surmonté les difficultés de la vie terrestre

Le mot *amphibien* (du grec « double vie ») décrit pertinemment l'aptitude essentielle des amphibiens actuels de vivre dans deux mondes, l'aquatique, celui de leurs ancêtres les poissons, et le terrestre, qu'ils ont été les premiers à coloniser. Nous allons passer ici en revue l'histoire contrastée de ce groupe, dont l'extinction de presque tous les membres a commencé il y a 200 millions d'années, puis nous examinerons de plus près les différents types d'amphibiens survivants.

Le succès de l'invasion terrestre par les vertébrés a impliqué un nombre d'adaptations importantes.

- Les ancêtres des amphibiens avaient un corps relativement lourd ; soutenir le poids du corps sur la terre et permettre le déplacement d'un endroit à l'autre était donc un défi (figure 35.17). Les pattes ont évolué pour répondre à ce besoin.
- Même si les branchies ont accès à beaucoup plus d'oxygène dans l'air que dans l'eau, leur structure délicate requiert un support aqueux et ne leur permet pas de fonctionner en dehors de ce milieu. Les poumons furent nécessaires pour extraire l'oxygène de l'air.
- La structure cardiaque et le système circulatoire ont dû être adaptés afin de fournir suffisamment d'oxygène aux muscles plus puissants requis par les déplacements sur la terre ferme.
- La reproduction a dû continuer à s'effectuer dans l'eau pour éviter le dessèchement des œufs.
- Plus important, il fallait un mécanisme capable d'éviter la déshydratation de l'animal lui-même.

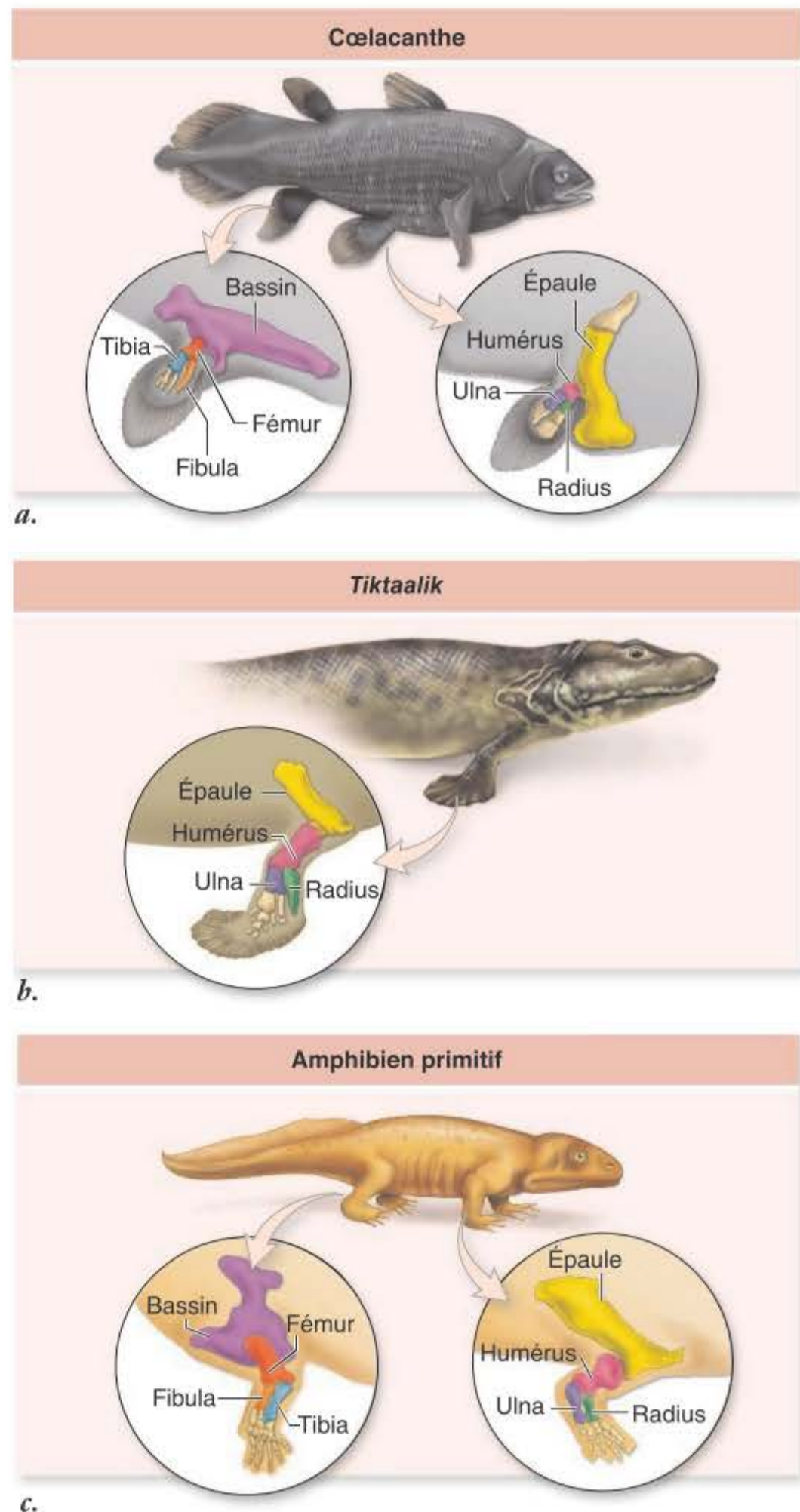


Figure 35.17 Une comparaison des membres d'un poisson à nageoires lobées, d'un *Tiktaalik* et d'un amphibien primitif. *a.* Un poisson à nageoires lobées (cœlacanthe). *b.* *Tiktaalik*. Les os de l'épaule et du membre sont comme ceux d'un amphibien, mais les nageoires sont comme celles d'un poisson à nageoires lobées. Le fossile du *Tiktaalik* ne comportait pas de membres postérieurs. *c.* Un amphibien primitif. Comme leur structure squelettique l'indique, les membres d'un tel animal pouvaient lui permettre, bien mieux que ceux de ses ancêtres, de se déplacer sur la terre ferme.

Le premier amphibien

Les amphibiens n'ont surmonté ces difficultés que partiellement, mais leurs adaptations ont été suffisantes pour leur permettre de survivre pendant 350 millions d'années. Les paléontologues reconnaissent que les amphibiens descendent d'un poisson à nageoires lobées. *Ichthyostega*, un des fossiles les plus primitifs des amphibiens (figure 35.18), a été trouvé dans une roche vieille de 370 millions d'années au Groenland. À cette époque, le Groenland, qui faisait

partie du continent nord-américain, était proche de l'équateur. Tous les fossiles d'amphibiens datant des 100 millions d'années suivantes ont été trouvés en Amérique du Nord. Ce n'est que lorsque l'Asie et les continents méridionaux ont fusionné avec l'Amérique du Nord pour former le supercontinent Pangée que les amphibiens se sont répandus dans le monde.

Ichthyostega était un animal de constitution massive, dont les pattes antérieures vigoureuses étaient fixées aux os des épaules. Contrairement à la structure osseuse des poissons, les os de l'épaule n'étaient plus attachés au crâne ; ainsi, les membres pouvaient supporter le poids de l'animal. Puisque les membres postérieurs avaient la forme de nageoire, *Ichthyostega* se déplaçait probablement comme un phoque, avec les membres antérieurs fournissant la force propulsive, les membres postérieurs étant entraînés avec le reste du corps. Pour renforcer la colonne vertébrale, des côtes larges et superposées formaient une cage solide contenant le cœur et les poumons. Cette cage thoracique était si rigide qu'elle ne pouvait probablement pas se dilater ni se contracter et ne permettait donc pas la respiration. Pour obtenir l'oxygène, on suppose qu'*Ichthyostega* recourait au même procédé que celui que les grenouilles utilisent, c'est-à-dire abaisser le plancher de la bouche pour aspirer l'air et ensuite le relever afin de pulser l'air dans les poumons à travers la trachée.

En 2006, un important fossile de transition entre les poissons et *Ichthyostega* a été découvert dans le nord du Canada. *Tiktaalik*, qui a vécu il y a 375 millions d'années, avait des branchies et des écailles comme un poisson, mais un cou comme un amphibien. Particulièrement significative, cependant, était la forme de ses pattes antérieures (voir figure 35.17b) : les os de l'épaule, l'avant-bras, et du poignet ressemblaient à ceux des amphibiens, mais le membre se terminait par une nageoire lobée, plutôt que par les orteils d'un amphibien. Écologiquement, il est probable que *Tiktaalik*, qui mesurait 3 m de long, ait été aussi un intermédiaire entre les poissons et les amphibiens, passant la plupart de ses temps dans l'eau, mais capable de se hisser sur la terre ferme pour capturer de la nourriture ou échapper à des prédateurs.

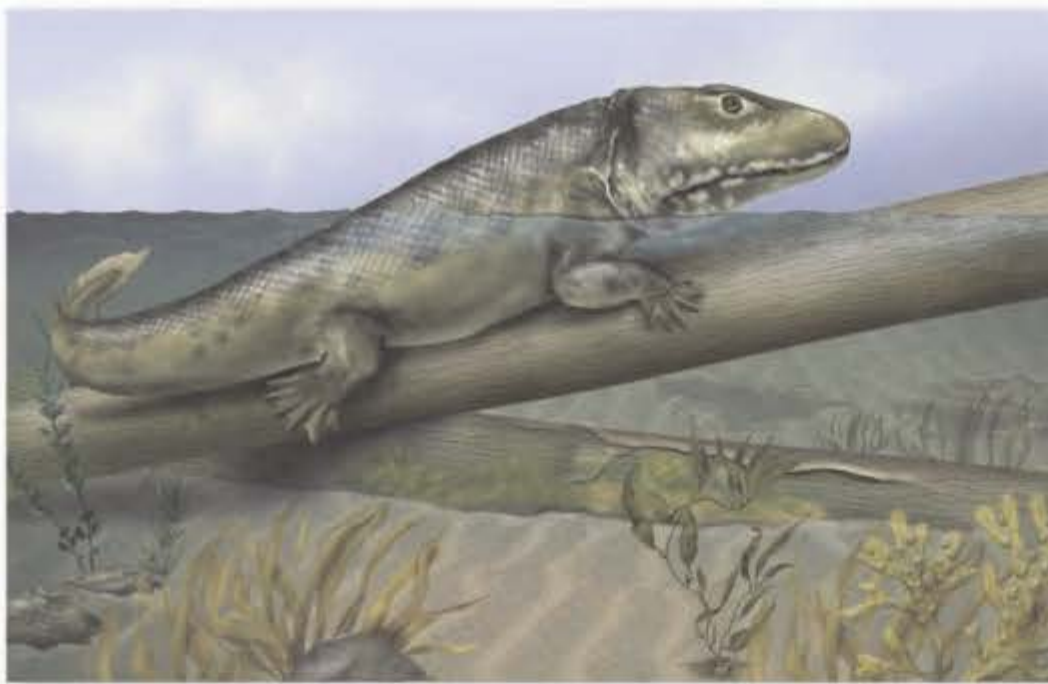


Figure 35.18 Les amphibiens furent les premiers vertébrés à se déplacer sur la terre ferme. *Ichthyostega*, un des premiers amphibiens, était pourvu de membres lui permettant de ramper sur le sol, d'un sens olfactif amélioré, associé à un museau allongé, et d'une structure auriculaire relativement avancée capable de percevoir des sons aériens. Malgré ces caractéristiques, *Ichthyostega*, qui vivait il y a 350 millions d'années, avait encore l'apparence générale d'un poisson et peut avoir passé une grande partie de sa vie dans l'eau.

L'expansion et le déclin des amphibiens

En gagnant la terre ferme, les amphibiens ont pu utiliser de nombreuses ressources et accéder à divers habitats. Les amphibiens ont proliféré durant la période carbonifère, il y a 360 à 280 millions d'années. On connaît quatorze familles d'amphibiens du début du Carbonifère ; presque toutes étaient aquatiques ou semi-aquatiques comme *Ichthyostega* (voir figure 35.18). À la fin du Carbonifère, une grande partie de l'Amérique du Nord consistait en plaines marécageuses et tropicales, et 34 familles d'amphibiens ont vécu dans cet environnement terrestre humide, le partageant avec les pélycosaures et d'autres reptiles primitifs.

Au début du Permien qui suivit, il y a 280 à 248 millions d'années, un changement remarquable est survenu parmi les amphibiens, ils commencèrent à quitter les marécages pour gagner des endroits plus élevés et secs. Un grand nombre de ces amphibiens terrestres portaient des plaques osseuses et une cuirasse couvrant leur corps. Certains ont grandi au point d'atteindre une taille aussi importante que celle d'un poney. Cette grande taille et la couverture complète de leur corps indiquent que ces amphibiens n'utilisaient pas le système respiratoire cutané des amphibiens d'aujourd'hui ; leur peau était plutôt comme du cuir et imperméable à l'eau, ce qui les protégeait de la déshydratation. Par conséquent, ils ne pouvaient respirer qu'en utilisant des poumons. À la moitié du Permien, il y avait 40 familles d'amphibiens. Seulement 25 % d'entre eux étaient encore semi-aquatiques comme *Ichthyostega* ; 60 % des amphibiens étaient complètement terrestres et 15 % étaient semi-terrestres. Ce fut le sommet de l'expansion des amphibiens, et cette époque est parfois qualifiée d'âge des amphibiens.

À la fin du Permien, des reptiles avaient évolué à partir des amphibiens. Un groupe, les thérapside, était devenu à ce point important qu'il expulsa les amphibiens de l'habitat que ceux-ci venaient d'acquiescer sur la terre ferme. À la suite de l'extinction de masse à la fin du Permien, les thérapside furent les vertébrés terrestres dominants, et la plupart des amphibiens étaient aquatiques. Cette tendance se poursuivit au cours de la période triassique qui suivit (248 à 213 millions d'années) et qui connut l'extinction presque complète des amphibiens terrestres.

Les amphibiens actuels appartiennent à trois groupes

Tous les amphibiens d'aujourd'hui descendent des trois familles d'amphibiens qui ont survécu à l'âge des dinosaures. Durant la période tertiaire, il y a 65 à 2 millions d'années, ces amphibiens à peau humide ont envahi avec grand succès les habitats humides partout dans le monde, et aujourd'hui il existe plus de 7 000 espèces d'amphibiens répartis en 37 familles différentes, formant les ordres Anura (anoures), Caudata (urodèles) et Apoda (apodes).

Ordre Anura : les grenouilles et les crapauds

Les grenouilles et les crapauds, amphibiens sans queue, vivent dans des environnements des plus variés, des déserts, des montagnes, des étangs et des flaques d'eau (figure 35.19a). Les grenouilles ont une peau lisse et humide, un corps large et de longues pattes postérieures qui font de ces animaux d'excellents sauteurs. La plupart des grenouilles vivent dans ou près de l'eau, et passent par le stade aquatique de têtard avant de se métamorphoser en grenouilles ; cependant, certaines espèces tropicales qui ne vivent pas près de l'eau évitent ce stade et éclosent directement sous forme de petites grenouilles.



a.



b.



c.

Contrairement aux grenouilles, les crapauds ont une peau sèche et bosselée ainsi que des courtes pattes ; ils sont bien adaptés à des environnements secs. Les crapauds ne forment pas un groupe monophylétique, c'est-à-dire que tous les crapauds ne sont pas plus étroitement apparentés l'un à l'autre qu'ils ne le sont à certaines grenouilles. Le terme *crapaud* désigne plutôt des anoures qui se sont acclimatés à des milieux secs par l'évolution d'une série de caractères adaptatifs ; cette évolution convergente s'est produite à plusieurs reprises parmi des anoures de parenté éloignée.

La plupart des grenouilles et des crapauds retournent dans l'eau pour se reproduire, pondant les ovules directement dans l'eau. Ceux-ci sont dépourvus de membranes externes imperméables et sécheraient rapidement s'ils se trouvaient hors de l'eau. Les ovules sont fécondés extérieurement et les œufs donnent naissance à des larves capables de nager, appelées têtards. Ceux-ci vivent dans l'eau, où ils se nourrissent en général d'algues. Après une croissance importante, le corps du têtard se métamorphose progressivement en grenouille adulte.

Ordre Caudata : les salamandres et les tritons

Les salamandres et tritons, membres de l'ordre Caudata (appelé aussi Urodela) ont un corps allongé, une longue queue et une peau lisse et humide (figure 35.19b). Leur longueur varie en général de quelques centimètres à plusieurs dizaines de centimètres, quoique les salamandres géantes asiatiques du genre *Andrias* peuvent atteindre 1,5 mètre de long et peser jusqu'à 33 kilos. La plupart des salamandres vivent dans des endroits humides, par exemple sous des pierres et des troncs d'arbres, ou parmi des feuilles de plantes tropicales. Certaines salamandres vivent uniquement dans l'eau.

Les salamandres et tritons pondent leurs ovules dans l'eau ou dans des endroits humides. La fécondation est généralement externe, bien que quelques espèces pratiquent un type de fécondation interne dans laquelle la femelle prélève les paquets de spermatozoïdes déposés par le mâle. Comme les anoures, de nombreux Caudata passent par un stade larvaire avant de se métamorphoser en adultes, mais contrairement aux anoures, dont les têtards sont très différents des grenouilles adultes, les Caudata larvaires ressemblent fort aux adultes. Cependant, la plupart vivent dans l'eau et ont des branchies externes et fentes branchiales qui disparaissent à la métamorphose.

Ordre Apoda : les cécilies

Les cécilies, membres de l'ordre Apoda (appelé aussi Gymnophiona), constituent un groupe hautement spécialisé d'amphibiens fousseurs tropicaux (figure 35.19c). Ces créatures dépourvues de pattes et ressemblant à des vers ont une longueur d'environ 30 centimètres, mais elles peuvent atteindre 1,3 mètre de long. Elles ont de très petits yeux et sont souvent aveugles. Elles ressemblent à des vers, mais sont munies de mâchoires et de dents. La fécondation est interne.

Synthèse 35.6

Les amphibiens, qui comprennent les grenouilles et les crapauds, les salamandres et les cécilies, se caractérisent par des pattes, des poumons, une respiration cutanée et un système circulatoire divisé et plus complexe. Il s'agit là d'adaptations évolutives à une vie terrestre. Pour la reproduction, la plupart des espèces recourent à un habitat aquatique. Bien que certaines aient atteint la taille d'un poney, les espèces actuelles sont en général de petite taille.

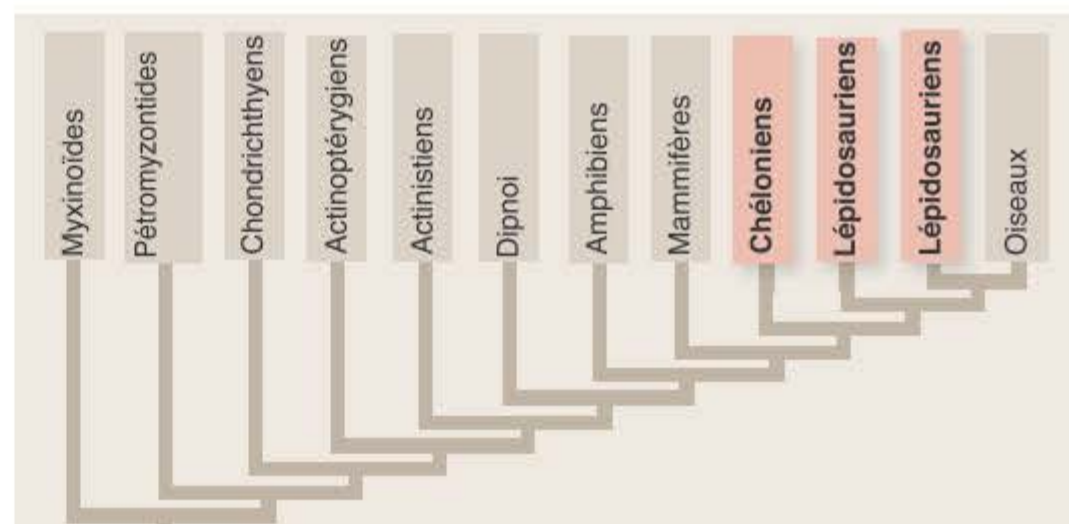
- Quels sont les défis que les amphibiens ont dû relever pour s'acclimater à la vie sur la terre ferme ?
- Si les reptiles ont évolué à partir des amphibiens, pourquoi ces derniers ne sont-ils pas représentés comme paraphylétiques dans la figure 35.11 ?

35.7 Reptiles

Objectifs

1. Décrire les caractéristiques des reptiles et leurs groupes principaux.
2. Distinguer les synapsides des diapsides.
3. Expliquer la signification de l'évolution de l'œuf amniotique.











Comparant l'acclimatation à la terre ferme à la rédaction d'un livre, on dirait que la tentative des amphibiens représente le brouillon, alors que les reptiles, eux, ont terminé l'ouvrage. Pour relever chacun



des cinq défis principaux de la vie sur la terre ferme, les reptiles ont amélioré les innovations apparues d'abord chez les amphibiens. Les pattes furent adaptées pour supporter plus efficacement le poids du corps, permettant aux reptiles d'être plus lourds et de courir. Les poumons et le cœur furent modifiés pour augmenter leur rendement. La peau fut recouverte de plaques sèches ou d'écailles pour minimi-

ser la perte d'eau, et les œufs furent enfermés dans des coquilles imperméables.

Plus de 10 000 espèces de reptiles (classe Reptilia) vivent maintenant sur la terre ferme (tableau 35.3). Ils constituent un groupe prolifique dans le monde d'aujourd'hui ; les espèces vivantes de serpents et de lézards sont plus nombreuses que celles des mammifères.

TABEAU 35.3 Ordres principaux de reptiles			
Ordre	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Squamata, sous-ordre Sauria	Lézards 	Membres attachés au corps à angle droit; l'anus est une fente transversale (latéralement); la plupart vivent sur la terre ferme	6200
Squamata, suborder Serpentes	Serpents 	Pas de membres; se déplacent par glissements latéraux; peau écailleuse remplacée périodiquement; la plupart sont terrestres	3500
Rhynchocephalia	Tuataras (sphérodons) 	Seuls survivants d'un groupe qui, après avoir proliféré, a presque disparu avant les dinosaures; dents sans racine, en forme de coin, fusionnées; troisième œil primitif (œil pinéal) sous la peau du front.	1
Chelonia	Tortues aquatiques, tortues terrestres, tortues marines 	Reptiles avec une carapace de plaques osseuses avec lesquelles les vertèbres et les côtes sont fusionnées; bec corné et tranchant dépourvu de dents	340
Crocodylia	Crocodiles, alligators 	Reptiles évolués avec un cœur à quatre chambres et des dents enracinées; l'anus est une fente longitudinale; animaux actuels les plus apparentés aux oiseaux	25
Ornithischia	Stégosaure 	Dinosaures avec deux os pelviens basculés vers l'arrière comme le bassin des oiseaux; herbivores, pourvus d'un bec qui, par sa partie supérieure, ressemble à celui des tortues; pattes sous le corps	Éteint
Saurischia	Tyrannosaure 	Dinosaures avec un os pelvien basculé vers l'avant, l'autre vers l'arrière comme le bassin d'un lézard; herbivores et carnivores; pattes sous le corps; les oiseaux ont évolué à partir des dinosaures saurischiens.	Éteint (sauf pour les descendants aviaires)
Pterosauria	Ptérosaure 	Reptiles volants; les ailes étaient faites d'une peau tendue entre les quatrièmes doigts et le corps; l'envergure des formes primitives était en général de 60 cm, celle de formes ultérieures atteignait près de 8 m.	Éteint
Plesiosauro	Plésiosaure 	Reptiles marins avec un corps en forme de tonneau, dotés de dents tranchantes et de grandes nageoires semblables à des pagaies; certains avaient un cou élançé, d'une longueur double de celle du corps	Éteint
Ichthyosauria	Ichtyosaure 	Reptiles marins hydrodynamiques avec un corps très semblable à celui des requins et des poissons actuels	Éteint

Les reptiles présentent trois caractéristiques importantes

Tous les reptiles vivants partagent certaines caractéristiques fondamentales conservées depuis l'époque où ils ont remplacé les amphibiens en tant que vertébrés terrestres dominants. Voici les plus importantes.

1. L'œuf amniotique. Les œufs des amphibiens doivent être pondus dans l'eau ou un milieu humide afin d'éviter leur déshydratation. La plupart des reptiles pondent des œufs imperméables qui contiennent une source de nourriture (le jaune) et une série de quatre membranes : le sac vitellin, l'amnios, l'allantoïde et le chorion (figure 35.20). Chacune contribue à l'autonomie vitale de l'œuf. Les œufs de tous les reptiles modernes, ainsi que des oiseaux et des mammifères, contiennent exactement les mêmes structures membranaires. Les trois classes sont appelées **amniotes**.

La membrane externe de l'œuf est le **chorion**, qui se trouve juste en dessous de la coquille poreuse. Il laisse passer les gaz respiratoires, mais retient l'eau. L'**amnios** enferme l'embryon en développement dans une cavité remplie de liquide. Le **sac vitellin** fournit à l'embryon la nourriture à partir du vitellus par l'intermédiaire de vaisseaux connectés à l'intestin de l'embryon. L'**allantoïde** entoure une cavité dans laquelle l'embryon excrète ses déchets.

2. Une peau sèche. Les amphibiens actuels ont une peau humide et doivent vivre dans des endroits humides afin d'éviter la déshydratation. Les reptiles ont une peau sèche et imperméable. Une couche d'écailles couvre leur corps, prévenant les pertes hydriques. Les écailles proviennent des cellules superficielles qui se remplissent de kératine, la protéine qui entre dans la constitution des griffes, des ongles, des poils et des plumes.

3. La respiration thoracique. Les amphibiens respirent en contractant leur gorge afin de pulser l'air dans leurs poumons, ce qui limite leur capacité respiratoire au volume de leur cavité buccale. Les reptiles ont acquis une respiration pulmonaire, avec expansion et contraction de la cage thoracique, ce qui

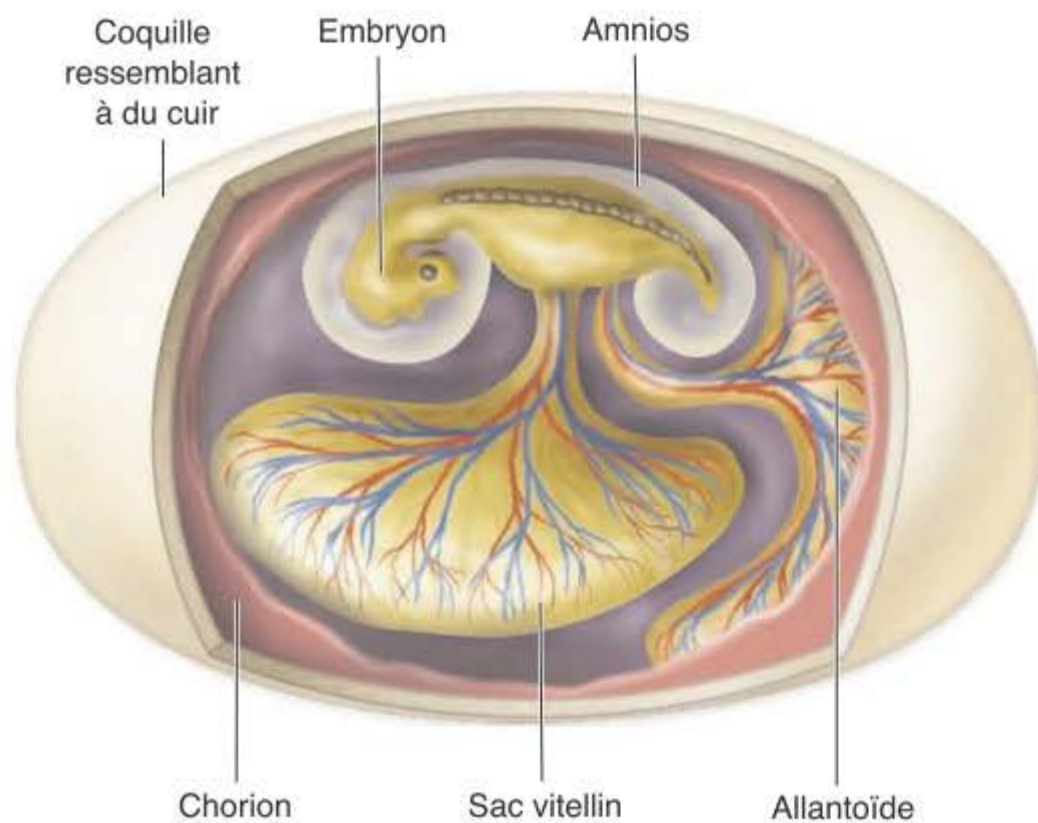


Figure 35.20 L'œuf étanche. L'œuf amniotique est peut-être le caractère le plus important qui permet aux reptiles de vivre dans une large variété d'habitats terrestres.

leur permet d'aspirer l'air dans les poumons et de l'expulser. La capacité de ce système n'est limitée que par le volume des poumons.

Les reptiles ont dominé la terre durant 250 millions d'années

Pendant les 250 millions d'années durant lesquelles les reptiles ont été les grands vertébrés terrestres dominants, une série de différents groupes sont apparus pour disparaître ensuite.

Synapsides

Un caractère important dans la classification des reptiles est la présence et le nombre d'ouvertures derrière les yeux (figure 35.21). Les muscles de la mâchoire des reptiles étaient ancrés dans ces fosses, ce qui leur permettait de mordre avec plus de force. Le premier groupe dominant a été les **synapsides**, dont le crâne avait une paire de fosses temporales derrière les ouvertures pour les yeux.

Les pélycosaures, un groupe important de synapsides précoces, ont dominé durant 50 millions d'années ; ils représentaient 70 % de tous les vertébrés terrestres. Certaines espèces ont pesé jusqu'à 200 kg. Dotés de dents longues et tranchantes comme des « couteaux à viande », les pélycosaures furent les premiers vertébrés terrestres capables de tuer des proies de leur propre taille (figure 35.22).

Il y a environ 250 millions d'années, les pélycosaures ont été remplacés par un autre type de synapsides, les thérapside (figure 35.23). Certaines données indiquent qu'ils pourraient avoir été endothermes, capables de produire de la chaleur interne, et qu'ils auraient peut-être eu un pelage. Cela aurait permis aux thérapside d'être beaucoup plus actifs que d'autres vertébrés de cette époque, où les hivers étaient froids et longs.

Durant 20 millions d'années, les thérapside (qualifiés de « reptiles mammaliens ») sont restés les vertébrés terrestres dominants, jusqu'à ce qu'ils soient remplacés en grande partie, il y a 230 millions d'années, par un autre groupe de reptiles, les diapsides. La plupart des thérapside ont disparu il y a 170 millions d'années, mais ils laissaient des descendants qui allaient mener aux mammifères.

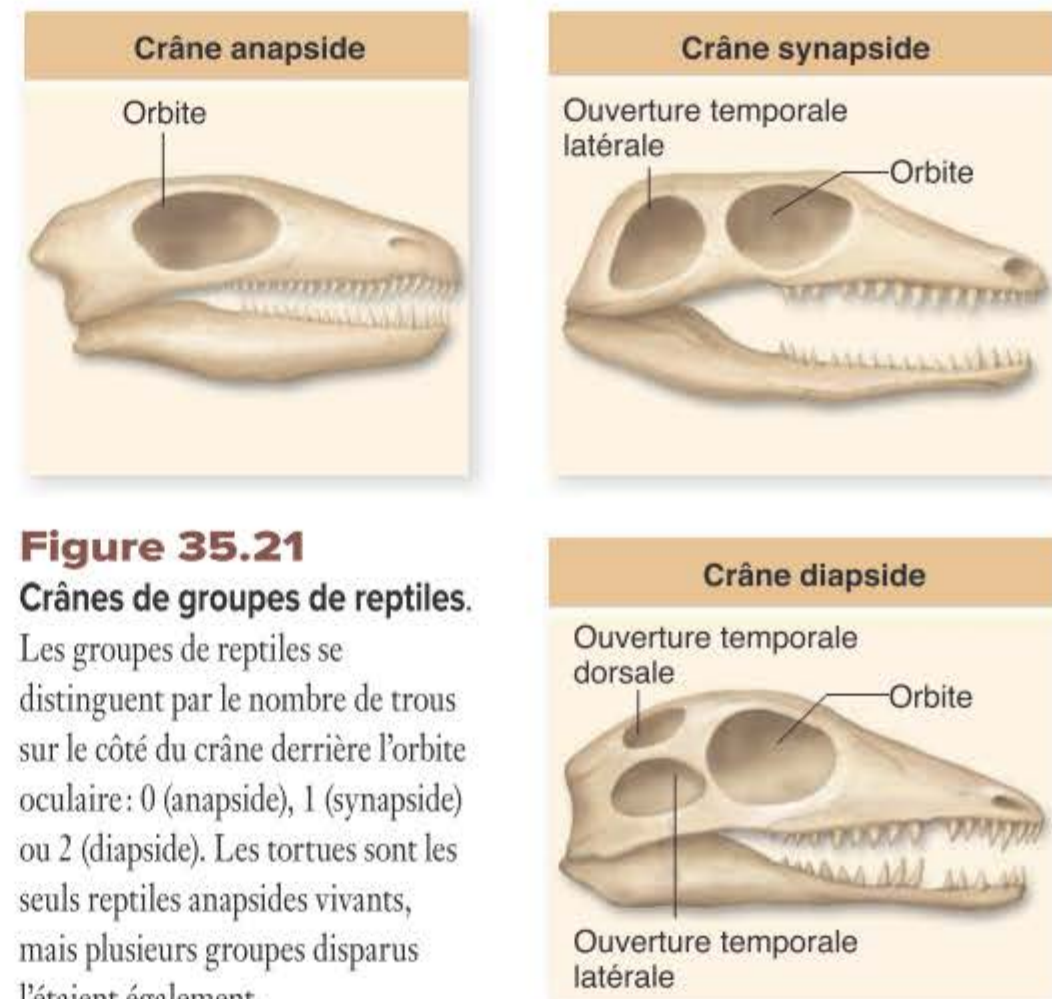


Figure 35.21 Crânes de groupes de reptiles.

Les groupes de reptiles se distinguent par le nombre de trous sur le côté du crâne derrière l'orbite oculaire : 0 (anapside), 1 (synapside) ou 2 (diapside). Les tortues sont les seuls reptiles anapsides vivants, mais plusieurs groupes disparus l'étaient également.

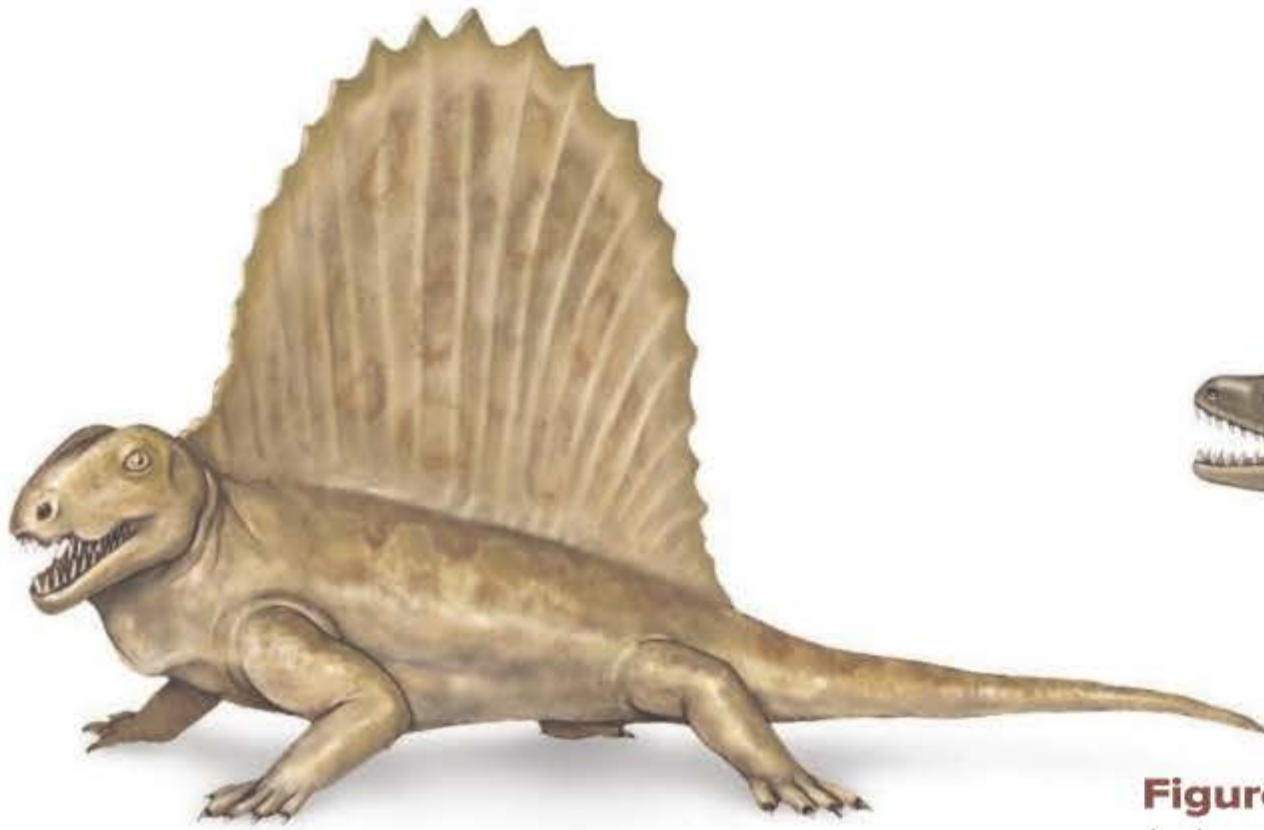


Figure 35.22 Un pélycosaure. Le *Dimetrodon*, un pélycosaure carnivore, portait une «voile» dorsale qui aurait servi, pense-t-on, à dissiper la chaleur du corps ou à en absorber par exposition au soleil.

Archosaures

Les **diapsides** ont un crâne avec deux paires de fosses temporales et, à l'instar des amphibiens et des premiers reptiles, ils étaient ectothermes. Divers diapsides ont vécu durant la période du Trias (213 à 248 millions d'années), mais un groupe, les archosauriens, furent d'une importance évolutive notamment car c'est d'eux que dérivent les crocodiles, les ptérosaures, les dinosaures et les oiseaux (figure 35.24).

Parmi les premiers archosaures, figuraient les plus grands animaux que le monde avait connus jusqu'alors, ainsi que premiers vertébrés terrestres à être bipèdes, c'est-à-dire à se lever et marcher sur deux pattes. À la fin de la période triassique, un groupe d'archosaures est devenu dominant, les dinosaures.

Les dinosaures ont évolué il y a environ 220 millions d'années. Contrairement aux précédents diapsides bipèdes, ils avaient leurs pattes placées sous le corps (figure 35.25), ce qui faisait reposer leur poids directement sur les pattes et ce qui leur a permis de courir avec rapidité et agilité. Par la suite, divers types de dinosaures ont acquis une taille énorme et sont revenus à une posture à quatre pattes pour supporter leur poids massif. D'autres types, les théropodes, sont devenus les prédateurs les plus redoutables que la



Figure 35.23 Un thérapside. Ce petit thérapside cynodonte semblable à une belette, *Megazostrodon*, pourrait avoir eu un pelage. Vivant à la fin du Trias, ce thérapside ressemble tellement aux mammifères actuels que certains paléontologues considèrent qu'il est le premier mammifère.

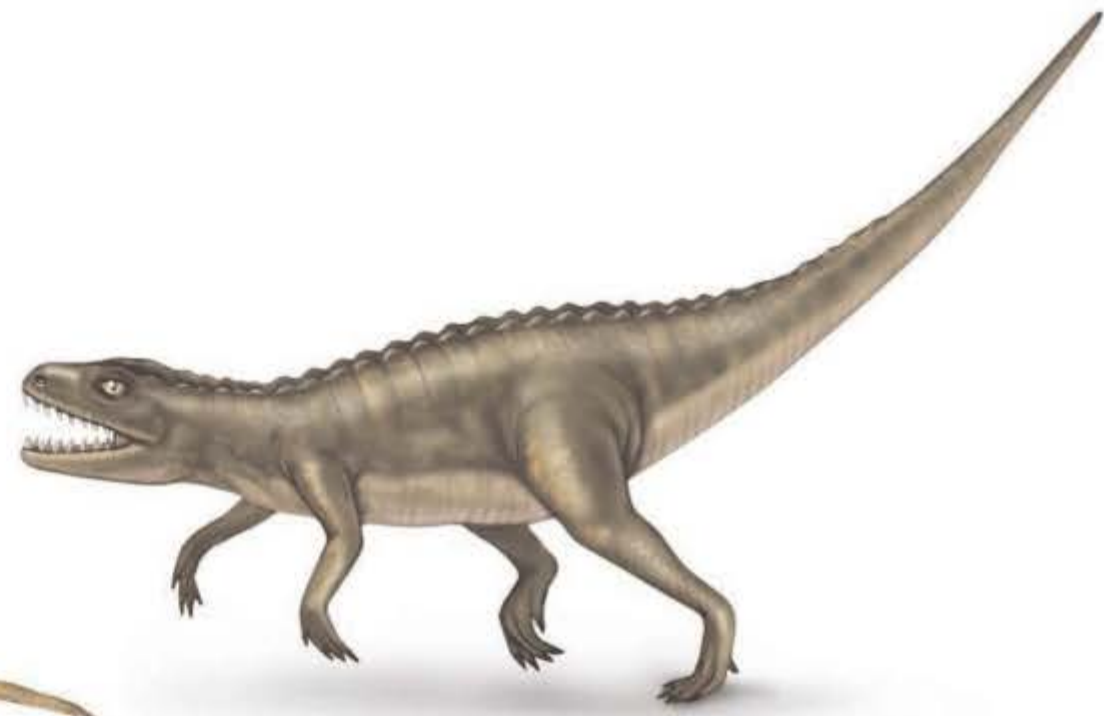


Figure 35.24 Un archosaure primitif. *Euparkeria* avait des rangées de plaques osseuses le long de la colonne vertébrale, comme les crocodiles actuels et les alligators.

terre ait connus, et une lignée de théropodes a évolué pour devenir des oiseaux. Les dinosaures allaient devenir les vertébrés terrestres dominants durant plus de 150 millions d'années. Tous les dinosaures, à l'exception de leurs descendants, les oiseaux, ont disparu de manière abrupte il y a 65 millions d'années, apparemment en raison de l'impact d'un astéroïde.

Les caractéristiques importantes des reptiles modernes

Comme vous pouvez l'imaginer en voyant la structure de l'œuf amniotique, les reptiles et les autres amniotes ne pratiquent pas la fécondation externe comme la plupart des amphibiens le font. Les spermatozoïdes sont incapables de franchir les barrières membraneuses protégeant l'œuf. Au lieu de cela, les mâles placent leurs spermatozoïdes à l'intérieur de la femelle, où les spermatozoïdes fécondent l'ovule avant que les membranes ne soient formées. C'est ce que l'on appelle la fécondation interne.



Figure 35.25 Squelette reconstitué de Afrovenator. Ce carnivore bipède, long d'environ 10 mètres, vivait en Afrique, il y a environ 130 millions d'années.

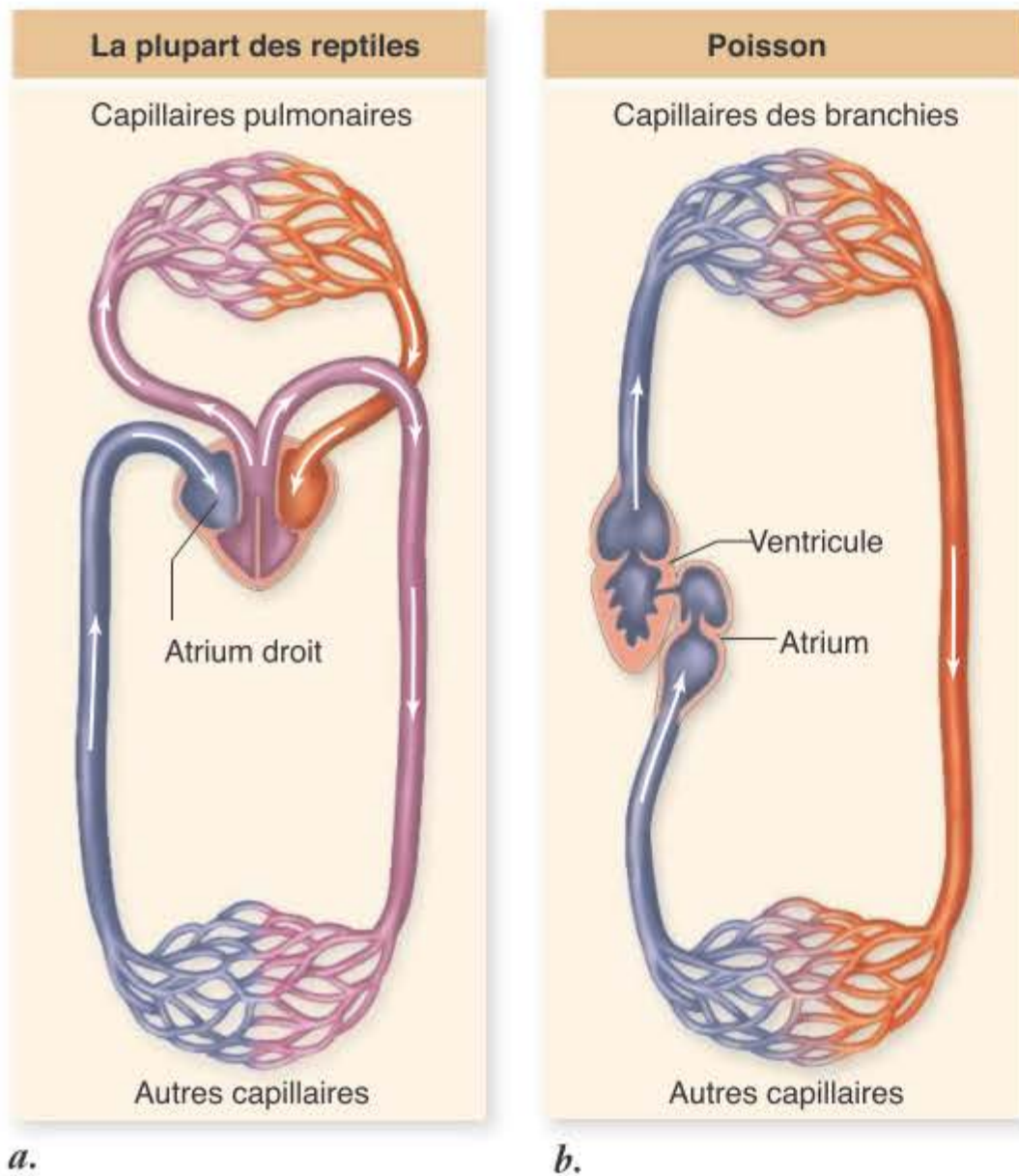


Figure 35.26 Comparaison de la circulation des reptiles et des poissons. *a.* Chez la plupart des reptiles, le sang oxygéné (rouge) est pompé à nouveau après avoir quitté les poumons et la circulation reste vigoureuse dans le reste du corps. *b.* Le sang chez les poissons va des branchies directement dans le reste du corps, ce qui ralentit la circulation.

Le système circulatoire des reptiles est amélioré par rapport à celui des poissons et des amphibiens ; il fournit de l'oxygène à l'organisme de manière plus efficace (figure 35.26 ; voir chapitre 49). L'amélioration est obtenue par extension du septum intracardiaque à partir de l'atrium jusque dans le ventricule. Il constitue une cloison partielle qui tend à diminuer le mélange du sang pauvre en oxygène avec le sang riche en oxygène dans le ventricule. Chez les crocodiles, le septum divise complètement le ventricule, créant ainsi un cœur à quatre chambres, juste comme il le fait chez les oiseaux et les mammifères (et probablement les dinosaures).

Tous les reptiles actuels sont **ectothermes**, obtenant leur chaleur de sources externes, au contraire des animaux **endothermes** capables de générer leur chaleur de manière endogène (voir chapitre 42). Bien qu'ectothermes, cela ne signifie pas que les reptiles ne peuvent pas contrôler leur température. De nombreuses espèces peuvent réguler précisément leur température en s'exposant ou non au soleil. De cette façon, certains lézards du désert peuvent garder leur corps à une température constante tout au long d'une journée entière. Bien sûr, les jours nuageux, ou pour les espèces qui vivent dans des habitats ombragés, la thermorégulation est impossible, et dans ces cas, la température du corps est la même que celle du milieu environnant.

Les reptiles actuels appartiennent à quatre groupes

Les quatre ordres survivants des reptiles comprennent environ 10 000 espèces. Les reptiles sont répandus dans le monde entier sauf dans les régions les plus froides, où il est impossible pour les ectothermes de survivre. Les reptiles sont parmi les vertébrés terrestres les plus nombreux et les plus diversifiés.

Figure 35.27 Ordres des reptiles actuels. *a.* Chelonia. La tortue à ventre rouge, *Pseudemys rubriventris* (à gauche), est en train de se chauffer au soleil, un moyen efficace par lequel de nombreux ectothermes peuvent ajuster avec précision leur température corporelle. La carapace en forme de dôme, comme celle de cette tortue du Sri Lanka, *Geochelone elegans*, protège contre les prédateurs de ces chéloniens terrestres. *b.* Tuatara (*Sphenodon punctatus*). Seuls membres vivants de l'ancien groupe Rhynchocephalia. Bien qu'ils ressemblent à des lézards, l'ancêtre commun des rhynchocéphaliens et des lézards a divergé il y a plus de 250 millions d'années. *c.* Squamata. Un lézard à collerette, *Crotaphytus collaris*, est représenté à gauche, et une couleuvre, *Liochlorophis vernalis*, à droite. *d.* Crocodylia. La plupart des crocodiliens, comme le crocodile, *Crocodylus acutus*, et le gavial, *Gavialis gangeticus* (à droite), ressemblent aux oiseaux et aux mammifères par leur cœur à quatre chambres ; tous les autres reptiles actuels ont un cœur à trois chambres. Comme les oiseaux, les crocodiles sont plus étroitement liés aux dinosaures qu'aux autres reptiles vivants.



Ordre Chelonia : les tortues aquatiques et terrestres

L'ordre des chéloniens (figure 35.27a) comprend environ 340 espèces de tortues aquatiques (la plupart) ou terrestres. Leur crâne est anapside (Fig. 35.21). Les tortues tant aquatiques que terrestres sont dépourvues de dents, mais sont munies d'un bec tranchant. Elles se distinguent de tous les autres reptiles par leur cuirasse osseuse qui enveloppe et protège leur corps. Beaucoup d'entre elles peuvent rétracter leur tête et leurs membres sous cette cuirasse afin de se protéger complètement des prédateurs.

La cuirasse comprend deux parties. La carapace correspond à la partie dorsale, tandis que le plastron constitue la partie ventrale. Adaptées à cette architecture de la cuirasse, les vertèbres et les côtes de la plupart des espèces de tortues aquatiques et terrestres ont fusionné avec l'intérieur de la carapace. Tous les muscles sont attachés à la cuirasse.

Alors que la plupart des tortues terrestres ont une carapace en forme de dôme dans laquelle elles peuvent rétracter leur tête et leurs membres, les tortues aquatiques ont une cuirasse hydrodynamique en forme de disque qui permet des rotations rapides dans l'eau. Les tortues dulcicoles ont des doigts palmés ; chez les tortues marines, les membres antérieurs se sont différenciés en palmes. À l'instar des crapauds qui ne sont pas monophylétiques, mais qui forment plutôt divers groupes de grenouilles qui ont évolué indépendamment pour s'adapter à la vie dans un environnement sec, les tortues terrestres également ne sont pas monophylétiques ; plutôt, la carapace en dôme et les pattes robustes sont apparues plusieurs fois chez les tortues marines qui se sont adaptées à une vie exclusivement terrestre.

Bien que les tortues marines passent leur vie dans la mer, elles doivent rejoindre la terre ferme pour pondre leurs œufs. À cet effet, de nombreuses espèces parcourent de longues distances. Les tortues vertes de l'Atlantique (*Chelonia mydas*) migrent de leurs territoires nourriciers au large du Brésil vers l'Île de l'Ascension au milieu de l'Atlantique Sud, à une distance de plus de 2 000 kilomètres, pour pondre leurs œufs sur les mêmes plages où elles-mêmes sont nées.

Ordre Rhynchocephalia : les tuataras ou sphénodons

Aujourd'hui, l'ordre des rhynchocéphales ne comporte qu'une espèce de tuataras, de grands animaux ressemblant aux lézards et d'une longueur d'environ 50 cm (figure 35.27b). Le seul endroit dans le monde où ces espèces en danger survivent est un groupe de petites îles au large de la Nouvelle-Zélande. La faible diversité des rhynchocéphales actuels contraste avec leur riche passé évolutif. Au cours du Trias, les rhyncho-

céphales ont connu un grand rayonnement adaptatif, produisant de nombreuses espèces qui différaient fortement de taille et d'habitat.

Un caractère inhabituel des tuataras et de certains lézards est le « troisième œil » se trouvant au sommet de leur tête, appelé œil pinéal. Caché sous une fine couche d'écailles, l'œil possède un cristallin et une rétine et est connecté par des nerfs au cerveau. Pourquoi avoir un œil alors qu'il est couvert ? L'œil pinéal pourrait servir à alerter les tuataras d'une exposition excessive au soleil, les protégeant ainsi d'une hyperthermie. Au contraire de la plupart des autres reptiles, les tuataras sont plus actifs à basse température. Ils s'enfouissent durant le jour et se nourrissent la nuit d'insectes, de vers et d'autres petits animaux.

Les rhynchocéphales sont les parents les plus proches des serpents et des lézards, avec lesquels ils forment le groupe des lépidosauriens.

Ordre Squamata : les lézards et les serpents

L'ordre des squamates (figure 35.27c) comprend 6 200 espèces de lézards et environ 3 500 espèces de serpents. Un caractère distinctif de cet ordre est la paire d'organes copulateurs des mâles. En outre, des changements dans la morphologie de la tête et des mâchoires ont assuré une plus grande force et une plus grande mobilité. La plupart des lézards et les serpents sont carnivores et s'attaquent aux insectes et aux petits animaux ; ces améliorations dans la structure masticatoire ont contribué de manière significative à leur succès évolutif.

Les serpents, qui ont évolué à partir d'un ancêtre lézard, sont caractérisés par l'absence de membres, de paupières mobiles et d'oreilles externes ; ils ont un grand nombre de vertèbres (parfois plus de 300). L'absence de membres est un trait qui a évolué plus d'une douzaine de fois chez les lézards ; les serpents représentent tout simplement les cas les plus extrêmes de cette tendance évolutive.

Les lézards communs comprennent les iguanes, les caméléons, les geckos et les anolis. La plupart sont petits, mesurant moins de 30 cm de long. Les lézards les plus grands appartiennent à la famille des varans. Le plus grand de tous les varans est le dragon de Komodo d'Indonésie, qui atteint 3 mètre de long et pèse plus de 100 kg. Les serpents varient aussi en longueur, allant de quelques centimètres à près de 10 m.

De nombreux lézards et serpents profitent de leur agilité et de leur vitesse pour attraper leurs proies et échapper aux prédateurs. Deux espèces de lézards seulement sont venimeuses, le monstre de Gila du sud-est des États-Unis et le lézard perlé du Mexique occidental. De même, la plupart des espèces de serpents sont non venimeuses, bien que certaines, comme les vipères et les cobras, peuvent être mortelles.

Ordre Squamata



c.

Ordre Crocodylia



d.

Plusieurs types de lézards, entre autres les scinques et les geckos, peuvent perdre leur queue et en régénérer une nouvelle, ce qui leur permet d'échapper à leurs prédateurs.

Ordre *Crocodylia* : les crocodiles et les alligators

L'ordre des crocodiliens comprend 25 espèces de grands reptiles essentiellement aquatiques (figure 35.27d). Parmi eux, on trouve les crocodiles et les alligators mais aussi deux groupes moins familiers, les caïmans et les gavials. Bien que tous les crocodiliens actuels se ressemblent assez bien, la diversité a été beaucoup plus vaste dans le passé ; certaines espèces étaient entièrement terrestres et d'autres atteignaient une longueur totale de plus de 15 m.

Les crocodiles sont des animaux surtout nocturnes qui vivent dans ou près de l'eau dans les régions tropicales et subtropicales d'Afrique, d'Asie et des Amériques. On trouve le crocodile américain (*Crocodylus acutus*) dans le sud de la Floride, à Cuba et dans l'Amérique centrale tropicale. Les crocodiles du Nil (*Crocodylus niloticus*) et les crocodiles d'estuaire (*Crocodylus porosus*) peuvent atteindre des tailles énormes et tuent chaque année plusieurs personnes.

On ne connaît que deux espèces d'alligators : une vivant dans le sud des États-Unis (*Alligator mississippiensis*) et une autre, une espèce rare et en péril, vivant en Chine (*Alligator sinensis*). Les caïmans, qui ressemblent aux alligators, vivent en Amérique centrale. Les gavials constituent un groupe de crocodiliens au long museau étroit et mangeurs de poissons. On ne les trouve qu'en Inde et au Népal.

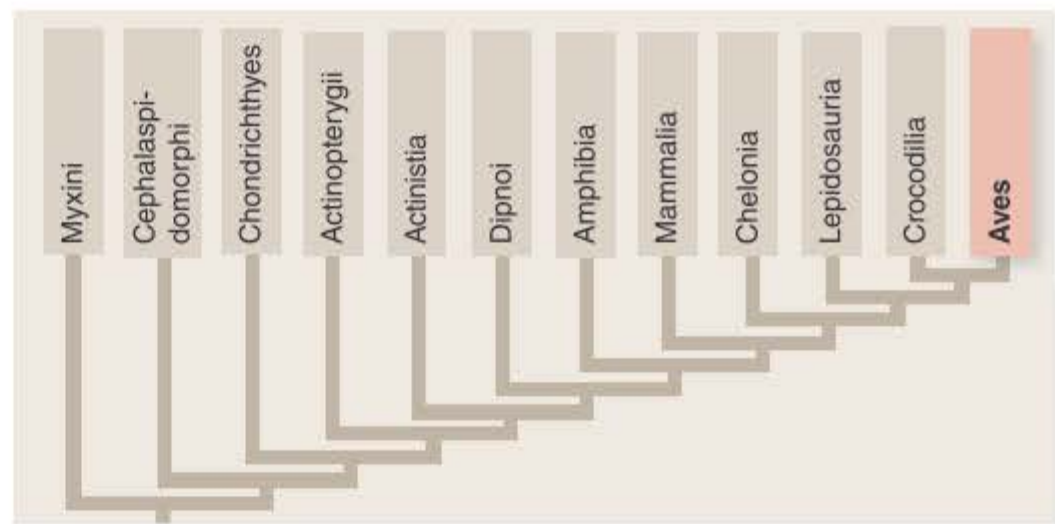
Tous les crocodiliens sont carnivores. Ils chassent en général à l'affût ; ils attendent leur proie, puis l'attaquent féroce­ment. Leur corps est bien adapté à cette forme de chasse : leurs yeux sont situés au sommet de leur tête, et leurs narines sont au sommet de leur museau, ils peuvent ainsi voir et respirer tandis qu'ils restent paisiblement submergés. Ils ont une gueule énorme, armée de dents tranchantes, et un cou très puissant. Une valve à l'arrière de la bouche empêche l'eau d'entrer dans le tractus respiratoire lorsque le crocodilien se nourrit sous l'eau.

À de nombreux égards, les crocodiles ressemblent beaucoup plus aux oiseaux qu'aux autres reptiles actuels. Par exemple, seuls parmi les reptiles vivants, les crocodiles prennent soin de leurs jeunes (un caractère qu'ils partagent avec au moins certains dinosaures) et ont, comme les oiseaux, un cœur à quatre chambres. Pourquoi les crocodiles ressemblent-ils davantage aux oiseaux qu'aux autres reptiles vivants ? La plupart des biologistes pensent maintenant que les oiseaux sont en fait les descendants directs des dinosaures. Tant les crocodiles que les oiseaux sont apparentés étroitement aux dinosaures, ainsi qu'entre eux, plutôt qu'aux lézards et aux serpents.

Synthèse 35.7

Les reptiles ont une peau dure et écailleuse qui minimise la perte d'eau, une respiration thoracique et un œuf amniotique à la paroi imperméable et qui ne doit pas être libéré dans l'eau. Les synapsides avaient une seule fosse temporelle dans le crâne derrière les yeux, et comprenaient les ancêtres des mammifères ; les diapsides avaient deux fosses crâniennes et sont les ancêtres des reptiles et des oiseaux modernes. Les quatre ordres de reptiles vivants comprennent les tortues marines et terrestres, les tuataras, les lézards et serpents ainsi que les crocodiles.

- En quoi les œufs de reptiles diffèrent-ils de ceux des amphibiens ?



35.8 Oiseaux

Objectifs

1. Citer les caractères principaux des oiseaux.
2. Expliquer pourquoi certains considèrent que les oiseaux sont un type de reptiles.

Le succès des oiseaux est lié au développement d'une structure unique dans le monde animal, la plume. Développées à partir des écailles de reptiles, les plumes constituent l'adaptation idéale pour le vol ; elles servent de surfaces portantes, légères et facilement remplacées en cas de dommage, au contraire de la peau vulnérable constituant les ailes des ptérosaures disparus et des chauves-souris. Aujourd'hui, les oiseaux (classe **Aves**) sont aussi diversifiés que les reptiles, avec plus de 10 000 espèces, dont plus de la moitié appartiennent à l'ordre des Passeriformes (voir figure 35.32 ; voir aussi tableau 35.4)

Les caractéristiques principales des oiseaux sont les plumes et la légèreté du squelette

Les oiseaux modernes n'ont pas de dents et leur queue n'est qu'un vestige, mais ils ont conservé de nombreux caractères reptiliens. Par exemple, les oiseaux pondent des œufs amniotiques, mais à la coquille dure et non membraneuse. De plus, des écailles reptiliennes couvrent les pieds et la

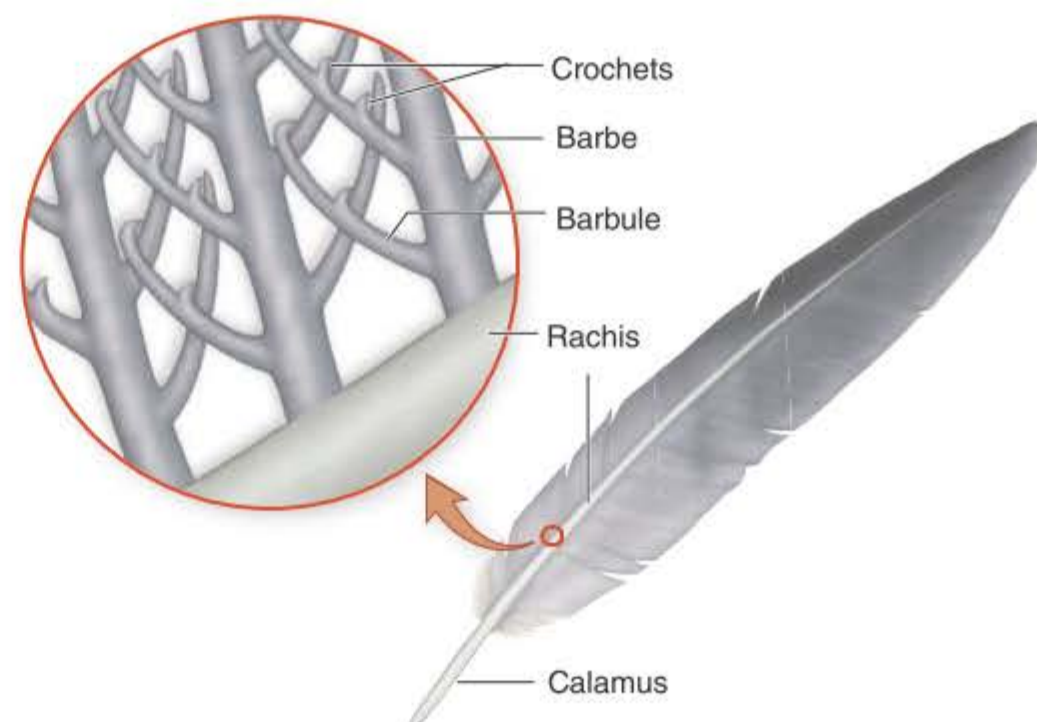


Figure 35.28 Une plume. L'agrandissement montre comment les ramifications secondaires et les barbes des vexilles sont reliées entre elles par les barbules microscopiques.

TABLEAU 35.4
Ordres principaux des oiseaux

Ordres	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Passeriformes	Corbeaux, moqueurs polyglottes, rouges-gorges, hirondelles, sansonnets, géospizes 	<i>Oiseaux chanteurs</i> Organes vocaux bien développés; pieds de percheurs; jeune dépendant	5300
Apodiformes	Colibris, martinets 	Oiseaux au vol rapide; pattes courtes; corps petit; battement rapide des ailes	450
Piciformes	Indicateurs mange-miel, toucans, pics 	Pieds préhensiles; bec tranchant, semblable à un burin et capable de briser le bois	400
Psittaciformes	Cacatoès, perroquets 	Gros bec puissant pour broyer les graines; organes vocaux bien développés	375
Charadriiformes	Pingouins, mouettes, pluviers, bécasses, sternes 	Oiseaux de rivage; pattes longues et ressemblant à des échasses; bec mince fouisseur	350
Columbiformes	Tourterelles, pigeons 	Pattes de percheurs; corps arrondi et robuste	310
Falconiformes	Aigles, faucons, éperviers 	Carnivores; acuité visuelle; bec tranchant et pointu pour déchirer les chairs; diurnes	290
Galliformes	Poulets, lagopèdes, faisans, cailles 	Aptitude au vol souvent limitée; corps arrondi	290
Gruiformes	Butors, foulques, grues, râles 	Oiseaux des marécages; longues pattes d'échassiers; formes du corps variées; vivent dans les marais	209
Anseriformes	Canards, oies, cygnes 	Oiseaux aquatiques; pattes palmées; large bec avec crêtes filtrantes	150
Strigiformes	Chouettes effraies, petits ducs maculés 	Oiseaux de proie, nocturnes; bec robuste; serres puissantes	146
Ciconiiformes	Hérons, ibis, cigognes 	Échassiers; longues pattes; corps grand	114
Procellariiformes	Albatros, pétrels 	Oiseaux marins; bec tubulaire; capables de voler durant de longues périodes	104
Sphénisciformes	Manchots empereurs, gorfous 	Marins; ailes transformées en nageoires; inaptes au vol; habitat limité à l'hémisphère sud; plumage épais et isolant	18
Dinornithiformes	Kiwis 	Sans ailes; petits; habitat restreint à la Nouvelle-Zélande	5
Struthioniformes	Autruches 	Pattes puissantes pour la course; sans ailes; deux orteils seulement; très grandes	1

partie inférieure des pattes. En quoi les oiseaux sont-ils uniques en leur genre ? Deux caractères principaux les distinguent des reptiles vivants.

1. Les plumes. Les plumes sont des écailles reptiliennes modifiées faites de kératine, comme les poils et les écailles. Elles ont deux fonctions : permettre le vol et conserver la chaleur. La structure des plumes combine une souplesse maximale et la force avec un poids minimal (figure 35.28).

Les plumes se développent à partir de petites invaginations cutanées appelées follicules. Dans une plume typique permettant le vol (rémige), une hampe centrale, sur laquelle sont fixés de part et d'autre deux ensembles de ramifications, les vexilles, émerge du follicule. À maturité, chaque vexille comporte de nombreuses ramifications appelées barbes. De celles-ci, partent d'autres projections appelées barbules, se terminant par un crochet microscopique. Ces crochets relient les barbes entre elles, donnant ainsi à la plume une surface continue et une forme résistante mais souple.

Comme les écailles, les plumes peuvent être remplacées. Parmi les animaux vivants, seuls les oiseaux sont dotés de plumes, mais des fossiles découverts récemment montrent que certains de leurs groupes frères parmi les dinosaures en avaient également.

2. Un squelette adapté au vol. Les os des oiseaux sont minces et creux. Plusieurs d'entre eux sont fusionnés, rendant le squelette plus rigide que celui des reptiles. Les sections fusionnées de la colonne vertébrale et des ceintures pectorale et pelvienne offrent ainsi de solides points d'ancrage pour les muscles assurant le vol. La puissance nécessaire au vol provient des muscles pectoraux, qui peuvent représenter jusqu'à 30 % du poids total du corps de l'oiseau. Ils s'étirent de l'aile au sternum, qui est fortement hypertrophié et prolongé par une sorte de quille, le bréchet, à laquelle les muscles sont attachés. Ils le sont également aux clavicules dont la fusion forme la « fourchette ». Aucun autre vertébré vivant n'a des clavicules fusionnées ni un sternum avec bréchet.

Les oiseaux sont apparus il y a environ 150 millions d'années

Un fossile datant de 150 millions d'années du premier oiseau connu, l'archéoptéryx (figure 35.29 ; voir aussi figure 21.10), fut trouvé en 1862 dans une carrière de calcaire en Bavière ; ses plumes étaient clairement



Figure 35.29 Archaeopteryx. Apparenté étroitement à ses ancêtres, des dinosaures bipèdes, l'*Archaeopteryx*, de la taille d'un corbeau, vivait dans les forêts de l'Europe centrale il y a 150 millions d'années. On ignore qu'elle était la couleur du plumage de l'*Archaeopteryx*.

imprimées dans la roche. Le squelette de l'archéoptéryx partage de nombreux caractères avec les petits dinosaures théropodes. Il avait approximativement la taille d'un corbeau, son bec était pourvu de dents et très peu de ses os étaient fusionnés. On pense que ses os étaient pleins et non creux comme ceux des oiseaux. De plus, il avait une longue queue de type reptilien et son sternum n'était pas agrandi comme il l'est chez les oiseaux actuels, chez qui le bréchet offre des points d'ancrage aux muscles nécessaires au vol. Enfin, la structure squelettique des membres antérieurs était presque identique à ceux des théropodes.

En raison de ces nombreux caractères de dinosaure, plusieurs fossiles d'archéoptéryx furent classés à l'origine comme appartenant à *Compsognathus*, un petit dinosaure théropode de même taille, jusqu'à ce que l'on découvre des plumes sur les fossiles. Ce qui permet de classer l'archéoptéryx parmi les oiseaux, c'est la présence de plumes sur les ailes et la queue.

La similitude remarquable de l'archéoptéryx avec *Compsognathus* a conduit presque tous les paléontologues à la conclusion que l'archéoptéryx est le descendant direct des dinosaures ; en fait, les oiseaux actuels seraient des « dinosaures à plumes ». Certains parlent même ironiquement de « découper le dinosaure » (au lieu de la dinde) le jour du « Thanksgiving » (jour d'action de grâces, célébré aux États-Unis et au Canada). La découverte récente de dinosaures munis de plumes, en Chine, a confirmé cette supposition. Le dinosaure, *Caudipteryx*, par

Figure 35.30

Voie évolutive menant aux oiseaux. Presque tous les paléontologues acceptent maintenant la théorie que les oiseaux sont les descendants directs des dinosaures théropodes.

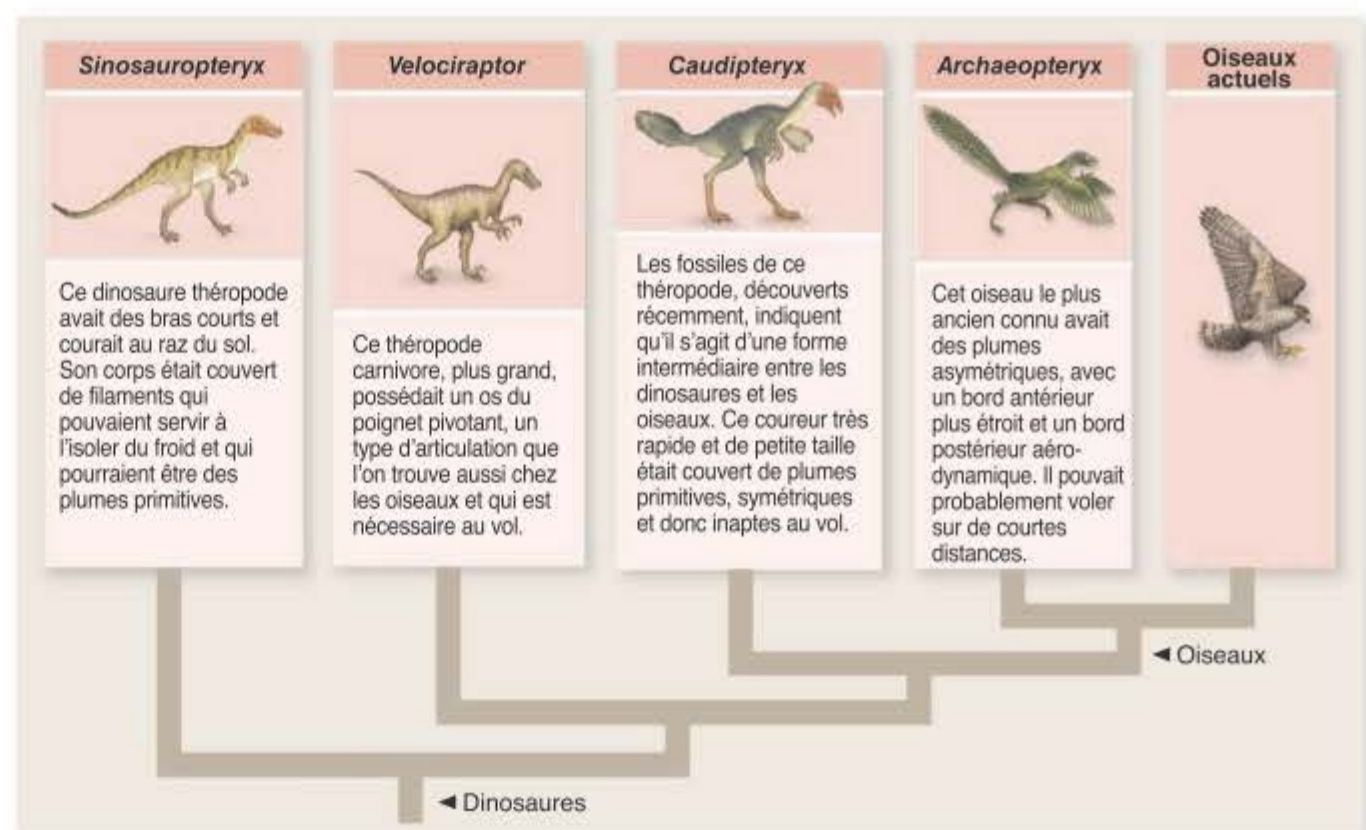




Figure 35.31 Un fossile d'oiseau du début du Crétacé. *Confuciusornis* avait une queue faite de longues plumes. Certains spécimens de fossiles de cette espèce en étaient dépourvus, ce qui suggère que ce caractère était présent dans un seul sexe, comme chez certains oiseaux actuels.

exemple, est clairement intermédiaire entre l'archéoptéryx et les dinosaures ; il avait en effet de grandes plumes sur la queue et les membres antérieurs, mais aussi de nombreux caractères des dinosaures *Velociraptor* (figure 35.30 et voir figure 23.12). Puisque les membres antérieurs de *Caudipteryx* étaient trop courts pour servir d'ailes, les plumes n'avaient probablement pas évolué pour le vol, mais plutôt comme moyen d'isola-

tion, à l'instar de la fourrure chez les mammifères, ou peut-être comme décorations servant à la parade nuptiale. Comme décrit au chapitre 23, il s'agit d'un exemple illustrant comment les premiers stades d'évolution d'un caractère pour une raison déterminée, sont réorientés plus tard et davantage élaborés pour de nouvelles fonctions.

Le vol est une aptitude que certains dinosaures ont acquise lorsque leurs membres antérieurs ont atteint une taille suffisante ; ces dinosaures méritaient alors le nom d'oiseaux. Malgré cette parenté étroite avec les dinosaures, les oiseaux présentent trois nouveautés évolutives : les plumes, les os creux et des mécanismes physiologiques comme des poumons très efficaces permettant un vol puissant et prolongé.

Au début du Crétacé, quelques millions d'années seulement après l'époque de l'archéoptéryx, divers oiseaux avaient évolué et acquis de nombreux caractères des oiseaux actuels. Des fossiles découverts en Mongolie, Espagne et Chine au cours des dernières années ont révélé l'existence passée d'oiseaux pourvus de dents, mais d'os creux et d'un bréchet nécessaire au vol prolongé (figure 35.31). D'autres fossiles appartenaient à des oiseaux plongeurs, sans ailes et hautement spécialisés. Ces divers oiseaux ont partagé le ciel avec les ptérosaures pendant 70 millions d'années jusqu'à la disparition des reptiles volants à la fin du Crétacé

Puisque les plumes sont rarement fossilisées et que les oiseaux modernes ont des os creux et délicats, les archives paléontologiques des oiseaux sont incomplètes. Les relations entre les 166 familles d'oiseaux modernes sont établies surtout sur base des études de l'anatomie et des similitudes de l'ADN parmi les oiseaux vivants.

Les oiseaux actuels sont diversifiés, mais partagent plusieurs caractères

On peut tirer beaucoup d'informations à propos des habitudes et de la nourriture d'un oiseau en examinant son bec et ses pattes. Par exemple, les carnivores comme les hiboux ont des serres incurvées pour saisir la proie et un bec tranchant pour déchirer la viande. Le bec des canards est plat pour fouiller la boue, alors que le bec des pinsons, court et épais, permet d'écraser les graines.

De nombreuses adaptations ont permis aux oiseaux de faire face à la lourde dépense énergétique exigée par le vol ; elles portent notamment sur la respiration, la circulation et l'endothermie.

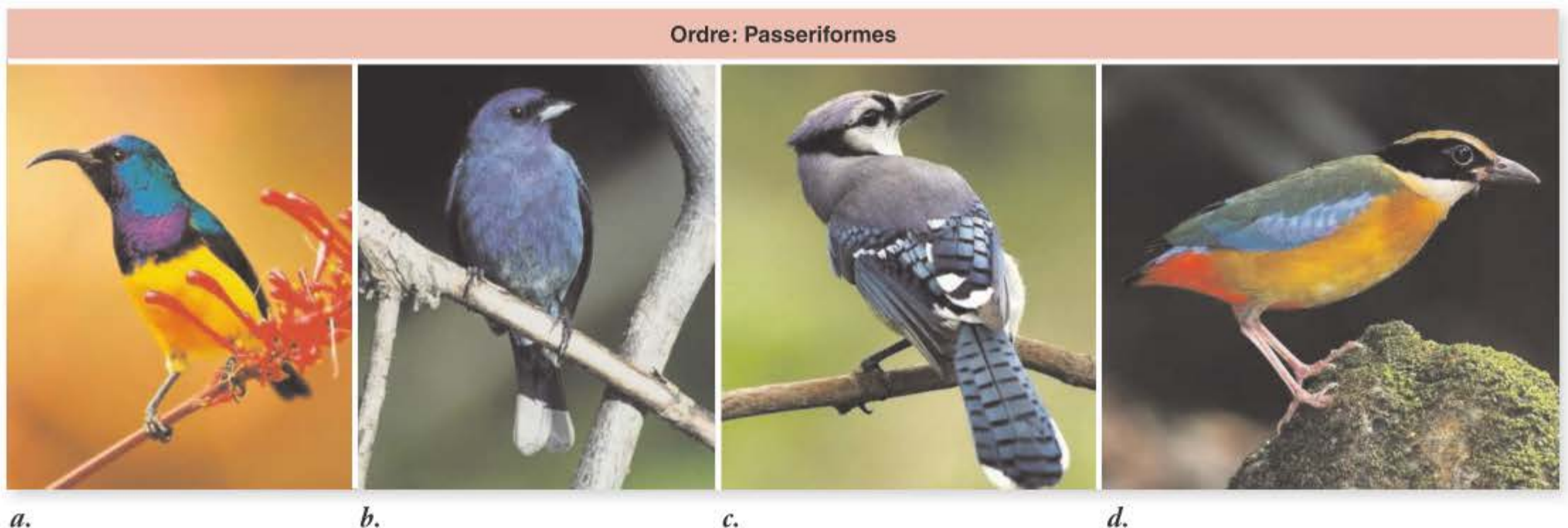


Figure 35.32 Diversité des passériformes, l'ordre le plus vaste des oiseaux. *a.* Tangara vermillon, *Piranga rubra*. *b.* Passerin indigo, *Passerina cyanea*. *c.* Geai de Steller, *Cyanocitta stelleri*. *d.* Goglu des prés, *Dolichonyx oryzivorus*.

Une respiration efficace.

Les muscles servant au vol consomment une quantité énorme d'oxygène durant le vol actif. La surface du poumon reptilien est limitée et insuffisante pour absorber tout l'oxygène nécessaire. Les poumons des mammifères ont une surface plus grande mais, les poumons des oiseaux relèvent le défi par des changements radicaux.

Lorsqu'un oiseau inhale, l'air traverse les poumons et parvient à une série de sacs aériens localisés près et dans les os creux dans la partie postérieure ; de là, l'air repasse par les poumons et ensuite vers un groupe de sacs aériens antérieurs avant d'être exhalé. Du fait que l'air passe toujours à travers les poumons dans la même direction et que le sang circule dans les poumons à angle droit par rapport au courant d'air, l'échange gazeux est très efficace. La respiration chez les oiseaux est décrite de manière plus détaillée au chapitre 48.

Une circulation efficace

L'accélération du métabolisme nécessaire pour fournir la puissance au vol actif requiert également une circulation sanguine très efficace, car l'oxygène capté par les poumons doit être livré rapidement aux muscles servant au vol. Dans le cœur de la plupart des reptiles vivants, le sang riche en oxygène venant des poumons se mélange avec le sang pauvre en oxygène revenant du reste du corps parce que la paroi qui divise le ventricule en deux chambres est incomplète. Chez les oiseaux, cette cloison est complète, et les deux circuits sanguins ne se mêlent pas, ainsi les muscles sollicités par le vol sont alimentés par un sang riche en oxygène (voir chapitre 49).

En comparaison avec les reptiles et la plupart des autres vertébrés, les oiseaux ont des battements cardiaques très rapides. Le cœur d'un colibri bat environ 600 fois par minute, et celui d'une mésange en activité atteint 1 000 pulsations par minute. Au contraire, chez un grand oiseau sans ailes comme l'autruche, le rythme cardiaque est de 70 par minute, c'est-à-dire semblable à celui de l'homme.

L'endothermie

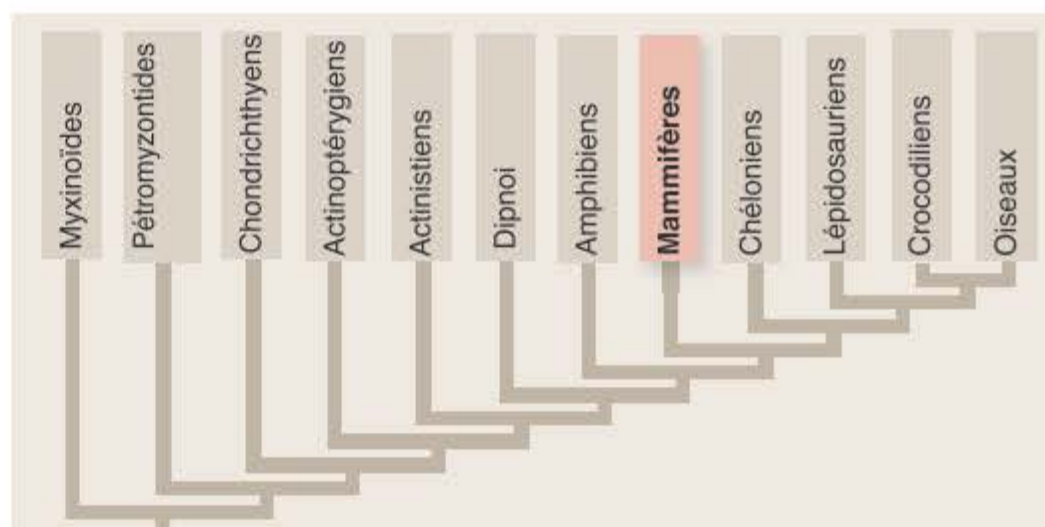
Les oiseaux, comme les mammifères, sont endothermes (un exemple d'évolution convergente). De nombreux paléontologues pensent que les dinosaures, dont les oiseaux descendent, étaient également endothermes. Les oiseaux maintiennent une température corporelle significativement plus élevée que celle de la plupart des mammifères ; elle oscille entre 40 °C et 42 °C, alors que la température du corps humain est de 37 °C. Les plumes assurent une excellente isolation, permettant de conserver la chaleur du corps.

La température élevée maintenue par l'endothermie permet au métabolisme des muscles au cours du vol des oiseaux de se dérouler à un rythme accéléré, afin de fournir les quantités d'ATP nécessaires pour assurer des contractions musculaires rapides.

Synthèse 35.8

Les oiseaux ont la plus grande diversité d'espèces de tous les vertébrés terrestres. *Archaeopteryx*, l'oiseau fossile le plus ancien, présentait de nombreux traits partagés avec les dinosaures théropodes. Les caractères principaux des oiseaux sont les plumes, les écailles, un squelette creux et léger ; d'autres particularités sont les sacs aériens auxiliaires et un cœur à quatre chambres.

- Quels sont les traits que les oiseaux partagent avec les reptiles ?



35.9 Mammifères

On dénombre environ 5 000 espèces vivantes de mammifères (classe Mammalia), moins que le nombre de poissons, d'amphibiens, de reptiles ou d'oiseaux. Les vertébrés les plus grands occupant la terre ferme sont des mammifères. Lorsque l'on observe une plaine africaine, on voit de grands mammifères comme des lions, des zèbres, des gazelles et des antilopes. Cependant, le mammifère typique n'est pas nécessairement aussi grand. Parmi les 5 000 espèces de mammifères, 4 000 sont des rongeurs, des chauves-souris, des musaraignes ou des taupes.

Les mammifères ont un pelage, des glandes mammaires et d'autres caractéristiques

Les mammifères se distinguent de toutes les autres classes de vertébrés par deux caractères fondamentaux, les poils et les glandes mammaires, mais aussi par plusieurs autres particularités notables.

- 1. Les poils.** Tous les mammifères en ont et, même si les baleines ou les dauphins en sont apparemment dépourvus, ceux-ci ont des soies sensibles sur leur museau. L'évolution de la fourrure et l'aptitude à réguler la température corporelle ont permis aux mammifères d'envahir des climats plus froids, que les reptiles ectothermes ne pouvaient supporter. Les mammifères sont endothermes, et maintiennent typiquement la température corporelle à un niveau plus élevé que celle de l'environnement. Le panicle adipeux dense chez de nombreux mammifères réduit la perte de chaleur corporelle.

Une autre fonction des poils est le camouflage. La coloration et l'aspect du pelage d'un mammifère s'accordent habituellement à l'environnement. Une petite souris brune est pratiquement invisible lorsqu'elle se trouve sur un lit de feuilles brunes couvrant le sol d'une forêt, tandis que les rayures orange et noires d'un tigre du Bengale se confondent avec les hautes herbes de couleur orange brun dans lesquelles il chasse. Les poils servent aussi de structures sensibles. Les vibrisses des chats et des chiens sont des poils rigides très sensibles au toucher. Les mammifères qui sont actifs durant la nuit ou vivent sous terre recourent souvent à leurs vibrisses pour localiser leur proie ou pour éviter de se heurter à des objets. Les poils peuvent aussi être utiles comme armes de défense. Les porcs-épics et les hérissons se protègent au moyen de piquants, qui sont de longues excroissances rigides et pointues.

Les poils des mammifères sont des structures cutanées complètement différentes des plumes, qui proviennent des

écailles reptiliennes. Un poil individuel de mammifère est un long filament riche en protéine qui s'élève comme un fil rigide à partir d'une base sous-cutanée en forme de bulbe, le follicule pileux. Le filament est composé surtout de cellules mortes remplies d'une protéine fibreuse, la kératine.

- 2. Les glandes mammaires.** Toutes les femelles de mammifères possèdent des glandes mammaires qui sécrètent du lait. Leurs nouveau-nés, dépourvus de dents, têtent le lait. Même les jeunes baleines sont nourries par le lait maternel. Le lait est une nourriture très riche en calories. Ce qui répond aux besoins énergétiques élevés d'un nouveau-né mammalien en croissance rapide. Environ 50 % de l'énergie du lait provient de la graisse.
- 3. Endothermie.** Comme dit précédemment, les mammifères sont endothermes, une adaptation cruciale qui leur ont permis d'être actifs à tout moment de la journée ou de la nuit et de coloniser des environnements rigoureux, allant des déserts aux étendues glacées. La plus grande efficacité de la circulation sanguine, assurée par un cœur à quatre chambres (voir chapitre 49), ainsi que de la respiration, renforcée par le *diaphragme*, un feuillet musculaire spécial situé sous la cage thoracique et contribuant à la respiration (voir chapitre 48), ont permis d'accélérer le métabolisme dont l'endothermie dépend.
- 4. Placenta.** Dans la plupart des espèces de mammifères, les femelles portent leurs jeunes dans un utérus, dans lequel elles les nourrissent à travers un placenta, et leur donnent naissance après qu'ils ont atteint un certain stade de développement. Le **placenta** est un organe spécialisé qui met en contact étroit les courants sanguins fœtal et maternel (figure 35.33). Les nutriments, l'eau et l'oxygène peuvent passer de la mère au jeune, dont les déchets peuvent gagner le sang maternel et ainsi être éliminés.

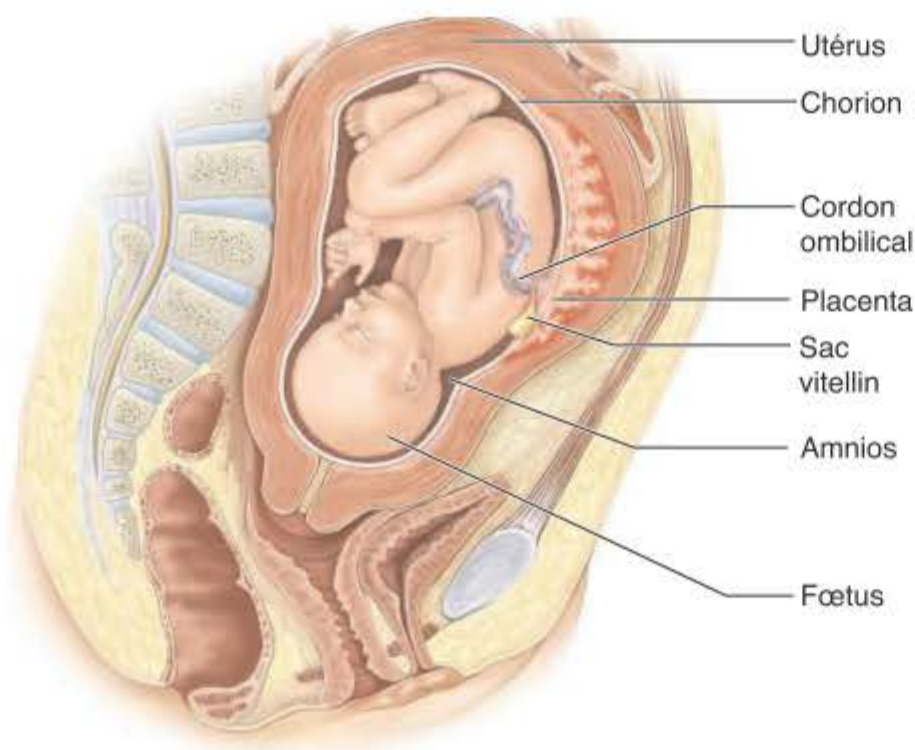


Figure 35.33 Placenta. Le placenta est caractéristique du plus grand groupe des mammifères, les mammifères placentaires. Il a évolué à partir des membranes de l'œuf amniotique. Le cordon ombilical a évolué à partir de l'allantoïde. Le placenta est constitué essentiellement du chorion, partie la plus extérieure de l'œuf amniotique. Pour l'embryon, le placenta joue provisoirement le rôle de poumons, d'intestins et de reins, sans que jamais le sang maternel et fœtal ne se mélange.

? Analyse de données Quelle est l'importance de la similitude entre le placenta et l'œuf d'un reptile ou d'un oiseau? Qu'est-ce qui peut expliquer cette similitude?

En plus de ces principales caractéristiques, on trouve, dans la lignée mammalienne, plusieurs adaptations propres à certains groupes. Il s'agit notamment de dents spécialisées, de l'aptitude des animaux de pâturage à digérer les plantes, les sabots et les cornes faits de kératine et l'adaptation au vol chez les chauves-souris.

Dents spécialisées

Les mammifères ont différents types de dents qui sont spécialisées et adaptées à chaque mode d'alimentation (figure 35.34). Il est en général possible d'identifier les habitudes nutritives d'un animal simplement en examinant ses dents. Les longues dents canines du chien conviennent bien pour mordre et retenir la proie, et certaines de ses prémolaires et molaires sont triangulaires et tranchantes pour arracher les morceaux de chair.

Au contraire, chez les grands herbivores, les canines sont absentes ; par exemple, le cerf détache des bouchées de plantes au moyen des incisives aplaties de la mâchoire inférieure, qui agissent comme des cisailles. Les molaires du cerf sont grandes et couvertes de crêtes afin de broyer et de morceler efficacement les tissus résistants des plantes.

Digestion des végétaux

La plupart des mammifères sont herbivores, mangeant surtout, ou uniquement, des plantes. La cellulose forme la masse du corps de la plante et est une source importante de nourriture pour les herbivores mammaliens. Les mammifères ne produisent pas les enzymes qui peuvent briser les liens entre les molécules de glucose de la cellulose. Les mammifères herbivores

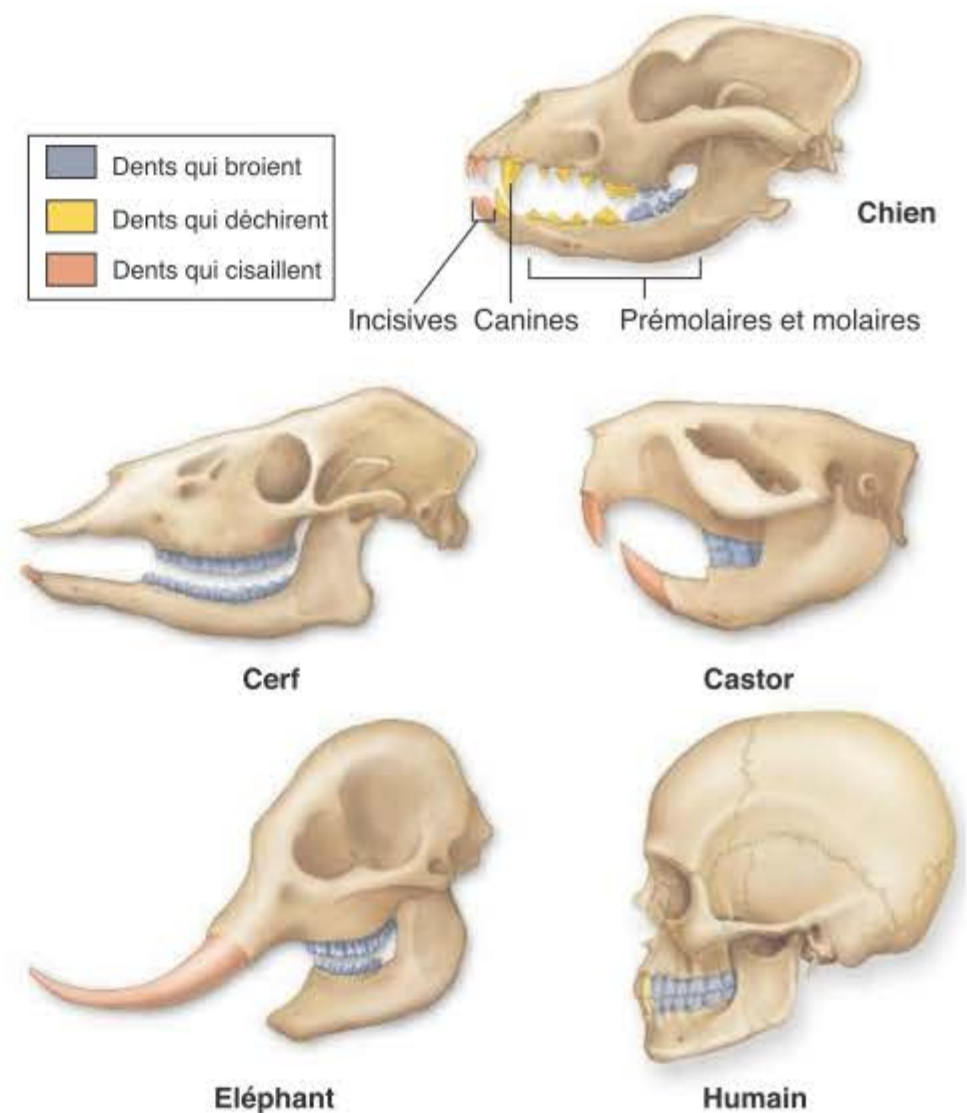


Figure 35.34 Les mammifères ont différents types de dents spécialisées. Les carnivores, comme les chiens, ont des canines qui sont capables d'arracher la nourriture; certaines des prémolaires et molaires chez les chiens sont aussi des dents qui déchirent. Les herbivores, comme le cerf, ont des incisives qui cisailent la végétation et des molaires destinées à broyer ces aliments. Chez le castor, les incisives qui permettent de ronger sont les dents principales. Chez l'éléphant, les incisives se sont spécialisées en une sorte d'arme, alors que les molaires servent à broyer la végétation. Les humains sont omnivores; nous avons à la fois des dents qui déchirent, qui cisailent et qui broient.

recourent à un partenariat avec des bactéries, qui elles produisent les enzymes nécessaires à la dégradation de la cellulose (voir chapitre 47).

Les mammifères comme les bovins, les buffles, les antilopes, les chèvres, les cerfs et les girafes ont d'énormes cuves de fermentation à quatre compartiments et dérivées de l'œsophage et de l'estomac. La première chambre est la plus grande et contient une population dense de bactéries digérant la cellulose. C'est là que la cellulose contenue dans le produit de la mastication subit l'attaque bactérienne. La digestion se poursuit ensuite dans les trois autres chambres.

Les rongeurs, les chevaux, les lapins et les éléphants ont, par contre, un estomac relativement petit ; ils digèrent les produits végétaux dans leur gros intestin, comme le font les termites. Les bactéries qui digèrent la cellulose vivent dans une poche appelée cæcum, située à la connexion de l'intestin grêle avec le côlon.

Malgré ces adaptations permettant la digestion de la cellulose, une bouchée de plantes est moins nutritive qu'une bouchée de viande. Les herbivores doivent consommer de grandes quantités de végétaux pour satisfaire leurs besoins nutritifs. Un éléphant ingère quotidiennement 135 à 150 kilos de nourriture.

Développement des sabots et des cornes

La kératine, la protéine des poils, est aussi le constituant des griffes, des ongles et des sabots. Les sabots sont des gaines spécialisées faites de kératine entourant les orteils des chevaux, vaches, moutons, antilopes et autres mammifères coureurs. Ces enveloppes dures et cornées protègent les orteils et amortissent les chocs.

Les cornes des bovins, moutons et antilopes comportent un noyau osseux entouré d'une couche de kératine. L'axe osseux est attaché au crâne et ne s'en détache pas spontanément.

La ramure, ou bois, des cerfs n'est pas constituée de kératine mais d'os. Au fur et à mesure de sa croissance, le cerf mâle se débarrasse de ses bois chaque année. Pendant qu'elle pousse durant l'été, la ramure est couverte de « velours », une fine couche de peau, qui se détache ensuite par lambeaux.

Mammifères volants : les chauves-souris

Les chauves-souris sont les seuls mammifères capables de vol actif (figure 35.35). Leurs ailes, comme celles des oiseaux et des ptérosaures, sont les membres antérieurs adaptés. Même si c'est de manière convergente que ces trois types de vertébrés ont acquis des ailes, ils l'ont fait en modifiant leur avant-bras de différentes manières (voir figure 46.22). L'aile d'une chauve-souris est une membrane cutanée et musculeuse à l'aspect tanné étirée sur les os de quatre doigts. Les bords de la membrane sont attachés aux flancs de l'animal et aux pattes postérieures. Au repos, la plupart des chauves-souris se suspendent en général tête en bas par les griffes de leurs orteils.

Après les rongeurs, les chauves-souris constituent le deuxième ordre le plus vaste des mammifères ; leur groupe a été particulièrement prolifique parce que de nombreuses espèces ont été à même de recourir à une source de nourriture à laquelle la plupart des oiseaux n'ont pas accès, les insectes nocturnes.

Comment les chauves-souris se dirigent-elles dans le noir ? À la fin du dix-huitième siècle, le biologiste italien, Lazzaro Spallanzani, a montré qu'une chauve-souris aveuglée pouvait voler sans heurter les obstacles et capturer des insectes. Clairement, cet animal utilisait un autre sens que la vision pour se diriger dans l'obscurité. Lorsque Spallanzani a bouché les oreilles des chauves-souris, celles-ci furent incapables de se diriger et se cognaient aux objets. Spallanzani en a conclu que les chauves-souris trouvaient leur chemin pendant la nuit grâce à leur audition.



Figure 35.35 Le grand rhinolophe ou grand fer-à-cheval, *Rhinolophus ferrumequinum*. La chauve-souris est le seul mammifère capable de voler véritablement.

Les mammifères ont divergé il y a environ 220 millions d'années

Les mammifères existent depuis le temps des dinosaures, il y a environ 220 millions d'années. Créatures minuscules, semblables à des musaraignes, qui vivaient dans les arbres et se nourrissaient d'insectes, les premiers mammifères n'étaient qu'un élément mineur dans un environnement qui en vint rapidement à être dominé par les dinosaures. Les fossiles révèlent que ces premiers mammifères avaient de grandes orbites, ce qui suggère qu'ils pourraient avoir été actifs pendant la nuit. Ils n'avaient également qu'un seul os maxillaire inférieur. Les archives fossiles montrent une transformation, chez les thérapside (les ancêtres des mammifères), de la mâchoire inférieure reptilienne, faite de plusieurs os, en une mâchoire plus proche du type mammalien. Deux des os formant l'articulation de la mâchoire thérapside se sont déplacés dans l'oreille moyenne des mammifères, se liant à un os déjà présent pour constituer une structure à trois os qui amplifie le son mieux que l'oreille reptilienne (voir figure 44.7).

L'âge des mammifères

À la fin de la période du Crétacé, il y a 65 millions d'années, les dinosaures et de nombreux autres animaux terrestres et marins ont disparu, mais les mammifères ont survécu, peut-être en raison de l'isolation fournie par leur pelage. Au cours de la période tertiaire (elle a débuté il y a 65 millions d'années pour se terminer il y a 2 millions d'années), les mammifères se sont diversifiés rapidement, prenant en charge de nombreux rôles écologiques autrefois dominée par les dinosaures.

Les mammifères ont atteint leur maximum de diversité à la fin de la période tertiaire, il y a environ 15 millions d'années. A cette époque, des conditions tropicales prévalaient sur une grande partie du monde. Au cours des 15 derniers millions d'années, le climat mondial a changé, et les habitats tropicaux ont été réduits, ce qui a entraîné un déclin dans le nombre total d'espèces de mammifères.

Les mammifères actuels se répartissent en trois groupes

Durant 155 millions d'années, pendant que les dinosaures dominaient, les mammifères formaient un groupe mineur de petits insectivores et herbivores. Les mammifères les plus primitifs appartenaient à la sous-classe Prototheria. La plupart des protothériens étaient petits et ressemblaient aux musaraignes actuelles. Tous pondaient des œufs, comme le faisaient leurs ancêtres, les thérapside. Les seuls protothériens survivant aujourd'hui sont les monotrèmes.

L'autre groupe majeur de mammifères est la sous-classe **Theria**. Tous les thériens sont vivipares, c'est-à-dire qu'ils produisent des jeunes au lieu de pondre des œufs. Les deux groupes majeurs de thériens actuels sont les marsupiaux, ou animaux à poche (kangourous, opossums et koalas), et les mammifères placentaires (chiens, chats, humains, chevaux et la plupart des autres mammifères).

Monotrèmes : les mammifères qui pondent des œufs

L'ornithorynque, pourvu d'un bec de canard (*Ornithorhynchus anatinus*), et deux espèces d'échidnés sont les seuls **monotrèmes** vivants (figure 35.33a). Parmi les mammifères actuels, seuls les monotrèmes pondent des œufs entourés d'une coquille. La structure de leurs épaules et de leur bassin ressemble plus à celle des reptiles primitifs qu'à celle de tout autre mammifère vivant. De plus, comme les reptiles, les monotrèmes ont un cloaque, un orifice unique par lequel les défécations, l'urine et les produits liés à la reproduction quittent l'organisme.

Malgré le maintien de caractères reptiliens, les monotrèmes ont des particularités définissant les mammifères : un os unique de chaque côté de la mâchoire inférieure, un pelage et des glandes mammaires fonctionnelles. Les jeunes monotrèmes boivent le lait maternel après leur sortie de l'œuf. Les femelles sont dépourvues de mamelon ; aussi, les petits ne peuvent téter. Comme le lait suinte sur le pelage maternel, les jeunes l'ingèrent en le léchant.

L'ornithorynque, que l'on trouve uniquement en Australie, vit la plupart du temps dans l'eau et est un bon nageur. Il utilise son bec comme un canard le fait, pour fouiller la boue à la recherche de vers et d'autres animaux au corps mou. Les échidnés d'Australie (*Tachyglossus aculeatus*, échidné à nez court) et de Nouvelle-Guinée (*Zaglossus bruijnii*, échidné à longue trompe) ont des griffes solides et tranchantes, qu'ils utilisent pour fouir et creuser. L'échidné sonde le terrain au moyen de son museau à la recherche d'insectes, surtout de fourmis et de termites.

Marsupiaux : les mammifères à poche

La différence majeure entre les **marsupiaux** (figure 35.36b) et les autres mammifères est le déroulement du développement embryonnaire. Chez les marsupiaux, un œuf fécondé est entouré par le chorion et la membrane amniotique, mais aucune coquille ne se forme autour de l'œuf comme cela se passe chez les monotrèmes. Durant la plus grande partie de son développement précoce, l'embryon est nourri par le vitellus abondant présent dans l'œuf. Peu avant la naissance, un placenta très transitoire se forme à partir du chorion. Tôt après, parfois dans les huit jours de la fécondation, le marsupial embryonnaire naît. Il émerge sous une forme minuscule et sans poils, et rampe ensuite jusqu'à la poche marsupiale, où il s'attache à un mamelon et poursuit son développement.

Les marsupiaux ont évolué un peu avant les mammifères placentaires, il y a environ 125 millions d'années. Aujourd'hui, la plupart des espèces de marsupiaux vivent en Australie et en Amérique du Sud, territoires qui ont été isolés géographiquement durant de longues périodes. Les marsupiaux se sont diversifiés en Australie et en Nouvelle-Guinée pour remplir les niches écologiques occupées par les mammifères placentaires ailleurs dans le monde (voir figure 21.18). Les mammifères placentaires sont arrivés en Australie et Nouvelle-Guinée assez récemment et certains parmi eux ont été introduits par l'homme. Le seul marsupial connu en Amérique du Nord est l'opossum de Virginie (*Didelphis virginiana*), qui a migré d'Amérique centrale vers le nord au cours des trois derniers millions d'années.



a.



b.



c.













Figure 35.36 Mammifères actuels. a. Monotrèmes, l'échidné à nez court, *Tachyglossus aculeatus* (à gauche), et l'ornithorynque, *Ornithorhynchus anatinus* (à droite). b. Marsupiaux, le kangourou roux, *Macropus rufus* (à gauche) et l'opossum d'Amérique, *Didelphis virginiana* (à droite). c. Mammifères placentaires, le lion, *Panthera leo* (à gauche), le grand dauphin ou dauphin à gros nez, *Tursiops truncatus* (à droite).

Mammifères placentaires

Un placenta qui nourrit l'embryon tout au long de son développement se forme dans l'utérus des mammifères placentaires (figure 35.36c). La plupart des espèces de mammifères vivant aujourd'hui, y compris les humains, appartiennent à ce groupe, qui comprend tous les ordres des mammifères vivants sauf deux (bien que certains scientifiques reconnaissent quatre ordres de marsupiaux plutôt qu'un). Le tableau 35.5 montre certains de ces ordres. Ils constituent un groupe très diversifié ; par exemple le poids des individus peut aller de 1,5 gramme pour une musaraigne pygmée à 100 000 kilos pour une baleine.

Le placenta se forme tôt au cours du développement embryonnaire. Il est irrigué par un réseau dense de vaisseaux sanguins tant maternels que fœtaux et les échanges de diverses substances s'effectuent de manière efficace entre les courants sanguins de la mère et le fœtus (voir

figure 35.33). Le placenta fœtal est formé à partir des membranes du chorion et de l'allantoïde. Chez les mammifères placentaires, au contraire de ce qui se passe chez les marsupiaux, le jeune doit se développer pendant une longue période avant de naître.

TABLEAU 35.5 Ordres principaux des mammifères			
Ordres	Exemples typiques	Caractéristiques principales	Nombre approximatif d'espèces vivantes
Rongeurs	Castors, souris, porcs-épics, rats 	Petits herbivores; dents incisives semblables à des burins	2277
Chiroptères	Chauve-souris 	Mammifères volants; essentiellement frugivores et insectivores; doigts allongés; ailes membraneuses fines; nocturnes; se dirigent par sonar	1240
Insectivores	Taupes, musaraignes 	Petits mammifères fouisseurs; insectivores; mammifères placentaires les plus primitifs; passent la plupart du temps sous terre	420
Carnivores	Ours, chats, ratons laveurs, belettes, chiens 	Prédateurs carnivores; dents adaptées à la déchirure de la chair; pas de familles natives en Australie	280
Primates	Singes sans queue, humains, lémurins, singes  	Arboricoles; grande taille du cerveau; vision binoculaire; pouce opposable; groupe qui a évolué à partir d'une lignée qui s'est détachée tôt des autres mammifères	270
Artiodactyles	Bovins, cerfs, girafes, porcs 	Mammifères à sabots; avec deux ou quatre orteils; surtout herbivores. La plupart des espèces sont des ruminants herbivores	220
Cétacés	Dauphins, marsouins, baleines 	Mammifères exclusivement marins; corps hydrodynamique; membres antérieurs transformés en nageoires; absence de membres postérieurs; évent au sommet de la tête; absence de poils sauf sur le museau	90
Lagomorphes	Lapins, lièvres, pikas 	Quatre incisives supérieures (plutôt que deux comme chez les rongeurs); pattes postérieures souvent plus longues que les antérieures, une adaptation favorisant le saut	80
Édentés	Fourmiliers, tatous, paresseux 	Insectivores; plusieurs sont dépourvus de dents, mais certains en ont qui sont dégénérées et ressemblent à de simples tiges	30
Périssodactyles	Chevaux, rhinocéros, tapirs 	Mammifères à sabots avec un nombre impair d'orteils; dents d'herbivores adaptées à la mastication	17
Proboscidiens	Éléphants 	Herbivores munis d'une longue trompe; deux incisives supérieures allongées pour former les défenses; plus grands animaux terrestres vivants	2

Synthèse 35.9

Les mammifères sont les seuls animaux avec un pelage et des glandes mammaires. D'autres spécialisations mammaliennes sont l'endothermie, le placenta, une denture adaptée à l'alimentation et des systèmes sensoriels spécialisés. Aujourd'hui, trois sous-groupes de mammifères sont reconnus : les monotrèmes, qui pondent des œufs ; les marsupiaux, qui nourrissent leurs embryons dans une poche marsupiale ; les mammifères placentaires, chez qui le placenta nourrit l'embryon tout au long de son développement.

- Quels sont les caractères des mammifères et des oiseaux qui sont des exemples d'évolution convergente ?



Figure 35.37 Un prosimien. Ce tarsier, *Tarsius*, un prosimien natif d'Asie tropicale, montre les caractères particuliers des primates : doigts et orteils préhensiles et vision binoculaire.

35.10 Évolution des primates

Objectifs

1. Décrire les caractères et les groupes principaux des primates.
2. Énumérer les caractères distinctifs des hominidés.
3. Expliquer les variations qui forment la base des races humaines et pourquoi les races ne reflètent pas une spéciation.

Les **primates** constituent le groupe des mammifères qui a donné naissance à notre propre espèce. Ils ont acquis deux caractères particuliers qui leur ont permis de se développer comme insectivores dans un environnement arboricole.

1. **Doigts et orteils préhensiles.** Contrairement aux pieds griffus des musaraignes arboricoles et des écureuils, les primates ont des mains et pieds préhensiles qui permettent d'accrocher leurs membres, de se pendre aux branches, de saisir la nourriture et, chez certains primates, d'utiliser des outils. Chez de nombreux primates, le premier doigt ou orteil est opposable et, certains doigts ou orteils, sinon tous, ont des ongles.
2. **Vision binoculaire.** Les yeux des musaraignes et des écureuils sont situés de chaque côté de la tête de telle manière que les deux champs de vision ne se superposent pas. Par contre, chez les primates, les yeux ont migré vers l'avant pour se retrouver dans la partie frontale de la face. Ce qui donne une vision superposée

et donc binoculaire, qui permet au cerveau d'estimer la distance avec précision, ce qui est essentiel pour un animal qui se déplace dans les arbres et qui doit attraper sa nourriture.

D'autres mammifères ont une vision binoculaire, mais seuls les primates ont à la fois une vision binoculaire et des mains préhensiles, ce qui les rend particulièrement bien adaptés à leur environnement arboricole.

La lignée des anthropoïdes a conduit aux premiers humains

Les primates vivants se répartissent en trois groupes. Les tarsiers, les lémuriniens et les lorises étaient considérés comme des prosimiens, mais on réalise maintenant que ce groupe est paraphylétique, les tarsiers étant plus étroitement apparentés aux singes et grands singes qu'ils ne le sont aux lémuriniens et aux lorises (figure 35.37). Les tarsiers, les lorises et certains lémuriniens sont petits et nocturnes, mais d'autres espèces de lémuriniens sont grands et diurnes. Les lémuriniens ne vivent qu'à Madagascar, où ils bénéficient d'une radiation adaptative en absence de compétition avec les singes, inexistante dans ce pays.

Simiiformes

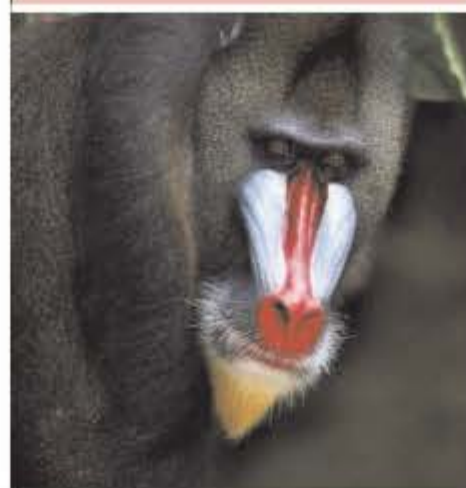
Les simiiformes, qui comprennent les singes, les grands singes (ou singes anthropoïdes) et les humains, sont presque tous diurnes, c'est-à-dire actifs durant le jour, se nourrissant surtout de fruits et de feuilles. L'évolution a favorisé de nombreux changements dans la structure oculaire, dont la perception des couleurs, qui furent des adaptations à la recherche diurne de nourriture. Un cerveau en expansion, dans un crâne de plus grand volume, intègre les informations provenant d'organes sensoriels plus efficaces.

Singes du Nouveau Monde



a.

Singes de l'Ancien Monde



b.

Hominoïdes



c.

Figure 35.38 Anthropoïdes. a. Singe du Nouveau Monde, singe écureuil, *Saimiri oerstedii*. b. Singe de l'Ancien Monde, mandrill, *Mandrillus sphinx*. c. Hominoïdes, être humain, *Homo sapiens* (à gauche); gorille, *Gorilla gorilla* (à droite).

Les simiiformes, comme les rares prosimiens diurnes, vivent en groupe avec des interactions sociales complexes ; ils s'occupent de plus en plus de leurs jeunes pendant une période prolongée, ce qui permet un long apprentissage et favorise le développement cérébral.

Il y a environ 30 millions d'années, certains simiiformes ont migré en Amérique du Sud. Leurs descendants, dits singes du Nouveau Monde (figure 35.38a), sont faciles à identifier. Tous sont arboricoles ; ils ont un nez plat et écrasé, et de nombreux d'entre eux attrapent des objets au moyen de leur longue queue préhensile.

Les simiiformes qui sont restés en Afrique sont à l'origine de deux lignées : les singes de l'Ancien Monde (figure 35.38b) et les hominoïdes (singes anthropoïdes et les humains, (figure 35.38c)). Les singes de l'Ancien Monde, comprennent des espèces vivant au sol ainsi que des espèces arboricoles. Aucune d'entre elles n'a de queue préhensile, leurs narines sont très rapprochées et leur nez pointe vers le bas ; certains ont des coussinets cutanés durcis adaptés à une position assise prolongée.

Hominoïdes

Les **hominoïdes** comprennent les **hominidés** (les humains et leurs ancêtres directs) et les singes anthropoïdes, qui comprennent les gibbons (genre *Hylobates*), les orangs-outangs (*Pongo*), les gorilles (*Gorilla*) et les chimpanzés (*Pan*). Les singes anthropoïdes ont un cerveau plus volumineux que celui des autres singes et, à l'exception du gibbon, qui est de petite taille, tous sont plus grands que les autres singes. Ils ont la faculté de s'adapter très facilement, plus que n'importe quel autre mammifère, sauf l'homme. Alors qu'ils étaient répandus en Afrique et en Asie, ils sont rares aujourd'hui, leur habitat étant réduit à quelques territoires minuscules. Ils n'ont jamais vécu en Amérique du Nord ou du Sud.

L'étude de l'ADN des singes anthropoïdes a expliqué en grande partie comment ils ont évolué. Les singes asiatiques ont évolué les premiers. La lignée menant aux gibbons a divergé des autres singes anthropoïdes, il y a environ 15 millions d'années, tandis que les orangs-outangs se séparaient, il y a environ 10 millions d'années (figure 35.39). Aucun groupe n'est apparenté étroitement à l'homme.

Les singes anthropoïdes africains ont évolué plus récemment, il y a 6 à 10 millions d'années. Ce sont les cousins les plus proches des humains. Le groupe taxonomique « singes anthropoïdes » est un groupe paraphylétique ; certains singes anthropoïdes sont plus apparentés aux hominidés qu'ils ne le sont à d'autres singes anthropoïdes. C'est pourquoi, certains taxonomistes ont même défendu l'idée qu'il fallait placer l'homme et les singes anthropoïdes dans une même famille zoologique, les hominidés.

Les fossiles des premiers hominidés (les humains et leurs ancêtres directs), décrits plus loin dans cette section, suggèrent que l'ancêtre commun des hominidés ressemblait davantage à un chimpanzé qu'à un gorille. Sur base de différences génétiques, les scientifiques estiment que les gorilles ont divergé de la lignée menant aux chimpanzés et à l'homme, il y a quelque 8 millions d'années.

Peu après la séparation de la lignée des gorilles, l'ancêtre commun à tous les hominidés s'est détaché de la lignée des chimpanzés pour commencer son évolution menant à l'homme. En raison du caractère récent de cette séparation, les gènes de l'homme et du chimpanzé n'ont pas eu le temps d'acquérir de nombreuses différences. Par exemple, la molécule d'hémoglobine humaine diffère de la protéine homologue du chimpanzé par un seul acide aminé. En général, l'homme et le chimpanzé montrent un niveau de similitude génétique que l'on ne trouve qu'entre espèces sœurs appartenant au même genre ! En fait, lorsque les généticiens ont séquencé le génome du chimpanzé, ils ont trouvé une similitude avec le génome humain de 99 % (voir chapitre 24)

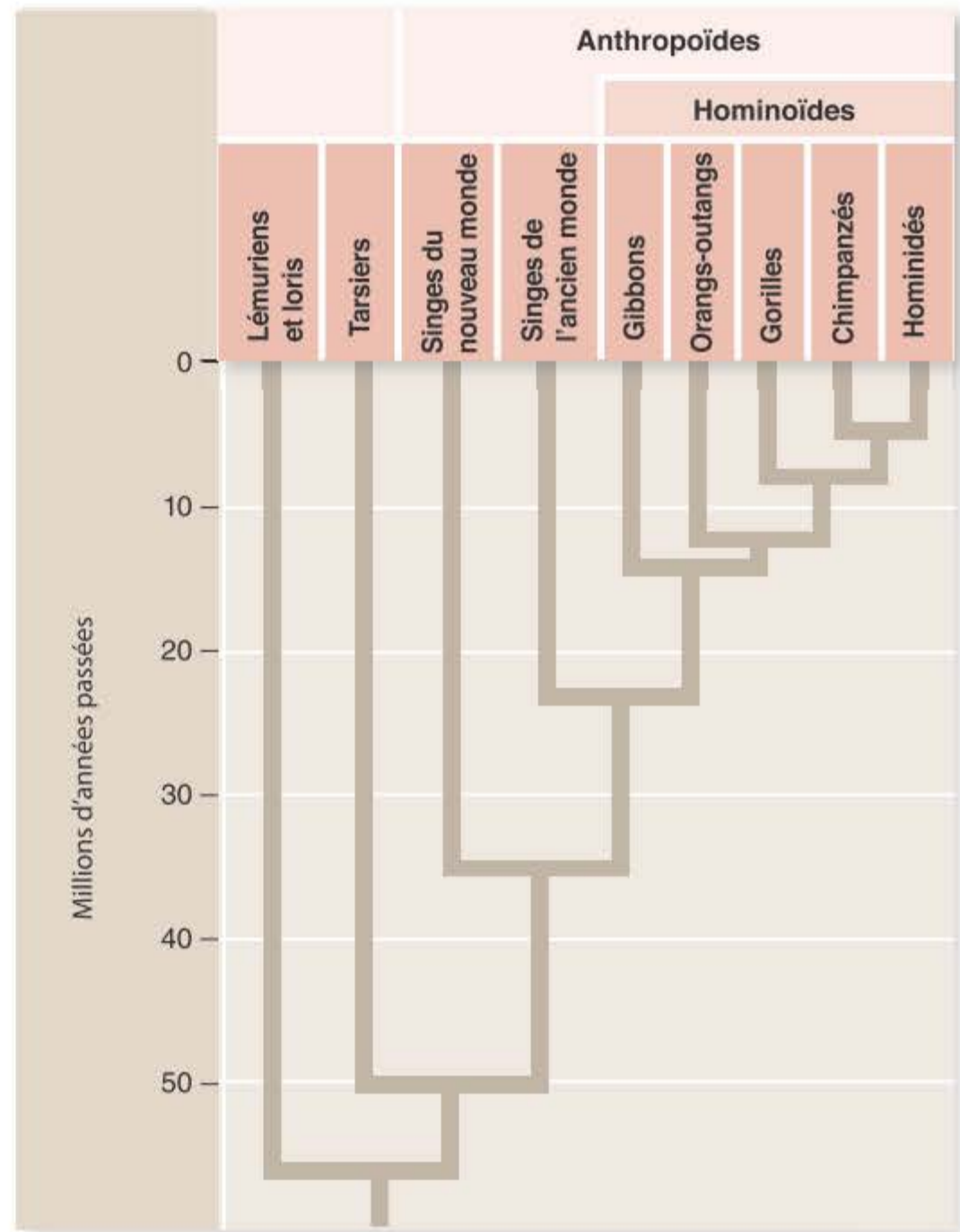


Figure 35.39 Un arbre phylogénétique des primates. Les prosimiens ont divergé très tôt dans l'évolution des primates, alors que les hominidés ont divergé beaucoup plus récemment. Les grands singes (anthropoïdes) constituent un groupe paraphylétique parce que certains d'entre eux sont plus étroitement liés à des espèces non simiesques (hominidés) qu'ils ne le sont à d'autres grands singes.

Les singes anthropoïdes comparés aux hominidés

On pense que l'ancêtre commun aux singes sans queue et aux hominidés grimpeait aux arbres. Ensuite, l'évolution des hominoïdes révèle différentes adaptations à la marche. Les hominidés sont devenus bipèdes, marchant debout, tandis que les singes anthropoïdes ont commencé à marcher sur les poings, c'est-à-dire en prenant appui sur la face dorsale de leurs doigts, alors que les autres singes utilisent la paume des mains.

Les humains se distinguent des singes anthropoïdes par plusieurs caractères anatomiques liés à la marche bipède. Puisque l'homme se déplace sur deux jambes, sa colonne vertébrale est plus incurvée que celle d'un singe, et la moelle épinière humaine sort de la base du crâne plutôt que de l'arrière. Son bassin s'est élargi et a pris la forme d'un bol, les os s'orientant vers l'avant afin que le corps prenne un appui direct sur les membres inférieurs. La hanche, le genou et le pied ont tous changé de proportions.

Étant bipède, l'homme prend appui sur les membres inférieurs, qui représentent 32 à 38 % du poids corporel et sont plus longs que les membres supérieurs, qui ne doivent pas porter le poids du corps et qui n'interviennent que pour 7 à 9 % du poids du corps humain. Les singes anthropoïdes africains utilisent leurs quatre membres pour marcher, le poids du corps étant réparti sur les membres supérieurs et inférieurs ; chez les gorilles, les membres supérieurs plus longs comptent pour 14 à 16 % du poids corporel, et les membres inférieurs, un peu plus courts, pour environ 18 %.

Les australopithèques furent les premiers hominidés

Il y a 5 à 10 millions d'années, le climat a commencé à se refroidir, et les vastes forêts africaines furent remplacées largement par la savane et des terres peu boisées. En conséquence de ces changements, un nouveau type d'hominoïde à la démarche bipède est apparu. Ces nouveaux hominoïdes sont classés comme hominidés, c'est-à-dire comme faisant partie de la lignée humaine.

Les groupes majeurs d'hominidés comprennent trois à sept espèces du genre *Homo* (selon la classification), sept espèces d'un genre plus ancien, au cerveau plus petit, *Australopithecus*, et plusieurs lignées encore plus anciennes (figure 35.40). Dans chaque cas où le fossile a permis l'identification, l'hominidé s'est révélé être bipède, ce qui constitue son caractère distinctif.

Ces dernières années, les anthropologues ont découvert une série remarquable de fossiles des premiers hominidés remontant à 6 ou 7 millions d'années. Montrant souvent un mélange de traits primitifs et modernes, ces fossiles ont jeté l'étude des premiers hominidés dans le trouble. Bien que l'inclusion de ces fossiles parmi les hominidés semble justifiée, seuls quelques spécimens ont été découverts, et ils ne fournissent pas suffisamment d'informations pour déterminer avec certitude leurs relations avec les australopithèques et les humains. La recherche de fossiles d'hominidés primitifs supplémentaire se poursuit.

Les premiers australopithèques

Notre connaissance des australopithèques est basée sur des centaines de fossiles, tous découverts dans le sud et l'est de l'Afrique, à l'exception d'un seul spécimen trouvé au Tchad. Il est probable, cependant, que les australopithèques vivaient sur un territoire africain beaucoup plus vaste. En effet, ce n'est que dans les régions australe ou orientale du continent que les paléontologues trouvent les sédiments datant de l'époque adéquate. L'évolution des hominidés semble avoir commencé par une diversification en plusieurs espèces. Les sept espèces identifiées jusqu'à présent fournissent la preuve que les australopithèques formaient un groupe varié.

Ces premiers hominidés pesaient environ 18 kg et mesuraient environ 1 m. Leur dentition était typiquement celle des hominidés, mais leur cerveau n'était pas plus volumineux que celui des singes anthropoïdes, en général 500 centimètres cubes (cm³) ou moins. Par comparaison, le cerveau du genre *Homo* dépasse généralement 600 cm³ ; le cerveau de l'*H. sapiens* moderne est d'environ 1 350 cm³.

La structure des fossiles d'australopithèques indique clairement qu'ils marchaient debout. Une preuve de la bipédie est fournie par 69 empreintes de pas d'hominidés trouvées à Laetoli en Afrique orientale. Deux individus, un plus grand que l'autre, marchaient debout à côté l'un de l'autre. Les empreintes de leurs pas ont été préservées sur une distance de 27 mètres dans une couche de poussière volcanique datant d'il y a 3,7 millions d'années. Il faut remarquer que le gros orteil n'était pas écarté latéralement comme chez les singes, ce qui indique que ces empreintes sont bien celles d'hominidés.

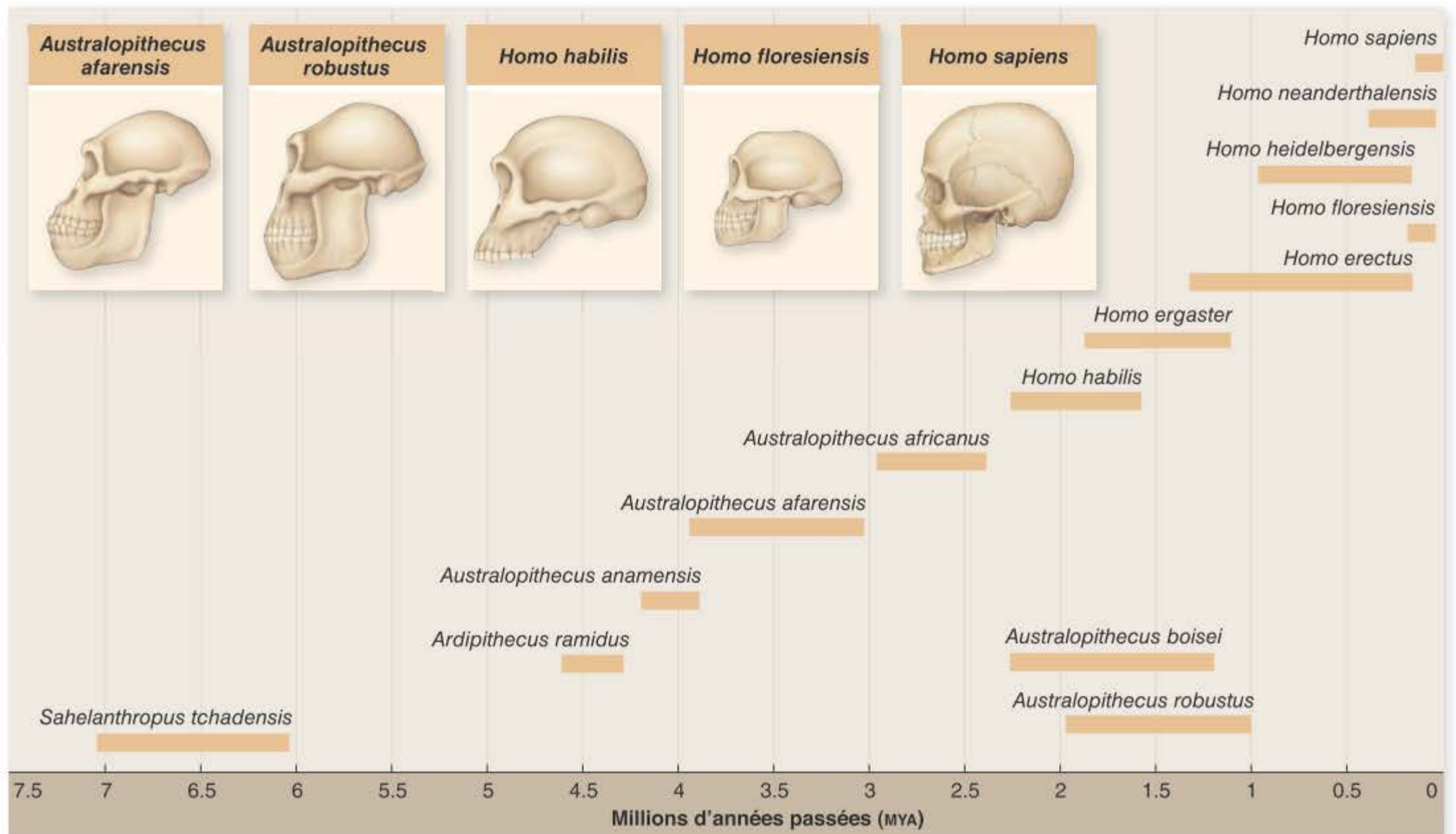


Figure 35.40 Histoire des fossiles d'hominidés. La plupart des fossiles hominoïdes sont repris ici (pas tous). De nouvelles espèces sont régulièrement découvertes, mais de grands débats surviennent parfois à propos de la question de savoir si un spécimen particulier représente une nouvelle espèce. Au cours des années récentes, certains scientifiques ont suggéré au contraire que trop d'espèces avaient été reconnues et que certaines espèces nommées n'étaient pas distinctes. Par exemple, on a proposé que *H. ergaster* et *H. habilis* devraient être considérés comme des populations de *H. erectus*.

Bipédie

La bipédie, qui marque l'apparition des hominidés, semble s'être développée lorsque les australopithèques ont quitté les forêts denses pour les forêts claires ou la savane.

Mais, l'augmentation de volume du cerveau est-elle apparue avant la bipédie ou est-ce l'inverse ? Cette question a fait l'objet de controverses. Une école de pensée proposait que le cerveau des hominidés avait d'abord grandi avant que les hominidés ne deviennent bipèdes. Une autre école de pensée considérait que la bipédie avait précédé l'élargissement cérébral, avançant l'argument que la bipédie avait libéré les membres supérieurs et permis ainsi la fabrication et l'usage des outils, ce qui aurait favorisé l'évolution du cerveau. Récemment, la découverte de fossiles déterrés en Afrique a mis fin au débat. Ceux-ci démontrent que la bipédie remonte à 4 millions d'années ; les genoux, le bassin et les os des jambes montrent tous les signes d'une station debout. Par ailleurs, une expansion significative du cerveau n'est apparue qu'il y a environ 2 millions d'années. Au cours de l'évolution des hominidés, la marche en position verticale a clairement précédé l'augmentation de taille du cerveau.

Quant à la raison du développement de la bipédie, elle reste encore discutée. Les premiers outils datent d'environ 2,5 millions d'années, aussi leur fabrication paraît une cause improbable. Voici quelques autres suggestions : la marche debout est plus rapide et requiert moins d'énergie que la progression à quatre pattes ; la position verticale permet aux hominidés de cueillir des fruits aux arbres et de voir par dessus les hautes herbes ; elle réduit la surface corporelle exposée aux rayons solaires ; elle permet aux hominidés semi-aquatiques de marcher dans l'eau ; elle aurait libéré les membres supérieurs et permis ainsi aux mâles d'apporter de la nourriture aux femelles, ce qui aurait favorisé la formation de couples. Toutes ces suggestions ont leurs supporters, mais aucune ne fait l'unanimité. L'origine de la bipédie, événement clé dans l'évolution des hominidés, reste un mystère.

Le genre *Homo* est apparu il y a environ 2 millions d'années

Les premiers humains (genre *Homo*) ont évolué à partir des australopithèques, il y a environ 2 millions d'années. L'ancêtre exact n'a pas été clairement défini, mais on pense communément qu'il s'agirait d'*Australopithecus afarensis* (le fameux fossile « Lucy » était un membre de cette espèce). Ce n'est que durant ces dernières 30 années que l'on a trouvé un nombre significatif de fossiles de l'*Homo* primitif. Un regain d'intérêt a entraîné une recherche intensive sur le terrain au cours de ces dernières années, et l'on annonce régulièrement de nouvelles découvertes ; chaque année, la représentation de la base de l'arbre évolutif humain devient plus claire. La description qui va suivre sera certainement dépassée rapidement par de futures découvertes, mais elle présente un bon exemple de travail scientifique.

Le premier homme : *Homo habilis*

Au début des années soixante, des outils de pierre ont été trouvés dispersés parmi des os d'hominidés à proximité du site où *A. boisei* avait été déterré. Bien que les fossiles aient été réduits en pièces, un crâne a pu être reconstitué laborieusement à partir de nombreux fragments. Il aurait contenu un cerveau ayant un volume d'environ 680 cm³, plus grand que celui des australopithèques qui oscille entre 400 et 550 cm³. En raison de la présence des outils, ce premier homme fut considéré comme habile, d'où le nom *Homo habilis*. Des parties de squelettes découvertes en 1986 indiquent qu'*H. habilis* était petit et avait des bras plus longs que ses jambes et un squelette très semblable à celui d'un australopithèque. À cause de cette similitude, de nombreux chercheurs ont d'abord douté de la nature humaine de ces fossiles.

Hors d'Afrique : *Homo erectus*

La représentation des premiers membres du groupe *Homo* manque de détails car elle a été construite à partir de trop peu de spécimens. Nous disposons par contre de beaucoup plus d'informations sur l'espèce qui a suivi, *Homo erectus* et *H. ergaster*, qui sont parfois considérés comme appartenant à une seule espèce très diversifiée (elle le serait à ce point que certains chercheurs ont suggéré que que *H. habilis*, devrait lui aussi y être inclus).

H. erectus et *H. ergaster* étaient beaucoup plus grands que *H. habilis* ; ils mesuraient environ 1,5 m. Ils avaient un cerveau plus volumineux, d'environ 1 000 cm³ et marchaient debout. Ils avaient des crêtes sourcilières proéminentes et, comme les humains actuels, une mâchoire arrondie. Mais, ce qui est encore plus intéressant ; la forme de l'intérieur du crâne suggère que *H. erectus* était capable de parler.

Se développant avec beaucoup plus de succès qu'*H. habilis*, *H. erectus* s'est rapidement répandu et a proliféré en Afrique et, durant 1 million d'années, il a migré en Asie et en Europe. Espèce sociale, *H. erectus* vivait en tribus de 20 à 50 membres, habitant souvent dans des cavernes. Ils réussissaient à chasser de grands animaux, qu'ils découpaient au moyen d'outils façonnés à partir d'os ou de silex et dont ils pouvaient cuire la chair sur le feu, comme le montre un site en Chine qui contenait les restes de chevaux, d'ours, d'éléphants et de rhinocéros.

H. erectus a survécu plus d'un million d'années, plus longtemps que n'importe quelle autre espèce humaine. Ces humains capables de s'adapter facilement ont disparu en Afrique, il y a seulement 500 000 ans, alors que les humains actuels émergeaient. Il est intéressant de noter qu'ils ont survécu encore plus longtemps en Asie, jusqu'il y a 250 000 ans.

Un nouvel ajout à la famille humaine : *Homo floresiensis*

Le monde a été surpris en 2004 en apprenant la découverte de fossiles d'une nouvelle espèce humaine, dans la petite île indonésienne de Flores

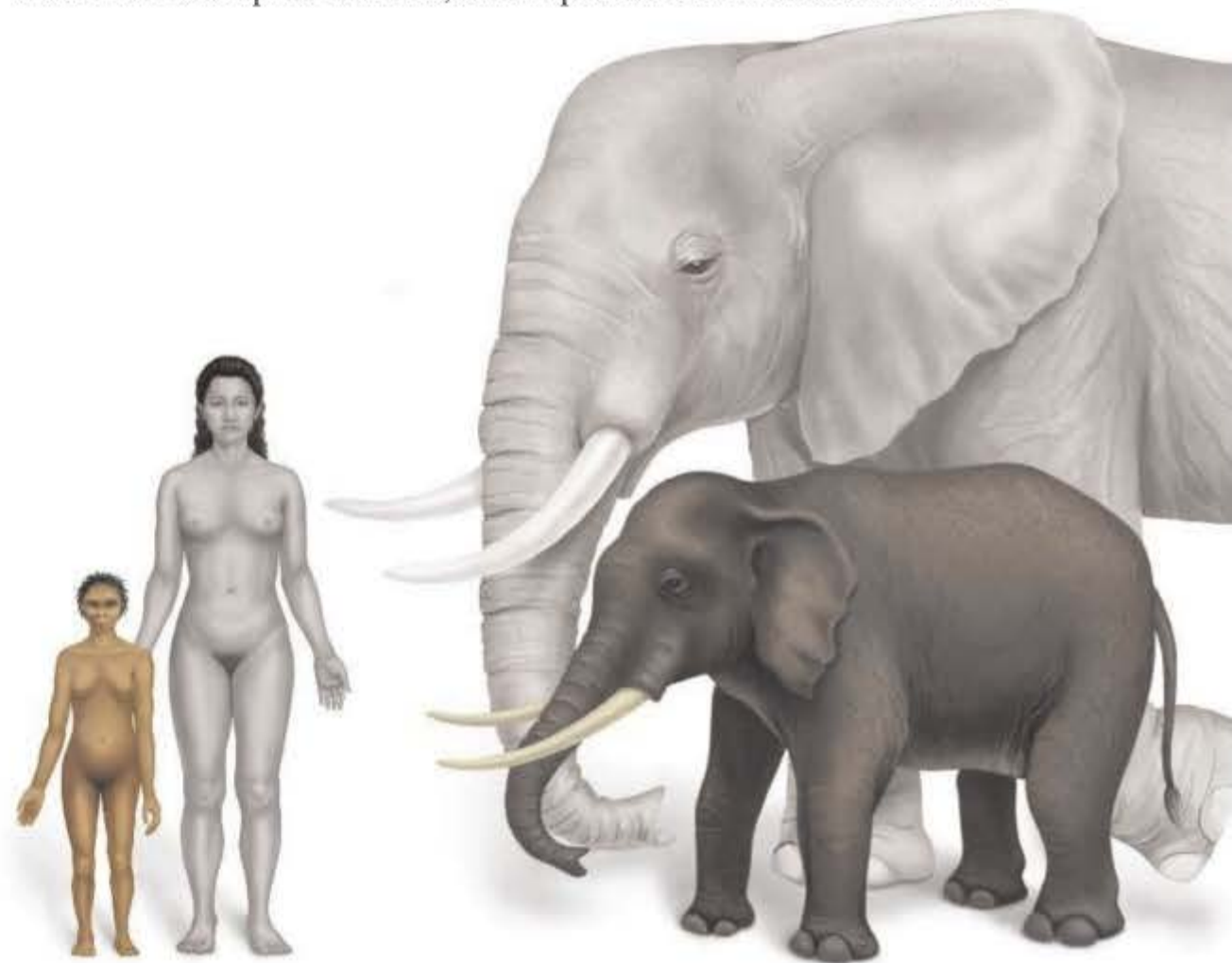


Figure 35.41 *Homo floresiensis*. Cette espèce de très petite taille (comparez la taille de la femme actuelle, à droite, à la femme *Homo floresiensis*, à gauche) a vécu sur la petite île de Flores, qui appartient maintenant à l'Indonésie. *H. floresiensis* avait pour proie une espèce d'éléphant nain, *Stegodon sondaari*, qui a également vécu sur l'île de Flores (comparez le avec l'éléphant d'Afrique, *Loxodonta african*, en gris).

(figure 35.41). *Homo floresiensis* était remarquable par sa petite stature, d'un mètre de haut seulement et un volume cérébral limité de 380 cm³, l'espèce a été rapidement surnommée « The Hobbit » d'après les personnages de la *Trilogie des Anneaux* de J. R. R. Tolkien. Tout aussi surprenant est l'âge des fossiles, dont le plus jeune ne date que de 15,000 ans.

En dépit de son caractère récent, un certain nombre de caractéristiques du squelette suggèrent à la plupart des scientifiques que l'*H. floresiensis* est plus étroitement liée à *H. erectus* qu'à *H. sapiens*. Si cette interprétation est correcte (tous les scientifiques ne sont pas d'accord à ce propos), elle indiquerait que la lignée d'*H. erectus* a persisté beaucoup plus longtemps qu'on ne le pensait ; presque jusqu'à présent. Cela voudrait dire également que, jusqu'à très récemment, *H. sapiens* n'était pas la seule espèce humaine sur la planète. Nous ne pouvons que spéculer sur la façon dont *H. floresiensis* et *H. sapiens* peuvent avoir interagi, et comment la grande différence de taille a pu affecter ces interactions.

On ignore pourquoi *H. floresiensis* a acquis une si petite taille, mais certains experts attribuent ce phénomène au « nanisme insulaire » ; des espèces mammaliennes isolées sur une île deviennent, au cours de l'évolution, beaucoup plus petites. De fait, une espèce d'éléphant miniature a également vécu à Flores, coexistant avec *H. floresiensis*, qui d'ailleurs chassait ces animaux. Ces derniers ont également disparu. L'intérêt pour le nanisme insulaire a été ainsi ravivé et l'on s'interroge sur les raisons de ce phénomène.

Humains modernes

L'histoire évolutive est entrée dans sa phase finale lorsque les humains à la morphologie moderne sont apparus pour la première fois en Afrique, il y a environ 600 000 ans. Les chercheurs qui mettent l'accent sur la diversité distinguent trois espèces d'humains modernes : *Homo heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* et *H. sapiens*. D'autres chercheurs regroupent les trois espèces en une, *H. sapiens* (« homme sage »).

Le plus ancien humain moderne, *H. heidelbergensis*, est connu grâce à un fossile âgé de 600 000 ans trouvé en Éthiopie. Bien qu'il ait coexisté avec *H. erectus* en Afrique, *H. heidelbergensis* a plus de caractères anatomiques avancés, entre autres une crête osseuse sur la ligne médiane du crâne, d'épaisses arcades sourcilières et un cerveau volumineux. De plus, le front et les os du nez ressemblent fort à ceux d'*H. sapiens*.

Pendant qu'*H. erectus* disparaissait, il y a environ 130 000 ans, une nouvelle espèce d'humains venue d'Afrique arrivait en Europe. *H. neanderthalensis* s'est probablement détaché de la lignée ancestrale menant aux humains modernes, il y a 500 000 ans. Comparé aux humains modernes, l'homme de Neandertal était petit, trapu et de corpulence robuste ; les os de la tête étaient massifs avec une face proéminente, des arcades sourcilières saillantes et un crâne volumineux.

L'homme de Cro-Magnon et l'homme de Neandertal

L'homme de Neandertal, classé par de nombreux paléontologues comme une espèce distincte, *Homo neanderthalensis*, tire son nom du lieu où son fossile fut découvert en 1856, la vallée du Neander en Allemagne. Cette population, qui était rare ailleurs qu'en Afrique, a commencé à proliférer en Europe et en Asie pour atteindre son apogée, il y a 70 000 ans.

Ces hommes fabriquaient divers outils, entre autres des grattoirs, des pointes de lance et des hachettes. Ils vivaient dans des huttes ou des cavernes. Ils prenaient soin de leurs blessés et malades et enterraient leurs morts, souvent en plaçant de la nourriture, des armes et même des fleurs auprès de la dépouille. Une telle attention envers le mort suggère fortement qu'ils croyaient en une vie après la mort, ce qui est une première manifestation évidente de pensée symbolique, caractéristique de l'homme moderne.

Les fossiles d'*H. neanderthalensis* disparaissent brusquement des archives paléontologiques, il y a environ 34 000 années et sont remplacés par des fossiles d'*H. sapiens*. Comme les premiers furent découverts dans un site appelé Cro-Magnon, dans une vallée française, ils furent appelés « hommes de Cro-Magnon ». Les chercheurs ont débattu longtemps de la question de savoir si les hommes de Cro-Magnon ont supplanté les Néandertaliens ou si les deux espèces se sont hybridées, fusionnant leur patrimoine génétique. Récemment, on a mis fin à ce débat par le séquençage du génome entier de plusieurs Néandertaliens. En utilisant des méthodes analytiques précises qui évitent la contamination par de l'ADN humain moderne, les chercheurs ont réussi à extraire l'ADN à partir d'os fossiles de Néandertaliens préservés dans des cavernes suffisamment froides. L'analyse des séquences génomiques dérivées de ces fossiles a révélé que le génome néandertalien diffère clairement de celui des hommes contemporains, ce qui indique que les Néandertaliens avaient un pool de gènes distinct de celui de nos ancêtres dits de Cro-Magnon. Néanmoins, des comparaisons détaillées indiquent que dans certaines populations humaines modernes, environ 4 % de l'ADN est d'origine néandertalienne, preuve qu'au moins un certain degré d'hybridation est survenu dans le passé.

Des séquences génomiques ont créé une surprise : les Denisoviens

Le projet « génome de Néandertal » a pris une tournure étonnante en 2009 lorsque des scientifiques ont séquencé l'ADN extrait d'un os de doigt datant de 41,000 ans et trouvé dans une caverne en Sibérie. Celle-ci contenait des vestiges de Néandertaliens et d'hommes modernes, aussi les chercheurs s'attendaient à ce que le doigt appartienne à l'un ou l'autre groupe. Cependant, à la surprise de tous, l'ADN n'appartenait à aucun. Il ressemblait plus à celui d'un Néandertalien qu'à celui d'un homme moderne. Le degré de différence suggérait que cet individu appartenait à une espèce d'hominidé dont on ignorait l'existence et qui aurait divergé des Néandertaliens il y a plus de 600,000 ans.

Ces hominidés, appelés Denisoviens sur base du nom de la caverne dans laquelle les fossiles ont été trouvés (Denisovia), restent un mystère. Tout ce dont les scientifiques disposent pour leurs études est l'os d'un doigt et deux molaires. Une autre découverte a surpris lorsque les chercheurs ont comparé le génome d'enisovien à celui des hommes modernes. Bien que la plupart des populations modernes soient dépourvues de traces d'ADN d'enisovien, certaines vivant dans des régions du Pacifique Sud ont jusqu'à 4 % d'ADN d'enisovien, ce qui suggère qu'à une certaine période, ces mystérieux hominidés se sont hybridés avec les ancêtres de certaines populations d'hommes modernes. Comment un groupe vivant dans une caverne en Sibérie peut-il avoir distribué ses gènes dans le Pacifique Sud ? C'est une des nombreuses questions sans réponse. Clairement, beaucoup, si pas tout, reste à élucider à propos des Denisoviens. Cependant, ces découvertes ont ouvert un tout nouveau champ d'étude, la *paléogénomique*. Celle-ci offre la perspective que de nouvelles espèces d'hominidés, absentes du registre des fossiles, seront découvertes.

Notre propre espèce : Homo sapiens

Diverses observations indiquent que les hommes de Cro-Magnon sont venus d'Afrique, où l'on a trouvé des fossiles qui avaient un aspect essentiellement moderne, mais remontaient à 100 000 ans. L'homme de Cro-Magnon semble avoir remplacé l'homme de Neandertal complètement au Moyen-Orient, il y a 40 000 ans, et s'est alors répandu à travers l'Europe, coexistant avec l'homme de Neandertal pendant plusieurs milliers d'années. Les hommes de Cro-Magnon, qui ont remplacé les hommes de Neandertal, avaient une organisation sociale complexe et l'on pense



Figure 35.42 Art de Cro-Magnon. Les rhinocéros font partie des animaux peints dans cette remarquable peinture découverte dans une caverne en 1995 près de Vallon-Pont d'Arc, France.

qu'ils étaient parfaitement capables de parler. On leur doit les belles peintures rupestres très élaborées, visibles dans toute l'Europe (Figure 35.42).

Des humains à l'apparence moderne se sont répandus jusqu'en Sibérie, d'où ils ont gagné l'Amérique du Nord où ils sont arrivés, il y a au moins 13 000 ans ; le retrait progressif de la glace aurait laissé une bande de terre connectant la Sibérie à l'Alaska. Il y a 10 000 ans, la population humaine mondiale était d'environ 5 millions ; aujourd'hui, elle est supérieure à 6 milliards.

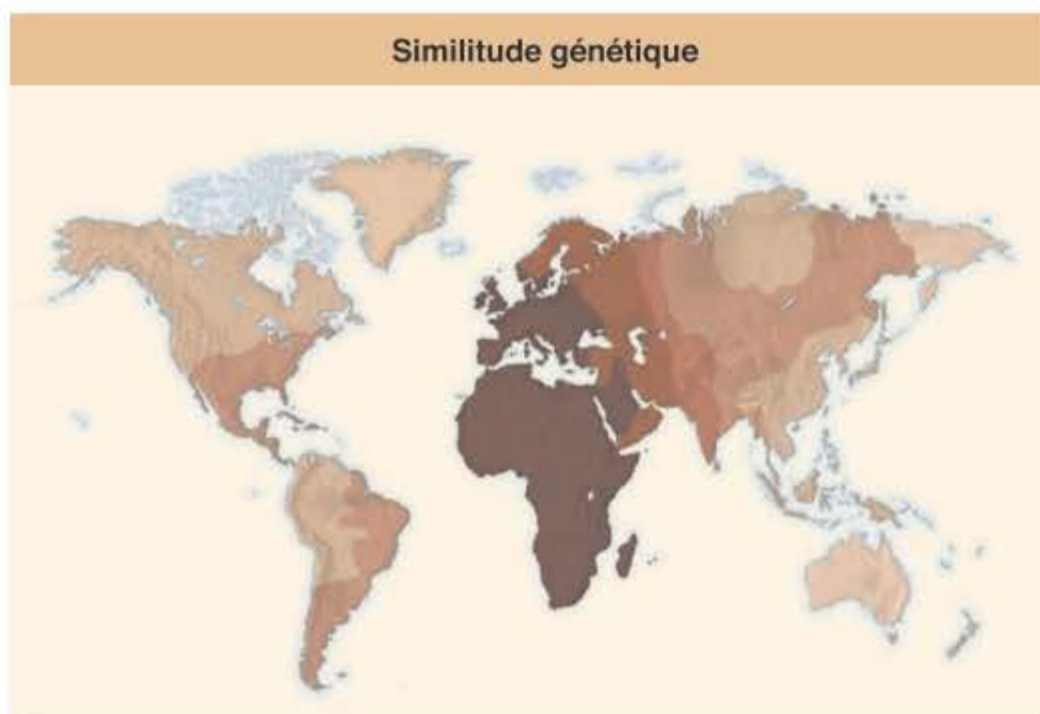
H. sapiens est la seule espèce survivante du genre *Homo*, et en fait le seul hominidé survivant. Parmi les découvertes paléontologiques inté-

ressantes, il faut mentionner celle de 20 squelettes bien conservés, y compris les crânes, dans une grotte près de Nazareth en Israël. Les techniques modernes de datation indiquent que ces humains vécurent, il y a 90 000 à 100 000 ans. Les os de la tête sont d'apparence et de taille modernes, avec une boîte crânienne courte, un front vertical et des arcades sourcilières peu saillantes ; la capacité crânienne était d'environ 1 550 centimètres cubes. Notre évolution a été marquée par une augmentation progressive de la taille du cerveau, ce qui nous distingue des autres animaux sur plusieurs points. Premièrement, les humains sont capables de fabriquer et d'utiliser des outils de manière efficace, une aptitude qui, plus que tout autre facteur, a été responsable de notre position dominante dans le règne animal. Deuxièmement, bien qu'il ne soit pas le seul animal capable de pensée conceptuelle, l'homme a raffiné et développé cette aptitude jusqu'à ce qu'elle devienne caractéristique de notre espèce. Finalement, nous utilisons un langage symbolique et parvenons, avec des mots, à former des concepts à partir de notre quotidien et transmettre cette expérience accumulée à la génération qui nous suit.

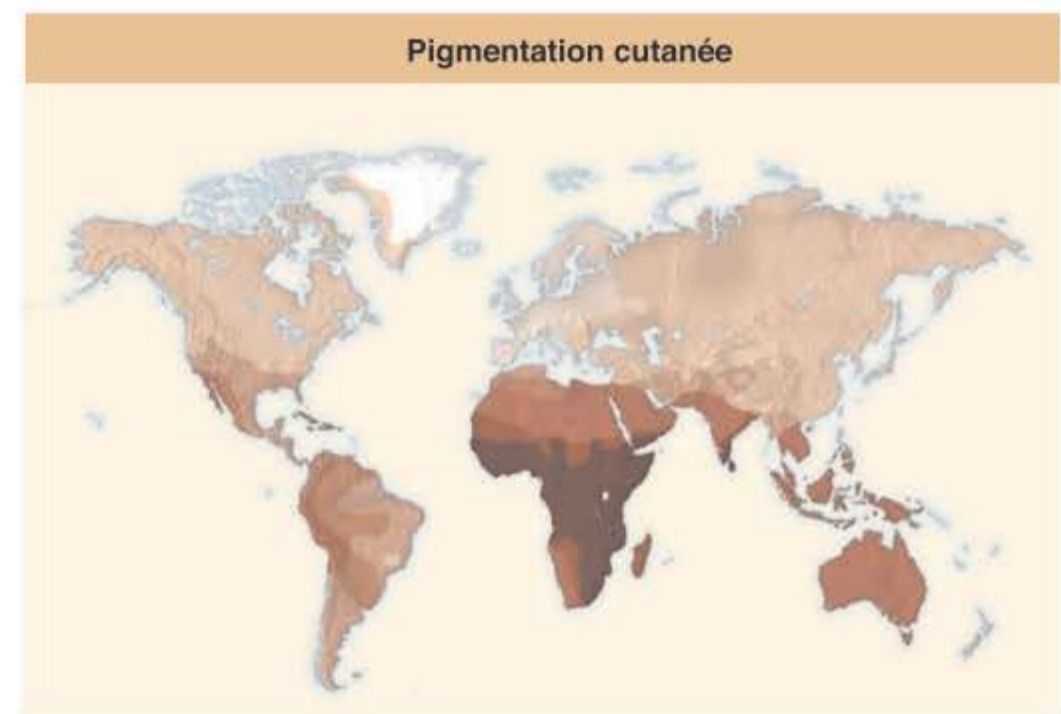
Ainsi, nous avons vécu ce qu'aucun autre animal n'a jamais connu : une évolution culturelle importante. Par la culture, nous avons trouvé des moyens de changer et d'adapter notre milieu, au lieu d'évoluer sous la pression de l'environnement. Nous contrôlons notre futur biologique comme jamais on n'aurait pu le faire auparavant, une perspective exaltante mais une responsabilité angoissante.

Races humaines

En se propageant à travers le monde et à l'instar de toutes les autres espèces, les êtres humains ont acquis des caractéristiques qui les différencient entre eux. Les populations autochtones apparaissent souvent très différentes de celles qui vivent ailleurs. Par exemple, les Européens du Nord ont souvent des cheveux blonds, une peau claire et des yeux bleus, tandis que les Africains ont en général des cheveux noirs, la peau sombre et les yeux bruns. Ces traits peuvent jouer un rôle dans l'adaptation des populations à leur environnement particulier. Les groupes sanguins peuvent être associés à l'immunité envers des maladies plus fréquentes dans certaines zones géographiques, et la peau foncée protège contre les effets nocifs du rayonnement ultraviolet, beaucoup plus intense sous les tropiques que dans les régions tempérées.



a.



b.

Figure 35.43 Les variations génétiques dans les populations humaines diffèrent des variations de couleur de peau. a. Variation génétique chez *Homo sapiens*. Les zones de même couleur correspondent aux populations ayant des profils génétiques semblables. Les similitudes génétiques ont été établies sur base de nombreux locus génétiques d'enzymes et de groupes sanguins. b. Similitudes de couleur de peau chez *Homo sapiens*. Les zones de même couleur correspondent aux populations qui partagent la même pigmentation cutanée et qui sont originaires de ces régions.

Tous les êtres humains sont capables de se reproduire entre eux et de générer une descendance fertile. Les raisons qui font choisir ou refuser tel ou tel partenaire sont purement psychologiques et comportementales (culturelles).

Le nombre de groupes dans lesquels l'espèce humaine pourrait logiquement être divisée est depuis longtemps un sujet de discussion. Certains anthropologues contemporains distinguent jusqu'à 30 « races », alors que d'autres réduisent ce nombre à trois : les caucasoïdes, les négroïdes et les orientaux. Les Indiens d'Amérique, les Bochimans et les Aborigènes sont des exemples de sous-groupes distinctifs particuliers, parfois considérés comme des groupes distincts.

Le problème d'une classification raciale des gens, ainsi que d'autres organismes, est l'absence de corrélation entre les divers critères utilisés pour définir une race ; ainsi la détermination est toujours un peu arbitraire. Les êtres humains sont orientés visuellement ; aussi, nous nous sommes appuyés sur des repères visuels, principalement la couleur de la peau, pour définir les races. Toutefois, lorsque d'autres types de caractéristiques, tels que les groupes sanguins, sont pris en compte, les variations observées correspondent très mal aux catégories raciales déterminées visuellement. En fait, si l'on devait répartir l'espèce humaine en sous-groupes sur une base génétique globale, la classification serait très différente de celle fondée sur la couleur de peau ou d'autres caractéristiques apparentes (figure 35.43).

Chez les êtres humains, il est tout simplement impossible de délimiter clairement des races qui reflètent des groupements biologiquement différenciés et bien définis. La raison est simple : tout au cours de l'histoire, les différents groupes de personnes ont constamment été mêlés et croisés les uns avec les autres. Ce flux de gène constant a empêché l'espèce humaine de se diviser en sous-espèces bien différenciées. Les caractéristiques qui sont différenciées au sein des populations, comme la couleur de la peau, représentent des exemples classiques de l'antagonisme entre les flux de gènes et la sélection naturelle. Comme vous l'avez vu au chapitre 20, lorsque la sélection est assez forte, comme la coloration sombre dans les régions tropicales, des populations peuvent se différencier, même en cas de flux génique. Cependant, même dans des

cas comme celui-ci, le flux de gènes continuera à maintenir, dans ces populations, une homogénéité relative à d'autres locus génétiques.

Pour cette raison, les variations observées dans l'espèce humaine sont peu représentatives des différences entre les races décrites. En fait, une étude a calculé que seulement 8 % de toutes les variations génétiques entre humains pourraient être pris en compte pour expliquer les différences qui existent entre les groupes raciaux ; en d'autres termes, les catégories raciales humaines ne représentent que très mal les variations génétiques humaines. C'est pourquoi, la plupart des biologistes contemporains rejettent les classifications raciales humaines comme modèles reflétant la différenciation biologique de l'espèce humaine. Il s'agit là d'un constat biologique qui plaide pour que chaque être humain soit traité sur base de ses mérites propres et non comme membre d'une « race » particulière.

Synthèse 35.9

Les primates comprennent les prosimiens, les singes, les singes anthropoïdes et les humains (hominidés). Les primates ont des doigts et des orteils préhensiles ainsi qu'une vision binoculaire. Les hominidés ont divergé des autres primates par le développement de la locomotion bipède qui a conduit à un certain nombre d'adaptations supplémentaires, y compris la modification de la colonne vertébrale, du bassin et des membres. Plusieurs espèces d'*Homo* sont apparues en Afrique, et certaines ont émigré en Europe et en Asie. Notre propre espèce, *Homo sapiens*, est capable de pensée conceptuelle, d'utiliser des outils ; c'est le seul animal apte au langage symbolique. Des variations considérables existent dans les populations humaines, mais les races reconnues, essentiellement fondées sur la couleur de peau, ne reflètent pas des différences biologiques significatives.

- *Lequel de ces groupes est monophylétique : les prosimiens, les singes, les singes anthropoïdes, les hominidés ?*



Résumé

35.1 Échinodermes

Les échinodermes sont anciens et facilement reconnaissables

Les échinodermes sont caractérisés par un développement deutérostomien, une symétrie pentamérique, un système ambulacraire et un endosquelette couvert par un épiderme délicat.

La symétrie des échinodermes est bilatérale chez les larves, mais pentaradiaire chez les adultes

Les larves des échinodermes sont bilatérales, mais les adultes sont pentaradiaires.

Les échinodermes comprennent cinq classes existantes

Les cinq classes d'échinodermes sont Asteroidea (étoiles de mer), Crinoidea (lys de mer), Echinoidea (oursins et dollars des sables), Holothuroidea (concombres de mer) et Ophiuroidea (ophiures).

35.2 Cordés

Les cordés partagent, à un certain moment de leur développement, quatre traits : un tube neural unique et creux ; une corde flexible, la notocorde ; des fentes ou poches branchiales et une queue postnatale (voir figure 35.4).

35.3 Cordés non vertébrés

Les tuniciers ont des formes larvaires de cordés.

Les tuniciers ont une forme larvaire qui présente tous les caractères d'un cordé, mais leur forme adulte est sessile et ressemble à un sac.

Les amphioxus sont de petits cordés marins.

Les amphioxus ont des caractères de cordés durant toute leur vie, mais comme adultes ils n'ont pas d'os et n'ont pas de tête distincte (voir figure 35.6).

35.4 Cordés vertébrés

Les vertébrés ont des vertèbres, une tête distincte et d'autres particularités.

Chez les vertébrés, une colonne vertébrale enferme et protège le cordon nerveux dorsal. La tête distincte et bien différenciée est porteuse d'organes sensoriels. Les vertébrés ont aussi des organes internes spécialisés et un endosquelette osseux ou cartilagineux.

Les vertébrés sont apparus il y a un demi-milliard d'années : vue d'ensemble.

Chez les poissons, l'acquisition d'une mâchoire articulée a été un progrès important. D'autres changements ont permis une migration vers la terre ferme, aboutissant au développement des amphibiens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères (voir figure 35.11).

35.5 Poissons

Les poissons présentent cinq caractères principaux.

Les traits principaux des poissons sont : une colonne vertébrale osseuse ou cartilagineuse, des mâchoires, des paires d'appendices, des branchies internes et un système circulatoire fermé.

Les requins, pourvus d'un squelette cartilagineux, sont devenus de redoutables prédateurs.

Les requins, les raies et les pocheteaux sont des poissons cartilagineux. Les requins ont acquis une forme hydrodynamique propice à la natation rapide ainsi que des dents qui leur permettent de saisir, tuer et dévorer facilement des proies.

Le système de la ligne latérale des requins et des poissons osseux est un système sensoriel qui détecte les changements des ondes de pression.

Les poissons osseux dominent le monde aquatique.

Les poissons osseux sont soit à nageoires rayonnées (Actinopterygii) ou à nageoires lobées (Sarcopterygii). Les nageoires des actinoptérygiens sont renforcées par des rayons osseux parallèles.

Les poissons à nageoires lobées ont conduit au passage sur la terre ferme.

Les sarcoptérygiens ont des nageoires lobées musclées avec des os articulés (voir figure 35.16). Ces structures se seraient différenciées en membres permettant les déplacements sur la terre ferme.

35.6 Amphibiens

Les amphibiens actuels ont cinq caractères distinctifs.

Les adaptations des amphibiens sont : des pattes, des poumons, une respiration cutanée, des veines pulmonaires et un cœur partiellement divisé.

Les amphibiens ont surmonté les difficultés de la vie terrestre.

La vie terrestre impliquait une adaptation à la gravité et donc de porter un corps d'un certain poids, mais aussi de pouvoir respirer en dehors de l'eau et d'éviter la dessiccation.

Les amphibiens actuels appartiennent à trois groupes.

Les anoures (grenouilles et crapauds), à l'état adulte, n'ont pas de queue ; beaucoup passent par le stade larvaire de têtard. Les caudés ou urodèles (salamandres et tritons) ont une queue à l'état adulte et leurs larves ressemblent à des formes adultes. Les apodes (cécilies) n'ont pas de pattes.

35.7 Reptiles

Les reptiles présentent trois caractéristiques importantes.

Les reptiles pondent un œuf amniotique imperméable à l'eau ; ont une peau sèche et imperméable, et leur respiration est thoracique (voir figure 35.20).

Les reptiles modernes pratiquent la fécondation interne et sont ectothermiques.

Les reptiles ont dominé la terre durant 250 millions d'années.

Les synapsides ont donné naissance aux thérapside qui ont donné ensuite la lignée des mammifères. Les reptiles et les oiseaux actuels proviennent des diapsides.

Les reptiles actuels appartiennent à quatre groupes.

Les quatre groupes de reptiles sont les chéloniens (tortues marines et terrestres) ; les rhynchocéphales (tuataras ou sphénodons) ; les squamates (lézards et serpents) et les crocodiliens (crocodiles et alligators)

35.8 Oiseaux

Les caractéristiques principales des oiseaux sont les plumes et la légèreté du squelette.

La plume est une écaille reptilienne modifiée. Les plumes fournissent le support permettant à l'oiseau de planer et de voler, mais aussi de garder sa chaleur (voir figure 35.28)

La légèreté du squelette des oiseaux est une adaptation au vol.

Les oiseaux sont apparus il y a environ 150 millions d'années.

Les oiseaux proviennent des dinosaures théropodes. Les plumes sont probablement apparues d'abord pour assurer une isolation ; ensuite, elles ont été adaptées au vol.

Les oiseaux actuels sont diversifiés, mais partagent plusieurs caractères.

Outre les caractères principaux, les oiseaux ont une respiration et une circulation particulièrement efficaces et sont endothermiques.

35.9 Mammifères

Les mammifères ont un pelage, des glandes mammaires et d'autres caractéristiques.

Les mammifères se distinguent par leur fourrure et par des glandes mammaires, qui fournissent le lait aux jeunes. Les mammifères sont également endothermiques.

Les mammifères ont divergé il y a environ 220 millions d'années.

Les mammifères proviennent des thérapside (synapsides) et ont atteint une diversité maximale il y a environ 15 millions d'années.

Les mammifères actuels se répartissent en trois groupes.

Les monotrèmes pondent des œufs avec coquille. Chez les marsupiaux, un embryon achève son développement dans une poche. Les mammifères placentaires produisent un placenta dans l'utérus afin de nourrir l'embryon.

35.10 Évolution des primates (figure 35.39)

Les primates partagent deux innovations : des doigts et orteils préhensiles et une vision binoculaire.

La lignée des anthropoïdes a conduit aux premiers humains.

Les primates les plus primitifs furent les prosimiens ; les simiiformes, qui comprennent les singes, les grands singes ou singes sans queue et les humains, ont évolué plus tard. Les hominoïdes comprennent les singes anthropoïdes (grands singes ou singes sans queue) et les hominidés ou les humains.

Les australopithèques furent les premiers hominidés.

Les caractères distinctifs des hominidés sont la position verticale et la bipédie.

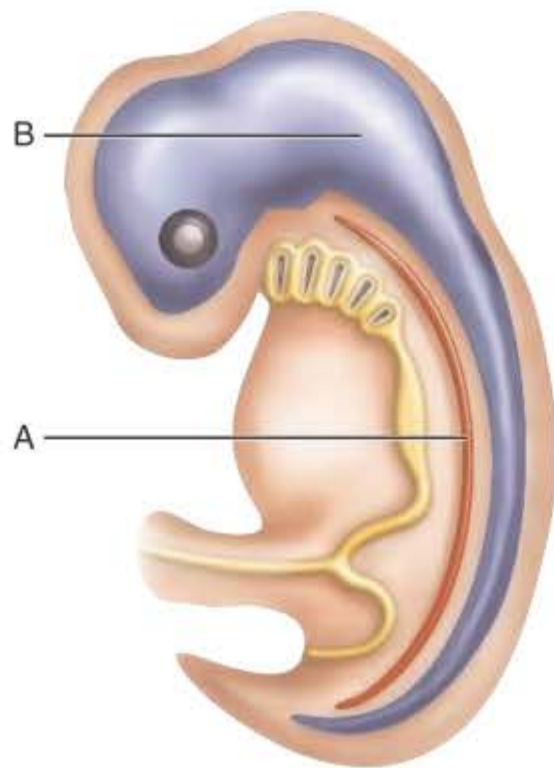
Le genre Homo est apparu il y a environ 2 millions d'années.

Une augmentation de la taille corporelle et du cerveau est caractéristique des espèces *Homo* primitive. *Homo sapiens* est la seule espèce existante. Les caractères humains sont notamment : une pensée conceptuelle, l'utilisation d'outils et un langage symbolique.



COMPRENDRE

- Laquelle des structures suivantes ne fait pas partie du système ambulacraire d'un échinoderme ?
 - Les ossicules
 - Les ampoules
 - les canaux radiaires
 - les madréporites
- Laquelle des affirmations suivantes concernant toutes les espèces de cordés est fautive ?
 - Les cordés sont des deutérostomiens.
 - Une notocorde est présente chez l'embryon.
 - La notocorde est entourée d'os ou de cartilage.
 - Tous possèdent une queue postnatale durant le développement embryonnaire.
- Dans la figure suivante, la structure A est _____ et la structure B est _____
 - un tractus digestif complet ; une notochorde
 - une moelle épinière ; un tube neural
 - une notocorde ; un tube neural
 - des fentes pharyngées ; une notocorde.
- Durant l'embryogenèse, une crête neurale se développe chez tous les cordés suivants, sauf chez
 - les céphalocordés.
 - les reptiles.



- les oiseaux.
 - les mammifères.
- La, ou les, ___ des poissons osseux a, ou ont, évolué pour contrer les effets de l'augmentation de la densité osseuse
 - branchies
 - mâchoires
 - vessie natatoire
 - dents
 - Pourquoi l'acquisition de veines pulmonaires était importante pour les amphibiens ?
 - Pour transporter l'oxygène vers et à partir des poumons
 - Pour augmenter le métabolisme
 - Pour augmenter la circulation sanguine cérébrale
 - Aucune de ces raisons

- Lequel des groupes suivants est dépourvu d'un cœur à quatre chambres ?
 - Oiseaux
 - Crocodyliens
 - Mammifères
 - Amphibiens
- Tous les caractères suivants sont propres aux reptiles sauf
 - respiration cutanée.
 - œuf amniotique.
 - respiration thoracique.
 - peau sèche et imperméable.
- Laquelle des adaptations évolutives suivantes permet aux oiseaux de voler ?
 - Structure des plumes
 - Températures métaboliques élevées
 - Augmentation de l'efficacité respiratoire
 - Les trois

APPLIQUER

- La raison pour laquelle les oiseaux et les crocodyliens construisent des nids pourrait être la suivante
 - ils sont à sang chaud.
 - les deux mangent des poissons.
 - les deux ont hérité de ce trait d'un ancêtre commun.
 - les deux sont ectothermes.
- Lequel de ceux-ci est le parent le plus proche du dipneuste ?
 - Myxine
 - Requin
 - Poisson à nageoires rayonnées
 - Mammifères
- Le fait que les monotrèmes pondent des œufs
 - indique qu'ils sont plus proches de certains reptiles qu'ils ne le sont de certains mammifères.
 - est un caractère plésiomorphe.
 - démontre que l'œuf amniotique a évolué à de multiples reprises.
 - est le résultat de l'ectothermie.

RÉVISION

- Certains scientifiques pensent que les plumes n'ont pas évolué d'abord pour le vol, mais plutôt pour l'isolation. Quels sont les avantages que cela aurait-il eu pour les premiers oiseaux incapables de voler ?
- Certains affirment que les dinosaures n'ont pas « disparu » ; ils sont avec nous aujourd'hui. Quelles sont les observations qui étayent cette affirmation ?
- En quoi la diversification évolutive des hominidés ressemble-t-elle à celle des chevaux qui a été décrite au chapitre 21 ?