



VOS OUTILS INTERACTIFS



Consultez votre
MANUEL NUMÉRIQUE,
qui vous donne accès
aux animations,
aux exercices et à la
plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 34.1** Quel lien y a-t-il entre cet organisme primitif et l'humain ?

CONCEPTS CLÉS

- 34.1** Les cordés possèdent une notocorde et un tube neural dorsal creux
- 34.2** Les vertébrés sont des cordés pourvus d'une colonne vertébrale
- 34.3** Les gnathostomes sont des vertébrés pourvus de mâchoires
- 34.4** Les tétrapodes sont des gnathostomes pourvus de membres
- 34.5** Les amniotes sont des tétrapodes dont l'œuf est adapté au milieu terrestre
- 34.6** Les mammifères sont des amniotes recouverts de poils et produisant du lait
- 34.7** Les humains sont des mammifères bipèdes pourvus d'un cerveau volumineux

Un demi-milliard d'années d'évolution pour les vertébrés

Au début de la période cambrienne, il y a environ 530 millions d'années, les océans de la Terre abritaient une incroyable diversité d'animaux invertébrés. Les prédateurs utilisaient leurs pinces et leurs mandibules pour capturer et dépecer leurs proies. De nombreux animaux étaient munis de pointes et d'enveloppes protectrices, de même que de pièces buccales complexes qui leur permettaient de filtrer les particules alimentaires en suspension dans l'eau.

Au milieu de toute cette agitation flottaient doucement de minces créatures longues de 3 cm qui auraient facilement pu passer inaperçues : les membres de l'espèce *Myllokunmingia fengjiaoa* (**figure 34.1**). Dépourvue d'armure et d'appendices, cette espèce primitive était étroitement apparentée à l'un des groupes d'animaux qui ont connu le plus de succès dans l'eau, sur la terre ferme et dans les airs : les **vertébrés**. Ceux-ci doivent leur nom aux vertèbres, la série d'os dont est constituée la colonne vertébrale, ou épine dorsale.

Durant plus de 150 millions d'années, les vertébrés n'ont vécu que dans les océans, mais il y a environ 365 millions d'années, l'apparition des membres dans une lignée de vertébrés a permis le passage de ces animaux à la terre ferme. Au fil du temps, alors qu'ils s'adaptaient à la vie sur terre, les descendants de ces organismes colonisateurs primitifs ont donné naissance aux trois groupes de vertébrés terrestres actuels : les amphibiens, les reptiles (y compris les oiseaux) et les mammifères.

Il existe approximativement 57 000 espèces de vertébrés, nombre relativement peu élevé en regard du million d'espèces d'insectes qui colonisent la Terre. Mais

les vertébrés compensent le faible nombre d'espèces par la *disparité*, c'est-à-dire par l'énorme variété de leurs caractéristiques, telle la masse corporelle. Les vertébrés comptent certains des animaux les plus lourds à avoir foulé le sol de la planète, comme les dinosaures herbivores, dont la masse atteignait les 40 000 kg (soit l'équivalent de plus de 13 camionnettes). C'est aussi le cas du plus gros animal de tous les temps, le rorqual bleu, dont la masse peut dépasser 100 000 kg. À l'autre bout du spectre, *Schindleria brevipinguis*, un poisson, ne mesure que 8,4 mm de longueur et est à peu près 100 milliards de fois plus léger que le rorqual bleu.

Dans le présent chapitre, nous examinerons les hypothèses actuelles sur le développement des vertébrés à partir d'ancêtres invertébrés. Nous suivrons les étapes de l'évolution du plan d'organisation corporelle, de la notocorde à la tête puis au squelette ossifié, et nous étudierons les principaux groupes de vertébrés (tant vivants que disparus) ainsi que l'histoire de l'évolution de notre propre espèce, *Homo sapiens*.

CONCEPT 34.1

Les cordés possèdent une notocorde et un tube neural dorsal creux

Les vertébrés font partie de l'embranchement des **cordés**, des animaux bilatériens (à symétrie bilatérale) appartenant au clade des deutérostomiens (voir la figure 32.11). Comme le montre la **figure 34.2**, deux groupes d'invertébrés deutérostomiens sont plus proches des vertébrés que des autres invertébrés : les urocordés et les céphalocordés. Aussi, avec les vertébrés, ils forment l'embranchement des cordés.

Les caractères dérivés des cordés

Tous les cordés ont en commun un ensemble de caractères dérivés, bien que, chez beaucoup d'espèces, certains de ces caractères n'existent qu'au stade embryonnaire. La **figure 34.3** illustre les quatre principales caractéristiques des cordés : la notocorde, le tube neural dorsal creux, les rainures (ou fentes) branchiales et la queue musculaire postanale.

La notocorde

Les embryons de tous les cordés ainsi que certains cordés adultes sont pourvus d'une **notocorde** (ou corde dorsale), qui est à l'origine du nom de cet embranchement, c'est-à-dire une tige flexible longitudinale située entre le tube digestif et le tube neural. Cette tige se compose de cellules volumineuses remplies de liquide et recouvertes d'un tissu fibreux assez rigide. Elle constitue un squelette relativement simple qui s'étend sur presque toute la longueur de l'animal, et, chez les larves ou les adultes qui la conservent, elle présente une structure ferme mais flexible sur laquelle les muscles s'appuient pour exécuter les mouvements permettant la natation. Mais, chez la plupart des vertébrés, un squelette articulé plus complexe se met en place autour de la notocorde ancestrale ; l'adulte n'en conserve que des résidus embryonnaires (chez l'humain, par exemple, elle se réduit à la matière gélatineuse des disques intervertébraux).

Le tube neural dorsal creux

Le **tube neural** de l'embryon d'un cordé se forme à partir d'un feuillet de l'ectoderme qui s'enroule en position dorsale par rapport au tube digestif et à la notocorde. Ce tube neural dorsal creux est propre aux cordés. Les invertébrés, eux, ont des cordons nerveux pleins, situés habituellement dans la partie ventrale. Le tube neural des cordés donne naissance au système nerveux central, qui comprend le cerveau et la moelle épinière.

Les rainures branchiales ou fentes branchiales

Le tube digestif des cordés s'étend de la bouche à l'anus. La région située juste à l'arrière de la bouche est le pharynx. Chez tous les embryons se forme sur les côtés du pharynx une série de petits sacs séparés par des sillons (appelés **rainures branchiales**). Chez la plupart des espèces, ces sillons deviennent des fentes qui s'ouvrent dans le pharynx. Ces **fentes branchiales** permettent à l'eau qui entre dans la bouche de ressortir sans avoir à parcourir tout le tube digestif. Pour un grand nombre de cordés invertébrés, elles servent à filtrer les aliments. Chez les vertébrés (à l'exception des vertébrés dotés de membres, les *tétrapodes*), ces fentes et les arcs branchiaux qui les soutiennent se sont modifiés de façon à permettre notamment les échanges gazeux et portent le nom de branchies. Les rainures branchiales des tétrapodes ne se transforment pas en fentes. Les arcs branchiaux qui entourent les fentes branchiales se développent pour former certaines parties de l'oreille ou d'autres structures du cou et de la tête.

La queue musculaire postanale

Les cordés possèdent une queue qui s'étend au-delà de l'anus, bien que, chez bon nombre d'espèces, celle-ci diminue considérablement au cours du stade embryonnaire. Par contre, chez la majorité des animaux autres que les cordés, le tube digestif occupe presque toute la longueur de l'organisme. La queue des cordés comprend des éléments squelettiques et musculaires, et contribue à propulser de nombreuses espèces aquatiques.

Les céphalocordés

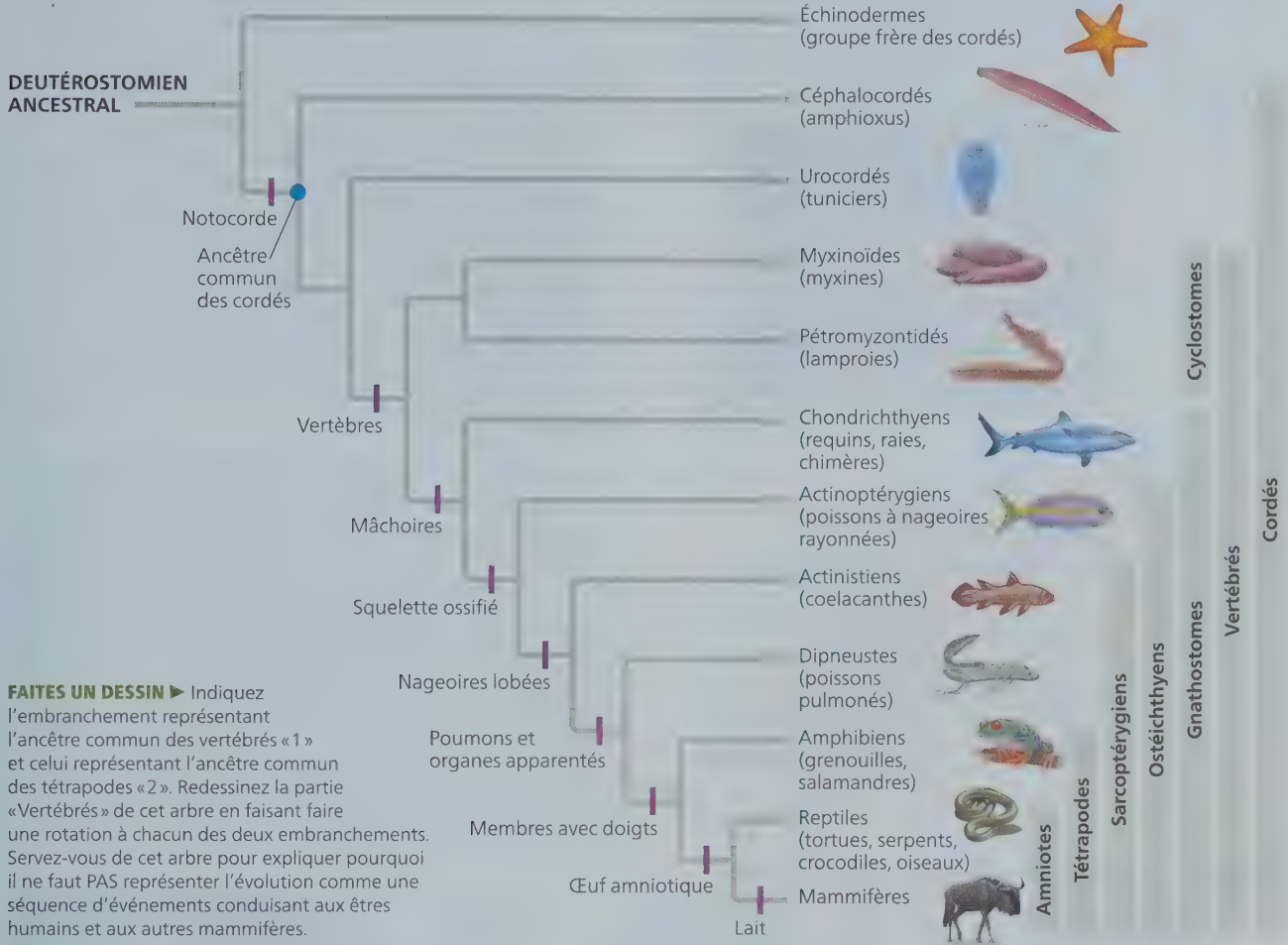


Céphalocordés

- Urocordés
- Myxinoïdes
- Pétromyzontidés
- Chondrichthyens
- Actinoptérygiens
- Actinistiens
- Dipneustes
- Amphibiens
- Reptiles
- Mammifères

Le groupe de cordés vivants le plus fondamental (dont la divergence est la plus précoce) se compose d'animaux appelés **amphioxus**, du sous-embranchement des céphalocordés. Leur forme rappelle celle d'une lame (**figure 34.4**). Au cours de leur stade larvaire, ils acquièrent une notocorde, un tube neural dorsal creux, de nombreuses fentes branchiales et une queue musculaire postanale. Les larves se nourrissent de plancton et se déplacent par une suite de mouvements natatoires ascendants

▼ **Figure 34.2 La phylogénèse des cordés modernes.** Cette hypothèse phylogénétique montre les principaux clades de cordés en corrélation avec l'autre grand clade de deutérostomiens, les échinodermes (voir le concept 33.5). Quelques-uns des caractères dérivés de certains clades sont indiqués; par exemple, seuls les gnathostomes possèdent une mâchoire. Chez certaines lignées, des caractères dérivés se sont perdus au fil du temps ou se sont atténués; les myxines et les lamproies, par exemple, sont des vertébrés dotés de vertèbres rudimentaires.



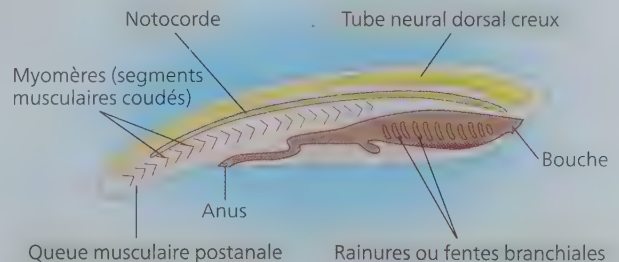
et de plongées passives. En descendant, elles retiennent dans leur pharynx du plancton et d'autres matières en suspension.

Au stade adulte, les amphioxus peuvent atteindre 6 cm de longueur. Ils conservent les principaux caractères des cordés et ressemblent beaucoup au cordé type représenté à la figure 34.3. Après sa métamorphose, l'amphioxus adulte se tortille à reculons dans le sable, ne laissant sortir que sa partie antérieure. Les cirres génèrent un mouvement d'eau vers sa bouche. Les minuscules particules de nourriture sont alors retenues par le filet muqueux qui recouvre les fentes branchiales. L'eau sort par ces fentes, tandis que les particules de nourriture se dirigent vers l'intestin. Chez l'amphioxus, le pharynx et les fentes branchiales participent jusqu'à un certain degré aux échanges gazeux, qui s'effectuent principalement à travers certaines parties de l'enveloppe externe.

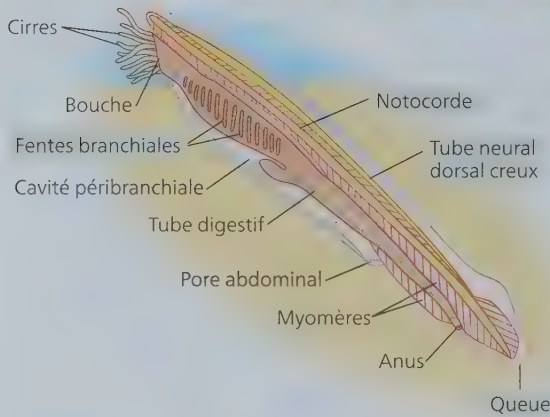
L'amphioxus quitte fréquemment son terrier pour nager vers un nouveau site. Bien qu'il soit un piètre nageur, il utilise, de façon rudimentaire, la même technique de nage que les poissons. Il contracte de manière coordonnée ses muscles disposés en chevrons successifs (>>>) le long de sa notocorde, qui peut

alors exécuter un mouvement sinusoïdal (~) latéral. Cette organisation musculaire constituée d'une série de myomères témoigne de la segmentation de l'amphioxus. Les myomères se forment à partir de blocs de mésoderme appelés **somites** qui se trouvent de chaque côté de la notocorde chez l'embryon des cordés.

▼ **Figure 34.3 Les caractéristiques des cordés.** Tous les cordés possèdent, à un stade ou à un autre de leur développement, quatre caractéristiques propres à leur embranchement.

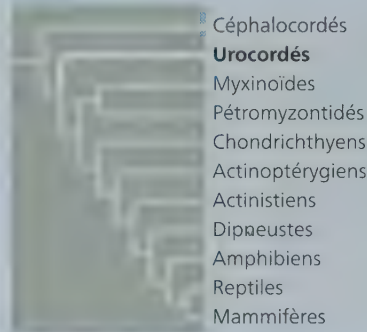


▼ **Figure 34.4** L'amphioxus, *Branchiostoma lanceolatum* (sous-embanchement des céphalocordés). Ce petit animal invertébré possède les quatre principales caractéristiques des cordés. L'eau pénètre par la bouche, traverse les fentes branchiales, passe dans la cavité péribranchiale et ressort par le pore abdominal. Des cirres semblables à des tentacules empêchent les grosses particules de pénétrer dans la bouche. Grâce à ses myomères (muscles segmentés visibles sur la photo), cet amphioxus se déplace en faisant des mouvements sinusoïdaux.



Présents notamment dans les eaux côtières européennes, les amphioxus se font généralement rares; dans quelques régions cependant (dont celle de la baie de Tampa, sur la côte ouest de la Floride), leurs populations atteignent parfois une densité de plus de 5 000 individus par mètre carré.

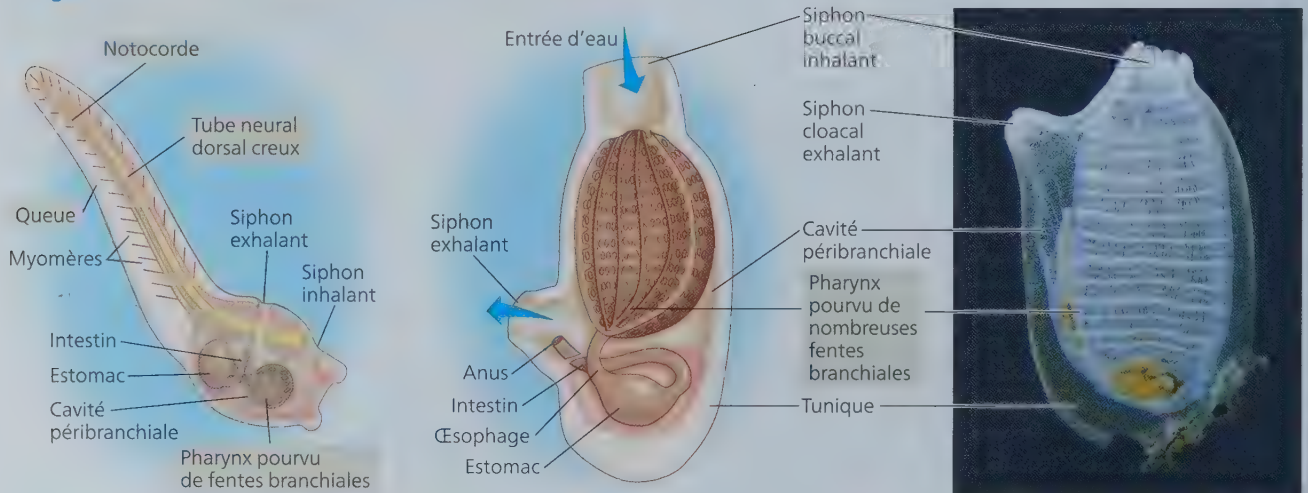
Les urocordés



De récentes études moléculaires laissent penser que le sous-embanchement des **urocordés** (appelés communément tuniciers) est plus proche parent des autres cordés que des céphalocordés. C'est au cours de leur stade larvaire, qui ne dure parfois que quelques minutes, que les urocordés ressemblent le plus aux autres cordés (**figure 34.5a**). Chez de nombreuses espèces, la larve se déplace dans l'eau à l'aide de ses muscles caudaux et de sa notocorde pour trouver un substrat sur lequel elle peut se fixer. Dans cette recherche, elle se guide par les signaux que lui envoient des cellules sensibles à la lumière et à la force gravitationnelle.

Une fois fixée, la larve subit une métamorphose radicale marquée par la disparition de la plupart des caractères propres aux cordés. Ainsi, la queue et la notocorde se résorbent; le système

▼ **Figure 34.5** L'ascidie (sous-embanchement des urocordés).



(a) La larve nageuse en forme de «têtard» de l'ascidie ne se nourrit pas; elle ne le fera qu'après sa métamorphose en forme fixe. Les quatre caractéristiques principales des cordés sont bien visibles dans la forme larvaire.

(b) Chez l'ascidie adulte, les fentes branchiales permettent à l'animal de se nourrir par filtration. Les autres caractéristiques des cordés ont disparu.

(c) Cette ascidie, souvent appelée outre de mer, est un animal sessile (approximativement de taille réelle).

nerveux dégénère; les autres organes effectuent une rotation de 90°. Chez l'urocordé adulte, l'eau de mer pénètre à l'intérieur de l'organisme par un siphon buccal inhalant, puis passe par les fentes branchiales pour arriver dans un compartiment appelé «cavité péribranchiale,» d'où elle sort par un siphon cloacal exhalant (figure 34.5b et c). Les particules de nourriture qui se trouvent dans l'eau sont filtrées par un filet de mucus, puis acheminées par des cils dans l'œsophage. L'anus se vide dans le siphon exhalant. Chez certaines espèces, le siphon cloacal projette du liquide aussi lorsque l'animal se sent attaqué.

Il se peut que la disparition des caractères des cordés chez l'urocordé adulte se soit produite après que la lignée a divergé des autres cordés. Même les larves semblent avoir beaucoup évolué. Par exemple, les urocordés possèdent 9 gènes *Hox*, alors que les cordés étudiés jusqu'à maintenant – y compris les céphalocordés – en ont 13 en commun. L'apparente disparition de quatre gènes *Hox* indique que le plan d'organisation corporelle de l'urocordé au stade larvaire relève d'un autre jeu de contrôles génétiques que celui des cordés.

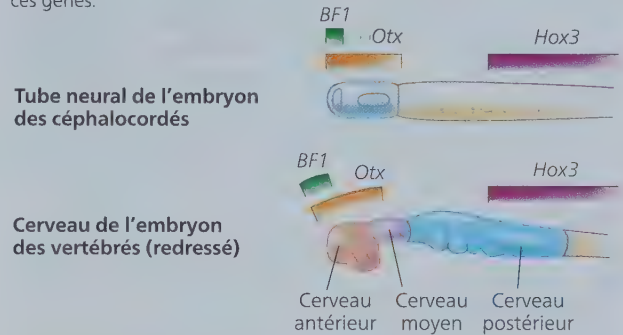
Les premières étapes de l'évolution des cordés

Bien que les urocordés et les céphalocordés soient des animaux relativement obscurs, ils occupent des positions déterminantes dans l'histoire du vivant et peuvent fournir des indices sur l'évolution des vertébrés. Par exemple, comme nous l'avons déjà mentionné, les céphalocordés présentent certains caractères des cordés au stade adulte. En outre, leur lignée diverge presque à la base de l'arbre phylogénétique des cordés. Ces observations donnent à penser que l'ancêtre des cordés pourrait avoir ressemblé à un céphalocordé, avec une bouche à son extrémité antérieure, une notocorde, un tube neural dorsal creux, des fentes branchiales et une queue postnatale.

Des recherches portant sur des céphalocordés ont révélé plusieurs indices importants sur l'évolution du cerveau des cordés. Les céphalocordés ne possèdent pas un véritable cerveau: l'extrémité antérieure du tube neural dorsal comporte seulement une petite masse légèrement renflée (figure 34.6). Or, les gènes *Hox* qui structurent les principales régions du cerveau antérieur, du cerveau moyen et du cerveau postérieur des vertébrés s'expriment selon les mêmes modalités dans le petit amas de cellules du tube neural des céphalocordés. Cette observation donne à penser que le cerveau des vertébrés est le fruit du perfectionnement d'une structure ancestrale semblable à l'extrémité simple du tube neural des céphalocordés.

Plusieurs génomes des urocordés ont été entièrement séquencés, ce qui permet de déterminer si certains de leurs gènes auraient pu être présents chez les cordés primitifs. Les chercheurs qui utilisent cette approche ont avancé que les premiers cordés possédaient des gènes associés à des organes de vertébrés actuels, comme le cœur et la glande thyroïde. On trouve ces gènes chez les urocordés et les vertébrés, mais pas chez les invertébrés qui ne sont pas des cordés. Une étude réalisée en 2015 indique que, contrairement aux céphalocordés, les urocordés possèdent des cellules embryonnaires présentant certaines caractéristiques d'une crête neurale, un caractère dérivé commun à tous les vertébrés (voir la figure 34.7). Par conséquent, on peut supposer que des cellules embryonnaires comparables à celles des urocordés pourraient constituer une population de cellules intermédiaires à partir desquelles la crête neurale des vertébrés aurait évolué.

▼ **Figure 34.6 L'expression des gènes du développement chez les céphalocordés et les vertébrés.** Les gènes *Hox* (notamment *BF1*, *Otx* et *Hox3*) régissent le développement des principales régions du cerveau des vertébrés. Ces gènes s'expriment dans le même ordre antéropostérieur chez les céphalocordés et les vertébrés. Chaque bande colorée apparaît au-dessus de la partie du cerveau que régissent ces gènes.



FAITES DES LIENS ► Que révèlent ces résultats et ceux de la figure 21.19 sur les gènes *Hox* et leur évolution ?

RETOUR SUR LE CONCEPT 34.1

1. Nommez quatre caractères dérivés présents chez tous les cordés à un moment ou un autre de leur vie.
2. Bien que vous soyez un cordé, vous êtes dépourvu de la plupart des principaux caractères dérivés des cordés. Expliquez pourquoi.
3. **HABILÉTÉS VISUELLES** ► En vous appuyant sur l'arbre phylogénétique de la figure 34.2, indiquez quels groupes de vertébrés devraient avoir des poumons ou des organes apparentés. Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 34.2

Les vertébrés sont des cordés pourvus d'une colonne vertébrale

Pendant la période cambrienne, il y a un demi-milliard d'années, une lignée de cordés a donné naissance aux vertébrés. Pourvus d'un système squelettique et d'un système nerveux plus complexe que celui de leurs ancêtres, les vertébrés ont acquis deux habiletés essentielles: capturer leur nourriture et éviter d'être mangés.

Les caractères dérivés des vertébrés

Les vertébrés modernes ont en commun un ensemble de caractères dérivés qui les distinguent des autres cordés. Par effet de duplication génétique, les cordés possèdent deux groupes de gènes *Hox* ou plus (les urocordés et les céphalocordés n'en ont qu'un). D'autres importantes familles de gènes produisant des facteurs de transcription et des molécules de signalisation existent aussi en double chez les vertébrés. La complexité génétique additionnelle issue de ce phénomène est liée à l'apparition d'innovations touchant le système nerveux et le squelette, notamment la présence d'un crâne et d'une colonne vertébrale

formée de vertèbres. Chez certains vertébrés, les vertèbres ne sont pour ainsi dire que de petites pointes de cartilage disposées dorsalement d'une extrémité à l'autre de la notocorde. Toutefois, chez la plupart des vertébrés, elles entourent la moelle épinière et ont les mêmes fonctions mécaniques que la notocorde.

Le développement d'une **crête neurale** est une autre caractéristique propre aux vertébrés. C'est un ensemble de cellules embryonnaires situées en bordure du tube neural en formation (**figure 34.7**). Ces cellules se dispersent dans tout l'embryon, où elles donnent naissance à diverses structures, dont les dents, certains des os et des cartilages du crâne, plusieurs types de neurones et les capsules sensorielles dans lesquelles les yeux et d'autres organes se développent.

Les myxinines et les lamproies



Céphalocordés
Urocordés
Myxinoïdes
Pétromyzontidés
Chondrichthyens
Actinoptérygiens
Actinistiens
Dipneustes
Amphibiens
Reptiles
Mammifères

Les **lamproies** (pétromyzontidés) et les myxines (myxinoïdes) font partie des deux seules lignées de vertébrés modernes dépourvus de mâchoire. Contrairement à la plupart des vertébrés, les lamproies, ainsi que les myxines et les autres myxinoïdes, ne possèdent pas non plus de colonne vertébrale. Les lamproies sont malgré tout classées parmi les vertébrés puisqu'elles sont dotées de vertèbres rudimentaires (constituées de cartilage, et non d'os). En revanche, on a longtemps cru que les myxines ne possédaient aucune vertèbre, de sorte qu'on les considérait comme des cordés invertébrés étroitement apparentés aux vertébrés.

Cette interprétation a toutefois changé au cours des dernières années. En effet, une étude récente a démontré que, à l'instar des lamproies, les myxines possèdent également des vertèbres rudimentaires. De plus, plusieurs études phylogénétiques moléculaires ont confirmé l'hypothèse voulant que les myxines soient des vertébrés. Des analyses moléculaires montrent également que les myxines et les lamproies sont des groupes frères, comme l'illustre la figure 34.2. Ensemble, ces organismes forment un clade de vertébrés modernes sans mâchoires, les **cyclostomes**. (Tous les autres vertébrés possèdent une mâchoire et forment un clade beaucoup plus vaste, celui des gnathostomes, dont nous traiterons au concept 34.3.)

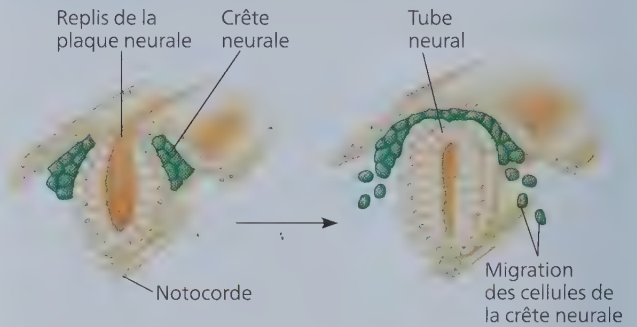
Les myxines

Les myxines sont des vertébrés caractérisés par l'absence de mâchoires, et par la présence de vertèbres rudimentaires et d'un crâne constitué de cartilage. Le mouvement ondulatoire de leur nage est rendu possible grâce à la force exercée par les myomères sur la notocorde, qu'elles conservent au stade adulte sous la forme d'une tige de cartilage résistante mais souple. Les myxines possèdent un petit cerveau, des yeux, des oreilles et une ouverture

nasale qui communique avec le pharynx. Leur bouche contient des structures semblables à des dents constituées d'une protéine, la kératine.

Les 30 espèces de myxines actuelles sont toutes marines. Elles mesurent jusqu'à 60 cm de longueur, et la plupart sont des nécrophages qui vivent dans les fonds marins (**figure 34.8**) où elles se nourrissent notamment de vers et de poissons malades ou morts. À la surface de la peau des myxines, des rangées de glandes sécrètent une substance qui, en absorbant de l'eau, forme une matière gluante susceptible de repousser les autres charognards quand l'animal est en train de se nourrir. Quand un prédateur les attaque, les myxines peuvent produire plusieurs litres de matière gluante en moins d'une minute. Cette substance enrobe les branchies des poissons prédateurs,

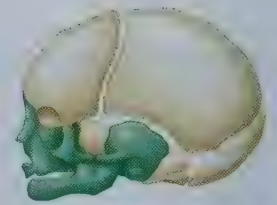
▼ **Figure 34.7** La crête neurale de l'embryon, à l'origine de plusieurs caractéristiques des vertébrés.



(a) La crête neurale est constituée de plusieurs couches de cellules situées près des replis de la plaque neurale. En se rejoignant, ces replis forment le tube neural dorsal creux.

(b) Les cellules de la crête neurale migrent ailleurs dans l'embryon.

(c) Ces cellules migrantes donnent naissance à certaines des structures anatomiques propres aux vertébrés, notamment les os et les cartilages qui constituent le crâne. (Le crâne représenté ici est celui d'un fœtus humain.)



▼ **Figure 34.8** Une myxine.



lesquels s'enfuient ou meurent étouffés. Des biologistes et des ingénieurs étudient les propriétés de cette substance visqueuse dans le but de produire un gel de remplissage qui pourrait être utile, par exemple, pour juguler les hémorragies pendant les interventions chirurgicales.

Les lamproies

Les lamproies constituent le deuxième groupe de vertébrés modernes dépourvus de mâchoires. Elles regroupent environ 38 espèces vivant dans divers milieux marins et dulcicoles (figure 34.9). Certaines sont des parasites qui se nourrissent en se cramponnant avec leur bouche circulaire au flanc d'un poisson vivant, leur « hôte ». Avec leur langue râpeuse, elles perforent l'épiderme de leur proie, dont elles sucent le sang et d'autres tissus.

À l'état larvaire, les lamproies vivent en eau douce. La larve est suspensivore ; elle ressemble à un amphioxus et passe beaucoup de temps partiellement enfouie dans la couche sédimentaire. Environ 20 espèces de lamproies ne sont pas parasites et ne se nourrissent qu'à l'état larvaire. Après avoir passé plusieurs années dans des ruisseaux, elles atteignent leur maturité sexuelle, se reproduisent et meurent quelques jours plus tard. En revanche, les espèces parasites migrent vers la mer ou dans un lac lorsqu'elles deviennent adultes. Depuis 170 ans, la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), une espèce parasite, a envahi les Grands Lacs (en Amérique du Nord), où elle a dévasté un certain nombre de pêcheries. La lamproie de rivière (*Lampetra fluviatilis*) est par contre considérée comme une espèce menacée en Europe.

Le squelette des lamproies est cartilagineux. Contrairement au cartilage de la plupart des vertébrés, celui des lamproies ne contient pas de collagène, mais plutôt une matrice rigide composée d'autres protéines. En forme de tige, la notocorde des lamproies subsiste chez l'adulte. Comme chez les myxines, elle tient lieu de principal squelette axial. Toutefois, la corde est entourée d'une gaine flexible tout au long de laquelle des paires de fibres cartilagineuses rappelant les vertèbres remontent dorsalement et recouvrent partiellement le tube neural.

L'évolution des vertébrés primitifs

À la fin des années 1990, des paléontologues qui travaillaient en Chine ont découvert un vaste gisement de fossiles de cordés primitifs qui semblent être des chaînons intermédiaires de

▼ **Figure 34.9** Une lamproie marine. Les lamproies parasites utilisent leur bouche (en médaillon) et leur langue pour perforer le flanc d'un poisson. Elles ingèrent ensuite le sang et certains tissus de leur hôte.

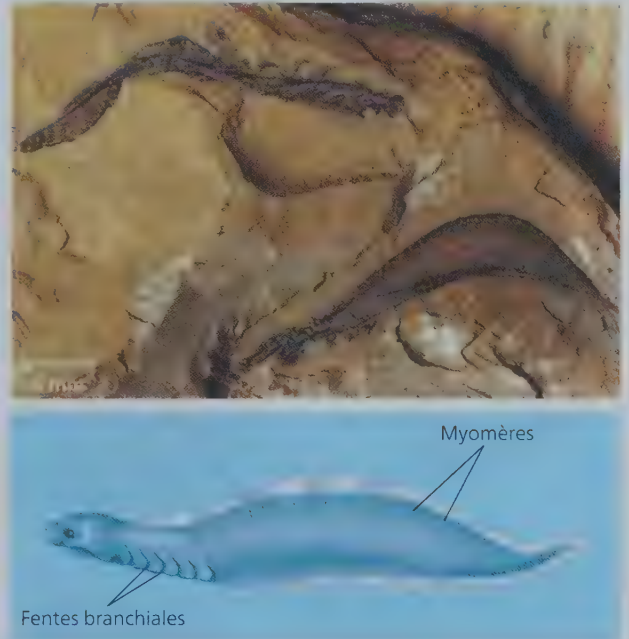


l'évolution vers les vertébrés. Ces fossiles datent de l'explosion du Cambrien, il y a 530 millions d'années, une période marquée par une intense diversification de nombreux groupes d'animaux (voir le concept 32.2).

Les fossiles les plus primitifs sont ceux de *Haikouella sp.*, d'une longueur de 3 cm (figure 34.10). À de nombreux égards, cet organisme ressemble à un céphalocordé. La structure de sa bouche indique que, comme ce dernier, il était probablement suspensivore. Toutefois, *Haikouella sp.* possédait aussi certaines des caractéristiques des vertébrés. Par exemple, il présentait un cerveau bien formé, de petits yeux et des myomères le long du corps, comme les poissons, qui sont des vertébrés. Toutefois, contrairement aux vertébrés, *Haikouella sp.* ne possédait pas de crâne ni d'organe auditif, ce qui donne à penser que l'apparition de ces caractères a accompagné les innovations relatives au système nerveux des cordés. (Les premières « oreilles » intervenaient dans le maintien de l'équilibre, une fonction que remplissent encore les oreilles des humains et d'autres vertébrés actuels.)

Chez *Myllokunmingia sp.*, certaines structures précurseurs du crâne sont visibles (voir la figure 34.1). À peu près de la même taille que *Haikouella sp.*, *Myllokunmingia sp.* était pourvu de capsules auditives et oculaires, des structures crâniennes entourant les organes sensoriels. Compte tenu de cette observation et de la présence d'autres caractères, *Myllokunmingia sp.* est considéré comme le premier cordé doté d'une tête. Chez les cordés, l'apparition d'une tête (qui abrite le cerveau situé dans la partie antérieure du tube neural dorsal, ainsi que les yeux et d'autres organes sensoriels) a permis la coordination de mouvements et de comportements alimentaires plus complexes. Même s'il possédait une tête, *Myllokunmingia sp.* n'avait pas de vertèbres et, par conséquent, il n'est pas classé parmi les vertébrés.

▼ **Figure 34.10** Fossiles d'un cordé primitif. Découvert en 1999 dans le Sud de la Chine, *Haikouella sp.* possédait des yeux et un cerveau, mais pas de crâne, qui est un caractère dérivé des vertébrés. Les couleurs de l'illustration sont imaginées par l'artiste.



Les plus anciens fossiles de vertébrés datent de 500 millions d'années et comptent ceux de **conodontes**, un groupe de vertébrés minces et au corps mou, dépourvus de mâchoires et dotés d'un squelette interne cartilagineux. Leurs gros yeux les aidaient probablement à localiser leurs proies, qu'ils embrochaient sur une série de crochets acérés situés dans la partie antérieure de leur bouche (**figure 34.11**). Ces crochets étaient constitués de tissus dentaires *minéralisés*, c'est-à-dire imprégnés de minéraux qui leur procuraient leur rigidité, tel le calcium. La nourriture était ensuite acheminée vers le pharynx, où une autre série d'éléments dentaires servaient à la découper et à la broyer.

Les conodontes ont été extrêmement abondants pendant plus de 300 millions d'années. Leurs éléments dentaires fossilisés sont si nombreux que, durant des décennies, les géologues à la recherche de gisements de pétrole s'en servaient comme repères pour déterminer l'âge des strates rocheuses dans lesquelles ils espéraient trouver du pétrole.

Des vertébrés présentant d'autres innovations sont apparus au cours des périodes ordovicienne, silurienne et dévonienne (il y a entre 485 et 359 millions d'années). Ils possédaient des nageoires jumelées et, comme les lamproies, une oreille interne munie de deux canaux semi-circulaires qui leur procuraient le sens de l'équilibre. Comme les conodontes, ils possédaient un pharynx musculaire dont ils se servaient probablement pour aspirer les organismes ou les débris des fonds marins, bien qu'ils aient été eux aussi dépourvus de mâchoires. Ils portaient également une cuirasse constituée de tissu osseux, dont l'étendue variait selon les espèces et qui les protégeait contre les prédateurs (**figure 34.12**). Ces vertébrés cuirassés sans mâchoires étaient exceptionnellement diversifiés, mais ils avaient tous disparu à la fin du Dévonien.

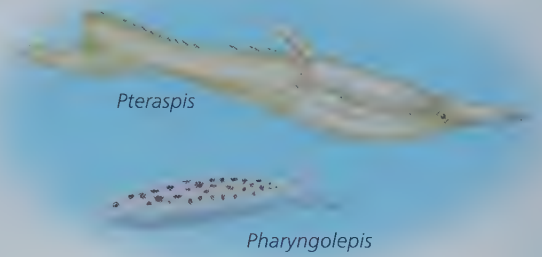
Enfin, il faut savoir que le squelette humain se compose d'os fortement minéralisés, et que le cartilage y joue un rôle assez secondaire à l'âge adulte. Mais l'appareil osseux est une innovation relativement récente dans l'histoire des vertébrés. À l'origine,



▲ **Figure 34.11** Un conodont. Les conodontes étaient des vertébrés primitifs dépourvus de mâchoires qui ont vécu il y a entre 500 et 200 millions d'années. Contrairement aux myxines et aux lamproies, ils possédaient des parties buccales minéralisées, qu'ils utilisaient pour capturer des proies ou pour se nourrir de charognes.

▼ **Figure 34.12** Des vertébrés cuirassés, sans mâchoires.

Pteraspis et *Pharyngolepis* sont deux des nombreux genres de vertébrés dépourvus de mâchoires qui sont apparus au cours des périodes ordovicienne, silurienne et dévonienne.



le squelette des vertébrés était plutôt une structure constituée de cartilage non minéralisé. Il y a 470 millions d'années, l'apparition des os minéralisés sur la surface externe du crâne de certains vertébrés sans mâchoires a marqué les premiers pas vers l'acquisition d'un squelette osseux. Peu de temps après, la minéralisation du squelette interne a commencé, d'abord sous forme de cartilage calcifié. Puis, il y a 430 millions d'années, une fine couche de tissu a recouvert le cartilage du squelette interne de certains vertébrés. La minéralisation des os des vertébrés s'est ensuite accentuée dans le groupe des vertébrés dotés d'une mâchoire, que nous abordons maintenant.

RETOUR SUR LE CONCEPT **34.2**

1. Comment les différences anatomiques entre les lamproies et les conodontes reflètent-elles les modes de nutrition respectifs de ces animaux ?
2. **ET SI ?** ► Dans plusieurs lignées différentes d'animaux, les organismes dotés d'une tête sont apparus il y a environ 530 millions d'années. S'agit-il d'une preuve que la sélection naturelle a favorisé l'acquisition d'une tête ? Expliquez votre réponse.
3. **ET SI ?** ► Quels rôles déterminants la minéralisation des os a-t-elle pu jouer chez les premiers vertébrés ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT **34.3**

Les gnathostomes sont des vertébrés pourvus de mâchoires

Les myxines et les lamproies sont des survivantes du début du Paléozoïque, à un âge où abondaient les vertébrés sans mâchoires. Depuis, elles sont cependant beaucoup moins nombreuses que les vertébrés à mâchoires, qu'on appelle **gnathostomes**. Les gnathostomes modernes constituent un groupe diversifié dont font partie les requins et leurs cousins, les actinoptérygiens (poissons à nageoires rayonnées), les sarcoptérygiens (poissons à nageoires charnues), les amphibiens, les reptiles (qui incluent les oiseaux) et les mammifères.

Les caractères dérivés des gnathostomes

Les gnathostomes (ce qui signifie « bouche munie de mâchoires ») tiennent leur nom de leurs mâchoires, des structures articulées qui, en particulier grâce à des dents, leur permettent de tenir fermement leurs aliments et de les découper. Selon une hypothèse, les mâchoires des gnathostomes résulteraient d'une modification des arcs branchiaux soutenant les fentes branchiales antérieures. La **figure 34.13** montre un stade de ce processus évolutif pendant lequel plusieurs arcs branchiaux ont évolué pour former les structures précurseurs des mâchoires (en vert) et leurs soutiens (en rouge). Les autres fentes branchiales, dès lors inutiles pour la filtration de la nourriture, sont devenues des organes spécialisés dans les échanges gazeux avec le milieu environnant.

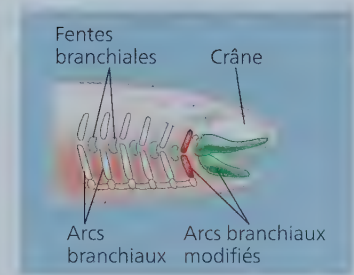
Outre les mâchoires, les gnathostomes possèdent d'autres caractères dérivés. Les ancêtres communs à tous les gnathostomes ont connu une autre duplication des gènes *Hox*, de telle sorte que l'unique groupe présent chez les premiers cordés a été multiplié par quatre. En fait, c'est tout le génome qui semble avoir subi une duplication, ce qui a permis la formation des mâchoires et d'autres caractéristiques inédites chez les gnathostomes. Leur cerveau antérieur est plus gros que celui des autres vertébrés, et il est associé au perfectionnement des sens de l'odorat et de la vue. L'**organe sensoriel de la ligne latérale** est une autre caractéristique des gnathostomes aquatiques. Cet organe composé de minuscules fossettes forme une rangée sur toute la longueur de chacun des côtés du corps et est sensible aux vibrations du milieu environnant. Des précurseurs de cet organe existaient déjà dans la cuirasse de la tête de certains vertébrés sans mâchoires.

Les fossiles des gnathostomes

Les premiers gnathostomes qui figurent dans les archives géologiques datent d'il y a environ 440 millions d'années. À partir de cette période, leur diversification a constamment progressé. Ces animaux doivent probablement leur succès à une combinaison de caractéristiques anatomiques : des nageoires jumelées et une queue (également présente chez les vertébrés sans mâchoires), qui leur permettaient de pourchasser efficacement leurs proies, et des mâchoires, grâce auxquelles ils pouvaient saisir ces proies ou simplement mordre dans leur chair. Au fil du temps, certains gnathostomes primitifs ont aussi acquis des nageoires dorsales, ventrales et anales renforcées par des structures osseuses, les rayons, qui permettent à ces animaux de se propulser et de se diriger lorsqu'ils poursuivent une proie ou tentent d'échapper à un prédateur. L'accélération de la natation a été favorisée par d'autres adaptations, dont un système d'échanges gazeux plus efficace dans les branchies.

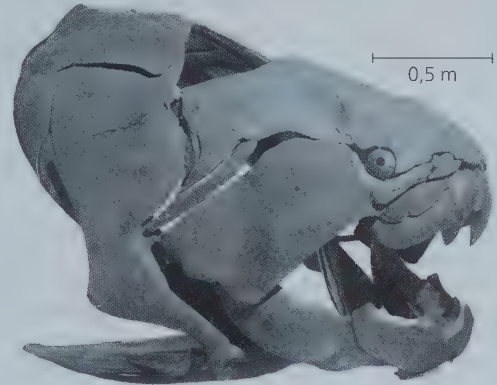
Les plus anciens gnathostomes présents dans les archives géologiques comptent une lignée disparue de vertébrés cuirassés appelés **placodermes** (du grec *plakos*, « plaque », et *derma*, « peau »). La majorité des placodermes mesuraient moins de 1 m de longueur, mais certaines espèces géantes atteignaient 10 m (**figure 34.14**). D'autres vertébrés à mâchoires, réunis sous le nom d'**acanthodiens**, sont apparus à peu près à la même époque et ont connu une radiation pendant le Silurien et le Dévonien (il y a entre 444 et 359 millions d'années). Les placodermes ont disparu il y a environ 359 millions d'années, et les acanthodiens ont connu le même sort 70 millions d'années plus tard.

► **Figure 34.13**
Une étape possible de l'évolution des mâchoires des vertébrés.



▼ **Figure 34.14** Un fossile d'un gnathostome primitif.

À l'âge adulte, *Dunkleosteus sp.*, un placoderme et un redoutable prédateur, atteignait 10 m de longueur. La structure de sa mâchoire révèle que les dents avant de *Dunkleosteus sp.* pouvaient exercer une pression de 560 kg/cm².



Dans l'ensemble, la découverte récente de nouveaux fossiles a révélé que la période comprise entre 450 et 420 millions d'années a été marquée par d'intenses changements évolutifs. Les gnathostomes qui ont vécu durant cette période présentaient une grande variété de formes. Il y a 420 millions d'années, ils ont divergé en trois lignées de vertébrés pourvus de mâchoires encore vivants aujourd'hui : les chondrichthyens, les actinoptérygiens et les sarcoptérygiens.

Les chondrichthyens (requins, raies et organismes apparentés)



Céphalocordés
Urocordés
Myxinoïdes
Pétromyzontidés
Chondrichthyens
Actinoptérygiens
Actinistiens
Dipneustes
Amphibiens
Reptiles
Mammifères

Les requins, les raies et leurs parents comprennent certains des plus gros et des plus prospères prédateurs des océans. Ils appartiennent au clade des **chondrichthyens** (ce qui signifie « poissons cartilagineux »). Comme leur nom l'indique, les

chondrichthyens possèdent un squelette constitué principalement de cartilage, souvent renforcé de calcium.

Lorsque le nom chondrichthyens a été inventé, dans les années 1800, les scientifiques croyaient que ce groupe représentait un stade primitif de l'évolution du squelette des vertébrés et que la minéralisation n'était apparue que dans des lignées plus évoluées (comme les « poissons osseux »). Or, comme le montrent les vertébrés cuirassés sans mâchoires, la minéralisation du squelette des vertébrés avait commencé avant que la lignée des chondrichthyens diverge des autres vertébrés. De plus, on a observé des tissus semblables à du tissu osseux chez des chondrichthyens primitifs, par exemple le cartilage de la nageoire d'un requin ayant vécu durant le Carbonifère. Des traces de tissu osseux sont aussi visibles chez les chondrichthyens modernes : on en trouve dans leurs écailles, à la base de leurs dents et, chez certains requins, dans une mince couche à la surface des vertèbres. Ces observations laissent penser que la distribution limitée des tissus osseux dans le corps des chondrichthyens semble être un caractère dérivé qui serait apparu après qu'ils ont divergé des autres gnathostomes.

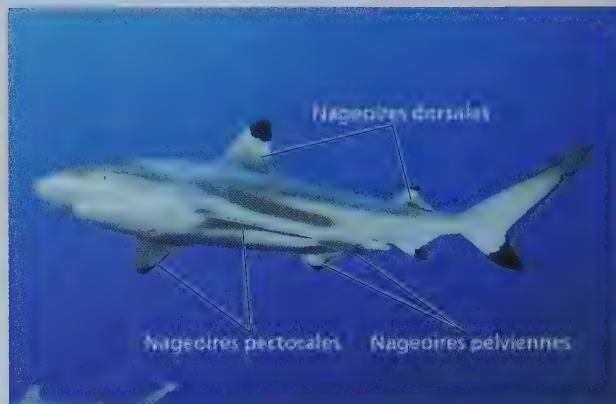
Il existe environ 1 000 espèces de chondrichthyens modernes, parmi lesquels les requins et les raies constituent le groupe le plus diversifié et le plus répandu (figure 34.15a et b). Un deuxième groupe comprend quelques douzaines d'espèces de chimères (figure 34.15c).

La plupart des requins ont un corps hydrodynamique. Ils nagent ainsi rapidement, certes, mais leurs manœuvres manquent un peu de précision. De puissants mouvements du tronc et de la nageoire caudale (nageoire de la queue) permettent la propulsion. Les nageoires dorsales assurent la stabilité de l'animal, tandis que les paires de nageoires pectorales (à l'avant) et pelviennes (à l'arrière) lui permettent de manœuvrer. Le requin peut augmenter sa flottabilité en emmagasinant une grande quantité d'huile dans son foie volumineux. Mais comme sa masse volumique est supérieure à celle de l'eau, il coule dès qu'il cesse de nager. En nageant continuellement, il s'assure que l'eau pénètre dans sa bouche et sort par ses branchies, où se déroulent les échanges gazeux. Cependant, certains requins ainsi qu'un grand nombre de raies et de torpilles passent beaucoup de temps à se reposer au fond de l'eau. Ils doivent alors, à l'aide des muscles de leurs mâchoires et de leur pharynx, aspirer l'eau activement pour l'amener jusqu'à leurs branchies ; l'aspiration de l'eau se fait aussi par deux événements, situés de chaque côté de la tête, derrière les yeux.

Les requins et les raies les plus volumineux sont **suspensivores** et se nourrissent en filtrant le plancton. La plupart des requins sont toutefois carnivores. Ils avalent leur proie entière ou se servent de leurs puissantes mâchoires et de leurs dents tranchantes pour déchirer la chair des animaux qu'ils ne peuvent avaler d'un coup. Les requins possèdent plusieurs rangées de dents qui arrivent graduellement à la partie antérieure de la bouche au fur et à mesure que les vieilles dents tombent. Chez un grand nombre d'espèces, le tube digestif est proportionnellement plus petit que celui de beaucoup d'autres vertébrés. Cependant, l'intestin possède une *valvule spirale*, c'est-à-dire un repli en forme de tire-bouchon qui accroît la surface d'absorption et ralentit le passage des aliments.

Le mode de vie actif des requins carnivores résulte de certaines adaptations qui se traduisent par une grande acuité sensorielle. Ces animaux ont une bonne vision, mais ne peuvent discerner

▼ **Figure 34.15** Des chondrichthyens.



(a) **Requin à pointes noires (*Carcharhinus melanopterus*)**. Les requins sont des nageurs rapides dotés d'une grande acuité sensorielle. Ils sont munis de paires de nageoires pectorales et pelviennes.



(b) **Pastenague américaine (*Dasyatis americana*)**. La plupart des raies vivent au fond de l'eau et se nourrissent de mollusques et de crustacés. Certaines espèces se déplacent en eau libre et se nourrissent par filtration.



(c) **Chimère d'Amérique (*Hydrolagus colliet*)**. Les chimères vivent pour la plupart à des profondeurs dépassant 80 m et se nourrissent de crevettes, de mollusques et d'oursins. Certaines espèces possèdent une épine venimeuse située à l'avant de leur première nageoire dorsale.

les couleurs. Leurs narines ne servent pas à la respiration, car elles se terminent par une impasse et ne peuvent donc conduire l'eau vers les branchies. Elles constituent plutôt des organes olfactifs, comme chez la plupart des poissons. Comme chez certains autres vertébrés, des récepteurs situés sous la peau de la tête et du rostre détectent le potentiel électrique engendré par les contractions musculaires des poissons et des autres animaux qui se trouvent aux alentours. Comme la plupart des autres vertébrés aquatiques (sauf ceux qui sont des mammifères), les requins n'ont pas de tympans, ces structures qui, chez les vertébrés terrestres, transmettent aux organes auditifs les ondes se propageant dans l'air. Les sons parviennent aux requins par l'intermédiaire de l'eau, et se transmettent à travers tout le corps de l'animal jusqu'aux organes auditifs présents dans l'oreille interne.

Les requins sont des animaux à fécondation interne. Grâce à une paire d'appendices copulateurs (les ptérygopodes) placés sur le bord interne des nageoires pelviennes, le mâle peut transférer son sperme dans le système reproducteur de la femelle. Certaines espèces de requins sont **ovipares**, c'est-à-dire que les femelles pondent des œufs qui vont éclore en dehors de leur corps. Avant de libérer leurs œufs, les femelles les enveloppent d'une couche protectrice. D'autres espèces sont **ovovivipares**, c'est-à-dire que les femelles gardent les œufs fécondés dans l'oviducte. L'embryon se nourrit du vitellus de l'œuf et éclot à l'intérieur de l'utérus. Enfin, quelques espèces sont **vivipares**, c'est-à-dire que l'embryon se développe dans l'utérus jusqu'à la naissance. Il se nourrit en recevant des nutriments qui lui parviennent par le placenta muni d'un sac vitellin le reliant au sang de sa mère, mais aussi en absorbant le liquide nutritif produit par l'utérus ou en dévorant d'autres œufs. Les conduits du système reproducteur aboutissent à une chambre appelée **cloaque**, où se terminent également le système urinaire et le système digestif. Le cloaque s'ouvre sur l'extérieur par un seul orifice.

Le mode de vie des raies diffère grandement de celui des requins, même si les deux types d'animaux ont des liens de parenté très étroits. La plupart des raies vivent au fond de l'eau. De forme aplatie, elles se nourrissent de mollusques et de crustacés qu'elles broient avec leurs mâchoires. Les raies sont plates et leurs nageoires pectorales très allongées servent à la propulsion. Leur queue ressemble souvent à un fouet et porte, chez un grand nombre d'espèces, un dard venimeux qui aide ce poisson à se défendre.

Les chondrichthyens ont peu changé depuis plus de 400 millions d'années. Aujourd'hui, ils sont toutefois gravement menacés par la surpêche. Selon l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), 31 % des espèces de requins et raies sont menacées d'extinction dans le monde, celles vivant à proximité des humains ayant connu la plus forte baisse.

Les actinoptérygiens et les sàrcoptérygiens

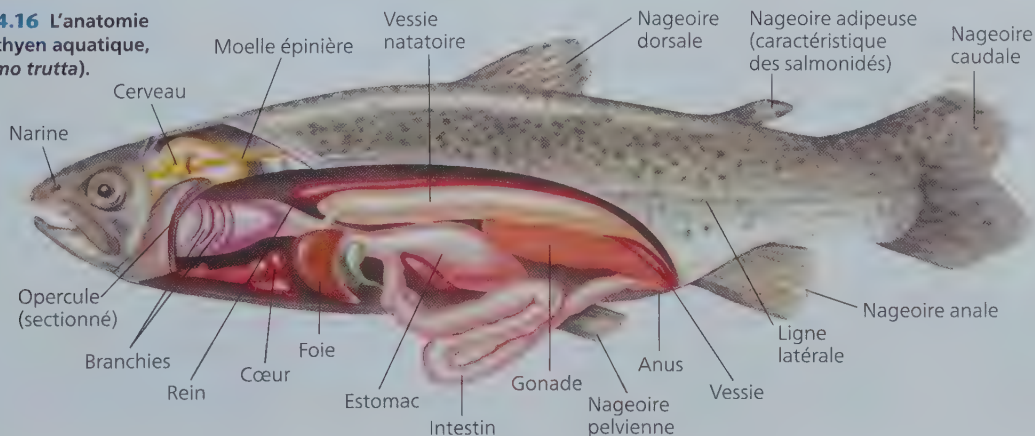


Céphalocordés
Urocordés
Myxinoïdes
Pétromyzontidés
Chondrichthyens
Actinoptérygiens
Actiniens
Dipneustes
Amphibiens
Reptiles
Mammifères

Presque tous les vertébrés appartiennent à un clade de gnathostomes, celui des **ostéichthyens**. Contrairement aux chondrichthyens, presque tous les ostéichthyens modernes possèdent un endosquelette ossifié (osseux) dont la structure est renforcée par une matrice imprégnée de sels de calcium. Comme beaucoup de noms taxinomiques, *ostéichthyens* (qui signifie « poissons osseux ») a été inventé bien avant l'avènement de la systématique phylogénétique. Au départ, le groupe excluait les tétrapodes, mais nous savons maintenant qu'un tel taxon serait en fait paraphylétique (voir la figure 34.2). Par conséquent, les systématiciens placent aujourd'hui les tétrapodes avec les poissons osseux dans le clade des ostéichthyens. Il est évident que le nom du groupe ne définit pas avec précision tous ses membres.

Cette section traitera des ostéichthyens aquatiques, communément appelés poissons. La respiration de la plupart des poissons est assurée par quatre ou cinq paires de branchies situées dans des cavités recouvertes d'une plaque osseuse protectrice appelée **opercule** (figure 34.16). L'eau entre par la bouche, passe par le pharynx et traverse les branchies, d'où elle est expulsée par le mouvement de l'opercule et les contractions des muscles qui se trouvent dans les cavités branchiales.

▼ **Figure 34.16** L'anatomie d'un ostéichthyen aquatique, la truite (*Salmo trutta*).



La majorité des poissons peuvent maintenir une flottabilité équivalente à la pression exercée par l'eau environnante grâce à un sac membraneux, la **vessie natatoire**, dans laquelle s'accumulent des gaz provenant du sang. (Lorsqu'un poisson nage à de plus grandes profondeurs ou vers la surface de l'eau, la pression varie; il peut alors faire des échanges de gaz entre son sang et sa vessie natatoire, ce qui lui permet de maintenir un volume de gaz constant dans sa vessie et de contrôler sa flottabilité sans grande dépense d'énergie). Au 19^e siècle, Charles Darwin a avancé que les poumons des tétrapodes s'étaient développés à partir de la vessie natatoire, mais, curieusement, le contraire semble vrai: la vessie natatoire se serait développée à partir des poumons. En effet, les ostéichthyens appartenant à de nombreuses lignées ayant divergé tôt sont pourvus de poumons, qu'ils utilisent pour respirer de l'air afin de suppléer aux échanges gazeux assurés par leurs branchies. Tout indique donc que les poumons seraient apparus chez des ostéichthyens primitifs pour ensuite devenir des vessies natatoires dans certaines lignées.

La peau de presque tous les poissons est recouverte d'écaillles osseuses plates, tandis que celle des requins est pourvue d'écaillles dont la composition ressemble à celle de leurs dents. La viscosité de la peau des poissons osseux est attribuable à des glandes cutanées qui sécrètent un mucus. Cette adaptation réduit la friction pendant les déplacements. Comme les gnathostomes aquatiques primitifs mentionnés plus tôt, les poissons ont en commun avec les requins l'organe sensoriel de la ligne latérale, composé d'une rangée de minuscules dépressions bien visibles de chaque côté du corps.

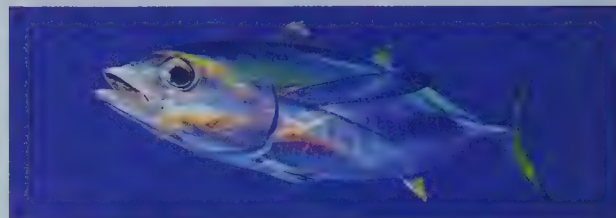
Le mode de reproduction des poissons varie d'une espèce à l'autre. La plupart des espèces sont ovipares, c'est-à-dire qu'il y a fécondation externe après la ponte d'une grande quantité de petits œufs par la femelle. Cependant, la fécondation et le développement embryonnaire internes existent chez certaines espèces.

Les actinoptérygiens (poissons à nageoires rayonnées)

La presque totalité des ostéichthyens aquatiques que nous connaissons font partie des poissons à nageoires rayonnées, ou **actinoptérygiens** (du grec *aktis*, « rayon », et *pterygion*, « nageoire »), qui comptent plus de 27 000 espèces (figure 34.17). Nommés ainsi en raison des rayons osseux qui soutiennent leurs nageoires, les poissons à nageoires rayonnées sont apparus au cours du Silurien (il y a entre 444 et 419 millions d'années). Le groupe s'est diversifié considérablement depuis, comme en témoignent les modifications apparues dans la morphologie et la structure des nageoires (associées à la direction, à la défense et à d'autres fonctions), ainsi que le grand nombre d'espèces actuelles.

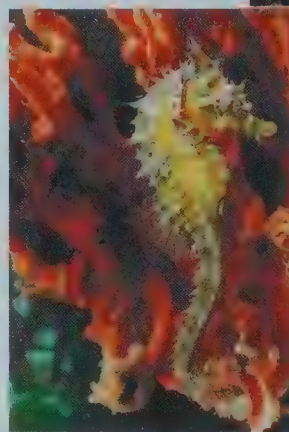
Les poissons à nageoires rayonnées constituent une des principales sources de protéines pour les humains, qui les pêchent depuis des dizaines de milliers d'années. Toutefois, la pêche pratiquée à l'échelle industrielle semble avoir causé l'effondrement de certaines ressources halieutiques parmi les plus importantes au monde. Ainsi, dans les années 1990, après des décennies d'exploitation florissante, la quantité de morues pêchées est tombée à 5 % de son maximum historique, entraînant l'arrêt quasi complet de la pêche à la morue. Malgré le maintien du moratoire, les populations de morues n'ont toujours pas retrouvé un niveau durable. Les poissons à nageoires rayonnées

▼ **Figure 34.17** Les poissons à nageoires rayonnées, ou actinoptérygiens.



▲ Albacore, aussi nommé thon jaune (*Thunnus albacares*), poisson rapide vivant en bancs et présentant une importante valeur commerciale dans le monde entier.

► Poisson scorpion ou rascasse volante (*Pterois volitans*) vivant dans les récifs coralliens du Pacifique; le venin qu'il injecte par ses épines produit une réaction très douloureuse chez les humains.



▲ Hippocampe moucheté (*Hippocampus ramulosus*), poisson présentant une morphologie très différente; caractéristique inhabituelle pour le règne animal: c'est le mâle qui porte les petits pendant leur développement embryonnaire.

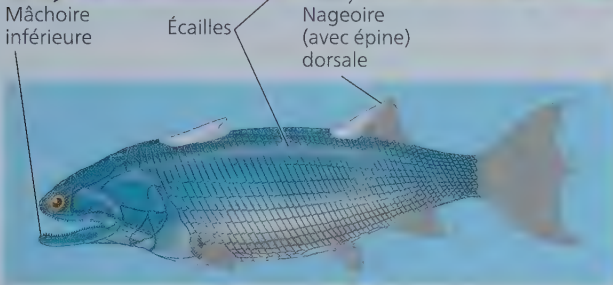
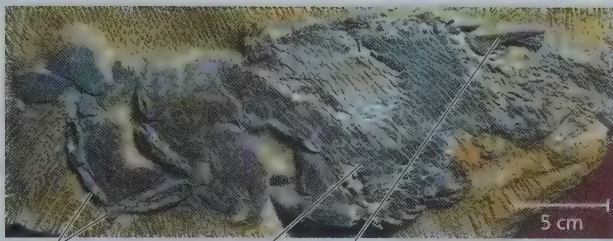


▲ Murène maculée (*Gymnothorax dovii*), un prédateur qui surprend ses proies en se dissimulant dans les fissures des récifs de corail.

subissent aussi d'autres contraintes de la part des humains, comme la dérivation des cours d'eau par des barrages. La modification des courants hydrauliques peut compromettre l'aptitude des poissons à trouver de la nourriture, en plus de perturber leurs routes migratoires et leurs frayères.

Les sarcoptérygiens (coelacanthes, dipneustes et tétrapodes)

Comme les poissons à nageoires rayonnées, l'autre grande lignée d'ostéichthyens, les **sarcoptérygiens**, est apparue au cours du Silurien (figure 34.18). Le principal caractère dérivé des sarcoptérygiens est la présence d'os en forme de tige entourés d'une épaisse couche musculaire (*sarcos* signifie « chair », « charnu »)



▲ **Figure 34.18** La reconstitution d'un sarcoptérygien primitif. Découvert en 2009, *Guiyu oneiros* est le plus ancien spécimen connu et daterait de 420 millions d'années. Le fossile presque complet permet d'en faire une reconstitution juste; les régions grises représentent les parties manquantes du fossile.

dans les nageoires pectorales et pelviennes. Au cours du Dévonien (entre 419 et 359 millions d'années avant aujourd'hui), de nombreux sarcoptérygiens vivaient dans des eaux saumâtres, comme celles des milieux humides côtiers. Les sarcoptérygiens se servaient probablement de leurs nageoires pour se déplacer sur les troncs d'arbres immergés ou à la surface des substrats vaseux (comme le font certains sarcoptérygiens actuels). Certains étaient de gigantesques prédateurs. D'ailleurs, on trouve souvent des fossiles de dents pointues de la grosseur d'un pouce humain ayant appartenu à ces animaux du Dévonien.

Dès la fin du Dévonien, la diversité des sarcoptérygiens a commencé à décroître, et il n'en reste plus que trois lignées aujourd'hui. L'une d'entre elles, les coelacanthes (clade des actinistiens), était considérée comme disparue depuis 75 millions d'années. Or, en 1938, des pêcheurs ont capturé un coelacante vivant au large de la côte est de l'Afrique du Sud (**figure 34.19**). Jusqu'aux années 1990, toutes les découvertes subséquentes ont été faites près des îles Comores, à l'ouest de l'océan Indien. Ce n'est qu'en 1999 qu'on a découvert une seconde population ailleurs, à l'est de cet océan, près de l'Indonésie. Cette population pourrait représenter une espèce distincte de la première.

La deuxième lignée de sarcoptérygiens, les dipneustes, est représentée aujourd'hui par six espèces réparties en trois genres vivant tous dans l'hémisphère Sud. Les dipneustes sont apparus en milieu océanique, mais on ne les trouve aujourd'hui que dans les habitats dulcicoles, en général dans les étangs d'eau stagnante et dans les marais. Ils remontent à la surface pour remplir d'air leurs poumons connectés à leur pharynx. Ils possèdent aussi des branchies. Chez les dipneustes australiens, les branchies sont les principaux organes des échanges gazeux. Pendant la saison sèche, certains dipneustes s'enfouissent dans la vase et entrent en estivation, c'est-à-dire qu'ils vivent dans un état d'engourdissement comparable à l'état d'hibernation (voir le concept 40.4).

▼ **Figure 34.19** Un coelacante (*Latimeria chalumnae*).

Ce sarcoptérygien vit en eau profonde, au large des régions côtières du Sud de l'Afrique et en Indonésie.



La troisième lignée de sarcoptérygiens qui a survécu jusqu'à nos jours est beaucoup plus diversifiée que les coelacanthes et les dipneustes. Au cours du dévonien moyen, ces organismes se sont adaptés à la vie sur la terre ferme et ont donné naissance à des vertébrés dotés de membres et de pieds, les tétrapodes, dont font partie les humains.

RETOUR SUR LE CONCEPT 34.3

1. Quels caractères dérivés les requins et les thons (albacores) ont-ils en commun ? Nommez quelques-unes des caractéristiques qui les différencient.
2. Décrivez les adaptations déterminantes des gnathostomes aquatiques.
3. **FAITES UN DESSIN** ► Redessinez la figure 34.2 pour représenter les quatre lignées suivantes : les cyclostomes, les urocordés, les gnathostomes et les céphalocordés. Indiquez où se trouve l'ancêtre vertébré commun et encercliez la lignée dont font partie les êtres humains.
4. **ET SI ?** ► Imaginons qu'il soit possible de rejouer l'histoire du vivant. Pensez-vous qu'un groupe de vertébrés ayant colonisé la terre ferme aurait pu évoluer à partir d'autres gnathostomes aquatiques que les sarcoptérygiens ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 34.4

Les tétrapodes sont des gnathostomes pourvus de membres

L'un des événements les plus marquants de l'histoire des vertébrés a eu lieu il y a 365 millions d'années, au moment où les nageoires d'une lignée de sarcoptérygiens se sont transformées progressivement en membres et en pieds chez les tétrapodes. Jusque-là, tous les vertébrés ressemblaient fondamentalement à des poissons. Après s'être établis sur la terre ferme, les tétrapodes se sont grandement diversifiés et ils ont acquis de nombreuses nouvelles formes : certains se déplaçaient en sautant, comme les grenouilles, d'autres volaient, comme les aigles, et d'autres encore étaient bipèdes, comme les humains.

Les caractères dérivés des tétrapodes

Les **tétrapodes** (« qui possèdent quatre pieds ») doivent leur nom à leur principal caractère dérivé. Chez eux, les nageoires pectorales et pelviennes ont fait place à des membres munis de doigts. Les membres des tétrapodes les supportent sur la terre ferme et leurs pieds leur permettent de transférer au sol les forces créées par les muscles pendant la marche.

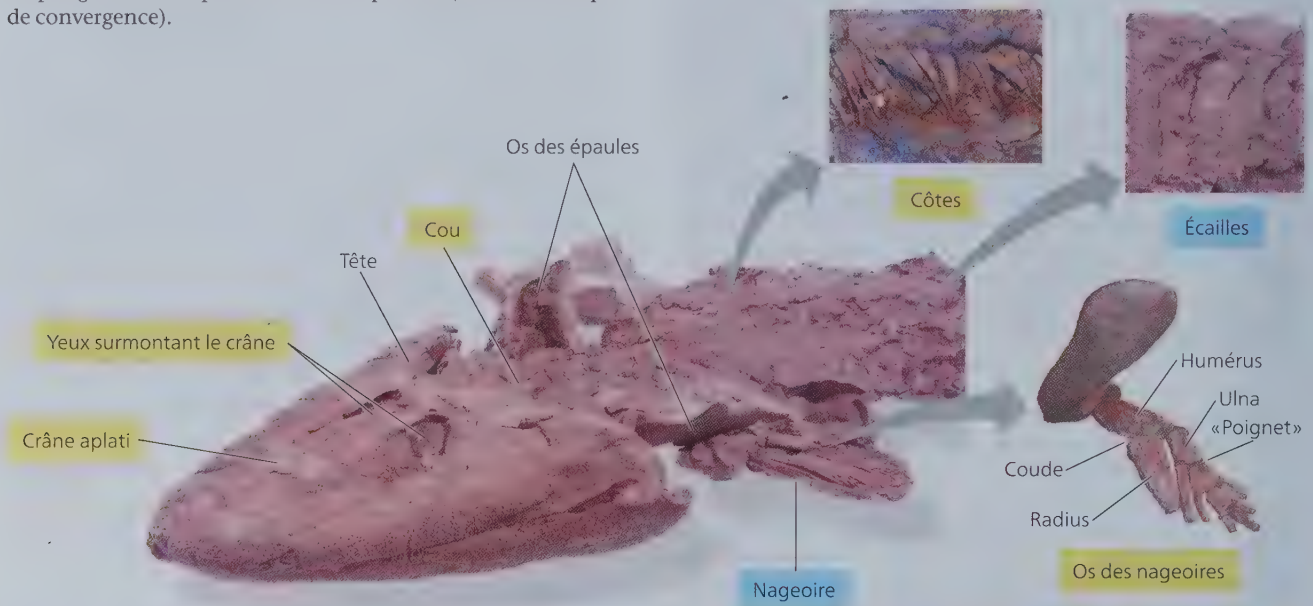
La vie sur la terre ferme a entraîné beaucoup d'autres modifications au plan d'organisation corporelle des tétrapodes. Ainsi, la tête est séparée du corps par un cou qui n'avait à l'origine qu'une vertèbre sur laquelle le crâne oscillait sur un plan vertical (de bas en haut). Plus tard, la formation d'une deuxième vertèbre a permis à la tête de tourner latéralement (d'un côté ou de l'autre). Les os de la ceinture pelvienne, auxquels sont attachées les pattes postérieures, se sont soudés à la colonne vertébrale, permettant ainsi de transférer au reste du corps les forces créées par les pattes lorsqu'elles prennent appui sur le sol. À l'exception de certaines espèces aquatiques (comme l'axolotl, dont il est question plus loin), les tétrapodes adultes actuels sont dépourvus de branchies ; pendant le développement embryonnaire, les rainures branchiales donnent plutôt naissance à certaines parties des oreilles, à des glandes et à d'autres structures.

Nous verrons plus tard comment certains de ces caractères ont été perdus ou profondément modifiés chez diverses lignées de tétrapodes. Chez les oiseaux, par exemple, les nageoires pectorales sont devenues des ailes, tandis que, chez les baleines, le corps a globalement pris la forme d'un poisson (un autre exemple de convergence).

L'origine des tétrapodes

Comme nous l'avons déjà indiqué, les milieux humides côtiers du Dévonien abritaient une grande variété de sarcoptérygiens. Ceux qui se trouvaient dans des eaux peu profondes, pauvres en molécules d'oxygène (O_2), utilisaient leurs poumons pour respirer. Certaines espèces se servaient sans doute de leurs robustes nageoires pour nager ou « marcher » sous la surface de l'eau (en faisant osciller leurs nageoires, comme le font les sarcoptérygiens modernes). Ainsi, le plan d'organisation corporelle des tétrapodes n'est pas « tombé du ciel », il s'est simplement modifié à partir d'un plan préexistant.

La découverte récente d'un fossile appelé *Tiktaalik roseae* a permis d'en savoir un peu plus sur les mécanismes de cette évolution (figure 34.20). Comme les poissons, *T. roseae* avait des nageoires, des branchies et des poumons, et son corps était couvert d'écailles. Mais, contrairement aux poissons, il était doté de côtes qui devaient faciliter la respiration et soutenir son corps. *T. roseae* avait également un cou et des épaules, ce qui lui permettait de bouger la tête. En outre, les os des nageoires pectorales étaient disposés selon le même modèle élémentaire que l'on observe chez tous les tétrapodes : un os (l'humérus) suivi de deux (le radius et l'ulna), se prolongeant eux-mêmes par un groupe d'osselets comprenant le poignet. Enfin, en 2014, on a découvert que le bassin et la nageoire dorsale de *T. roseae* étaient plus larges et plus robustes que ceux d'un poisson ; le bassin est



▲ **Figure 34.20** La découverte d'un «poissapode» : *Tiktaalik roseae*. Les paléontologues étaient à la recherche de fossiles qui les éclaireraient sur l'origine évolutive des tétrapodes. D'après l'âge des fossiles découverts jusqu'alors, les scientifiques cherchaient des sites situés dans des roches datant de 385 à 365 millions d'années. L'île d'Ellesmere, dans l'Arctique canadien, était du nombre assez restreint de sites susceptibles d'abriter de tels fossiles parce qu'un fleuve l'avait déjà baignée. Les fouilles se sont avérées fructueuses : les chercheurs y ont découvert des fossiles d'un sarcoptérygien datant de 375 millions d'années qu'ils ont appelé *Tiktaalik roseae*. Comme le montrent le tableau et les photos ci-dessus, *T. roseae* présente une combinaison de caractères des poissons et des tétrapodes.

FAITES DES LIENS ► Décrivez comment les caractéristiques de *Tiktaalik roseae* illustrent la notion darwinienne de descendance avec modification. (Voir le concept 22.2.)

Caractères des poissons	Caractères des tétrapodes
Écailles	Cou
Nageoires	Côtes
Branchies et poumons	Nageoires osseuses
	Crâne aplati
	Yeux surmontant le crâne

la structure osseuse à laquelle les membres postérieurs sont fixés chez les tétrapodes. S'il est peu probable que *T. roseae* ait pu marcher sur la terre ferme, le squelette de ses nageoires pectorales donne à penser qu'il pouvait se soulever lorsqu'il était dans l'eau. Puisqu'il précède le plus vieux tétrapode connu, les caractéristiques de *T. roseae* laissent supposer que les traits déterminants des tétrapodes – présence de poignets, de côtes et d'un cou – étaient en fait antérieurs à leur lignée.

La découverte extraordinaire de *Tiktaalik roseae* et d'autres fossiles a permis aux paléontologues de reconstituer le processus par lequel les nageoires se sont progressivement transformées en membres, jusqu'à ce que les premiers tétrapodes acquièrent leur apparence, il y a environ 365 millions d'années (figure 34.21). Les 60 millions d'années qui ont suivi ont vu apparaître une grande diversité chez les tétrapodes. Certaines espèces ont conservé des branchies fonctionnelles et des membres frêles, alors que d'autres ont perdu leurs branchies et acquis des membres plus robustes favorisant la marche sur la terre ferme. Dans l'ensemble, leur morphologie et les sites où ils ont été découverts permettent de conclure que la plupart de ces tétrapodes primitifs continuaient de dépendre du milieu aquatique, une caractéristique qu'ils partagent avec certains membres du groupe le plus primitif de tétrapodes actuels comprenant les amphibiens.

Les amphibiens

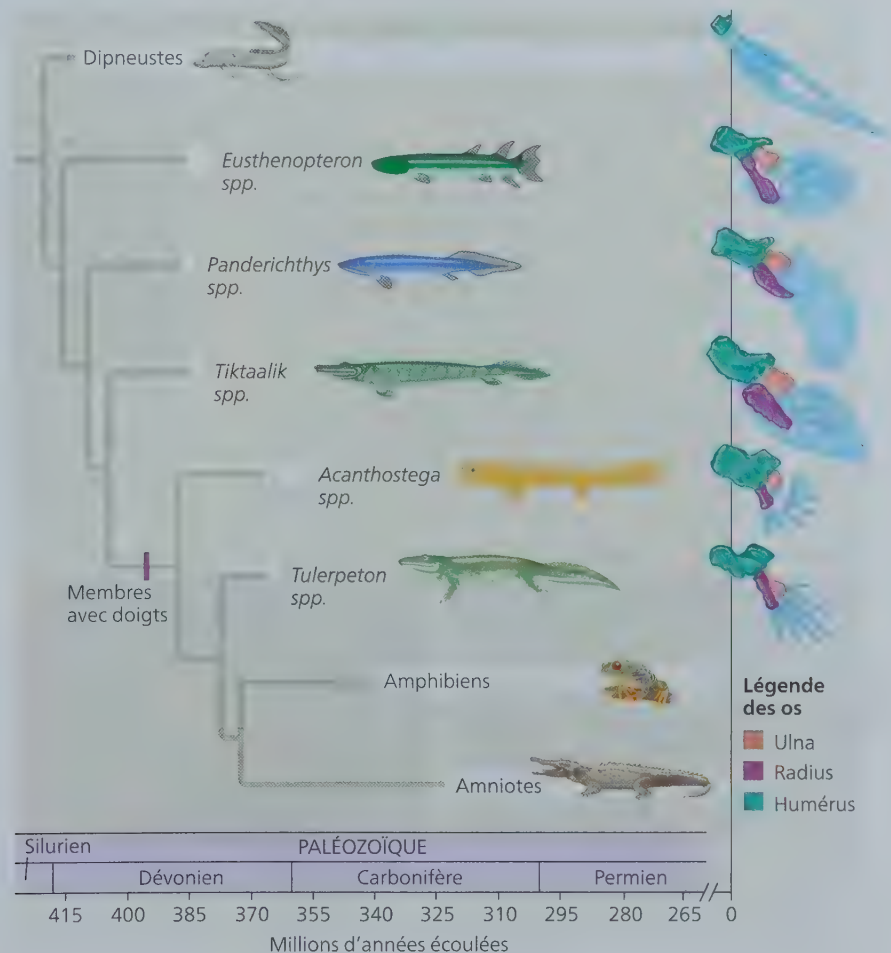


- Céphalocordés
- Urocordés
- Myxinoïdes
- Pétromyzontidés
- Chondrichthyens
- Actinoptérygiens
- Actinistiens
- Dipneustes
- Amphibiens
- Reptiles
- Mammifères

De nos jours, il existe environ 6 150 espèces d'**amphibiens** réparties en trois ordres : les urodèles (« présence d'une queue » ; salamandres), les anoures (« absence de queue » ; grenouilles, crapauds et rainettes) et les apodes (« absence de pattes » ; cécilies et autres gymnophiones).

► **Figure 34.21** Les étapes de l'apparition des membres munis de doigts. La section blanche de chacune des branches représente la période pendant laquelle le fossile a existé (la flèche indique une persistance de la lignée jusqu'à aujourd'hui). Les silhouettes des animaux disparus ont été reconstituées à partir de fossiles ; les couleurs sont une fantaisie de l'artiste.

ET SI ? ► Si le plus récent ancêtre commun des espèces du genre *Tulerpeton* et des tétrapodes vivant aujourd'hui remontait à 370 millions d'années, de quelle époque dateriez-vous l'origine des amphibiens ?



Les salamandres

On compte environ 550 espèces d'urodèles, ou salamandres. Certaines d'entre elles vivent uniquement dans l'eau, tandis que d'autres habitent le milieu terrestre toute leur vie ou seulement à l'âge adulte. La plupart des salamandres terrestres marchent en se dandinant d'un côté et de l'autre, comme le faisaient les premiers tétrapodes terrestres (figure 34.22a). La pédomorphose est fréquente chez les salamandres aquatiques; par exemple, l'axolotl (*Ambystoma mexicanum*) conserve des caractéristiques larvaires après avoir atteint la maturité sexuelle (voir les figures 25.24 et 42.1).

Les grenouilles

Les anoures, ou grenouilles, comptent près de 5 420 espèces. Ils sont mieux adaptés que les salamandres aux déplacements sur la terre ferme (figure 34.22b). Les grenouilles adultes utilisent leurs puissantes pattes postérieures pour sauter. Malgré leur apparence particulière, les animaux que nous appelons «crapauds» sont des grenouilles à peau plus épaisse ou présentant d'autres adaptations à la vie terrestre. Les grenouilles projettent leur longue langue gluante, fixée à l'avant de la bouche, pour attraper des insectes. Elles ont acquis diverses caractéristiques qui les protègent des prédateurs plus gros qu'elles. Ainsi, leurs glandes sous-cutanées peuvent sécréter un mucus désagréable, voire toxique. De nombreuses espèces venimeuses affichent des motifs colorés à des fins de camouflage, ou encore des couleurs brillantes que les prédateurs semblent associer au danger (voir la figure 54.5c).

Les apodes

On dénombre environ 170 espèces d'apodes, ou cécilies. Ces amphibiens sont dépourvus de pattes; ils sont presque aveugles et ressemblent à des vers de terre (figure 34.22c). Leur absence de pattes constitue un caractère secondaire, car ils sont issus d'un ancêtre qui en était pourvu. La plupart des espèces d'apodes creusent le sol humide des forêts tropicales.

Le mode de vie et l'écologie des amphibiens

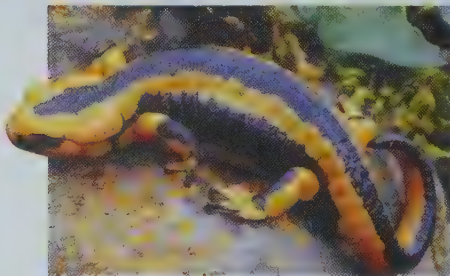
Le terme *amphibien* est dérivé d'*amphibie*, qui signifie «double vie» et fait référence aux stades de vie – aquatique d'abord, terrestre ensuite – que connaissent de nombreuses espèces de grenouilles (figure 34.23). Le stade larvaire de la grenouille est

le têtard. Celui-ci est habituellement un herbivore aquatique doté de branchies, de la ligne latérale (l'organe sensoriel semblable à celui des poissons) et d'une longue queue organisée comme une nageoire. Dépourvu de pattes, le têtard nage grâce au mouvement ondulatoire de sa queue. La métamorphose qui conduit l'animal à sa «seconde vie» est marquée par l'apparition des pattes, des poumons, d'une paire de tympanes externes et d'un système digestif capable d'assimiler des protéines animales. En même temps disparaissent les branchies et, chez la plupart des espèces, la ligne latérale. Le jeune tétrapode monte ensuite sur la terre ferme où il entreprend sa vie de prédateur terrestre. Malgré leur nom, un grand nombre d'amphibiens, dont certaines grenouilles, ne connaissent pas le stade aquatique de têtard, et beaucoup ne vivent pas de «double vie» aquatique et terrestre. Les trois ordres d'amphibiens comportent à la fois des espèces exclusivement aquatiques et des espèces exclusivement terrestres. De plus, chez les urodèles et les apodes, les larves ont presque la même forme que les adultes et sont carnivores comme eux.

La plupart des amphibiens vivent dans des habitats humides tels que les marais et les forêts tropicales. Même les grenouilles, qui se sont adaptées à des habitats plus secs, passent une bonne partie de leur temps dans des terriers ou sous des feuilles mouillées, où le taux d'humidité est élevé. Si les amphibiens doivent vivre dans un milieu humide, c'est parce que leur respiration se fait par l'intermédiaire de la peau, où se déroulent de 25 à 50% des échanges gazeux. Lorsque leur peau s'assèche, ils n'obtiennent pas suffisamment d'O₂. De plus, les amphibiens déposent habituellement leurs œufs dans l'eau ou dans des milieux terrestres humides. Dépourvus de coquille, ces œufs se déshydratent rapidement lorsqu'ils sont exposés à l'air.

Chez la plupart des amphibiens, la fécondation a lieu à l'extérieur du corps: le mâle agrippe la femelle et répand son sperme sur les œufs à mesure que celle-ci les pond (voir la figure 34.23c). Certaines espèces pondent une très grande quantité d'œufs dans des étangs temporaires; le taux de mortalité est élevé. D'autres espèces, toutefois, pondent un moins grand nombre d'œufs, mais elles prodiguent divers soins parentaux. Les mâles ou les femelles, selon l'espèce, incubent les œufs sur leur dos (figure 34.24), dans leur bouche, voire dans leur estomac. Certaines grenouilles vivant sur les arbres tropicaux déposent leurs œufs dans des nids mousseux; ces lieux sont suffisamment humides pour empêcher le dessèchement.

▼ Figure 34.22 Les amphibiens.



(a) Ordre des urodèles. Les urodèles, telle cette salamandre (*Salamandra salamandra*), conservent leur queue à l'âge adulte.

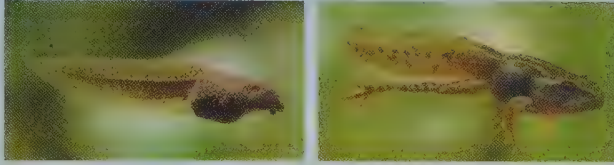


(b) Ordre des anoures. Les anoures, comme ce dendrobate fraise (*Dendrobates pumilio*), n'ont pas de queue à l'âge adulte.



(c) Ordres des apodes. Les apodes, aussi appelés gymnophiones, sont des amphibiens sans pattes, qui vivent surtout dans des terriers, comme cette cécilie (*Ichthyophis glutinosus*).

▼ **Figure 34.23** La double vie de la grenouille rousse (*Rana temporaria*).

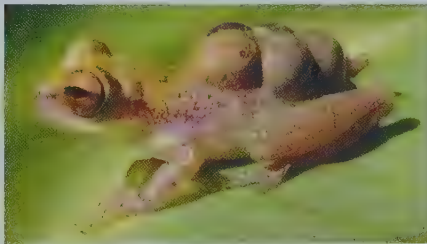


- (a) Le têtard est un herbivore aquatique possédant des branchies internes et une queue en forme de nageoire.
- (b) Pendant la métamorphose, les branchies et la queue se résorbent, tandis que les pattes se forment.



- (c) La grenouille adulte retourne à l'eau pour s'accoupler. En agrippant la femelle, le mâle stimule la ponte des œufs. La ponte et la fécondation ont lieu sous l'eau, car les œufs, recouverts de gelée mais dépourvus de coquille, se dessécheraient à l'air libre.

► **Figure 34.24**
Une pouponnière mobile. La femelle de *Flectonotus pygmaeus* incube ses œufs dans des poches cutanées situées sur son dos, pour les protéger des prédateurs.



Beaucoup d'amphibiens manifestent des comportements sociaux complexes et diversifiés, particulièrement pendant la saison de reproduction. Les grenouilles sont habituellement des animaux silencieux. Toutefois, en période de reproduction, elles deviennent très bruyantes. Les mâles émettent des sons pour défendre leur territoire d'accouplement ou attirer des femelles. Certaines espèces terrestres migrent vers des sites d'accouplement particuliers en utilisant la communication de type vocal ou en s'orientant d'après les étoiles ou des stimulus chimiques.

Depuis 30 ans, les zoologistes s'alarment du déclin rapide de la population d'amphibiens dans diverses régions du monde. Les causes sont multiples et comptent notamment la prolifération d'un chytridiomycète pathogène (voir la figure 31.25), la destruction d'habitats propices, les changements climatiques et la pollution. Dans certains cas, la diminution des populations d'amphibiens a mené à la disparition de certaines espèces. Selon des études récentes, au moins 9 espèces d'amphibiens ont disparu au cours des quatre dernières décennies ; plus de 100 autres n'ont pas été aperçues depuis ce temps et ont

probablement connu le même sort. Dans la rubrique **Résolution de problème**, vous étudierez l'une des stratégies potentielles pour prévenir la disparition des amphibiens attribuable à des infections fongiques.

RETOUR SUR LE CONCEPT 34.4

1. Décrivez l'origine des tétrapodes et nommez leurs principaux caractères dérivés.
2. Certains amphibiens ne quittent jamais le milieu aquatique, alors que d'autres peuvent survivre dans des environnements terrestres relativement secs. Comparez les adaptations qui favorisent ces deux modes de vie.
3. **ET SI ?** ► Les scientifiques croient que les populations d'amphibiens constituent un système d'alarme annonciateur des premiers signes de problèmes environnementaux. Quelles caractéristiques des amphibiens les rendent particulièrement sensibles à ce genre de problèmes ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 34.5

Les amniotes sont des tétrapodes dont l'œuf est adapté au milieu terrestre

Les **amniotes** forment un groupe de tétrapodes dont les membres actuels sont les reptiles (groupe qui comprend les oiseaux) et les mammifères (**figure 34.25**). Au cours de leur évolution, les amniotes ont acquis de nombreuses nouvelles adaptations à la vie sur la terre ferme.

Les caractères dérivés des amniotes

Le nom « amniote » provient du principal caractère du clade, l'**œuf amniotique**, qui contient quatre membranes spécialisées : l'amnios, le chorion, le sac vitellin et l'allantoïde (**figure 34.26**). Comme leur nom l'indique, ces *membranes extraembryonnaires*, qui ne font pas partie du corps de l'embryon, se développent à partir de couches tissulaires produites par celui-ci. L'œuf amniotique tire son nom de l'amnios, qui entoure une cavité remplie de liquide amniotique qui amortit les chocs et dans laquelle baigne l'embryon. Les autres membranes permettent les échanges gazeux, l'entreposage des déchets et le transfert à l'embryon des nutriments mis en réserve. L'œuf amniotique a constitué une innovation déterminante pour la vie terrestre puisqu'il permet à l'embryon de se développer sur la terre ferme, dans son « étang » exclusif. Grâce à cette révolution, les tétrapodes ne dépendent plus d'un environnement aqueux pour se reproduire.

Contrairement aux œufs des amphibiens, les œufs amniotiques de la plupart des reptiles et de certains mammifères sont protégés par une coquille. Celle-ci ralentit considérablement la déshydratation de l'œuf exposé à l'air. Cette adaptation a permis aux amniotes d'occuper une plus grande variété d'habitats terrestres que les amphibiens, leurs plus proches parents. (Les graines ont joué un rôle semblable dans l'évolution des végétaux terrestres, comme il est indiqué au concept 30.1.) Chez la plupart

Un vaccin permettrait-il de sauvegarder les populations d'amphibiens ?

RÉSOLUTION DE PROBLÈME

Le problème

Les populations mondiales d'amphibiens diminuent rapidement. *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*), un champignon, contribue à ce déclin. En effet, cet organisme pathogène, responsable de graves infections cutanées, est associé à un taux de mortalité extrêmement élevé chez un grand nombre d'espèces d'amphibiens. Les efforts déployés jusqu'à maintenant pour protéger les amphibiens contre *Bd* n'ont connu qu'un succès limité, et peu de données démontrent que les grenouilles et les autres amphibiens acquièrent une résistance naturelle à ce champignon.



▲ Des grenouilles des montagnes à pattes jaunes (*Rana muscosa*) tuées par une infection par *Bd* en Californie.

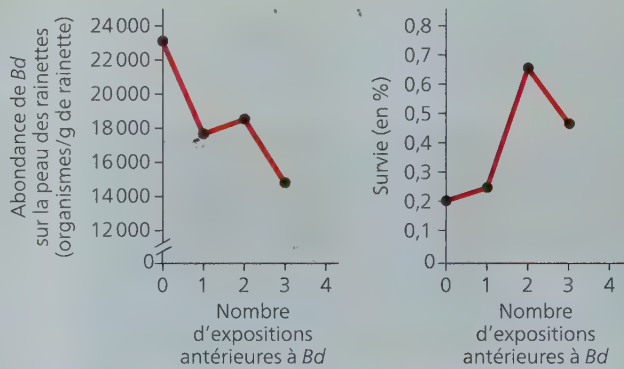
Dans cet exercice, vous devez évaluer si les amphibiens peuvent acquérir une résistance à *Bd*, un champignon pathogène.

Votre méthode

Le principe directeur de votre recherche est le suivant : une exposition antérieure à un organisme pathogène permet aux amphibiens d'acquérir une résistance immunologique. Pour déterminer si les amphibiens peuvent bel et bien acquérir une telle résistance après avoir été exposés à *Bd*, vous devez analyser les données sur la résistance acquise par les rainettes de Cuba (*Osteopilus septentrionalis*).

Vos données

Pour générer une variation dans le nombre d'expositions antérieures à *Bd*, les rainettes de Cuba ont été exposées à plusieurs reprises à *Bd* (de une à trois fois), tandis que d'autres ne l'étaient pas (0 exposition). Les rainettes exposées au champignon ont ensuite été guéries de leur infection à l'aide de traitements thermiques. Les chercheurs ont par la suite exposé de nouveau toutes les rainettes à *Bd* et ont évalué l'abondance moyenne du champignon sur leur peau, leur taux de survie ainsi que la quantité de lymphocytes (un type de globule blanc participant à la réponse immunitaire) dans leur sang.



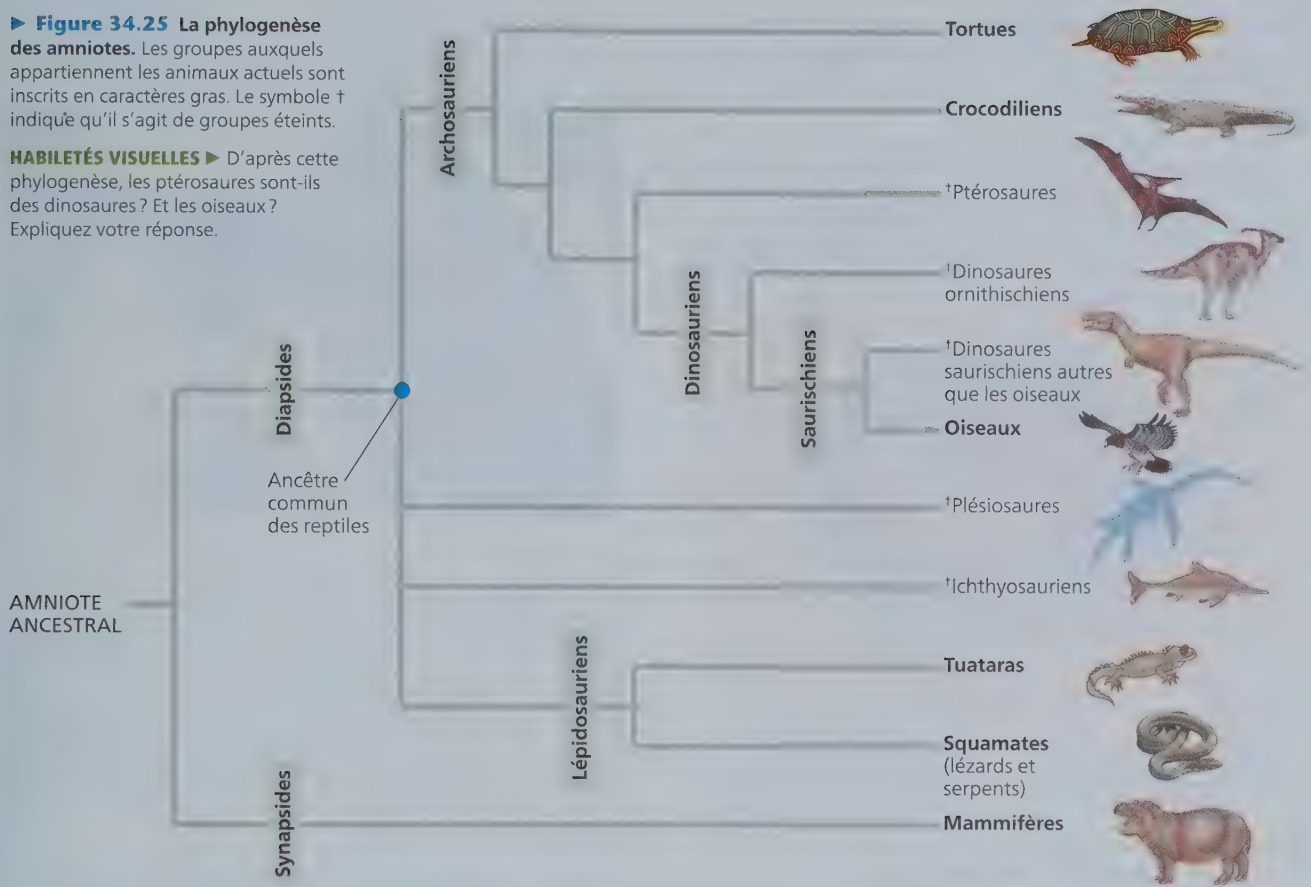
Nombre d'expositions antérieures à <i>Bd</i>	Milliers de lymphocytes par g de rainette
0	134
1	240
2	244
3	227

Votre analyse

1. Décrivez et interprétez les résultats présentés dans la figure.
2. Reportez les données du tableau dans un graphique. En vous fondant sur ces données, formulez une hypothèse expliquant les résultats présentés dans la figure.
3. Des populations reproductrices des espèces d'amphibiens menacées par *Bd* ont été élevées en captivité. Par ailleurs, les données laissent supposer que les rainettes de Cuba peuvent acquérir une résistance après une exposition à *Bd*, un champignon pathogène. D'après ces renseignements et vos réponses aux questions 1 et 2, proposez une stratégie pour repeupler les régions décimées par *Bd*.

► **Figure 34.25** La phylogénèse des amniotes. Les groupes auxquels appartiennent les animaux actuels sont inscrits en caractères gras. Le symbole † indique qu'il s'agit de groupes éteints.

HABILETÉS VISUELLES ► D'après cette phylogénèse, les ptérosaures sont-ils des dinosaures ? Et les oiseaux ? Expliquez votre réponse.



des mammifères, la coquille est disparue, car l'embryon se développe dans l'amnios, à l'intérieur du corps de la mère.

Les amniotes ont acquis d'autres adaptations à la vie sur la terre ferme. Par exemple, ils utilisent leur cage thoracique pour ventiler leurs poumons. Cette méthode est plus efficace que la ventilation par la gorge à laquelle recourent les amphibiens, en plus de respirer par la peau. L'optimisation de la ventilation par la cage thoracique aurait permis aux amniotes d'abandonner la respiration cutanée et de se doter d'une peau moins perméable, ce qui leur permettait de retenir l'eau corporelle.

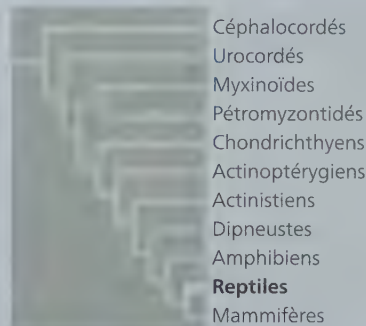
Les premiers amniotes

Le plus récent ancêtre commun des amphibiens et des amniotes modernes a vécu il y a 350 millions d'années. Aucun œuf amniotique fossilisé remontant à cette période n'a été découvert, ce qui n'a rien d'étonnant compte tenu de sa fragilité. Ainsi, nous ne savons pas encore quand l'œuf amniotique est apparu, bien qu'il ait sûrement existé chez le dernier ancêtre commun des amniotes modernes, qui produisent tous des œufs amniotiques.

D'après les lieux où leurs fossiles ont été découverts, les premiers amniotes vivaient dans des milieux chauds et humides, comme les premiers tétrapodes. Avec le temps, cependant, ils se sont dispersés dans toutes sortes de nouveaux environnements, y compris dans des régions arides situées sous de plus hautes latitudes. Les archives géologiques montrent que les amniotes

les plus primitifs ressemblaient à de petits lézards dotés de dents acérées : il s'agissait donc de prédateurs (figure 34.27). Le clade s'est ensuite enrichi d'herbivores, comme le prouvent leurs dents broyeuses et d'autres caractéristiques.

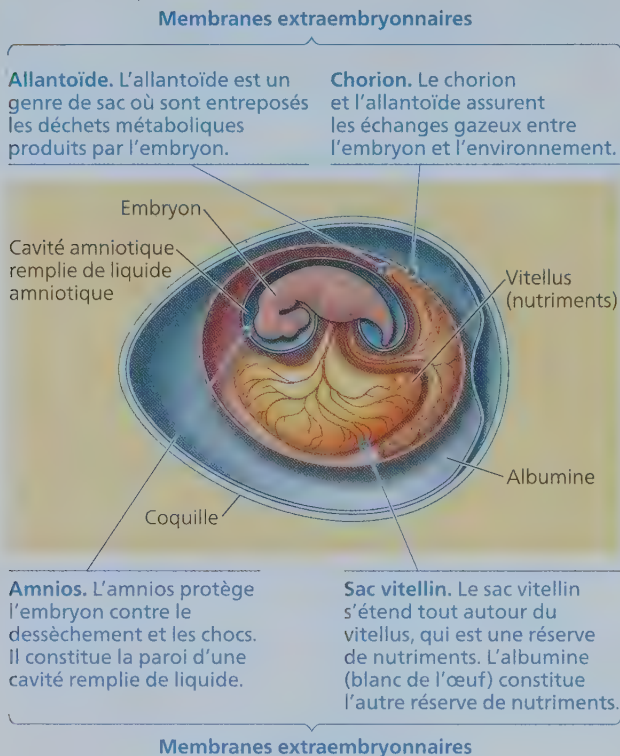
Les reptiles



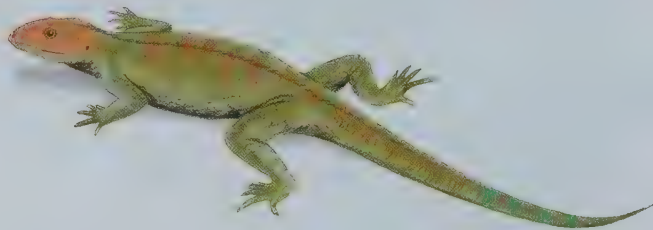
Le clade des **reptiles** comprend les tuataras, les lézards, les serpents, les tortues, les crocodiliens et les oiseaux, ainsi qu'un certain nombre de groupes disparus, par exemple les plésiosaures et les ichthyosauuriens (voir la figure 34.25).

En tant que groupe, les reptiles présentent plusieurs caractères dérivés qui les distinguent des autres tétrapodes. Par exemple,

▼ **Figure 34.26 L'œuf amniotique.** Les embryons des reptiles et des mammifères produisent quatre membranes extraembryonnaires : l'amnios, le sac vitellin, l'allantoïde et le chorion. Cette illustration montre les membranes extraembryonnaires présentes à l'intérieur d'un œuf de reptile.



▼ **Figure 34.27 Reconstitution artistique de *Hylonomus sp.***, un amniote primitif. Mesurant environ 25 cm de longueur, cet amniote vivait il y a 310 millions d'années et mangeait probablement des insectes et d'autres petits invertébrés.



contrairement aux amphibiens, les reptiles portent des écailles contenant de la kératine (comme nos ongles). Les écailles aident à prévenir la déshydratation et l'abrasion. De plus, la majorité des reptiles pondent, sur le sol, des œufs amniotiques protégés par une coquille qui les empêche de s'assécher (**figure 34.28**). La fécondation de ces œufs est interne. Elle doit se produire avant la sécrétion de la substance qui forme la coquille.

On dit parfois des reptiles qu'ils sont des « animaux à sang froid », car ils utilisent peu leur métabolisme pour produire leur chaleur corporelle. Cependant, les reptiles adoptent certains comportements qui leur permettent d'adapter leur température corporelle. Ainsi, un grand nombre de lézards se font chauffer sous les rayons du soleil lorsque l'air est frais, mais cherchent

▼ **Figure 34.28 L'éclosion des œufs d'un reptile.** Ces caméléons panthères (*Furcifer pardalis*) brisent la coquille molle de leur œuf. La plupart des reptiles autres que les oiseaux pondent ce type d'œuf, dont la coquille a une texture semblable à celle du parchemin.



l'ombre quand il fait trop chaud. Les reptiles sont donc des **ectothermes**, c'est-à-dire qu'ils absorbent la chaleur externe plutôt que de produire entièrement leur propre chaleur. En se servant de l'énergie solaire comme source de chaleur, ils peuvent survivre avec moins de 10% de l'apport énergétique dont ont besoin les mammifères de même taille. Les animaux qui font partie du clade des reptiles ne sont pas tous ectothermes, cependant ; les oiseaux sont **endothermes**, c'est-à-dire qu'ils peuvent conserver la chaleur corporelle au moyen de leurs activités métaboliques.

L'origine et la radiation adaptative des reptiles

Selon les archives géologiques, les premiers reptiles auraient vécu il y a environ 310 millions d'années et ils ressemblaient à des lézards. Comme tous les reptiles modernes, il s'agissait de **diapsides**. L'un des principaux caractères dérivés de ces animaux est la paire d'orifices qu'ils portent de chaque côté de leur crâne, derrière l'orbite de l'œil ; des muscles passent à travers ces ouvertures pour s'attacher à la mâchoire et en contrôler le mouvement.

Les diapsides comptent deux grandes lignées. La première a donné naissance aux **lépidosauriens**, qui comprennent les tuataras, les lézards et les serpents. Elle est aussi à l'origine de certains reptiles marins, dont les immenses mosasaures. Certaines de ces espèces marines atteignaient une longueur comparable à celle des rorquals d'aujourd'hui ; tous sont disparus. L'autre lignée de diapsides est celle des **archosauriens**, qui ont engendré les tortues, les crocodiliens, les présauriens et les dinosaures. Dans cette section, nous examinons les lignées éteintes d'archosauriens ; nous traiterons plus loin des lézards modernes.

Les **plésiosaures**, apparus vers la fin du Trias, ont été les premiers tétrapodes à voler en battant des ailes. L'aile de ces animaux était complètement différente de celle des oiseaux et des chauves-souris. Elle était constituée d'une membrane renforcée par du collagène et s'étirait du tronc ou de la patte postérieure jusqu'à un doigt très allongé sur la patte antérieure. Les plus petits ptérosaures n'étaient pas plus gros qu'un moineau, alors que l'envergure des plus gros pouvait atteindre 11 m. Ces animaux semblent avoir convergé vers de nombreux rôles écologiques

qu'ont assumé les oiseaux par la suite; certains étaient insectivores, d'autres capturaient des poissons nageant à la surface des océans, et d'autres encore attrapaient de petits animaux à l'aide de milliers de dents fines comme des aiguilles. Il y a 66 millions d'années, les ptérosaures avaient toutefois disparu.

Sur la terre ferme, les **dinosauriens**, ou dinosaures, ont adopté une vaste gamme de formes et de tailles, allant du bipède pas plus gros qu'un pigeon au quadrupède de 45 m de longueur doté d'un cou s'étirant jusqu'à la cime des arbres. Une lignée de dinosaures, les ornithischiens, était herbivore; elle comprenait de nombreuses espèces possédant des défenses complexes contre les prédateurs, comme les massues caudales et les crêtes cornues. L'autre grande lignée de dinosaures, les saurischiens, comprenait les géants au cou allongé et un groupe de carnivores bipèdes appelés **théropodes**. Le fameux *Tyrannosaurus rex* ainsi que les ancêtres des oiseaux faisaient partie des théropodes.

On a déjà cru que les dinosaures étaient des animaux lents et apathiques. Mais depuis les années 1970, la découverte de nouveaux fossiles et des recherches permettent de conclure que beaucoup d'entre eux étaient probablement agiles et rapides. Compte tenu de la structure de leurs membres, les dinosaures étaient capables de marcher et de courir avec beaucoup plus d'agilité que d'autres tétrapodes antérieurs dont la démarche était irrégulière. Les empreintes fossilisées et d'autres observations laissent penser que certaines espèces étaient grégaires, c'est-à-dire qu'elles vivaient et se déplaçaient en groupes, comme le font beaucoup de mammifères aujourd'hui. Les paléontologues ont aussi découvert que certains prodiguaient des soins à leurs petits, comme le font les oiseaux aujourd'hui (voir la figure 26.17). Enfin, des données anatomiques confirment l'hypothèse voulant qu'au moins quelques dinosaures aient été endothermes.

À la fin du Crétacé (il y a 66 millions d'années), tous les dinosaures (sauf les oiseaux) avaient disparu. Leur disparition pourrait avoir été causée, du moins en partie, par l'impact de l'astéroïde ou de la comète dont il a été question au concept 25.4. Certaines analyses de données géologiques semblent le confirmer puisqu'elles montrent un brusque déclin de la diversité des dinosaures à la fin du Crétacé. Selon d'autres analyses, cependant, le nombre d'espèces de dinosaures avait commencé à décliner plusieurs millions d'années avant la fin du Crétacé. Il faudra découvrir d'autres fossiles et faire plus d'analyses pour résoudre cette question.

Étudions maintenant les deux lignées modernes de reptiles, soit les lépidosauriens (tuataras, lézards et serpents) et les archosauriens (tortues, crocodiles et oiseaux).

Les lépidosauriens

Deux espèces de tuataras, des reptiles apparentés aux lézards, représentent une lignée survivante de lépidosauriens (figure 34.29a). Des fossiles indiquent que les ancêtres des tuataras ont vécu il y a au moins 220 millions d'années. Ces organismes ont prospéré sur de nombreux continents pendant une bonne partie du Crétacé, et pouvaient atteindre 1 m de longueur. Aujourd'hui, on ne trouve cependant les tuataras que sur 30 îles situées au large des côtes de la Nouvelle-Zélande. Lorsque les humains sont arrivés dans ce pays il y a 750 ans, les rats qui les accompagnaient ont dévoré les œufs des tuataras, si bien qu'ils ont fini par éliminer ces reptiles dans les îles principales. Les tuataras qui subsistent dans les îles avoisinantes mesurent environ 50 cm de longueur et se nourrissent d'insectes,

de petits lézards, ainsi que d'œufs et d'oisillons. Ils peuvent vivre jusqu'à 100 ans. Leur survie dépend de l'absence de rats dans les habitats qu'ils ont conservés.

L'autre grande lignée de lépidosauriens moderne est celle des lézards et des serpents, ou squamates; elle compte quelque 7 900 espèces (figure 34.29b et c). Les squamates sont pour la plupart de petite taille; découvert récemment en République dominicaine, le gecko *Jaragua sphaero*, un lézard, qui ne mesure que 16 mm, tiendrait aisément sur une pièce de 10 cents. Par contre, le dragon de Komodo, qui vit en Indonésie, peut atteindre 3 m de longueur. Il chasse les cerfs et d'autres grosses proies en leur inoculant un venin après les avoir mordus.

Les serpents descendent de lézards dotés de pattes. Par conséquent, on les considère comme des lézards apodes, c'est-à-dire sans pattes (voir les paragraphes d'introduction du chapitre 26). Aujourd'hui, certaines espèces de serpents conservent des vestiges des os qui formaient le bassin et les membres, ce qui confirme leur ascendance. Bien qu'ils soient dépourvus de pattes, les serpents se déplacent avec beaucoup d'agilité sur la terre ferme, le plus souvent à l'aide de mouvements ondulatoires latéraux qui se propagent de la tête à la queue. Ce sont les forces exercées par les mouvements ondulatoires contre des objets solides qui permettent au serpent d'avancer. Les serpents peuvent aussi se mouvoir en utilisant leurs écailles ventrales pour agripper le sol en plusieurs endroits de leur corps: les écailles situées aux points intermédiaires sont alors soulevées légèrement du sol et entraînées vers l'avant.

Les serpents sont carnivores et présentent des adaptations qui favorisent la prédation. Ils possèdent des chimiorécepteurs très sensibles et, s'ils n'ont pas de tympans, ils peuvent ressentir les vibrations du sol et ainsi détecter les mouvements de leurs proies. Les vipéridés, dont font partie les crotales, possèdent entre leurs yeux et leurs narines des détecteurs de chaleur (thermorécepteurs) grâce auxquels ils perçoivent d'infimes variations de température. Cette adaptation permet à ces chasseurs nocturnes de localiser leurs proies. Les serpents venimeux, eux, injectent leurs neurotoxines au moyen d'une paire de dents ou de crochets creux et pointus. Leur langue n'administre pas le venin, mais contribue à acheminer les odeurs vers les organes olfactifs situés dans la paroi supérieure de la cavité buccale. La majorité des serpents ont une peau élastique et possèdent des mâchoires lâchement fixées au crâne qui leur permettent d'avaler des proies dont le diamètre est supérieur à celui de leur corps (voir la figure 23.14).

Pour conclure, examinons maintenant les trois clades d'archosauriens dont certains membres existent encore aujourd'hui: les tortues, les crocodiliens et les oiseaux.

Les tortues

Les tortues forment le groupe de reptiles modernes le plus particulier. Par exemple, contrairement aux reptiles, les tortues n'ont pas d'orifices de chaque côté du crâne, derrière l'orbite de l'œil. Souvenez-vous qu'il s'agit d'un des principaux caractères dérivés des diapsides. En outre, on ignorait jusqu'à tout récemment s'il fallait classer les tortues parmi les diapsides, comme les autres reptiles modernes. En 2015, la découverte de nouveaux fossiles a toutefois permis d'établir que les premières tortues possédaient des orifices de chaque côté du crâne, à l'instar des autres diapsides. Ces découvertes laissent donc supposer que les tortues sont des diapsides dont les orifices crâniens ont disparu au fil

de l'évolution. Des études génomiques récentes confirment également l'appartenance des tortues au groupe des diapsides. En effet, ces études démontrent que les tortues sont des archosauuriens plus étroitement apparentés aux crocodiles et aux oiseaux qu'aux autres reptiles (voir la figure 34.25).

Toutes les tortues sont pourvues d'une carapace en forme de coffre dont les parties supérieure et inférieure sont soudées aux vertèbres, aux clavicules et aux côtes (figure 34.29d). La plupart des 307 espèces connues ont une carapace dont la dureté procure une excellente protection contre les prédateurs. Les archives géologiques montrent que *Pappochelys sp.*, une tortue vieille de 240 millions d'années, présentait sur le ventre une série d'os durs faisant penser à des coquillages. Une autre tortue âgée de 220 millions d'années présentait quant à elle un plastron (la partie inférieure de la carapace) complètement formé, mais une coquille (la partie supérieure) incomplète. Il se pourrait donc que la formation de la carapace se soit produite progressivement.

Les premières tortues étaient incapables de rentrer la tête dans leur carapace, mais les mécanismes nécessaires à cette action sont apparus indépendamment dans deux embranchements distincts. Les tortues au cou latéral replient leur cou horizontalement, tandis que les tortues au cou vertical le replient verticalement.

Certaines tortues se sont adaptées à la vie dans les déserts, alors que d'autres vivent presque exclusivement dans les étangs et les cours d'eau. D'autres encore vivent dans la mer. Les tortues de mer possèdent une carapace réduite et des membres antérieurs élargis qui servent de nageoires. Elles comprennent les plus grosses tortues actuelles, les tortues luths, qui se nourrissent

de méduses et dont la masse peut atteindre 1 500 kg. Elles sont menacées, comme d'autres tortues de mer, car elles se prennent dans les filets de pêche et meurent noyées. L'exploitation par les humains des plages où elles pondent leurs œufs constitue aussi une menace à leur survie.

Les crocodiliens

Les crocodiles, les caïmans et les alligators (crocodiliens) appartiennent à une lignée dont l'origine remonte à la fin du Trias. Les premiers membres de cette lignée étaient de petits quadrupèdes terrestres aux pattes longues et fines. Au fil du temps, les espèces sont devenues plus grosses et se sont adaptées aux habitats aquatiques en respirant l'air au moyen de narines situées au sommet du crâne. Certains crocodiliens du Mésozoïque atteignaient 12 m de longueur et s'attaquaient peut-être à des dinosaures et à d'autres proies circulant sur les berges.

Les 23 espèces connues de crocodiliens modernes vivent dans les régions chaudes du globe. La population d'alligators vivant dans le Sud-Est des États-Unis (figure 34.29e) croît aujourd'hui à un rythme soutenu, après avoir été menacée d'extinction durant plusieurs années.

Les oiseaux

Il existe quelque 10 000 espèces d'oiseaux dans le monde. Comme les crocodiliens, les oiseaux sont des archosauuriens, mais presque toutes les caractéristiques de leur anatomie reptilienne ont subi des modifications en raison de leur adaptation au vol.

▼ **Figure 34.29** Quelques reptiles actuels (autres que les oiseaux).



(a) Tuatara (*Sphenodon punctatus*)



(b) Diable cornu d'Australie (*Moloch horridus*)



(c) Vipère de Wagler (*Tropidolaemus wagleri*)



(d) Tortue-feuille à poitrine noire (*Geomyda spengleri*)



(e) Alligator américain (*Alligator mississippiensis*)

Les caractères dérivés des oiseaux Bon nombre des caractères des oiseaux sont des adaptations qui facilitent le vol, notamment celles qui favorisent la réduction de la masse en vue de rendre le vol plus efficace. Ainsi, ces animaux n'ont pas de vessie et, chez la plupart des espèces, les femelles ne possèdent qu'un seul ovaire. Les gonades des mâles et des femelles sont généralement petites, sauf pendant la saison des amours, au cours de laquelle leur taille augmente. Les oiseaux actuels sont aussi dépourvus de dents, une adaptation qui réduit le poids de la tête. Le crâne est particulièrement léger, bien que l'ensemble du squelette de l'oiseau ne soit pas plus léger, par rapport à la masse corporelle, que celui d'un mammifère d'une taille comparable.

Les ailes et les plumes constituent les adaptations au vol les plus manifestes (**figure 34.30**). Les plumes sont constituées d'une protéine, la bêta-kératine, qu'on trouve également dans les écailles d'autres reptiles. La forme et la disposition des plumes donnent leur profil aux ailes, qui obéissent à certains des principes d'aérodynamique que les ailes d'un avion essaient d'imiter. Les oiseaux battent des ailes en contractant leurs grands muscles pectoraux (de la poitrine), qui sont reliés au sternum par un bréchet et qui produisent la force nécessaire pour décoller et ensuite pour voler. Certains oiseaux, comme les buses et les pygargues, ont des ailes adaptées au vol plané; ils se laissent porter par les courants d'air et ne battent des ailes qu'occasionnellement. D'autres, comme le colibri, doivent battre des ailes continuellement pour se maintenir dans les airs (voir la figure 34.34). Les martinets sont les plus rapides; ils peuvent voler sur de longs trajets à une vitesse de 170 km/h.

Le vol procure de nombreux avantages. Il facilite la chasse et la nécrophagie; beaucoup d'oiseaux se nourrissent d'insectes volants, ressource alimentaire abondante et très nutritive. Grâce au vol, les oiseaux peuvent fuir rapidement devant les prédateurs terrestres ou encore voyager sur de grandes distances afin d'exploiter d'autres sources de nourriture et de nouvelles zones de reproduction saisonnières.

Le vol nécessite un métabolisme actif qui se traduit par de grandes dépenses d'énergie. Les oiseaux étant endothermes, ils utilisent l'énergie produite par leur métabolisme pour maintenir une température corporelle élevée. Les plumes et la couche de graisse qui enveloppent le corps de certaines espèces contribuent également à la thermorégulation. Les poumons sont reliés à de minuscules tubes conduisant à des sacs élastiques (les sacs aériens) qui améliorent le courant aérien et l'absorption d'O₂. Les systèmes respiratoire et cardiovasculaire fournissent efficacement l'O₂ et les nutriments aux tissus, contribuant ainsi à maintenir un métabolisme élevé. Le cœur est pourvu de quatre cavités.

Le vol exige aussi une bonne acuité visuelle et une coordination précise des mouvements. Les oiseaux possèdent d'excellents yeux et distinguent les couleurs. L'aire visuelle et l'aire motrice de leur cerveau sont bien développées. De fait, leur cerveau est proportionnellement plus gros que ceux des amphibiens et des autres reptiles.

La plupart des oiseaux manifestent des comportements très complexes, surtout pendant la saison de reproduction, au cours de laquelle ils exécutent des rituels de parade nuptiale de toutes sortes. Comme les œufs sont déjà enveloppés dans une coquille quand la femelle les pond, la fécondation doit être interne. Pour



(b) Structure osseuse

◀ **Figure 34.30** Aile et plume : un exemple de corrélation entre structure et fonction. (a) L'aile est issue de la transformation du membre antérieur des tétrapodes. (b) Chez de nombreux oiseaux, les os présentent une structure interne lacunaire. (c) La plume est constituée d'un tube central creux, la hampe, composé de deux parties : le calamus, qui correspond à la portion dénudée de la hampe, et le rachis, sur lequel sont fixés, de part et d'autre, deux vexilles. Chaque vexille se compose de barbes d'où partent de petites ramifications appelées barbules. Les oiseaux portent deux sortes de plumes : des plumes de contour et des plumules (ou duvet). Les plumes de contour, rigides, donnent une forme aérodynamique à l'aile et au corps de l'oiseau. Les barbules de ces plumes possèdent des crochets qui s'agrippent aux barbules de la barbe voisine. Quand il lisse ses plumes, l'oiseau passe son bec sur toute la longueur de la plume. Il remet ainsi les crochets en place de façon à unir les barbes, ce qui contribue à donner une forme précise aux vexilles. Les plumules, quant à elles, sont dépourvues de crochets. La disposition désorganisée de leurs barbes forme un duvet qui retient l'air et fournit une excellente isolation.

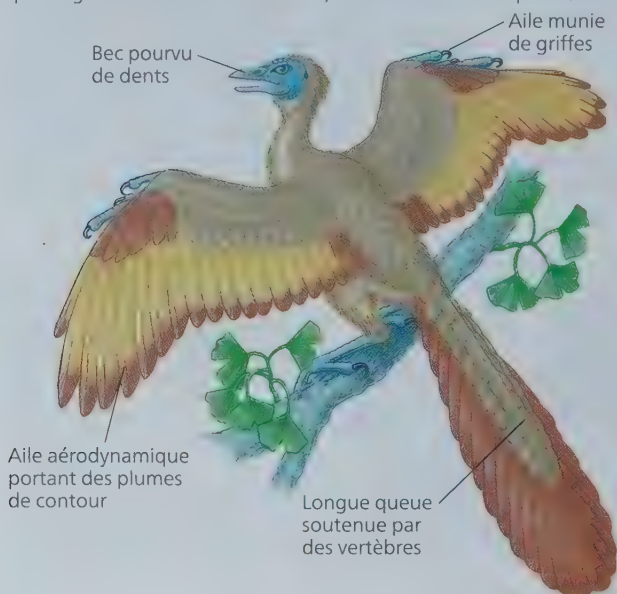
féconder la femelle, le mâle doit monter sur son dos et lui relever la queue de façon que leurs cloaques s'abouchent l'un avec l'autre. Une fois l'œuf pondu, l'embryon doit rester au chaud. C'est pourquoi la femelle, le mâle ou les deux, selon l'espèce, couvent les œufs.

L'origine des oiseaux L'analyse cladistique de squelettes fossilisés d'oiseaux et de reptiles indique que les oiseaux appartiennent au groupe de dinosaures saurischiens bipèdes appelés théropodes. À la fin des années 1990, des paléontologues chinois ont découvert un gisement extraordinaire de fossiles de théropodes à plumes qui nous renseignent sur l'origine des oiseaux. Plusieurs espèces de dinosaures étroitement apparentés aux oiseaux portaient des plumes munies de vexilles, et d'autres, plus nombreuses, des plumes filamenteuses. Ces observations indiquent que les plumes sont apparues longtemps avant le vol battu. Parmi les possibles fonctions de ces plumes primitives, on compte l'isolation, le camouflage et la mise en valeur des partenaires au cours des rites d'accouplement.

Il s'est écoulé près de 160 millions d'années depuis que les théropodes à plumes sont devenus des oiseaux. De nombreux chercheurs estiment qu'*Archaeopteryx sp.*, découvert en 1861 en Allemagne dans des sédiments calcaires, est le plus ancien oiseau connu (figure 34.31). Il possédait des ailes recouvertes de plumes, mais conservait des caractères ancestraux comme des membres supérieurs munis de griffes, des dents et une longue queue. *Archaeopteryx sp.* volait bien à grande vitesse, mais contrairement aux oiseaux actuels il ne pouvait décoller du sol. Les fossiles d'oiseaux ayant vécu plus tard, durant le Crétacé, révèlent la

▼ **Figure 34.31** *Archaeopteryx sp.* était-il le premier oiseau ?

L'examen des fossiles nous indique qu'*Archaeopteryx sp.* était capable de vol battu tout en ayant conservé plusieurs caractères des saurischiens. Bien qu'il ait longtemps été considéré comme le premier oiseau, des fossiles mis au jour récemment ont relancé le débat. Certaines analyses montrent qu'*Archaeopteryx sp.* n'était pas un oiseau, mais un dinosaure étroitement apparenté aux oiseaux. D'autres analyses démontrent plutôt qu'il s'agissait bel et bien d'un oiseau, sans toutefois être le premier.



disparition progressive de certaines caractéristiques ancestrales des dinosaures, comme les dents et les griffes aux membres supérieurs, ainsi que l'acquisition d'innovations que possèdent aujourd'hui tous les oiseaux, notamment une courte queue recouverte de plumes disposées en éventail.

Les oiseaux actuels Des preuves manifestes de la présence des néornithes, le clade qui regroupe les 28 ordres d'oiseaux actuels, remontent à la période qui a précédé la transition entre le Crétacé et le Paléogène, il y a 66 millions d'années. Plusieurs ordres d'oiseaux vivants et disparus comptent au moins une espèce incapable de voler. Les **ratites**, un ordre d'oiseaux qui compte les autruches, les nandous, les kiwis, les casoars et les émeus, sont tous inaptes au vol (figure 34.32). Cet ordre des ratites se caractérise par un sternum dépourvu de bréchet (lame osseuse médiane sur laquelle sont fixés les muscles du vol) et des muscles pectoraux peu développés si on les compare à ceux des oiseaux aptes au vol.

Les manchots et les gorfous constituent un ordre d'oiseaux qui ne volent pas, mais comme les oiseaux qui volent, leurs pectoraux sont très développés. Ils s'en servent pour « voler » dans l'eau : lorsqu'ils nagent, ils battent des ailes à la manière des oiseaux qui volent (figure 34.33). Certaines espèces de râles, de canards et de pigeons ne volent pas non plus.

▼ **Figure 34.32** L'émeu (*Dromaius novaehollandiae*). Cet oiseau inapte au vol est originaire d'Australie.



▼ **Figure 34.33** Le manchot empereur (*Aptenodytes patagonicus*) « volant » sous l'eau. Grâce à leurs lignes aérodynamiques et à leurs puissants pectoraux, les manchots sont d'agiles et rapides nageurs.



En raison des exigences du vol, beaucoup d'oiseaux présentent des formes corporelles assez semblables les unes aux autres. Pourtant, les ornithologues avertis arrivent à différencier les espèces en observant leur profil, leur vol, leur comportement, la couleur de leurs plumes et la forme de leur bec. Le squelette unique de l'aile du colibri fait de cet oiseau le seul capable de voler sur place ou à reculons (**figure 34.34**). Les oiseaux adultes n'ont pas de dents, mais au cours de l'évolution le bec a pris une grande variété de formes adaptées à différents régimes alimentaires. Certains oiseaux, comme le perroquet, ont un bec capable de broyer des graines et d'ouvrir des noix. D'autres, notamment le flamand rose, sont des oiseaux filtreurs. Leur bec est équipé de filtres remarquables qui leur permettent de retenir des particules de nourriture repêchée de l'eau (**figure 34.35**). La structure des pieds présente aussi de nombreuses variations. Certains oiseaux se servent de leurs pieds pour se percher sur des branches (**figure 34.36**), saisir les aliments, se défendre, nager ou marcher, et même pour attirer les femelles au cours de la parade nuptiale (voir la figure 24.3e).

▼ **Figure 34.34** Un colibri recueillant du nectar en volant sur place. Un colibri peut orienter ses ailes dans toutes les directions, ce qui lui permet de voler sur place ou à reculons.



▼ **Figure 34.35** Un exemple de bec spécialisé. Le flamand rose (*Phoenicopterus roseus*) filtre l'eau avec son bec pour en retenir la nourriture.



▼ **Figure 34.36** Les pieds des oiseaux percheurs. Cette mésange charbonnière (*Parus major*) appartient à l'ordre des passériformes. Les passériformes portent aussi le nom d'oiseaux percheurs, car leurs doigts peuvent s'agripper autour des branches ou des fils, ce qui leur permet de rester longtemps immobiles.



RETOUR SUR LE CONCEPT 34.5

1. Décrivez trois adaptations qui ont permis aux amniotes de vivre sur la terre ferme.
2. Les serpents sont-ils des tétrapodes ? Expliquez votre réponse.
3. Indiquez quatre adaptations des oiseaux au vol.
4. **HABILETÉS VISUELLES** ► D'après la phylogénèse de la figure 34.25, indiquez quel est le groupe frère (a) des reptiles ; (b) des squamates ; et (c) du clade regroupant les crocodiliens et les oiseaux.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 34.6

Les mammifères sont des amniotes recouverts de poils et produisant du lait



Les reptiles dont nous avons traité représentent l'une des deux lignées d'amniotes modernes. L'autre est notre propre lignée, celle des **mammifères**. Aujourd'hui, il existe plus de 5 300 espèces connues de mammifères sur la Terre.

Les caractères dérivés des mammifères

Les glandes mammaires, qui produisent du lait, sont le caractère distinctif auquel les mammifères doivent leur nom. Toutes les femelles des mammifères nourrissent leurs petits de leur lait, lequel constitue un régime équilibré et riche en lipides, en glucides, en protéines, en minéraux et en vitamines. Les poils, une

autre caractéristique des mammifères, et la couche de lipides située sous la peau font office d'isolant et permettent au corps de conserver son eau, tout en le protégeant contre les températures extrêmes. Les reins, qui assurent une récupération efficace de l'eau lors de l'élimination des déchets, sont une autre adaptation des mammifères à la vie terrestre (voir la figure 44.12). Chez certains mammifères, comme le rat-kangourou, la conservation de l'eau est si efficace que l'animal peut survivre dans des milieux arides en buvant peu ou pas d'eau (figure 34.37).

Comme les oiseaux, les mammifères sont endothermes et, chez la plupart, la vitesse du métabolisme est élevée. Celui-ci est entretenu par des systèmes respiratoire et cardiovasculaire efficaces. Dans le système respiratoire, un muscle aplati appelé diaphragme facilite la ventilation des poumons. Dans le système cardiovasculaire, le cœur est divisé en quatre cavités. De plus, comme les oiseaux, les mammifères ont un cerveau plus gros que les autres vertébrés de même taille. Ils semblent aussi être les plus doués pour l'apprentissage. Les parents doivent passer un temps relativement long à prodiguer des soins à leur progéniture. De cette façon, les jeunes ont amplement l'occasion d'apprendre, par l'observation, d'importantes techniques de survie. Les mammifères se caractérisent également par la différenciation de leurs dents. Alors que la forme et la taille des dents des reptiles sont généralement uniformes, les mâchoires des mammifères présentent divers types de dents dont la taille et la forme sont adaptées à la mastication de différents types d'aliments. À l'instar de la plupart des mammifères, nous jouissons d'une dentition adaptée à divers usages : des incisives qui servent à trancher, des canines qui servent à déchirer, et des prémolaires et des molaires qui servent à broyer.

Les premières étapes de l'évolution des mammifères

Les mammifères appartiennent à un groupe d'amniotes qu'on appelle **synapsides**. Les premiers synapsides non mammaliens étaient dépourvus de poils, avaient une démarche bancale et pouvaient des œufs. La fenêtre (ou fosse) temporale est un trait distinctif des synapsides. Cette structure consiste en une ouverture unique (alors que les diapsides en possèdent deux) située derrière l'orbite de l'œil, de chaque côté du crâne. Les humains ont conservé cette caractéristique ; les muscles de la mâchoire traversent la fenêtre temporale avant de s'attacher à l'os temporal (la tempe). Les fossiles exhumés montrent que la mâchoire a subi des transformations au cours du développement des caractéristiques des mammifères dans les lignées successives des synapsides (voir la figure 25.7) ; ces transformations se sont échelonnées sur plus de 100 millions d'années. De plus, deux des os formant l'articulation de la mâchoire (l'os carré et l'os articulaire) ont été intégrés à l'oreille interne des mammifères (figure 34.38). Cette transformation évolutive se reflète dans le changement qui survient au cours du développement. Par exemple, au cours du développement embryonnaire, on remarque que la région postérieure de la mâchoire – qui correspond à l'articulation chez les reptiles – se détache de la mâchoire et migre jusqu'à l'oreille, où elle forme le malléus.

Au cours du Permien (il y a entre 299 et 252 millions d'années), les synapsides sont devenus des herbivores et des carnivores de grande taille. Ils ont été pendant un temps les tétrapodes dominants. Toutefois, les extinctions du Permien et du Trias ont

▼ **Figure 34.37** Les adaptations du rat-kangourou à son habitat extrêmement aride.



FAITES DES LIENS ► Expliquez comment les voies cataboliques (4) peuvent fournir de l'eau au rat-kangourou. (Voir le concept 9.1.)

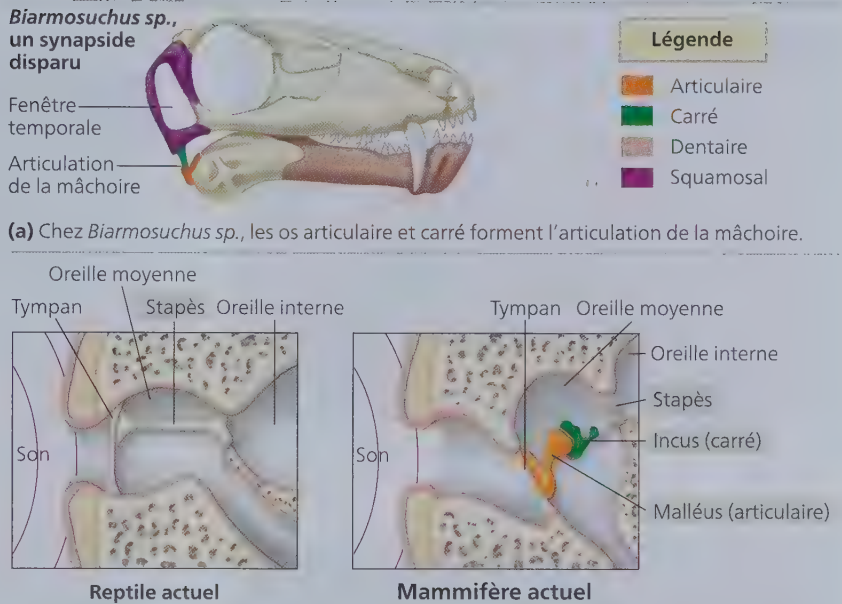
fait un grand nombre de victimes parmi eux, si bien que leur diversité a chuté au cours du Trias (il y a entre 252 et 201 millions d'années). Les synapsides apparentés aux mammifères sont apparus en nombre grandissant à la fin de cette période. Bien qu'ils n'étaient pas de véritables mammifères, ces animaux possédaient un certain nombre des caractères dérivés qui distinguent les mammifères des autres amniotes. Petits et probablement velus, ils se nourrissaient sans doute d'insectes la nuit. Leurs os montrent que leur croissance était plus rapide que celle des autres synapsides, ce qui permet de supposer que leur métabolisme l'était aussi ; mais ils pouvaient encore des œufs.

Le Jurassique (il y a entre 201 et 145 millions d'années) a vu l'arrivée des premiers vrais mammifères. Ceux-ci se sont ensuite divisés en un grand nombre de lignées qui ont rapidement disparu. Une multitude d'espèces de mammifères ont coexisté avec les dinosaures durant le Jurassique et le Crétacé, mais elles n'étaient ni abondantes ni dominantes au sein de leur communauté, et la plupart mesuraient moins de 1 m de longueur. Il se peut qu'elles aient conservé cette petite taille parce que les dinosaures occupaient déjà les niches écologiques des grands animaux.

Au début du Crétacé (il y a 140 millions d'années), les trois principales lignées de mammifères étaient apparues, soit celles qui ont engendré les monotrèmes (mammifères qui pondent des œufs), les marsupiaux (mammifères munis d'une poche ventrale) et les eutheriens (mammifères dotés d'un placenta complexe). Après l'extinction des grands dinosaures, des ptérosaures et des reptiles marins à la fin du Crétacé, les mammifères ont subi une radiation adaptative qui a donné naissance aux prédateurs et aux herbivores de grande taille, ainsi qu'aux espèces volantes et aquatiques.

► **Figure 34.38** L'évolution des os de l'oreille chez les mammifères. *Biarmosuchus sp.* était un synapside, une lignée dont descendent les mammifères. Les os qui transmettent le son dans l'oreille des mammifères se sont formés dans la foulée des modifications qu'ont subies les os de la mâchoire des synapsides non mammaliens.

FAITES DES LIENS ► Relisez la définition de l'exaptation, dans le concept 25.6. Résumez-en les mécanismes et expliquez comment l'incorporation des os articulaire et carré dans l'oreille interne des mammifères en constitue un exemple.



(b) Au cours de l'évolution du crâne des mammifères, une nouvelle articulation s'est formée dans la mâchoire, entre les os dentaire et squamosal (voir la figure 25.7). Devenus inutiles, les os carré et articulaire se sont intégrés à l'oreille moyenne, constituant deux des trois os qui acheminent les sons du tympan à l'oreille interne.

Les monotrèmes

Les **monotrèmes** n'existent qu'en Australie et en Nouvelle-Guinée, et sont représentés par une espèce d'ornithorynque (*Ornithorhynchus anatinus*) et quatre espèces d'échidnés (**figure 34.39**). Les monotrèmes pondent des œufs, un caractère ancestral des amniotes que la majorité des reptiles ont conservé. Comme tous les mammifères, les monotrèmes sont poilus et fabriquent du lait pour leurs petits, mais ils n'ont pas de mamelons. Leur lait est sécrété par des glandes situées sur l'abdomen de la mère. Lorsqu'il sort de l'œuf, le bébé suce le lait qui coule sur la fourrure maternelle.

Les marsupiaux

Les opossums, les kangourous et les koalas sont des **marsupiaux**. Les eutheriens et les marsupiaux ont en commun des caractères dérivés qu'on ne trouve pas chez les monotrèmes. Leur métabolisme est élevé; ils possèdent des mamelons et donnent naissance à des petits incomplètement formés. L'embryon se développe dans l'utérus, organe de l'appareil reproducteur de la femelle, et les membranes extraembryonnaires issues de l'embryon forment le **placenta**, structure à travers laquelle les nutriments provenant du sang de la mère parviennent à l'embryon.

Les marsupiaux naissent très prématurément et poursuivent leur développement foetal en se nourrissant du lait de leur mère (**figure 34.40a**). Chez la plupart des espèces, les petits demeurent à cette fin dans une poche ventrale appelée *marsupium*. Par exemple, le petit du kangourou roux naît 33 jours après la fécondation, alors qu'il a la taille d'une abeille. Ses pattes postérieures sont à peine formées, mais ses pattes antérieures sont

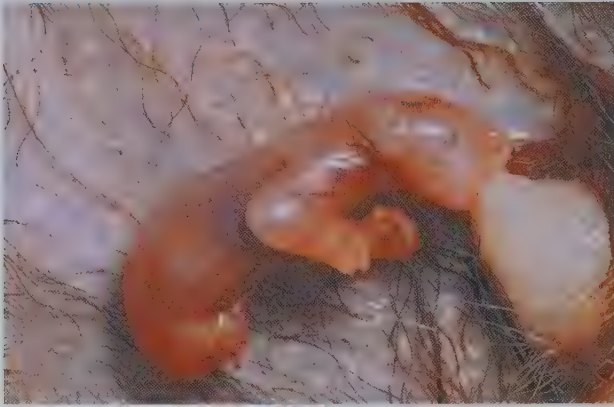
▼ **Figure 34.39** L'échidné d'Australie (*Tachyglyssus aculeatus*), un monotrème. Les monotrèmes portent des poils et sécrètent du lait, mais ne possèdent pas de mamelons. Ce sont les seuls mammifères qui pondent des œufs (voir en médaillon).



suffisamment fortes pour lui permettre de ramper de la sortie du système reproducteur jusqu'à la poche de sa mère, qui s'ouvre vers l'avant du corps. Ce périple ne dure que quelques minutes. Chez d'autres espèces, le marsupium s'ouvre vers l'arrière du corps de la mère; chez les bandicoots-lapins, les petits sont ainsi protégés pendant que la mère creuse le sol (**figure 34.40b**).

Les marsupiaux se sont répandus dans toutes les parties du monde pendant le Mésozoïque, mais aujourd'hui on n'en trouve que dans la région australienne ainsi qu'en Amérique du Nord et en Amérique du Sud. Leur biogéographie illustre l'interaction entre l'évolution biologique et l'évolution géologique (voir le

▼ **Figure 34.40** Des marsupiaux australiens.



(a) **Petit de phalanger-renard (*Trichosurus vulpecula*)**. Les petits des marsupiaux naissent prématurément et terminent leur croissance en tétant une mamelle située, le plus souvent, à l'intérieur de la poche ventrale de leur mère.



(b) **Bandicoot-lapin (*Macrotis lagotis*)**. Le bandicoot-lapin creuse le sol et s'enfouit sous terre. Il se nourrit de termites et d'autres insectes, de graines, de racines et de bulbes de différentes plantes. Placé dans une poche qui s'ouvre vers l'arrière, le petit est protégé de la poussière et de la terre lorsque sa mère creuse. Chez d'autres marsupiaux, comme les kangourous, la poche s'ouvre vers l'avant.

concept 25.4). Après le morcellement de la Pangée, l'Amérique du Sud et l'Australie sont devenues des continents isolés. Les marsupiaux qui s'y trouvaient se sont diversifiés indépendamment des euthériens, qui avaient amorcé une radiation adaptative sur les continents septentrionaux. L'Australie est séparée des autres continents depuis le Cénozoïque, c'est-à-dire depuis environ 66 millions d'années. Dans ce pays, une évolution convergente a donné naissance à une diversité de marsupiaux qui ressemblent à certains euthériens et qui jouent le même rôle écologique dans d'autres parties du monde (figure 34.41). La faune des marsupiaux était diversifiée en Amérique du Sud tout au long du Paléogène, mais ce continent a connu plusieurs migrations d'euthériens. L'une des plus importantes s'est produite il y a environ 3 millions d'années, au moment où l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud ont été reliées par l'isthme de Panama : cette voie terrestre a permis à un grand nombre d'animaux de circuler dans les deux sens.

▼ **Figure 34.41** L'évolution convergente des marsupiaux et des euthériens (mammifères placentaires). (Les illustrations ne sont pas à l'échelle.)



Aujourd'hui, seules trois familles de marsupiaux subsistent hors de la région australienne, et quelques espèces d'opossums seulement vivent encore en Amérique du Nord.

Les euthériens (mammifères placentaires)

Les **euthériens** sont communément appelés mammifères placentaires, car leur placenta est plus complexe que celui des marsupiaux. Les euthériens ont une plus longue durée de gestation que les marsupiaux. L'embryon se forme complètement dans l'utérus et il est relié à sa mère par un placenta bien développé. Ce type de placenta permet une association étroite et durable entre la mère et le petit en développement.

Les principaux groupes d'euthériens modernes pourraient avoir divergé les uns des autres lors d'une explosion de modifications évolutives. On demeure incertain du moment où elle s'est produite : les données moléculaires la situent il y a près de 100 millions d'années, contre environ 60 millions d'années selon les données morphologiques. La **figure 34.42**, qui occupe les deux prochaines pages, présente plusieurs ordres principaux et les liens phylogénétiques qui pourraient exister entre les euthériens et entre les monotrèmes et les marsupiaux.

Les primates

L'ordre des primates comprend les lémurs, les tarsiers, les singes et les grands singes, dont font partie les humains.

Les caractères dérivés des primates La plupart des primates possèdent des mains et des pieds pour s'agripper. À la place des griffes effilées des autres mammifères, ils ont des ongles plats à l'extrémité de leurs mains. Les mains et les pieds ont subi d'autres transformations au cours de l'évolution, pour donner, par exemple, les reliefs de la peau à l'extrémité des doigts (responsables des empreintes digitales). Les primates ont un cerveau plus volumineux que les autres mammifères ; leurs mâchoires sont aussi plus courtes, ce qui fait qu'ils ont un visage aplati. Leurs yeux, rapprochés sur le devant du visage, leur permettent de regarder vers l'avant. Les primates dépensent beaucoup d'énergie à soigner leurs petits et ont un comportement social complexe.

Les premiers primates connus étaient arboricoles, et bon nombre de leurs caractéristiques sont des adaptations aux exigences de ce mode de vie. Ainsi, leurs mains et leurs pieds permettent la saisie des branches d'arbres. Chez tous les primates actuels, *Homo* excepté, le pied comporte un gros orteil bien séparé des autres, ce qui les aide à s'agripper aux branches. Tous les primates possèdent un pouce relativement mobile et dissocié des autres doigts, mais les singes et les grands singes possèdent un **pouce opposable** complètement, c'est-à-dire qu'ils peuvent toucher avec le pouce l'extrémité intérieure des doigts de la même main. Chez les singes et les grands singes, ce pouce opposable sert à s'agripper fermement, mais chez les humains il permet une manipulation fine des objets. La dextérité des humains repose sur la structure osseuse située à la base du pouce. Elle résulte d'une transformation des mains de nos ancêtres adaptées à la vie dans les arbres. Le déplacement dans les arbres nécessite aussi une excellente coordination entre les mouvements des yeux et ceux des mains. Ainsi, le chevauchement des champs visuels accroît la vision stéréoscopique (vision du relief), un avantage évident pendant la brachiation (déplacement effectué en se balançant d'une branche d'arbre à une autre).

Les primates actuels Il existe trois grands groupes de primates modernes : (1) les lémurs de Madagascar (**figure 34.43**), les loris et les galagos d'Afrique tropicale et du Sud de l'Asie ; (2) les tarsiers, qui vivent en Asie du Sud-Est ; et (3) les **anthropoïdés**,

qui comprennent les singes et les grands singes, et qui sont répandus un peu partout dans le monde. Les mammifères du premier groupe, les lémurs, les loris et les galagos, ressemblent probablement aux premiers primates arboricoles. Les plus anciens fossiles d'anthropoïdés ont été découverts il y a 55 millions d'années. Tout comme les données génétiques, ils laissent supposer que les tarsiers sont plus proches des anthropoïdés que des lémurs (**figure 34.44**).

Comme le montre la figure 34.44, les singes ne forment pas un clade, mais deux groupes, soit les singes du Nouveau Monde et ceux de l'Ancien Monde. Ces deux groupes seraient originaires d'Afrique ou d'Asie. Les archives géologiques indiquent que les singes du Nouveau Monde ont d'abord colonisé l'Amérique du Sud, il y a quelque 25 millions d'années. À cette époque, l'Afrique et l'Amérique du Sud s'étaient déjà séparées, en raison de la dérive des continents, et les singes auraient traversé l'océan de l'Afrique à l'Amérique du Sud sur des troncs d'arbres ou d'autres débris. Mais une chose est certaine, les singes du Nouveau Monde et les singes de l'Ancien Monde ont suivi des voies différentes durant des millions d'années (**figure 34.45**). Tous les singes du Nouveau Monde sont arboricoles, tandis que les singes de l'Ancien Monde comprennent des espèces arboricoles et des espèces terrestres. La plupart des singes des deux groupes sont diurnes (actifs durant le jour), vivent en bandes et mènent une existence régie par des comportements sociaux.

L'autre groupe d'anthropoïdés est composé des primates appelés familièrement grands singes (**figure 34.46**). Ce groupe comprend les genres *Hylobates* (gibbons), *Pongo* (orang-outans), *Gorilla* (gorilles), *Pan* (chimpanzés et bonobos) et *Homo* (humains). Les grands singes ont divergé des singes de l'Ancien Monde il y a environ entre 30 et 25 millions d'années. Aujourd'hui, les grands singes autres que les humains vivent exclusivement dans les régions tropicales de l'Ancien Monde. À l'exception des gibbons, les grands singes modernes sont plus gros que les singes du Nouveau et de l'Ancien Monde. Tous les grands singes actuels sont dépourvus de queue, et possèdent des membres antérieurs relativement longs et des membres postérieurs courts. Bien que tous les grands singes autres que les humains passent du temps dans les arbres, seuls les gibbons et les orang-outans ont conservé une existence principalement arboricole. Les grands singes n'observent pas tous le même type d'organisation sociale ; celle des gorilles et des chimpanzés est très évoluée. Enfin, les grands singes sont dotés d'un cerveau plus gros, par rapport au reste du corps, que celui des autres primates, ce qui explique leur plus grande adaptabilité. Ces deux caractéristiques sont particulièrement marquées dans le prochain groupe, les hominins.

RETOUR SUR LE CONCEPT 34.6

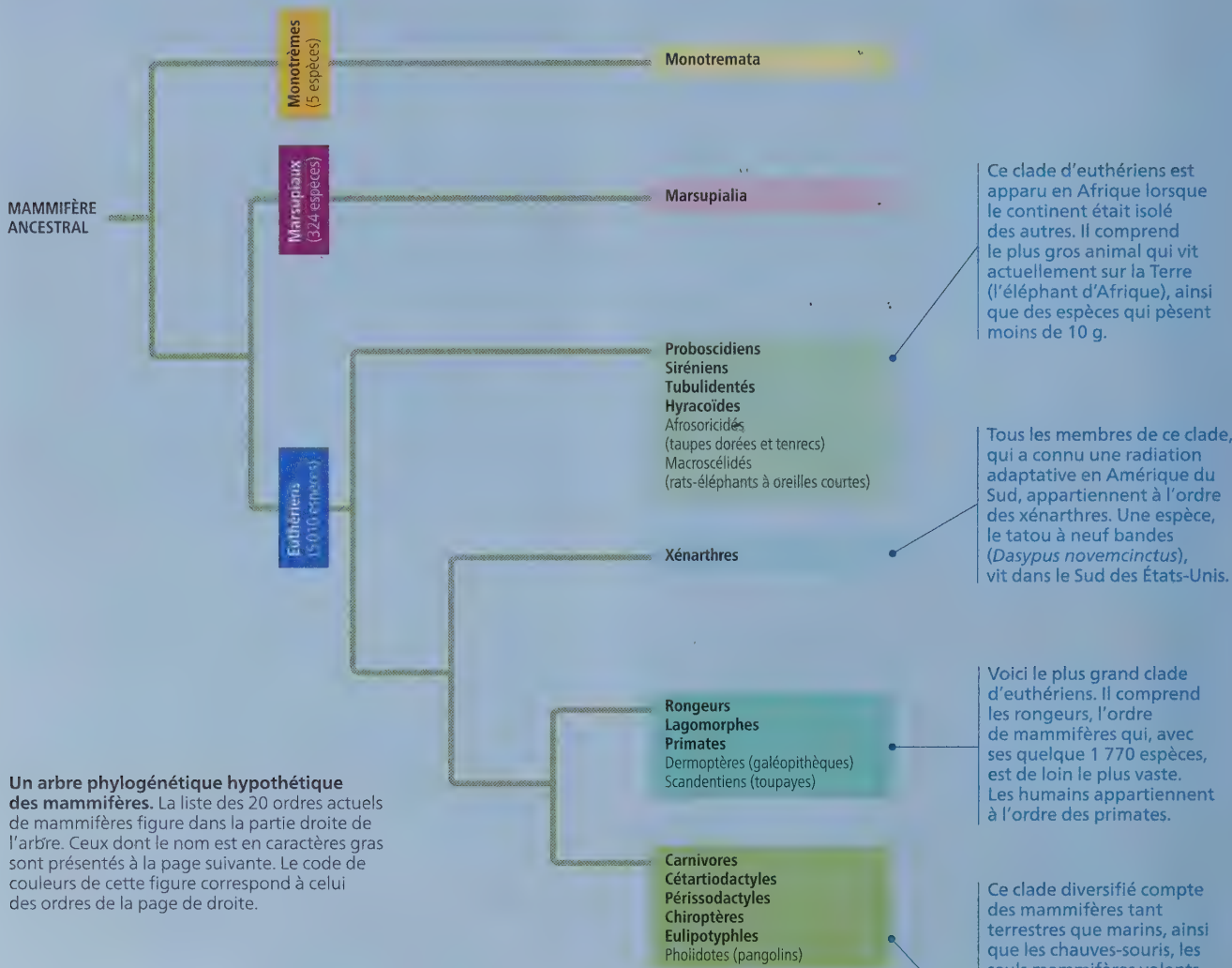
1. Comparez les façons dont les monotrèmes, les marsupiaux et les euthériens portent leurs petits.
2. Indiquez au moins cinq caractères dérivés des primates.
3. **FAITES DES LIENS** ► Formulez une hypothèse pour expliquer l'augmentation de la diversité des mammifères durant le Cénozoïque. Votre explication devrait tenir compte des adaptations des mammifères et de facteurs comme les extinctions et la dérive des continents (ces facteurs sont expliqués au concept 25.4).

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Liens phylogénétiques des mammifères

Les données fournies par de nombreux fossiles et des analyses moléculaires indiquent que les monotrèmes ont divergé des autres mammifères il y a environ 180 millions d'années et que les marsupiaux ont divergé des euthériens (mammifères placentaires) il y a environ 140 millions d'années. Bien qu'aucun arbre phylogénétique ne fasse encore l'objet

d'un consensus général, la systématique moléculaire a contribué à la clarification des liens de l'évolution entre les ordres d'euthériens. Selon une hypothèse, représentée par l'arbre ci-dessous, les ordres d'euthériens sont divisés en quatre grands clades.



Ce clade d'euthériens est apparu en Afrique lorsque le continent était isolé des autres. Il comprend le plus gros animal qui vit actuellement sur la Terre (l'éléphant d'Afrique), ainsi que des espèces qui pèsent moins de 10 g.

Tous les membres de ce clade, qui a connu une radiation adaptative en Amérique du Sud, appartiennent à l'ordre des xénarthres. Une espèce, le tatou à neuf bandes (*Dasybus novemcinctus*), vit dans le Sud des États-Unis.

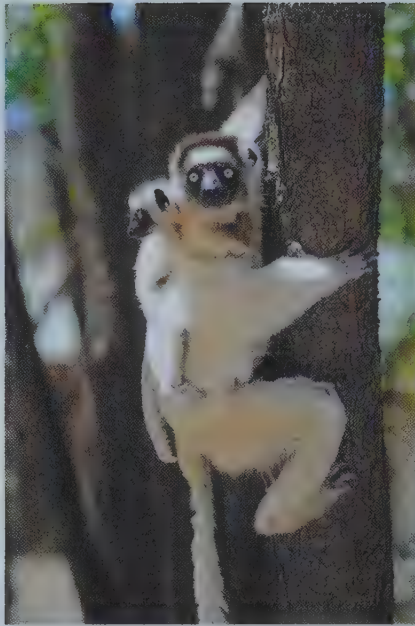
Voici le plus grand clade d'euthériens. Il comprend les rongeurs, l'ordre de mammifères qui, avec ses quelque 1 770 espèces, est de loin le plus vaste. Les humains appartiennent à l'ordre des primates.

Ce clade diversifié compte des mammifères tant terrestres que marins, ainsi que les chauves-souris, les seuls mammifères volants. Selon des observations de plus en plus nombreuses, dont des fossiles de rorquals pourvus de pieds datant de l'Éocène, les rorquals feraient partie du même ordre (cétartiodactyles) que les cochons, les vaches et les hippopotames.

Un arbre phylogénétique hypothétique des mammifères. La liste des 20 ordres actuels de mammifères figure dans la partie droite de l'arbre. Ceux dont le nom est en caractères gras sont présentés à la page suivante. Le code de couleurs de cette figure correspond à celui des ordres de la page de droite.

Ordres et exemples	Principales caractéristiques	Ordres et exemples	Principales caractéristiques
Monotrèmes Ornithorynque, échidnés  Échidné	Ovipares. Ne possèdent pas de mamelons. Les petits sucent le lait qui coule sur la fourrure de la mère.	Marsupiaux Kangourous, opossums, koalas  Koala	Le développement fœtal se termine dans la poche marsupiale.
Proboscidiens Éléphants  Éléphant d'Afrique ou de savane	Possèdent une longue trompe musculeuse. Peau épaisse et lâche. Incisives supérieures allongées en défenses.	Tubulidentés Oryctérope  Oryctérope	Possèdent des dents composées de minces tubes soudés les uns aux autres. Se nourrissent de fourmis et de termites.
Siréniens Lamantins, dugongs  Lamantin	Herbivores aquatiques. Possèdent des membres antérieurs en forme de nageoire, mais pas de membres postérieurs.	Hyraoïdes Damans  Pika	Possèdent de courtes pattes et une queue courte et épaisse. Herbivores dotés d'un estomac complexe, à cavités multiples.
Xénarthres Paresseux, fourmiliers, tatous  Tamandua	Absence de dents ou de dents de taille réduite. Herbivores (paresseux) ou carnivores (fourmiliers, tatous).	Rongeurs Écureuils, castors, rats, porcs-épics, souris  Écureuil roux	Usent en rongant leurs incisives tranchantes qui poussent constamment. Herbivores.
Lagomorphes Lapins, lièvres, pikas  Lièvre de Californie	Possèdent des incisives tranchantes. Pattes postérieures adaptées au saut et à la course, plus longues que les pattes antérieures. Herbivores.	Primates Lémurs, singes, grands singes, humains  Tamarin lion	Possèdent un pouce opposable aux autres doigts. Yeux dirigés vers l'avant. Cortex cérébral bien développé. Omnivores.
Carnivores Chiens, loups, ours, chats, belettes, loutres, phoques, morses  Coyote	Possèdent des canines pointues et tranchantes, et des molaires pour déchiqeter. Carnivores.	Périsso-dactyles Chevaux, zèbres, tapirs, rhinocéros  Rhinocéros unicolore de l'Inde	Possèdent des sabots avec un nombre impair de doigts à chaque pied. Herbivores.
Cétartiodactyles Artiodactyles: moutons, porcs, bovins, cerfs, girafes, hippopotames  Mouflon d'Amérique	Possèdent des sabots avec un nombre pair de doigts à chaque pied. Herbivores.	Chiroptères Chauves-souris  Phyllostome à lèvres frangées	Adaptés au vol. Possèdent un grand repli de peau qui s'attache aux doigts allongés et s'étend au corps et aux pattes. Carnivores ou herbivores.
Cétacés: rorquals, dauphins, marsouins  Dauphin à flancs blancs du Pacifique	Animaux marins pisciformes. Possèdent des membres antérieurs en forme de nageoire. Dépourvus de membres postérieurs. Épaisse couche de graisse isolante. Carnivores.	Eulipotyphles Animaux essentiellement insectivores: certaines taupes, certaines musaraignes et les hérissons  Condylure étoilé	Se nourrissent surtout d'insectes et d'autres petits invertébrés.

► **Figure 34.43**
Le propithèque de Verreaux (*Propithecus verreauxi*), un type de lémur.



Les humains sont des mammifères bipèdes pourvus d'un cerveau volumineux

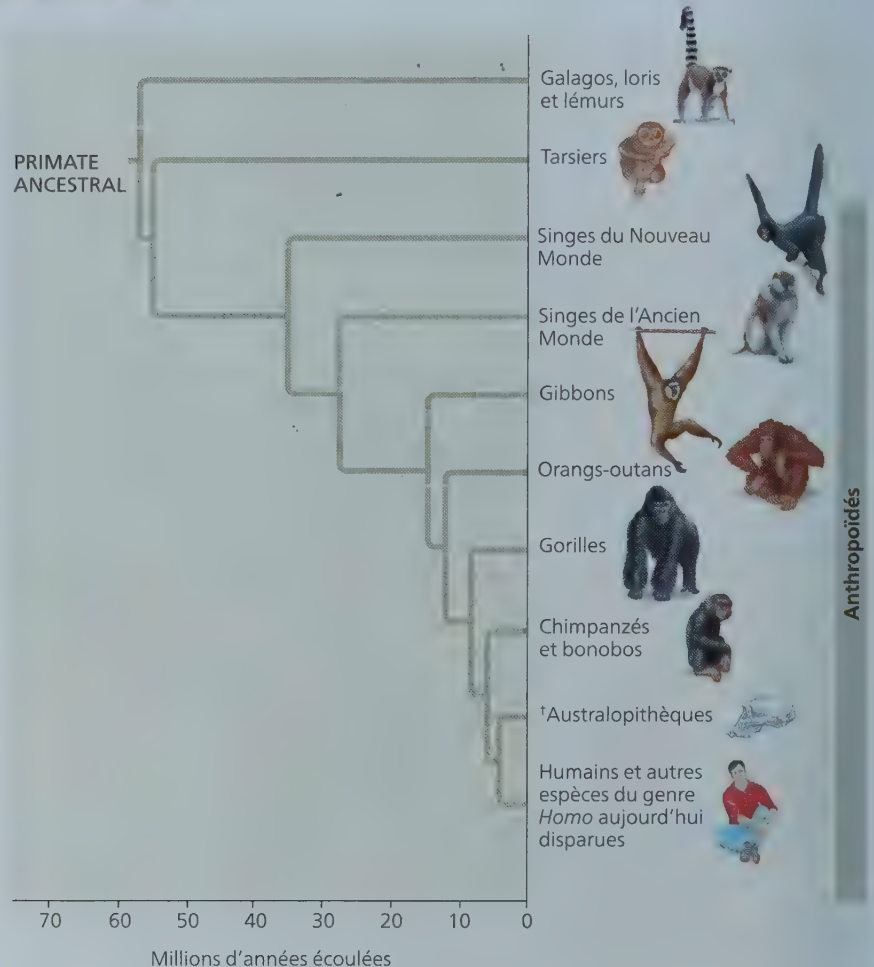
Notre exploration de la biodiversité de la Terre nous conduit enfin à l'étude de notre propre espèce, *Homo sapiens*, qui existe depuis environ 200 000 ans. Comme la vie est apparue sur la Terre il y a au moins 3,5 milliards d'années, nous y sommes manifestement des nouveaux venus.

Les caractères dérivés des humains

De nombreux caractères distinguent les humains des autres grands singes. La plus manifeste de ces différences est la station verticale des humains, qui sont bipèdes. En outre, leur cerveau est beaucoup plus volumineux ; le langage, la pensée symbolique et l'expression artistique sont à leur portée, et ils sont en mesure de fabriquer et d'utiliser des outils complexes. Les os et les muscles de leurs mâchoires sont réduits par rapport à ceux des autres hominoïdes, et leur tube digestif est plus court.

► **Figure 34.44** L'arbre phylogénétique des primates. Les archives géologiques indiquent que le point de divergence entre les anthropoïdes et les autres primates date d'environ 55 millions d'années. Les singes du Nouveau Monde, les singes de l'Ancien Monde et les grands singes (le clade qui réunit les gibbons, les orangs-outans, les gorilles, les chimpanzés et les humains) ont évolué séparément durant plus de 25 millions d'années. La lignée qui a donné naissance aux humains et aux australopithèques a divergé de celles des autres hominoïdes à un moment qui se situe quelque part au cours de la période s'étendant d'il y a entre 7 et 6 millions d'années.

HABILETÉS VISUELLES ► La phylogénèse présentée ici est-elle cohérente avec la notion voulant que l'humain descende du chimpanzé ? Expliquez votre réponse.



▼ **Figure 34.45** Les singes du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde.

(a) Les singes du Nouveau Monde, comme les singes-araignées (dont *Brachyteles arachnoides*, représenté ici, à droite), les ouïstitis et les capucins, possèdent une queue préhensile (apte à saisir) et des narines qui s'ouvrent sur les côtés du nez.



(b) Les singes de l'Ancien Monde n'ont pas de queue préhensile et leurs narines s'ouvrent vers l'avant et vers le bas. Ce groupe inclut les macaques (dont *Macaca silenus*, représenté ici, à gauche), les mandrills, les babouins et les singes rhésus.



À l'échelle moléculaire, la liste des caractères dérivés s'allonge au fur et à mesure que les scientifiques comparent les génomes des humains et des chimpanzés. Bien que les deux génomes soient identiques dans une proportion de 99%, une disparité de 1% peut représenter de nombreuses différences lorsque 3 milliards de paires de bases sont en jeu. De plus, des modifications touchant un petit nombre de gènes peuvent entraîner des effets considérables, comme en témoignent les découvertes récentes montrant que les humains se distinguent des chimpanzés dans l'expression de 19 gènes régulateurs. Ces gènes activent ou désactivent d'autres gènes, et jouent donc un rôle dans les nombreuses différences qui distinguent les humains des chimpanzés.

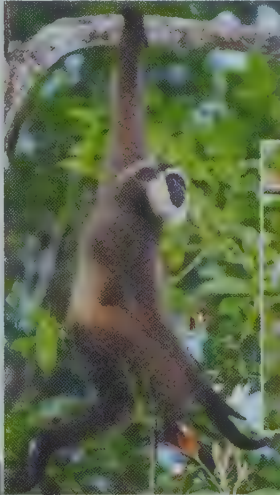
N'oubliez pas que ces différences génomiques, et les caractères phénotypiques dérivés dont elles détiennent le message, distinguent les humains des autres grands singes actuels. Mais beaucoup de ces nouveaux caractères sont d'abord apparus chez nos ancêtres, bien avant l'avènement de notre propre espèce. Examinons quelques-uns de ces ancêtres afin de comprendre l'origine de ces caractères.

Les premiers hominés

La **paléoanthropologie** est l'étude de l'origine et de l'évolution de l'humain. Les paléoanthropologues ont découvert des fossiles d'environ 20 espèces d'hominoïdes disparus,

▼ **Figure 34.46** Les grands singes autres que les humains.

(a) Les gibbons gris de Müller (*Hylobates muelleri*) ne vivent que dans le Sud-Est de l'Asie. Leurs membres antérieurs et leurs doigts très longs sont des adaptations à la brachiation (déplacement de branche en se balançant à bout de bras).



(b) Les orangs-outans (dont *Pongo pygmaeus*, ci-dessous) sont des singes anthropoïdes timides et solitaires qui vivent dans les forêts humides de Sumatra et de Bornéo. Ils passent presque tout leur temps dans les arbres; remarquez leur pied adapté à la préhension et leur pouce opposable.



(c) Les gorilles (tels que *Gorilla gorilla*, ci-dessous) sont les plus grands singes anthropoïdes; certains mâles atteignent près de 2 m et pèsent environ 200 kg. Ces herbivores vivent en Afrique seulement, en petits groupes d'une vingtaine d'individus.



(d) Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) vivent en Afrique tropicale. Ils se nourrissent et dorment dans les arbres, mais passent aussi beaucoup de temps au sol. Les chimpanzés sont intelligents, communicatifs et sociables.



(e) Les bonobos (*Pan paniscus*) sont du même genre que les chimpanzés, mais ils sont plus petits qu'eux. On n'en trouve plus aujourd'hui que dans les forêts de la République démocratique du Congo, en Afrique.

plus étroitement apparentées aux humains qu'aux chimpanzés. Ces espèces portent le nom d'**homininés** (figure 34.47). Depuis 1994, des fossiles de quatre espèces d'homininés datant d'il y a plus de 4 millions d'années ont été découverts. Le plus ancien, *Sahelanthropus tchadensis*, a vécu il y a environ 6,5 millions d'années.

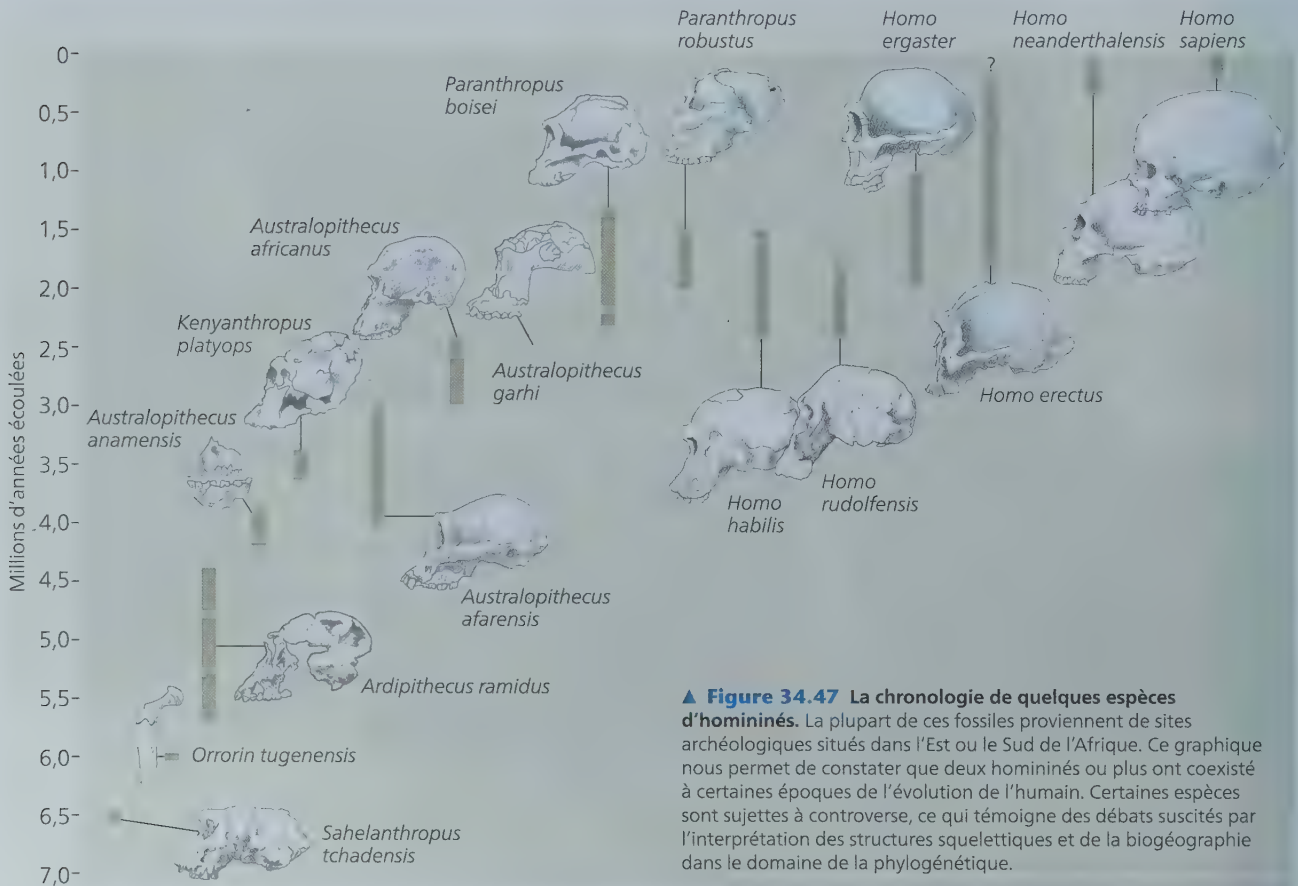
Sahelanthropus sp. et d'autres homininés primitifs présentaient certains des caractères dérivés des humains. Par exemple, la taille de leurs canines était réduite, et certains fossiles semblent indiquer que leur visage était relativement plat. D'autres signes révèlent qu'ils se tenaient plus droits que les autres grands singes et qu'ils se déplaçaient plus souvent en station verticale. Ainsi, chez les chimpanzés, le trou occipital, une ouverture située à la base du crâne et traversée par la moelle épinière, se trouve relativement loin vers l'arrière du crâne, tandis que, chez les premiers homininés (et chez les humains), il est placé au-dessous de lui. Ce trait dérivé permet à notre tête d'être en ligne droite avec notre corps, ce qui, semble-t-il, était aussi le cas chez les premiers homininés. Le bassin, les os des jambes et les pieds d'*Ardipithecus ramidus*, qui a vécu il y a 4,4 millions d'années avant notre ère, laissent aussi penser que les premiers homininés étaient de plus en plus bipèdes (figure 34.48). (Nous reparlerons de la bipédie plus loin dans ce chapitre.)

Les caractéristiques qui distinguent les humains des autres grands singes actuels ne sont pas apparues simultanément. Chez des homininés primitifs qui présentaient des signes de bipédie,

le volume du cerveau demeurait faible: il atteignait environ 300 à 450 cm³, comparativement à 1 300 cm³ en moyenne chez *Homo sapiens*. De plus, les plus anciens homininés étaient généralement de petite taille. (On estime que *A. ramidus*, par exemple, ne mesurait que 1,2 m.) Leurs dents étaient relativement grandes, et leur mâchoire inférieure se prolongeait au-delà de la partie supérieure du visage. Les humains, eux, mesurent en moyenne 1,7 m et ont un visage relativement plat; comparez votre propre visage avec celui des chimpanzés de la figure 34.46d.

Il est important de se débarrasser de deux mythes courants relatifs aux homininés primitifs. Évitez d'abord de croire que ce sont des chimpanzés ou leurs descendants. En effet, les chimpanzés représentent la partie supérieure d'une branche distincte de l'évolution, et ils ont acquis des caractères dérivés qui leur sont propres après avoir divergé de l'ancêtre qu'ils partagent avec les humains.

Un autre mythe veut que l'évolution de l'humain se compare à une route unique qu'aurait suivie un grand singe ancestral pour se transformer lentement en *Homo sapiens*. Vous avez sûrement déjà vu ces illustrations qui montrent des homininés défilant l'un derrière l'autre, du plus primitif au plus contemporain, et devenant de plus en plus semblables à l'humain actuel. Si on veut comparer l'évolution de l'humain à une sorte de défilé, on doit préciser que ce défilé est plutôt désordonné, puisque plusieurs groupes ont bifurqué et disparu. À certaines époques, plusieurs espèces d'homininés ont coexisté. Elles se distinguaient souvent



▲ **Figure 34.47** La chronologie de quelques espèces d'homininés. La plupart de ces fossiles proviennent de sites archéologiques situés dans l'Est ou le Sud de l'Afrique. Ce graphique nous permet de constater que deux homininés ou plus ont coexisté à certaines époques de l'évolution de l'humain. Certaines espèces sont sujettes à controverse, ce qui témoigne des débats suscités par l'interprétation des structures squelettiques et de la biogéographie dans le domaine de la phylogénétique.

► **Figure 34.48** Le squelette d'«Ardi», un homininé vieux de 4,4 millions d'années, *Ardipithecus ramidus*.



par la forme du crâne, la taille et l'alimentation (que laissent deviner leurs dents). Finalement, toutes les lignées se sont éteintes, à l'exception d'une seule, qui a donné naissance à *Homo sapiens*. Dans l'ensemble, si on considère les caractéristiques de tous les homininés ayant vécu au cours des 6,5 millions d'années qui nous précèdent, *H. sapiens* n'apparaît pas comme le produit d'une route évolutive bien droite, mais plutôt comme l'unique survivant d'un arbre aux nombreuses ramifications.

Les australopithèques

Les archives géologiques indiquent que la diversité des homininés a connu une croissance extraordinaire au cours d'une période qui se situe entre 4 et 2 millions d'années avant notre ère. La plupart des homininés de cette époque sont groupés sous l'appellation d'australopithèques. Leur phylogénèse demeure incertaine à de nombreux égards, mais ils forment un groupe presque certainement paraphylétique. Le représentant le plus primitif de ce groupe, *Australopithecus anamensis*, a vécu il y a entre 4,2 et 3,9 millions d'années, non loin de l'époque d'homininés plus anciens, comme *Ardipithecus ramidus*.

En 1924, on a découvert en Afrique du Sud *Australopithecus africanus* (« grand singe du Sud de l'Afrique »), qui a vécu il y a entre 3 et 2,4 millions d'années avant notre ère. C'est à lui que les australopithèques doivent leur nom. Grâce à la découverte d'autres fossiles, on a acquis la certitude qu'*A. africanus* marchait en station verticale (il était bipède) et possédait des mains et des dents semblables à celles des humains. Cependant, son cerveau ne dépassait pas le tiers du volume de celui de l'humain actuel.

En 1974, dans la région d'Afar, en Éthiopie, des scientifiques ont découvert le squelette (40 % des os) d'une australopithèque. « Lucy » – c'est le nom qu'on lui a donné – était menue : elle ne mesurait que 1 m. Le squelette datait de 3,24 millions d'années. Lucy et les fossiles qui lui ressemblaient ont été appelés *Australopithecus afarensis* (du nom de la région d'Afar). D'après les archives géologiques, l'espèce *A. afarensis* aurait vécu durant au moins 1 million d'années.

En simplifiant à l'extrême, on pourrait affirmer que, chez *A. afarensis*, les caractères dérivés propres aux humains étaient moins nombreux dans la partie située au-dessus du cou que dans la partie située au-dessous. Le cerveau de Lucy était gros comme un pamplemousse, ce qui correspond au volume d'un chimpanzé de sa taille. Les crânes d'*A. afarensis* présentent aussi une longue mâchoire inférieure. Leurs squelettes laissent aussi supposer un mode de locomotion arboricole : par rapport au corps, les bras sont relativement longs si on les compare à ceux des humains d'aujourd'hui. Toutefois, des fragments du bassin et du crâne indiquent qu'*A. afarensis* était bipède. Des empreintes de pieds fossilisées découvertes à Laetoli, en Tanzanie, confirment les données fournies par l'analyse des squelettes, selon lesquelles les homininés vivant à l'époque d'*A. afarensis* marchaient sur deux pieds (**figure 34.49**).

Les australopithèques « robustes » faisaient partie d'une autre lignée. Ces homininés, auxquels appartenaient des espèces comme *Paranthropus boisei*, possédaient un crâne solide muni de mâchoires puissantes et de grosses dents faites pour la mastication et le broyage d'aliments coriaces. Ils se distinguent des australopithèques « graciles », notamment d'*A. afarensis* et d'*A. africanus*, qui présentent un appareil masticateur moins puissant, conçu pour des aliments plus mous.

Grâce aux observations provenant des premiers homininés et à l'analyse des fossiles beaucoup plus nombreux d'australopithèques plus récents, on peut formuler des hypothèses relatives aux grandes tendances de l'évolution des homininés. Dans la rubrique **Habiletés scientifiques**, vous analyserez une de

► **Figure 34.49** La preuve que les homininés étaient bipèdes il y a 3,5 millions d'années.



(a) Les empreintes de pieds de Laetoli, qui datent de plus de 3,5 millions d'années, confirment que la bipédie est apparue relativement tôt dans l'évolution des homininés.

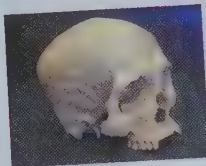
(b) Une reconstitution d'*A. afarensis* imaginée par un artiste.



Établir l'équation d'une droite de régression

■ COMMENT LE VOLUME DU CERVEAU DES HOMININÉS A-T-IL CHANGÉ AU FIL DU TEMPS ? ■

Homo sapiens fait partie du taxon des homininsés, et on croit qu'une vingtaine d'espèces éteintes sont des parents primitifs de l'humain. Dès chercheurs ont découvert que le volume du cerveau des premiers homininsés variait de 300 à 450 cm³, un volume comparable à celui du cerveau des chimpanzés. Les humains modernes ont un cerveau dont le volume varie de 1 200 à 1 800 cm³. Dans cet exercice, vous déterminerez dans quelle mesure le volume du cerveau a évolué au fil du temps parmi les différentes espèces d'homininsés.



■ **MÉTHODE** ■ Dans ce tableau, x_i correspond à l'âge moyen de chaque espèce d'homininsés, et y_i , au volume moyen du cerveau (cm³). Les valeurs négatives représentent le nombre d'années (millions) avant notre époque (âge de 0,0).

Espèces d'homininsés	Âge moyen (millions d'années; x_i)	$(x_i - \bar{x})$	Volume moyen du cerveau (cm ³ ; y_i)	$(y_i - \bar{y})$	$(x_i - \bar{x}) \times (y_i - \bar{y})$
<i>Ardipithecus ramidus</i>	-4,4		325		
<i>Australopithecus afarensis</i>	-3,4		375		
<i>Homo habilis</i>	-1,9		550		
<i>Homo ergaster</i>	-1,6		850		
<i>Homo erectus</i>	-1,2		1 000		
<i>Homo heidelbergensis</i>	-0,5		1 200		
<i>Homo neanderthalensis</i>	-0,1		1 400		
<i>Homo sapiens</i>	0,0		1 350		

Source des données : Dean Falk, Florida State University, 2013.

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

Comment le volume du cerveau des homininsés a-t-il changé au fil du temps ? Plus précisément, existe-t-il un rapport linéaire (une droite) entre le volume du cerveau et le temps ?

Pour répondre à cette question, il faut utiliser la régression linéaire, une analyse qui permet d'établir l'équation de la droite la mieux adaptée à un ensemble de données. Rappelez-vous que l'équation qui permet de calculer la droite entre deux variables (x et y) est la suivante :

$$y = mx + b$$

Dans cette équation, m représente la pente de la droite, et b , l'ordonnée à l'origine (point où la droite croise l'axe y). Lorsque m est inférieure à 0, la pente de la droite est négative, ce qui indique que les valeurs de y diminuent à mesure que les valeurs de x augmentent. Lorsque m est supérieure à 0, la pente de la droite est positive, ce qui signifie que les valeurs de y augmentent en même temps que les valeurs de x . Lorsque m équivaut à 0, la valeur de y est constante (b).

On peut utiliser le coefficient de corrélation (r) pour calculer les valeurs de m et de b dans une régression linéaire :

$$m = r \frac{s_y}{s_x} \text{ et } b = \bar{y} - m\bar{x}$$

Dans ces équations, s_x et s_y correspondent aux écarts types des variables x et y , respectivement, alors que \bar{x} et \bar{y} correspondent aux moyennes de ces deux variables. (Voir la rubrique Habiletés scientifiques du chapitre 32 pour de plus amples renseignements au sujet du coefficient de corrélation, de la moyenne et de l'écart type.)

1. Calculez les moyennes (\bar{x} et \bar{y}) des points de données $n = 8$ du tableau. Remplissez ensuite les colonnes $(x_i - \bar{x})$ et $(y_i - \bar{y})$ correspondantes du tableau, et utilisez vos résultats pour calculer les écarts types s_x et s_y .
2. Comme on le précise dans la rubrique Habiletés scientifiques du chapitre 32, la formule qui permet de calculer le coefficient de corrélation est la suivante :

$$r = \frac{\frac{1}{n-1} \sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{s_x s_y}$$

Remplissez la colonne du tableau pour le produit $(x_i - \bar{x}) \times (y_i - \bar{y})$. Utilisez ces valeurs et les écarts types de la question 1 pour calculer le coefficient de corrélation (r) entre le volume du cerveau des différentes espèces d'homininsés (y) et l'âge de ces espèces (x).

3. D'après la valeur de r calculée à la question 2, décrivez dans vos mots la corrélation entre le volume moyen du cerveau des espèces d'homininsés et l'âge moyen de ces espèces.
4. (a) Utilisez la valeur de r pour calculer la pente (m) et l'ordonnée à l'origine de la droite de régression (b) d'une droite de régression pour cet ensemble de données. (b) Tracez le graphique de la droite de régression du volume moyen du cerveau des espèces d'homininsés par rapport à l'âge moyen des espèces. Assurez-vous d'établir et de nommer correctement les axes. (c) Portez les données du tableau dans le graphique de la droite de régression. Cette droite semble-t-elle bien correspondre aux données ?
5. On peut utiliser l'équation d'une droite de régression pour calculer la valeur prévue de y pour toute valeur de x . Par exemple, supposez qu'une régression linéaire indique que $m = 2$ et $b = 4$. Dans ce cas, si $x = 5$, on peut s'attendre à ce que $y = 2x + 4 = (2 \times 5) + 4 = 14$. D'après les valeurs de m et de b calculées à la question 4, utilisez cette approche pour calculer le volume moyen prévu du cerveau d'un homininsé ayant vécu il y a 4 millions d'années ($x = -4$).
6. On peut définir la pente d'une droite par la formule $m = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$ dans laquelle (x_1, y_1) et (x_2, y_2) sont les coordonnées de deux points sur la ligne. Par conséquent, la pente représente le rapport entre la distance verticale (dans quelle mesure la droite se déplace à la verticale) et la distance horizontale (dans quelle mesure la droite se déplace à l'horizontale). Utilisez la définition d'une pente pour estimer combien de temps s'est écoulé avant que le volume moyen du cerveau augmente de 100 cm³ pendant l'évolution des homininsés.

ces tendances : comment le volume du cerveau des hominins a-t-il évolué au fil du temps ? Dans cette section, nous examinons également deux autres tendances : l'apparition de la bipédie et l'utilisation des outils.

La bipédie

Il y a entre 35 et 30 millions d'années, nos ancêtres anthropoïdes étaient encore arboricoles. Mais il y a environ 10 millions d'années, la collision des plaques tectoniques indienne et eurasienne a entraîné la formation de la chaîne de l'Himalaya (voir la figure 25.16). Le climat s'est ensuite asséché et, dans les régions qui forment aujourd'hui l'Afrique et l'Asie, les forêts ont rétréci. Ce phénomène a entraîné une augmentation de la superficie des habitats de savane (prairies), pauvres en arbres. Des chercheurs ont formulé l'hypothèse voulant qu'avec le changement des habitats, la sélection naturelle ait favorisé les adaptations facilitant les déplacements en terrain découvert. Cette hypothèse repose sur le fait que, si les autres grands singes sont remarquablement bien adaptés pour grimper aux arbres, il n'en va pas autant pour les déplacements terrestres. Ainsi, un chimpanzé dépense quatre fois plus d'énergie pour marcher qu'un humain.

Bien que des éléments de cette hypothèse subsistent, la situation semble aujourd'hui un peu plus complexe. En effet, même si tous les fossiles d'hominins primitifs récemment découverts présentent des signes de bipédie, aucun ne vivait dans les savanes. Ces hominins occupaient plutôt des habitats mixtes, dont la diversité s'étendait des forêts aux terrains découverts. De plus, quelle qu'ait été la force sélective ayant mené à la bipédie, les hominins ne sont pas devenus bipèdes de façon simple et linéaire. Des éléments d'un squelette du genre *Ardipithecus* indiquent qu'il pouvait marcher comme un bipède, mais qu'il était également capable de grimper aux arbres. Il semble en outre que les australopithèques utilisaient divers modes de locomotion et que certains passaient plus de temps au sol que d'autres. Les hominins ont commencé à franchir de longues distances sur deux pieds il y a seulement 1,9 million d'années. Ils vivaient alors dans des milieux arides, où la bipédie exigeait une dépense énergétique moindre que les déplacements à quatre pattes.

L'utilisation des outils

Comme nous l'avons vu plus tôt, la fabrication et l'utilisation d'outils complexes sont des caractères comportementaux dérivés propres aux humains. Déterminer l'origine de l'utilisation des outils au cours de l'évolution des hominins constitue une entreprise des plus difficiles ; d'autres grands singes sont capables de se servir d'outils étonnamment perfectionnés. Par exemple, les orangs-outans transforment de petites branches en un instrument dont ils se servent pour retirer des insectes de leurs nids. Les chimpanzés sont encore plus

habiles : ils utilisent des pierres pour fendre la coquille de certains aliments et protègent leurs pieds à l'aide de feuilles lorsqu'ils marchent sur des épines. Les hominins primitifs pouvaient probablement utiliser des outils simples, mais il est pratiquement impossible de trouver des objets fossilisés comme des branches modifiées ou des feuilles utilisées en guise de chaussures.

Les plus anciennes preuves généralement reconnues de l'utilisation des outils par les hominins sont des entailles vieilles de 2,5 millions d'années pratiquées sur des os d'animaux découverts en Éthiopie. Ces entailles semblent indiquer que ces hominins se servaient d'outils de pierre pour retirer la chair des os des animaux. Fait intéressant, les hominins dont les fossiles ont été trouvés près du site où ces os ont été mis au jour possédaient un cerveau relativement petit. Si ces hominins, appelés *Australopithecus garhi*, ont effectivement été les créateurs des outils de pierre utilisés pour entailler les os, leur utilisation serait antérieure à l'apparition d'un cerveau volumineux chez les hominins.

Les premiers représentants du genre *Homo*

Les premiers fossiles qui ont été classés dans le genre auquel nous appartenons, c'est-à-dire *Homo*, font partie de l'espèce *Homo habilis*. Ils datent de 1,6 à 2,4 millions d'années, et montrent clairement des caractères attribués aux hominins modernes dans l'anatomie située au-dessus du cou. Par rapport aux australopithèques, *H. habilis* possédait une mâchoire moins allongée et un cerveau plus gros, soit d'un volume d'environ 550 à 750 cm³. À quelques reprises, les anthropologues ont trouvé des outils de pierre tranchants près de fossiles d'*H. habilis*, qui signifie d'ailleurs « homme bien adapté ».

Des fossiles datant de la période comprise entre 1,9 et 1,5 million d'années avant notre ère témoignent par ailleurs d'une nouvelle étape de l'évolution des hominins. Un certain nombre de paléanthropologues considèrent que ces fossiles appartiennent à une espèce distincte, *Homo ergaster* (du grec *ergon*, « travail »). *H. ergaster* avait un cerveau beaucoup plus gros que celui d'*H. habilis* (son volume dépassait 900 cm³), ainsi que de longues jambes fines et des hanches bien adaptées à la marche sur de longues distances (figure 34.50). Ses doigts relativement courts et droits semblent indiquer qu'il ne grimpeait pas aux arbres comme les hominins plus primitifs. Les fossiles d'*H. ergaster* ont été découverts dans des milieux beaucoup plus arides que ceux des hominins qui l'ont précédé, et on pense qu'il fabriquait des outils de pierre plus complexes qu'eux. En outre, la petite taille de ses dents autorise à penser que son régime alimentaire différait de celui des australopithèques



◀ **Figure 34.50** Un fossile. Ce fossile de 1,7 million d'années découvert au Kenya appartient à un jeune *Homo ergaster* mâle. Grand et mince, cet individu était complètement bipède et possédait un cerveau relativement volumineux.

(il consommait plus de viande et moins de matières végétales qu'eux) ou qu'il préparait certains de ses aliments avant de les manger, peut-être en les cuisant ou en les broyant.

H. ergaster marque une transition importante en ce qui concerne les tailles relatives des mâles et des femelles. Chez les primates, la différence de taille entre les mâles et les femelles est un important élément de dimorphisme sexuel (voir le concept 23.4). En moyenne, les gorilles et les orangs-outans mâles ont une masse deux fois plus élevée que celle des femelles de leur espèce. Chez *Australopithecus afarensis*, la masse des mâles représentait 1,5 fois celle des femelles. Mais chez les premières espèces du genre *Homo*, le dimorphisme sexuel était beaucoup moins prononcé, tendance qui s'est perpétuée jusqu'à nous : chez les humains, la masse des mâles est en moyenne 1,2 fois plus élevée que celle des femelles.

L'atténuation du dimorphisme sexuel peut nous renseigner sur les systèmes sociaux des hominins disparus. Chez les primates modernes, le dimorphisme sexuel extrême est associé à une compétition intense entre des mâles qui se disputent de multiples femelles. Il est moins important chez les espèces où existent davantage d'unions monogames (dont la nôtre). Les mâles et les femelles *H. ergaster* formaient plus souvent des couples que les hominins qui les avaient précédés.

Les fossiles aujourd'hui généralement reconnus comme ceux d'*H. ergaster* étaient autrefois considérés comme les membres primitifs d'une autre espèce, *Homo erectus*, point de vue d'ailleurs encore défendu par certains paléanthropologues. Apparu en Afrique, *H. erectus* a été le premier hominidé à migrer hors de ce continent. Les plus anciens fossiles d'hominins trouvés à l'extérieur de l'Afrique datent de 1,8 million d'années et ont été découverts en 2000 en Géorgie, un pays de l'Europe de l'Est. *H. erectus* a plus tard migré jusqu'en Indonésie. Des données géologiques indiquent qu'*H. erectus* a disparu à un moment indéterminé il y a entre 200 000 et 70 000 ans.

Les néandertaliens

En 1856, des mineurs ont découvert de mystérieux fossiles humains dans une caverne de la vallée de Neander, en Allemagne. Ces fossiles vieux de 40 000 ans appartenaient à un hominidé possédant de gros os et un front proéminent, qu'on a nommé *Homo neanderthalensis* ou, plus familièrement, néandertalien. Les néandertaliens vivaient en Europe il y a 350 000 ans, puis se sont dispersés au Proche-Orient, en Asie centrale et dans le Sud de la Sibérie. Ils possédaient un cerveau plus volumineux que celui des humains actuels ; ils enterraient leurs morts et étaient capables de fabriquer des outils de chasse en pierre et en bois. Mais, en dépit de ces adaptations, ils semblent avoir disparu il y a entre 40 000 et 28 000 ans.

Quel est le lien évolutif entre *H. neanderthalensis* et *H. sapiens* ? Des données génétiques montrent que les lignées d'*H. sapiens* et des néandertaliens ont divergé il y a environ 400 000 ans. Par conséquent, même si les néandertaliens et les humains ont en commun un ancêtre récent, les humains ne descendent pas directement des néandertaliens (comme on l'a déjà cru). Par ailleurs, on s'interroge depuis longtemps sur de possibles croisements entre les deux espèces, ce qui aurait permis un flux interspécifique de gènes (échange de gènes). D'après certains chercheurs, des fossiles présentant un amalgame de caractéristiques des humains et des néandertaliens constituent la preuve d'un tel échange. Or, l'analyse récente d'une séquence d'ADN provenant

du génome d'un néandertalien confirme qu'un échange de gènes limité avait bel et bien eu lieu entre les deux espèces (figure 34.51). En 2015, une étude a fourni la preuve la plus convaincante d'un flux de gènes entre les deux espèces : l'ADN tiré du fossile d'une mâchoire humaine présentait de longues séquences d'ADN néandertalien (figure 34.52). En fait, la quantité d'ADN néandertalien contenue dans ce fossile indiquait que les arrière-arrière-arrière-grands-parents de cet humain étaient néandertaliens. D'autres études génomiques récentes ont démontré qu'un échange de gènes avait également eu lieu entre les néandertaliens et les dénisoviens, des hominins qui n'ont pas encore été classifiés, et dont l'ADN provenait de fragments osseux vieux de 40 000 ans découverts dans une caverne de Sibérie.

Homo sapiens

Des données provenant de fossiles, de l'archéologie et d'analyses d'ADN nous ont permis de mieux comprendre la façon dont notre espèce, *Homo sapiens*, est née et s'est répandue sur toute la planète.

Les données géologiques indiquent que les ancêtres des humains sont nés en Afrique. Des espèces anciennes (peut-être *H. ergaster* ou *H. erectus*) ont engendré de nouvelles espèces dont, plus tard, *H. sapiens*. Par ailleurs, les fossiles connus les plus anciens de notre espèce ont été découverts en deux endroits différents de l'Éthiopie et comprennent des spécimens datant de 195 000 et de 160 000 ans. Ces humains primitifs ne présentaient pas l'épaisse arcade sourcilière de *H. erectus* et des néandertaliens, et étaient plus élancés que les autres hominins.

Les fossiles éthiopiens confirment les déductions que les données moléculaires ont permis de tirer sur l'origine des humains. Des analyses génétiques montrent que les Européens et les Asiatiques ont un ancêtre commun relativement récent, et que de nombreuses lignées africaines ont formé des ramifications bien antérieures dans l'arbre généalogique des humains. Ces observations donnent fortement à penser que tous les ancêtres des humains actuels sont des *H. sapiens* provenant d'Afrique.

Les plus anciens fossiles d'*H. sapiens* découverts hors de l'Afrique proviennent du Moyen-Orient et datent d'environ 115 000 ans. Des données paléontologiques et des analyses génétiques indiquent qu'ils auraient quitté l'Afrique en une ou plusieurs vagues pour se rendre d'abord en Asie, puis en Europe et en Australie. La date à laquelle les premiers humains ont fait leur entrée dans le Nouveau Monde demeure incertaine, mais d'après les plus anciens fossiles généralement reconnus, ils y seraient arrivés il y a 15 000 ans.



▲ Fossile d'*Homo sapiens* vieux de 160 000 ans.

► **Figure 34.52** Un fossile confirmant que des croisements ont eu lieu entre les humains et les néandertaliens. Cette mâchoire appartient à un humain qui a vécu il y a 40 000 ans et qui comptait un ancêtre néandertalien relativement récent.



Un échange de gènes a-t-il eu lieu entre les néandertaliens et *Homo sapiens* ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ D'après certains chercheurs, les fossiles découverts en Europe présentent un amalgame de caractéristiques néandertaliennes et humaines. S'il y a eu un échange de gènes entre les deux espèces, on devrait pouvoir en trouver des traces dans le génome de leurs descendants.

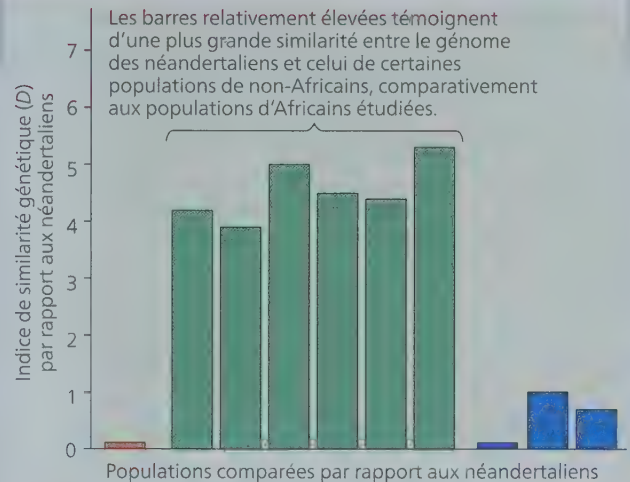
■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier cette hypothèse, les chercheurs ont eu recours à de l'ADN extrait de plusieurs fossiles néandertaliens pour créer une ébauche du génome de cette espèce. S'il n'était survenu aucun échange de gènes – ou tout au plus un échange limité – entre les néandertaliens et *H. sapiens* après que leurs lignées évolutives ont divergé, alors le génome des néandertaliens devrait être aussi différent des génomes de tous les humains, sans égard à leur provenance géographique.

Pour vérifier cette hypothèse, les chercheurs ont comparé le génome des néandertaliens à ceux de cinq humains modernes : l'un provenant de l'Afrique du Sud, un autre, de l'Afrique de l'Ouest, et trois autres vivant dans des régions situées en dehors de l'Afrique (France, Chine et Papouasie-Nouvelle-Guinée). Ils ont utilisé un indice de similarité génétique, D , équivalent au pourcentage d'ADN néandertalien au sein d'une population d'humains (H_1) moins le pourcentage d'ADN néandertalien au sein d'une deuxième population d'humains (H_2). Dans l'éventualité où aucun échange de gènes – ou tout au plus un échange limité – n'aurait eu lieu entre les néandertaliens et les humains, la valeur de D ($H_1 - H_2$) devrait s'approcher de zéro pour chaque comparaison. Par conséquent, des valeurs de D significativement supérieures à zéro témoigneraient d'une plus grande similarité génétique entre les néandertaliens et la première (H_1) des deux populations de comparaison et démontreraient qu'un échange de gènes a bel et bien eu lieu entre les deux espèces.

■ **RÉSULTATS** ■ Le nombre de variantes génétiques communes était invariablement plus grand entre les néandertaliens et les non-Africains, par rapport aux Africains. En revanche, le génome des néandertaliens était différent, dans une même mesure, de celui des humains provenant de chacune des trois régions situées en dehors de l'Afrique.

De nouvelles découvertes viennent sans cesse actualiser notre compréhension de la lignée évolutive de l'humain. Par exemple, en 2015, un nouveau membre s'est ajouté à la famille des humains, soit *Homo naledi*. La structure de son pied indique qu'*H. naledi* était complètement bipède, et que la forme de sa main (figure 34.53) tend à démontrer qu'il possédait des habiletés motrices fines, tout comme *H. sapiens*, les néandertaliens et les autres espèces faisant un vaste usage d'outils. Étant donné la petitesse du crâne, la largeur du bassin et les autres caractéristiques d'*H. naledi*, les chercheurs en sont venus à la conclusion qu'il s'agissait d'un membre primitif de notre genre.

À ce titre, *H. naledi* a vraisemblablement vécu il y a plus de 2 millions d'années – on estime toutefois que les fossiles datent de 3 millions d'années à tout juste 100 000 ans. Si les scientifiques



Légende

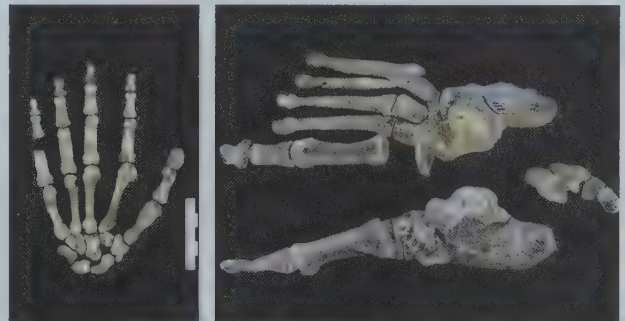
- Comparaison de paires de populations d'Africains (H_1 et H_2)
- Comparaison de non-Africains (H_1) et d'Africains (H_2)
- Comparaison de paires de populations de non-Africains (H_1 et H_2)

■ **CONCLUSION** ■ Les analyses génomiques indiquent qu'un échange de gènes a eu lieu entre les néandertaliens et certaines populations d'humains situées à l'extérieur de l'Afrique (où les aires de répartition des deux espèces se chevauchaient).

Source des données: R. E. Green et coll., A draft sequence of the Neanderthal genome, *Science* 328 : 710-722 (2010).

ET SI ? ► Les fossiles de néandertaliens ont été découverts en Europe et au Moyen-Orient. Expliquez comment il est possible que les néandertaliens ressemblent davantage aux non-Africains qu'aux Africains, sur le plan génétique, tout en présentant une similarité génétique comparable parmi les populations d'humains de la France, de la Chine et de la Papouasie-Nouvelle-Guinée.

▼ **Figure 34.53** Des fossiles d'os d'une main et d'un pied (vue latérale et en plan) d'*Homo naledi*.

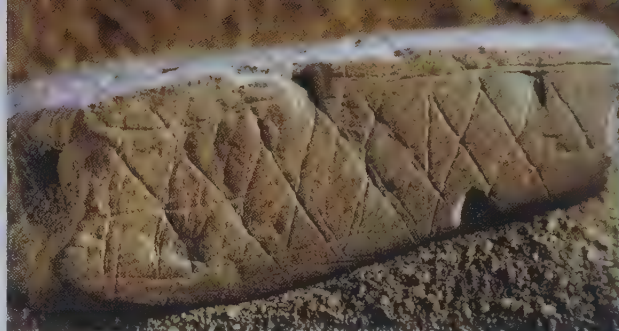


sont incapables de déterminer avec plus de précision l'âge de ces fossiles, c'est que ceux-ci ont été découverts sur le sol d'une grotte profonde et qu'ils n'étaient pas emprisonnés dans des roches que l'on aurait pu dater à l'aide d'isotopes radioactifs. Si de nouvelles preuves révélaient que les fossiles ne sont âgés que de 100 000 ans, cela signifierait que *H. naledi* est apparu il y a plusieurs millions d'années (comme tous les membres primitifs de notre genre) et qu'il n'est disparu que très récemment.

Environ 10 ans avant la découverte de *H. naledi*, des chercheurs ont signalé une autre découverte stupéfiante : les restes de squelettes d'homininés adultes vieux de 18 000 ans seulement et représentant une espèce auparavant inconnue, qu'ils ont appelée *Homo floresiensis*. Les individus trouvés dans la caverne de calcaire située dans l'île indonésienne de Flores se distinguent d'*H. sapiens* par leur petite taille et leur boîte crânienne beaucoup moins volumineuse : ils ressemblent en fait davantage à un australopithèque. Les chercheurs qui ont découvert ces fossiles affirment que certaines caractéristiques des squelettes, dont la forme des dents et l'épaisseur et les proportions du crâne, indiquent qu'ils pourraient descendre d'*H. erectus*, une espèce de plus grande taille. Des chercheurs critiquent cette explication et avancent plutôt que les fossiles sont ceux d'individus *H. sapiens* de petite taille atteints d'un trouble comme le syndrome de Down ou la microcéphalie (une anomalie qui se caractérise par un cerveau miniature et déformé).

Même si cette question demeure controversée, la plupart des études appuient l'hypothèse voulant que *H. floresiensis* soit un nouvel homininé. Une de ces études a révélé que les os des poignets des fossiles de Flores présentaient une forme semblable à ceux des grands singes non humains et des premiers homininés, mais différente de ceux des néandertaliens et d'*H. sapiens*. Ces recherches concluent que les fossiles de Flores sont ceux d'une espèce dont la lignée a bifurqué avant l'origine du clade qui comprend les néandertaliens et les humains. Une autre étude a comparé les os du pied des fossiles de Flores à ceux d'autres homininés, et conclu à son tour qu'*H. floresiensis* était apparu avant *H. sapiens*. En fait, ces chercheurs ont avancé qu'*H. floresiensis* descendait peut-être d'un homininé encore inconnu qui aurait vécu bien avant *H. erectus*. Enfin, dans un article publié en 2015 et portant sur l'analyse de la morphologie des dents des homininés, d'autres chercheurs ont avancé qu'*H. floresiensis* constituait une espèce distincte étroitement apparentée à *H. erectus*. Les découvertes anthropologiques et archéologiques de l'île de Flores permettront peut-être de résoudre de fascinantes questions. On en saura ainsi probablement davantage sur l'origine d'*H. floresiensis*; on apprendra si les membres de cette espèce ont rencontré *H. sapiens*, avec lequel ils ont coexisté en Indonésie il y a 18 000 ans.

La rapide expansion de notre espèce a peut-être été stimulée par l'apparition de la cognition chez *H. sapiens*, alors qu'il vivait en Afrique. Par ailleurs, les spécialistes ont découvert des preuves que la pensée d'*H. sapiens* se raffinaient. Par exemple, des chercheurs ont signalé la découverte en Afrique du Sud d'œuvres d'art vieilles de 77 000 ans : des dessins géométriques tracés sur des morceaux d'ocre (**figure 34.54**). De plus, des archéologues travaillant dans le Sud et l'Est de l'Afrique ont trouvé des œufs d'autruche et des coquilles d'escargots vieux de 75 000 ans dans lesquels des trous avaient été soigneusement percés. Il y a 36 000 ans, les humains réalisaient dans des cavernes des peintures admirables.



▲ **Figure 34.54** L'art, un trait distinctif des humains. Les dessins gravés sur ce morceau d'ocre vieux de 77 000 ans, découvert à Blombos Cave, en Afrique du Sud, comptent parmi les plus anciens signes de pensée symbolique chez les humains.

Si ces développements nous aident à comprendre l'expansion d'*H. sapiens*, son rôle dans l'extinction d'autres homininés reste à clarifier. Les néandertaliens, par exemple, fabriquaient aussi des outils complexes et étaient capables de pensée symbolique. Par conséquent, certains scientifiques soutiennent que la compétition avec *H. sapiens* a entraîné l'extinction des néandertaliens, alors que d'autres remettent en question cette hypothèse.

Notre étude de l'évolution des humains termine la partie du manuel portant sur la diversité biologique. Il faut garder à l'esprit que la vie a foisonné sous de nombreuses formes, dans toutes les directions ; il serait réducteur de la considérer comme une progression hiérarchique ayant à sa base les microorganismes et à son sommet les humains. La biodiversité est le fruit des différentes ramifications de l'arbre phylogénétique. Le fait que le nombre d'espèces de poissons à nageoires rayonnées est aujourd'hui presque équivalent au nombre d'espèces de tous les autres vertébrés réunis indique une chose : nos cousins à nageoires ne sont pas des animaux incompetents et dépassés qui ont échoué dans leur tentative de coloniser la terre ferme. D'ailleurs, les tétrapodes, c'est-à-dire les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, sont tous issus d'une population de sarcoptérygiens. Tandis qu'eux se sont diversifiés sur la terre ferme, les poissons ont poursuivi leur évolution divergente dans la portion de la biosphère la plus volumineuse. De même, l'omniprésence des procaryotes dans la biosphère est une preuve de la capacité de ces organismes relativement simples à se perpétuer en s'adaptant à leur milieu. L'étude du vivant célèbre toute la diversité, tant passée que présente.

RETOUR SUR LE CONCEPT 34.7

1. Nommez des caractéristiques qui distinguent les homininés des autres grands singes.
2. Donnez un exemple montrant que diverses caractéristiques des organismes de la lignée des homininés ont évolué à des rythmes différents.
3. **ET SI ?** ► Selon certaines études génétiques, le plus récent ancêtre commun d'*H. sapiens* ayant vécu hors de l'Afrique a quitté l'Afrique il y a environ 50 000 ans. Comparez cette date avec celles des fossiles présentés dans le texte. Se pourrait-il que les résultats génétiques et les dates attribuées aux fossiles soient justes ? Expliquez votre réponse.



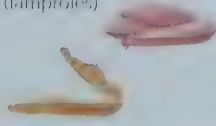







Voir les réponses proposées à l'appendice A.

RÉVISION DU CHAPITRE 34



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

Concept clé	Clade	Description
CONCEPT 34.1 Les cordés possèdent une notocorde et un tube neural dorsal creux (p. 788 à 791) ? Décrivez les caractéristiques probables de l'ancêtre commun des cordés et expliquez votre raisonnement.	Céphalocordés (amphioxus) 	Cordés fondamentaux; ces suspensivores marins présentent les quatre caractères dérivés propres aux cordés.
CONCEPT 34.2 Les vertébrés sont des cordés pourvus d'une colonne vertébrale (p. 791 à 794) ? Nommez les caractéristiques communes à tous les fossiles de vertébrés primitifs.	Urocordés (tuniciers) 	Suspensivores marins qui présentent, au stade larvaire, les caractères dérivés des cordés.
CONCEPT 34.3 Les gnathostomes sont des vertébrés pourvus de mâchoires (p. 794 à 799) ? En quoi l'apparition d'organismes munis de mâchoires a-t-elle transformé les interactions écologiques? Appuyez votre réponse sur des faits.	Myxinoïdes (myzines) et Pétromyzontidés (lamproies) 	Organismes marins sans mâchoires et aux vertèbres rudimentaires. Les myzines sont pourvues d'une tête dotée d'un crâne; elles possèdent un cerveau, des yeux et d'autres organes sensoriels; certaines lamproies se nourrissent en s'agrippant à un poisson dont elles percent le flanc pour en sucer le sang.
	Chondrichthyens (requins, raies, chimères) 	Gnathostomes aquatiques; présentent un squelette cartilagineux, caractère dérivé issu de la réduction d'un squelette minéralisé ancestral.
CONCEPT 34.4 Les tétrapodes sont des gnathostomes pourvus de membres (p. 799 à 803) ? Quelles caractéristiques des amphibiens ont confiné la plupart des espèces aux habitats terrestres humides et aux habitats aquatiques?	Actinoptérygiens (poissons à nageoires rayonnées) 	Gnathostomes aquatiques; possèdent un squelette osseux et des nageoires maniabiles soutenues par des rayons.
	Actinistiens (coelacanthes) 	Lignée primitive de sarcoptérygiens vivant toujours dans l'océan Indien.
CONCEPT 34.5 Les amniotes sont des tétrapodes dont l'œuf est adapté au milieu terrestre (p. 803 à 811) ? Pourquoi les oiseaux sont-ils considérés comme des reptiles?	Dipneustes (poissons pulmonés) 	Sarcoptérygiens dulciaquaux dotés de poumons et de branchies; groupe frère des tétrapodes.
	Amphibiens (grenouilles, salamandres, cécilies) 	Quatre membres dérivés de nageoires modifiées; la plupart ont une peau humide par laquelle s'effectuent les échanges gazeux; un grand nombre vivent dans l'eau (au stade larvaire) et sur la terre ferme (au stade adulte).
CONCEPT 34.6 Les mammifères sont des amniotes recouverts de poils et produisant du lait (p. 811 à 818) ? Décrivez l'origine et l'évolution des premiers mammifères.	Reptiles (tuataras, lézards, serpents, tortues, crocodiles, oiseaux) 	L'un des deux groupes d'amniotes modernes; ont des œufs amniotiques et une cage thoracique qui ventile les poumons; des adaptations essentielles à la vie sur la terre ferme.
	Mammifères (monotrèmes, marsupiaux, eutheriens) 	Ils sont développés à partir des synapsides; les monotrèmes pondent des œufs (les échidnés et l'ornithomyzme); les marsupiaux ont une poche ventrale (kangourous, opossums); les eutheriens sont des mammifères placentaires (comme les rongeurs et les primates).

Cordés: notocorde, tube neural dorsal creux, fentes ou rainures branchiales, cavité musculaire post-orale

Vertébrés: duplication des gènes Hox, colonne vertébrale

Cyclostomes: vertébrés sans mâchoire

Gnathostomes: mâchoires articulées, quatre jeux de gènes Hox

Ostéichthyens: squelette osseux

Sarcoptérygiens: membres ou nageoires musculueuses

Tétrapodes: quatre membres, ossification des os de la ceinture scapulaire à la colonne

Amniotes: œuf amniotique; ventilerien par la cage thoracique

Les humains sont des mammifères bipèdes pourvus d'un cerveau volumineux (p. 818 à 826)

- Les caractères dérivés que présentent les humains sont la bipédie, un cerveau plus volumineux et des mâchoires plus courtes que celles des autres grands singes.
- Les **homininés** – soit les humains et les espèces qui y sont plus étroitement apparentées qu'aux chimpanzés – sont apparus en Afrique il y a au moins 6 millions d'années. Les premiers homininés avaient un cerveau peu volumineux, mais marchaient probablement en position verticale.
- Les plus anciennes preuves de l'utilisation des outils sont vieilles de 2,5 millions d'années.
- *Homo ergaster* a été le premier homininé complètement bipède pourvu d'un cerveau volumineux. *Homo erectus* a été le premier homininé à quitter l'Afrique.
- Les néandertaliens ont vécu en Europe et au Proche-Orient au cours d'une période comprise entre 350 000 et 28 000 ans avant notre ère.
- *Homo sapiens* est apparu en Afrique il y a quelque 195 000 ans et s'est répandu sur d'autres continents il y a environ 115 000 ans.

? En vous fondant sur les archives géologiques, expliquez brièvement comment les principales caractéristiques des homininés ont évolué au fil du temps.

Évaluation

NIVEAU 1 : CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

1. Les vertébrés et les tuniciers ont en commun :
 - a) des mâchoires adaptées à l'ingestion de nourriture.
 - b) un degré élevé de céphalisation.
 - c) un endosquelette qui comprend un crâne.
 - d) une notocorde et un tube neural dorsal creux.
2. Les vertébrés modernes peuvent être divisés en deux principaux clades :
 - a) Les cordés et les tétrapodes.
 - b) Les urocordés et les céphalocordés.
 - c) Les cyclostomes et les gnathostomes.
 - d) Les marsupiaux et les euthériens.
3. Qu'est-ce qui caractérise à la fois les monotrèmes et les marsupiaux, mais pas les euthériens ?
 - a) L'absence de mamelons.
 - b) Une partie du développement embryonnaire se fait hors de l'utérus de la mère.
 - c) Ils pondent des œufs.
 - d) Ils vivent en Afrique et en Australie.
4. Auquel des clades suivants les humains n'appartiennent pas ?
 - a) Les synapsides.
 - b) Les sarcoptérygiens.
 - c) Les diapsides.
 - d) Les ostéichthyens.

5. Lorsque les homininés ont divergé des autres primates, par quel caractère se sont-ils d'abord distingués ?
 - a) La réduction des mâchoires.
 - b) L'accroissement du volume du cerveau.
 - c) La fabrication d'outils en pierre.
 - d) La bipédie.

NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

6. Parmi les animaux suivants, lequel pourrait être considéré comme le plus récent ancêtre commun des tétrapodes modernes ?
 - a) Un sarcoptérygien pourvu de nageoires solides, vivant dans des eaux peu profondes et ayant des appendices qui prenaient appui sur le squelette comme chez les vertébrés terrestres.
 - b) Un placoderme cuirassé muni de mâchoires et de deux paires d'appendices.
 - c) Un actinoptérygien primitif dont les paires de nageoires prenaient appui sur le squelette.
 - d) Une salamandre dont les pattes prenaient appui sur un squelette osseux, mais qui se déplaçait en se balançant d'un côté et de l'autre comme les poissons.

NIVEAU 3 : SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

7. INTÉGRATION

FAITES UN DESSIN ► Pour des raisons uniquement liées à leur taille, les organismes de plus grande taille ont tendance à avoir un cerveau plus volumineux que les organismes de plus petite taille. Néanmoins, certains organismes ont un cerveau considérablement plus volumineux que ce que leur taille laisserait supposer. Le développement et l'entretien d'un cerveau volumineux par rapport à sa taille demandent beaucoup d'énergie.

- a) Les données géologiques révèlent dans certaines lignées, dont celle des homininés, une tendance à l'augmentation du volume du cerveau par rapport à la taille des individus. Quelles déductions pourriez-vous faire sur l'importance relative des coûts et avantages d'un cerveau volumineux dans ces lignées ?
- b) Formulez une hypothèse pour expliquer comment la sélection naturelle pourrait avoir favorisé l'évolution d'un cerveau volumineux en dépit de sa grande consommation d'énergie.
- c) Le tableau ci-dessous présente des données sur 14 espèces d'oiseaux. Présentez les données dans un diagramme en plaçant l'écart relatif au volume présumé du cerveau sur l'axe des x et le taux de mortalité sur l'axe des y. Quelle conclusion pouvez-vous tirer au sujet du rapport entre le volume du cerveau et le taux de mortalité ?

Écart relatif au volume présumé du cerveau*	-2,4	-2,1	2,0	-1,8	-1,0	0,0	0,3	0,7	1,2	1,3	2,0	2,3	3,0	3,2
Taux de mortalité	0,9	0,7	0,5	0,9	0,4	0,7	0,8	0,4	0,8	0,3	0,6	0,6	0,3	0,6

Source des données: D. Sol et coll., Big-brained birds survive better in nature, *Proceedings of the Royal Society B* 274: 763-769 (2007).

* Les valeurs < 0 indiquent un volume inférieur aux attentes; les valeurs > 0 indiquent un volume supérieur aux attentes.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.