



Lycée François-René DE CHATEAUBRIAND
 136 BOULEVARD DE VITRÉ, CS 10637
 35706 RENNES CEDEX 7
CLASSE PRÉPARATOIRE BCPST 1
 Biologie Chimie Physique Sciences de la Terre

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
 °° SCIENCES DE LA VIE °°
 >> Cours <<

Chapitre 18

Classer la biodiversité

PLANCHES COMPLÈTES

Objectifs : extraits du programme

Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-K-2 Une approche phylogénétique de la biodiversité (BCPST 1 et BCPST 2)	
SV-K-2-1 Classer la biodiversité (BCPST 1)	
<p>Plusieurs types de classification existent en biologie selon les objectifs poursuivis : utilitaire, fonctionnel (écologique, physiologique), phylogénétique. Elles s'appuient sur différents caractères : fonctionnels, morphologiques, anatomiques, embryologiques (pour les pluricellulaires), biochimiques ou moléculaires (en plein essor grâce aux outils de la biologie moléculaire et de la bioinformatique). Les classifications utilisent la ressemblance, qui peut être due à des homoplasies ou à des homologues.</p> <p>Les classifications phénétiques classent les taxons selon leur ressemblance globale (exemple des méthodes de distances génétiques). Elles sont de moins en moins utilisées en taxonomie.</p> <p>Les classifications post-darwiniennes cherchent à refléter les parentés évolutives. Les classifications dites évolutionnistes ne renaient que les homologues mais acceptaient les groupes paraphylétiques ; elles ne sont plus utilisées en taxonomie. Les classifications phylogénétiques (ou cladistiques) ne retiennent que les ressemblances particulières à une partie des organismes à classer (ce sont les synapomorphies, ou caractères partagés à l'état dérivé) : elles définissent des groupes monophylétiques.</p> <p>Plusieurs méthodes sont utilisées pour élaborer des phylogénies. Certaines utilisent des groupes externes (actuels ou fossiles), ce qui permet d'identifier les états ancestraux (plésiomorphes) et dérivés (apomorphes) des caractères. La plupart des autres analyses reposent sur des méthodes déterminant l'arbre le plus probable au regard d'un modèle évolutif postulé. Dans ce cas, les plésio et</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Distinguer classification (utilisée pour la création des taxons) et tri (par exemple pour la détermination des individus). - Distinguer sur un arbre phylogénétique des groupes mono-, para- et polyphylétiques. - Argumenter la validité ou non de certains groupes en phylogénie et discuter le maintien d'usage de certains groupes para- ou polyphylétique selon le domaine de validité (ex. phylogénie, écologie, vie quotidienne). - Identifier les synapomorphies, les simplésiomorphies et les convergences sur un arbre phylogénétique. - Construire une phylogénie par parcimonie (cladogramme) à partir d'un jeu limité de taxons et de caractères fournis (chez les Métazoaires ou les Embryophytes) - Réaliser et exploiter des alignements de séquences afin de construire un arbre phylogénétique à partir d'une méthode fournie avec l'aide ou non d'un logiciel dédié.

apomorphies sont reconnues a posteriori, comme un produit de l'analyse.
 Le principe de parcimonie retient l'arbre qui maximise la cohérence des caractères, c'est-à-dire qui nécessite le moins de changements évolutifs. D'autres méthodes se fondent sur des modèles probabilistes (fixant les probabilités des changements évolutifs) pour déterminer le ou les arbres le(s) plus probable(s) selon le modèle retenu (comme l'approche du maximum de vraisemblance).

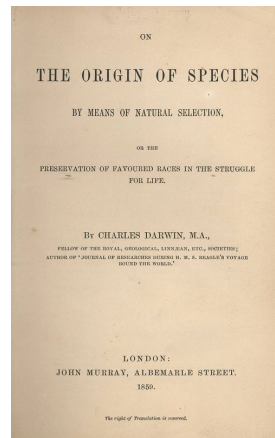
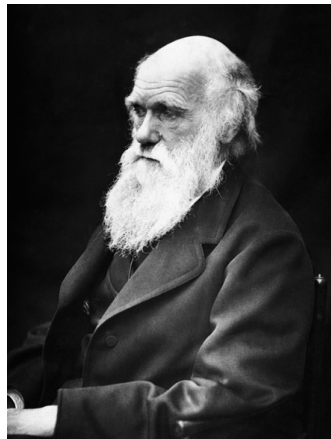
Précisions et limites :
On distingue des groupes phylogénétiques des groupes fonctionnels (écologiques, physiologiques) mais polyphylétiques vus dans les autres parties du programme et lors des sorties. On se contente de mentionner l'existence du principe du maximum de vraisemblance. Aucune méthode de calcul ou test statistique n'est au programme.
L'étude de la phylogénie est l'occasion de conduire une réflexion d'ordre épistémologique sur la nature des savoirs scientifiques et leur élaboration. Il s'agit notamment d'accéder au caractère provisoire et réfutable des savoirs scientifiques (évolution des phylogénies au cours de l'histoire des sciences), à l'ancrage théorique des savoirs scientifiques (notamment dans la relation entre classification et théorie de l'évolution), à leur dépendance aux techniques d'étude du réel (développement d'outils bioinformatiques, moléculaires, etc.). Le principe de parcimonie est introduit en lien avec sa portée plus générale de maximisation de la cohérence d'une théorie et d'un modèle scientifiques (principe d'économie des hypothèses ou rasoir d'Occam). Il peut aussi être présenté comme une variante du maximum de vraisemblance avec un poids équivalent pour tous les événements évolutifs.

Liens :
 Regards sur les organismes (SV-A)
 Organisation des génomes et techniques de biologie moléculaires (SV-F)

Introduction

La publication de *L'Origine des Espèces* par Charles DARWIN (1809-1882) en 1859 (figure 1) représente un tournant dans la conception que les scientifiques ont de la diversité des organismes vivants. Initialement largement perçues comme des réalités immuables issues de la volonté initiale d'un Créateur, les espèces apparaissent comme des entités capables de se transformer au cours du temps : les organismes sont donc apparentés entre eux à des degrés divers. Peu à peu, alors que les idées transformistes ont longtemps été marginalisées et décriées, la pensée évolutionniste s'impose dans un monde préalablement dominé par le fixisme. Dès lors, le souhait des naturalistes (vœu déjà formulé par DARWIN lui-même) sera d'inclure des considérations évolutives dans la production des classifications longtemps jugées trop artificielles. Mais ce n'est qu'à partir du milieu du XXe siècle qu'une bataille conceptuelle entre plusieurs écoles systématiques (l'école phénéétique, l'école évolutionniste et l'école phylogénétique) aboutit finalement à ce que les classifications soient désormais fondées sur l'histoire évolutive des organismes vivants envisagée du point de vue de leurs liens de parenté, c'est-à-dire leur phylogénie.

Comment et sur quels critères peut-on établir une classification des organismes vivants ? Comment les classifications modernes basées sur les liens de parenté sont-elles produites ? Comment s'organise globalement l'arbre du vivant, des Embryophytes et des Vertébrés ?



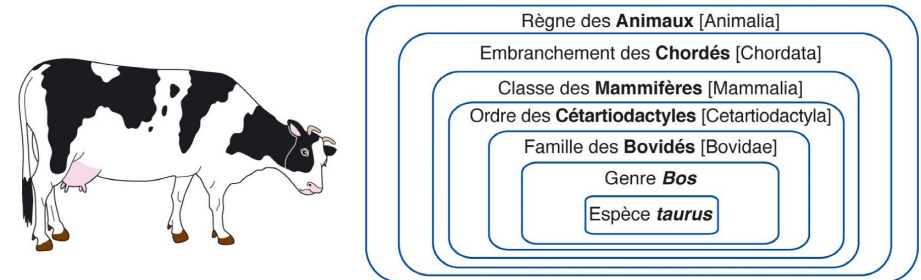
▲ FIGURE 1. Charles DARWIN (1809-1882) et l'édition originale de *L'Origine des Espèces* (1859), ouvrage fondateur de la pensée évolutionniste. La théorie de l'évolution a néanmoins beaucoup changé depuis sa formulation initiale, même si les idées de variations et de tri par sélection naturelle ont subsisté jusqu'à aujourd'hui. D'après Wikipédia (octobre 2015).

I. La systématique, discipline étudiant la diversité du vivant

A. Nature et objectifs de la systématique

B. Les taxons, objets d'étude de la systématique

1. Notions de taxon et de rang taxonomique



▲ FIGURE 2. Classification phylogénétique de la Vache *Bos taurus* utilisant ici les principaux rangs taxonomiques. D'après SEGARRA *et al.* (2015).

On trouvera entre crochets le nom latin international des taxons proposés. La figure se limite aux sept principaux rangs linnéens mais de nombreux groupes intermédiaires peuvent être ajoutés : par exemple, on aurait pu citer le sous-ordre des Ruminants [Ruminantia] auquel appartient la Vache.

Encadré A D'une vision essentialiste à une vision nominaliste des taxons

➤ Quand les rangs taxonomiques ont été proposés, les scientifiques étaient dominés par une vision fixiste du monde vivant : le regroupement des organismes en taxons manifestait une hiérarchie voulue par le Créateur que le systématicien essayait de retrouver. Dans l'esprit de ces savants, les regroupements préexistaient dans la nature, définis par une essence (un concept qui les transcende et qui correspond à une volonté suprême), et la tâche du scientifique était de les reconstituer : c'est la vision essentialiste de la classification.

➤ Le matérialisme méthodologique de la science actuellement en vigueur invite au contraire aujourd'hui à reconnaître que les concepts (y compris les regroupements des êtres vivants) sont produits par l'homme pour désigner des réalités physiques qu'il a identifiées dans la nature : c'est la vision nominaliste de la nature.

2. Le ranking, une histoire de conventions ?

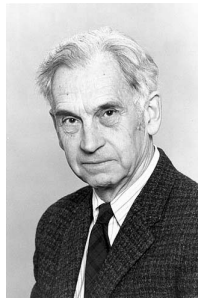
Encadré B De simples conventions ?

➤ Même si l'on peut essayer de fonder les **regroupements** sur des **critères objectifs** (par exemple la **parenté des organismes**), **il n'existe pas de règles qui permettent de justifier que tel groupe serait par exemple plutôt une classe ou super-ordre : l'attribution du rang taxonomique repose donc largement sur des conventions admises entre systématiciens**. Des systématiciens défendent donc aujourd'hui la **suppression des rangs taxonomiques** mais **cette position reste minoritaire dans les faits**, y compris en systématique phylogénétique. En effet, il n'en demeure pas moins que les rangs constituent des **repères** dans la hiérarchie des taxons et que leur emploi est **pratique**, voire indispensable pour se situer.

3. L'espèce, une réalité biologique objective ?

a. Une discussion ancienne... et insoluble

b. La définition biologique, définition fréquemment avancée

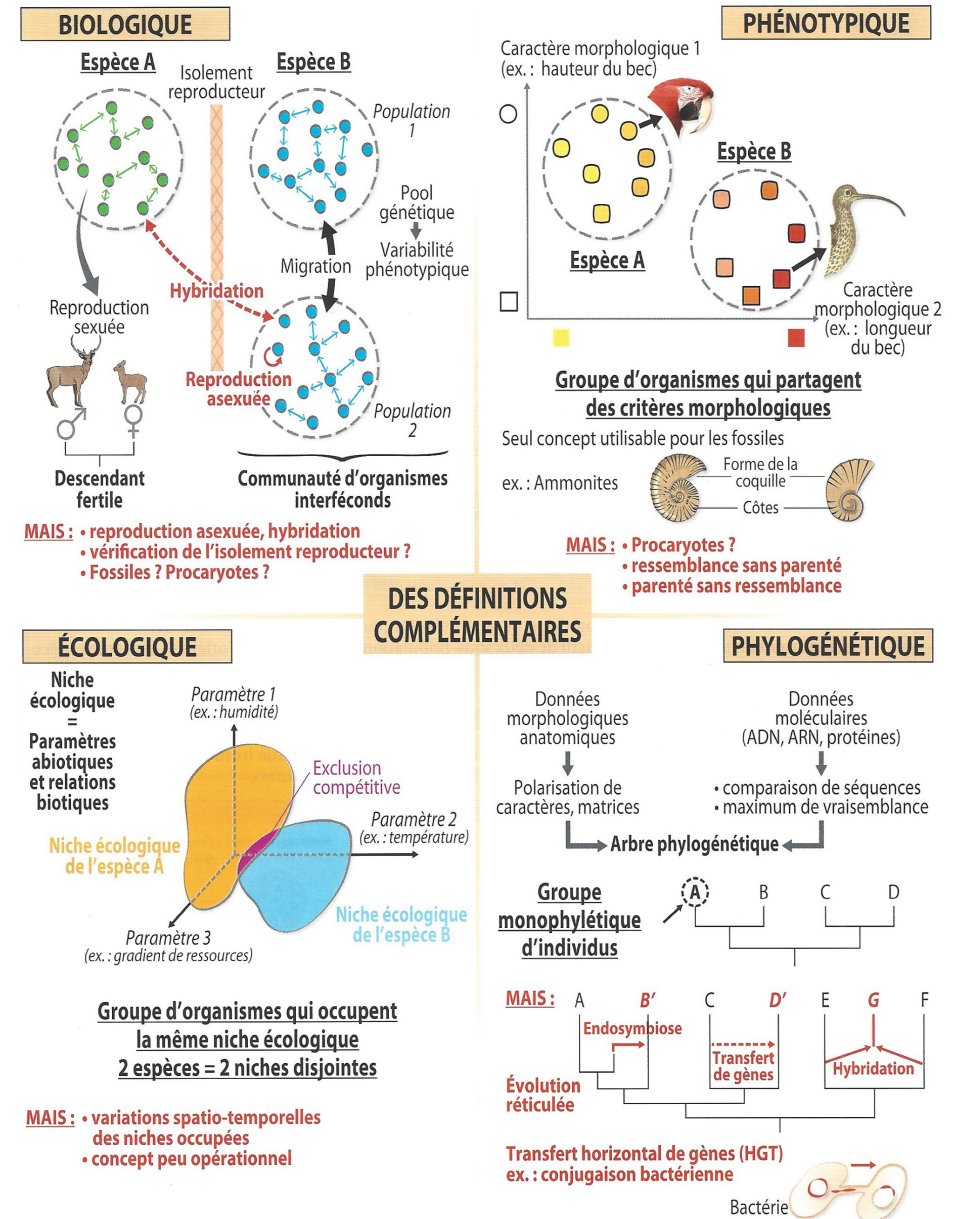


▲ FIGURE 4. Ernst W. MAYR (1904-2005).

<http://www.achievement.org/autodoc/page/may1int-3> (octobre 2015)

c. Le concept morphologique, concept le plus utilisé au quotidien

d. D'autres conceptions



▲ FIGURE 3. La notion d'espèce. D'après SAINTPIERRE et al. (2017).

▼ TABLEAU I. Les principaux concepts d'espèces. D'après SEGARRA et al. (2015). Il s'agit d'un tableau que j'avais produit dans mes cours de Capes. Les schémas ont été ajoutés par C. MEUNIER.

Concept	Définition et critères retenus	Intérêts de la définition	Quelques limites et difficultés	Schéma explicatif
morphologique = phénotypique	Une espèce rassemble tous les individus qui partagent un ensemble stable de caractéristiques morpho-anatomiques permettant leur identification et suffisamment distincts des caractères morpho-anatomiques des autres espèces de manière à permettre leur distinction. On applique ce qu'on appelle le critère de ressemblance .	Concept très opérationnel dans la pratique taxonomique, en particulier pour les espèces fossiles (malgré ses limites, c'est concrètement le concept le plus utilisé dans le quotidien d'un systématicien).	<ul style="list-style-type: none"> • Existence d'espèces jumelles : espèces distinctes qui n'échangent pas de matériel génétique bien que tout à fait semblables morphologiquement. Ces espèces ne peuvent être distinguées par ce concept. • Variations intraspécifiques : des variations très importantes au sein d'une même espèce (variations géographiques, dimorphisme sexuel...) peuvent conduire à séparer deux espèces là où il n'y en a qu'une. • Subjectivité d'appréciation de la ressemblance : la mise en œuvre de ce concept peut reposer sur une appréciation subjective du systématicien (où s'arrête la ressemblance?). Dans la pratique, les systématiciens peuvent recourir à des approches biométriques rigoureuses pour vérifier que les critères retenus sont bien distincts entre espèces et ne se chevauchent pas. 	
biologique	Une espèce rassemble tous les individus qui sont interféconds (= peuvent se reproduire entre eux et donner une descendance viable et fertile) (critère d'interfécondité) et qui sont séparés reproductivement des représentants des autres espèces (critère d'isolement reproductif) . Il s'ensuit un troisième critère, le critère de descendance : les représentants d'une même espèce précèdent les uns des autres par reproduction sexuée .	Concept basé sur une réalité biologique appréhendable et testable : la reproduction et sa capacité à produire des descendants viables et fertiles. Concept sous-jacent à l'étude des processus évolutifs de la spéciation.	<ul style="list-style-type: none"> • Difficulté de vérification de l'isolement reproducteur : appliquer strictement ce concept reviendrait à conduire de patientes observations sur toutes les espèces décrites ou à décrire pour démontrer leur isolement reproducteur... il ne s'agit pas d'un concept permettant de reconnaître des espèces. • Reproduction asexuée : le concept est inapplicable pour les espèces à seule reproduction asexuée (ou à reproduction asexuée prédominante) et pour les 'procarvotés'. • Fossiles : l'isolement reproducteur est évidemment impossible à vérifier. • Hybridation interspécifique : on peut observer un certain pourcentage d'hybridation entre « espèces ». La limite où arrêter une définition est donc subjective. 	

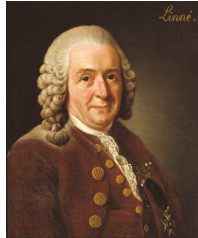
phylogénétique	Une espèce est le plus petit groupe monophylétique d'individus et de populations dont les membres sont uniquement constitués de descendants d'un même ancêtre commun récent . Le principal critère retenu (si ce n'est le seul) est le critère de descendance .	Concept intellectuel qui s'intègre bien dans la pensée phylogénétique moderne.	<ul style="list-style-type: none"> • Difficulté d'application de la notion de descendance ici exprimée : sur quels critères se base-t-on pour dire qu'un ensemble de populations est issu d'un ancêtre commun suffisamment proche pour qu'on considère qu'il y ait une espèce ? Et à l'inverse, comment ne pas multiplier le nombre d'espèces en considérant toutes les petites populations isolées qui dès lors rentrent dans la définition ? 	
écologique	Une espèce est un ensemble d'organismes occupant une niche écologique donnée, c'est-à-dire occupant une place particulière dans les écosystèmes et exploitant un ensemble précis de ressources . On parle parfois de critère de niche écologique .	Concept intellectuel plaçant les organismes dans un contexte de relations définies et précises avec leur environnement abiotique et biotique qu'on nomme niche écologique.	<ul style="list-style-type: none"> • Concept de niche écologique complexe : malgré un intérêt intellectuel en écologie (et en biologie évolutive), la définition précise d'une niche écologique est difficile, et donc la définition précise d'une espèce par ce concept devient impossible. • Variation de niches occupées : des espèces peuvent parfois occuper des niches différentes selon la localisation de leurs populations (car la niche est liée à l'écosystème où évoluent les populations). 	

Les quatre concepts développés offrent une vision « simplifiée » : il est possible de distinguer davantage de définitions et de nuances conceptuelles. Les symboles utilisés dans les figures représentent les caractéristiques des individus ; deux caractères différents sont symbolisés, formes (carré ou triangle) et couleurs (vert ou orange). Les formes et couleurs intermédiaires soulignent la part de variabilité intraspécifique qui rend difficile la délimitation des espèces. Les flèches symbolisent des croisements possibles entre individus, des crois, un isolement reproducteur. Synthèse réalisée à partir de l'article de P. Lherminier *in* Prat *et al.* (2008).

C. Les activités du systématicien

1. La description et la nomenclature

a. Le caractère international de la nomenclature des taxons

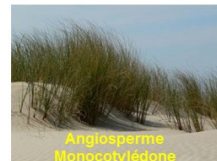


▲ FIGURE 5. **Carl VON LINNÉ** (1707-1778). D'après *Wikipédia* (octobre 2015)

b. Décrire et nommer les taxons, des activités très encadrées : les codes de nomenclature



Insecte Hyménoptère
Ammophile des sables
(*Ammophila sabulosa*)
Wikipédia



Angiosperme
Monocotylédone
Oyat
(*Ammophila arenaria*)
<http://lessciences.altervista.org/>

▲ FIGURE 5bis. Un Insecte Hyménoptère et une Angiosperme avec le même nom de genre.

Encadré C Les Codes de nomenclature

(Au-delà du programme : pour information)

➤ Les règles de nomenclature (figure a) se sont mises en place au **début du XXe siècle**. Pendant assez longtemps, seuls deux Codes (ou ensembles de règles) existaient :

a) Le **Code international de Nomenclature botanique** pour tous les taxons « végétaux » au sens le plus large, c'est-à-dire les 'plantes', les 'champignons', les 'algues' uni- et pluri-cellulaires, les 'bactéries'... Aujourd'hui, ce Code (qui s'appelle **Code international de Nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes** depuis 2011) continue de faire autorité sur tous ces groupes sauf les 'procaryotes'. Les **Cyanobactéries** sont toutefois toujours gérées par ce Code (considérées comme des « algues »).

b) Le **Code international de Nomenclature zoologique** pour les Métazoaires et les 'protozoaires'. Des **Commissions** sont chargées de l'observance des dispositions présentes dans ces Codes et du règlement des litiges. Les Codes sont périodiquement revus lors de **congrès internationaux**.

➤ D'autres Codes existent désormais et sont venus organiser les règles nomenclaturales pour des taxons particuliers :

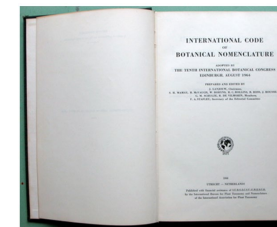
a) Le **Code international de Nomenclature des Bactéries** vaut pour tous les 'procaryotes' (Eubactéries et Archées), sauf les Cyanobactéries qui restent gérées par le Code botanique.

b) Le **Code international de Classification et nomenclature des Virus** pour les virus qui, bien que n'étant pas des êtres vivants à part entière, possèdent leur propre système de classification.

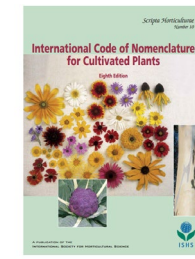
c) Le **Code international de Nomenclature des Plantes cultivées** pour les variétés, hybrides et espèces obtenues artificiellement par l'homme.

➤ Plus récemment (2004), certains auteurs ont proposé un **PhyloCode (Code de nomenclature phylogénétique)** qui propose notamment la suppression des rangs taxonomiques formels (embranchement, classe...). Ce Code peine franchement à s'imposer chez les systématiciens pour l'instant...

➤ Des **Commissions** sont chargées de l'**observance des dispositions présentes** dans ces Codes et du **règlement des litiges**. Les Codes sont **périodiquement revus** lors de congrès internationaux.



Code international de nomenclature
botanique (de 1966)



Code international de Nomenclature
des Plantes cultivées (2009)

FIGURE a. Exemple de Codes de nomenclature. *Wikipédia* (octobre 2015)

Encadré D Quelques notions pratiques de nomenclature

Repris de mon cours de préparation au Capes externe de SVT (version 2014)

◆ Les noms répondent à un certain nombre de **règles**, variables entre les différentes nomenclatures (zoologique, botanique...) mais quelques constantes sont à noter :

a) Le **nom scientifique d'une espèce** est désigné par un binôme de **deux noms latins ou latinisés (= nomenclature binomiale ou binominale)** (le premier avec une **majuscule**, le second sans). On écrit ces deux mots en **italiques** (ou bien on les souligne dans un texte manuscrit).

Exemples : *Inachis io* est le Paon de jour, un Papillon.
Lamium purpureum est le Lamier pourpre, une Plante commune.



Inachis io
Wikipédia

b) Le **premier nom** (avec la majuscule) correspond au nom de **genre**, le second à l'espèce proprement dite.

c) Ce nom scientifique est souvent **suivi du nom du descripteur** de l'espèce et éventuellement de la **date de description** (on met rarement la date en botanique mais fréquemment en zoologie). Si le nom est **sans parenthèses**, c'est que l'espèce a bien été décrite dans le genre dans lequel il est actuellement placé ; s'il est entre parenthèses, c'est que l'espèce a été changée de genre.

Exemples : *Inachis io* (LINNAEUS, 1758) a été décrit par LINNÉ en 1758 mais dans un autre genre (qui était *Papilio*).



Lamium purpureum
Wikipédia

d) En botanique, on trouve souvent derrière le nom du descripteur original, celui qui l'a placé dans un autre genre. Cette pratique est très rare en zoologie.

Exemple : L'Orchis bouffon *Anacamptis morio* (L.) BATEMAN, PRIDGEON & CHASE a été décrit par LINNÉ en 1753 dans le genre *Orchis* et placé en 1997 dans le genre *Anacamptis* par BATEMAN *et al.*

e) Si une espèce a été décrite deux fois ou plus, on utilise (sauf exceptions nombreuses) le nom le plus anciennement proposé (**règle de priorité à l'antériorité**), les autres noms deviennent des **synonymes**.



Anacamptis morio
Wikipédia

f) Un **troisième nom** complète parfois le binôme latin, correspondant à la sous-espèce (ou parfois une variété, on précisera alors « var. » devant ce 3^e nom).

Exemple : *Apis mellifera mellifera* est une sous-espèce de l'Abeille domestique (on note aussi *Apis mellifera* ssp. *mellifera* ou encore subsp. *mellifera*).

g) Les **taxons supragénériques** sont codifiés jusqu'à la famille par le Code zoologique et pour tous les rangs taxonomiques par le Code botanique. Ils possèdent des **noms latinisés** et commencent par une **majuscule**. On les écrivait jadis en italiques mais cet usage se perd au profit de caractères normaux.

Exemples : Hymenoptera (Hyménoptères), Rosaceae (Rosacées)...

h) Des **désinences taxonomiques** (terminaisons des noms de taxons) existent pour les **taxons supragénériques**. Elle sont **codifiées** pour tous les rangs en botanique et jusqu'à la superfamille en zoologie.

Rang	Plantes terrestres	« Algues »	« Champignons »	Métazoaires	« Procaryotes »
Division / Embr.	-phyta		-mycota		
Sous-div. / Sous-embr.	-phytina		-mycotina		
Classe	-opsida	-phyceae	-mycetes		-ia
Sous-classe	-idae	-phycidae	-mycetidae		-idae
Superordre	-anae				
Ordre	-ales				-ales
Sous-ordre	-ineae				-ineae
Superfamille	-acea			-oidea	
Famille	-aceae			-idae	-aceae
Sous-famille	-oideae			-inae	-oideae
Tribu	-eae			-ini	-eae

Quelques désinences taxonomiques (pour illustration)

i) En français, l'**usage naturaliste traditionnel** voulait qu'on mette une **majuscule** aux **noms des taxons** (le Grand Monarque, la Renoncule bulbeuse, les Brassicacées, les Hyménoptères...). L'**usage moderne** tend à utiliser les **minuscules** (le grand monarque, la renoncule bulbeuse, les brassicacées, les hyménoptères...), *même si beaucoup de naturalistes y restent attachées (préférez donc l'usage traditionnel pour ne froisser personne)*.

Remarque : avec l'avènement de la phylogénie, **certain auteurs emploient les majuscules pour les taxons monophylétiques et les minuscules pour ceux qui ne le sont pas** (Monocotylédones, dicotylédones...). Un autre usage place les taxons obsolètes (non monophylétiques) entre **guillemets** (Monocotylédones, « Dicotylédones »...) ou entre **apostrophes** (Monocotylédones, 'Dicotylédones'...).

On peut **combiner** aussi les deux : Monocotylédones = monophylétique, 'dicotylédones' = paraphylétique...

Encadré E Les spécimens types et leur importance

Repris de mon cours de préparation au Capes externe de SVT (version 2014)

a. Importance de la typification

◆ Pour qu'une **description** soit **valide**, il faut qu'elle respecte un certain nombre de règles de **mise en forme** et de **publication**. Il faut en outre déclarer le **matériel qui a servi de support à la description originale** : on appelle ces spécimens des **types**. Les types sont généralement conservés dans des musées (parfois des collections privées) sous forme d'herbiers, de spécimens naturalisés ou en alcool. Ils sont souvent accompagnés d'étiquettes rouges.

b. Principaux types

- ◆ **Holotype** : Spécimen faisant **référence** pour le taxon décrit et désigné par l'auteur dans la description originale du taxon.
- ◆ **Paratypes** : Spécimens ayant aussi servi à la description originale, à côté de l'holotype.
- ◆ **Allotype** : Paratype faisant figure de référence pour le **sexe opposé** à celui de l'holotype (pour espèces sexuées) par désignation originale.
- ◆ **Syntypes** : Spécimens ayant servi à **décrire un taxon à une époque** où il n'était pas obligatoire de définir un holotype précis.
- ◆ **Lectotype** : Spécimen choisi parmi les **syntypes** désigné, dans une publication ultérieure à la publication originale, pour avoir valeur d'holotype.
- ◆ **Néotype** : Spécimen désigné pour avoir valeur d'holotype si l'holotype a été perdu (généralement choisi parmi les paratypes, ou spécimen nouveau).



Type d'un fossile
Wikipédia

New Caledonia. Off Nouméa, Grand Récif Aboré, 22°22.21'N, 166°15'E, 15-35 m, 1992, leg. Bouchet & Marshall, 1 fragm. (MNHN; identification uncertain).

DISTRIBUTION. — Pacific Ocean: Society Islands; New Caledonia?

DESCRIPTION

Holotype (Fig. 3). Shell very small, turbinate and depressed. Protoconch (Fig. 3C) of 2.5 convex whorls, slightly styliform, slanting with respect to teleoconch axis. Sculpture of protoconch II consisting of six granular spiral cords, unequal, unevenly spaced. Adapical cord separated from suture by abrupt sutural ramp. Last half-whorl of larval shell with deep, narrow notch lined with recurved lip. Teleoconch with three convex whorls, separated by channeled suture. First teleoconch whorl with two spiral cords. Complete spiral sculpture, consisting of five equal equidistant cords, formed on the second teleoconch whorl; these cords separated by narrow and deep furrows.

Clatrosansonia troendlei n. sp.
(Fig. 3)

TYPE MATERIAL. — Holotype (dd) in MNHN.

TYPE LOCALITY. — Afaahiti, Tahiti, Society Is, 25 m.

ETYMOLOGY. — The specific epithet honors Jean Tröndle, of La Force (France), an expert of the mollusc fauna of French Polynesia and a companion of field work in New Caledonia.

MATERIAL EXAMINED. — A total of 1 complete and 2 fragmentary specimens.

French Polynesia. Afaahiti, Tahiti, 25 m, 1985, leg. Tröndle, 1 dd (holotype; MNHN). — Hao, Tuamotu, 1984, leg. Le Renard, 1 fragm. (MNHN).

| 574

ZOOSYSTEMA • 2003 • 25 (4)

Un exemple de description originale d'un taxon de Gastéropode

D'après LE RENARD & BOUCHET (2003), Zoosystema, 25 (4) : 569-591. © MNHN, Paris

c. Le barcoding, la description de demain ?



▲ FIGURE 6. Code-barres ADN de quatre Métazoaires. Wikipédia (2015). Chacune des quatre couleurs représente un type de nucléotide (A, T, C, G). Chez les Métazoaires, le DNA barcod est la séquence de la sous-unité 1 de la cytochrome oxydase (protéine mitochondriale).

d. Combien d'espèces connues et à découvrir ?

▼ TABLEAU II. Inventaire des espèces vivantes.

Groupe biologique	Espèces décrites (env.)	Estimation basse	Estimation haute
Vertébrés	[60 000]	[70 000]	[70 000]
Hexapodes	1 000 000	8 000 000	100 000 000
Arachnides	75 000	750 000	1 000 000
'crustacés'	40 000	150 000	150 000
Mollusques	70 000	200 000	200 000
Nématodes	15 000	500 000	1 000 000
'protozoaires'	40 000	300 000	500 000
Embryophytes	250 000	300 000	500 000
'algues'	40 000	200 000	10 000 000
'champignons'	70 000	1 000 000	1 500 000
'procaryotes'	4 000	400 000	3 000 000
Virus	5 000	500 000	500 000

Groupe systématique	Nombre d'espèces décrites par an
Mammifères	26
Oiseaux	5
Amphibiens et 'reptiles'	105
'poissons'	231
Hexapodes	7222
Arachnides	1350
Annélides	173
Mollusques	366
Eumycètes	1700

a. Espèces décrites ou à découvrir dans quelques grands groupes (les groupes entre apostrophes n'ont plus de valeur dans la classification actuelle). Données *World Conservation Monitoring Center* (1992)

b. Nombre d'espèces décrites chaque année dans le monde au sein de quelques grands groupes (moyenne 1978-1987). Données *World Conservation Monitoring Center* (1992)

On notera que le groupe des Arthropodes (et, en son sein, principalement le groupe des Hexapodes) constitue le groupe le plus diversifié (il est aussi probablement le plus touché par les extinctions même si trop peu de données sont disponibles pour le montrer). Il est suivi des Plantes terrestres, groupe mieux connu et mieux suivi.

Encadré F L'estimation de la biodiversité spécifique mondiale, mission impossible ?

Une tâche difficile et toujours hypothétique

➤ Il est **extrêmement difficile** d'estimer le nombre d'espèces restant à découvrir ou à décrire, sauf pour quelques groupes zoologiques semblant bien connus (comme les Tétrapodes) où très peu d'espèces sont décrites chaque année. **Toutes les méthodes reposent donc sur des extrapolations de données, toutes critiquables.** En fait, si l'on veut être vraiment honnête... la vérité est que l'on ne sait pas combien d'espèces il reste à décrire !

Un exemple célèbre : le raisonnement d'ERWIN (1983) pour estimer le nombre d'Arthropodes à découvrir

➤ L'entomologiste américain Terry L. ERWIN propose le **protocole** et le **raisonnement** suivants pour estimer la **biodiversité des Insectes tropicaux** :

- il pulvérise par avion pendant trois étés un **insecticide très puissant** sur **19 arbres** d'une espèce d'arbre tropical (*Luehea seemanii*) : il récupère alors 1100 espèces de **Coléoptères** (taxon maîtrisé par ce naturaliste) sur cette seule espèce d'arbre.
- **800 espèces** parmi eux seraient **herbivores** dont **160 spécifiques** de cet arbre.
- Les **Coléoptères** représentent **40 % des espèces d'Arthropodes** connues (donc ces Coléoptères représenteraient **40 % des espèces spécifiques de cet arbre**).
- Il y aurait donc **400 espèces d'Arthropodes spécifiques d'une espèce d'arbre donné**.
- Il y a aussi des Arthropodes au niveau des **racines** ou à l'intérieur des **tissus de la Plante** : les Arthropodes de la canopée ne représenteraient que **2/3 des Arthropodes** présents sur l'arbre.
- Il y aurait donc **600 espèces d'Arthropodes par espèce d'arbre**.
- Il existe environ **50 000 arbres tropicaux** (considérés comme plutôt bien connus).
- Il y aurait donc $600 \times 50\ 000 = 30\ \text{millions d'espèces d'Arthropodes tropicaux}$.

2. L'identification des taxons et leur inventaire

a. Une tâche majeure du systématicien

b. La détermination, activité pratique et « pragmatique »

c. La conception et l'utilisation d'outils de déterminations (clefs et autres)

Encadré G Trier, ranger classer

➤ Les pédagogues et didacticiens français qui se sont penchés sur la classification ont proposé une **distinction entre « trier », « ranger » et « classer »** (LECOINTRE *et al.*, 2004) (**figure a**).

Même si la pertinence des définitions de ces trois termes peut être largement **discutée** par un esprit critique, comme il s'agit des définitions retenues dans les **ouvrages faisant autorité** pour le secondaire et la formation des profs, **mieux vaut les admettre**.

➤ **Trier**, c'est « **discriminer des objets selon un critère binaire** » (par exemple : **il y a / il n'y a pas**). Une **clef de détermination** repose généralement sur un tri. Certaines **classifications traditionnelles** également ('thallophytes' vs. Cormophytes, Vertébrés vs. 'invertébrés', Amniotes vs. 'anamniotes', 'poissons'/Tétrapodes...).

➤ **Ranger**, c'est **ordonner des objets dans le sens croissant ou décroissant**.

➤ **Classer**, c'est « **établir des regroupements entre des objets sur la base d'un critère donné, afin de former des ensembles qui reflètent une cause sous-jacente** ». Il s'agit de mettre en

évidence une **hiérarchie** dans la **distribution des attributs** (qui reflète une « cause », un processus biologique, en l'occurrence les **liens de parenté** pour ce qui est des **classifications actuelles**).

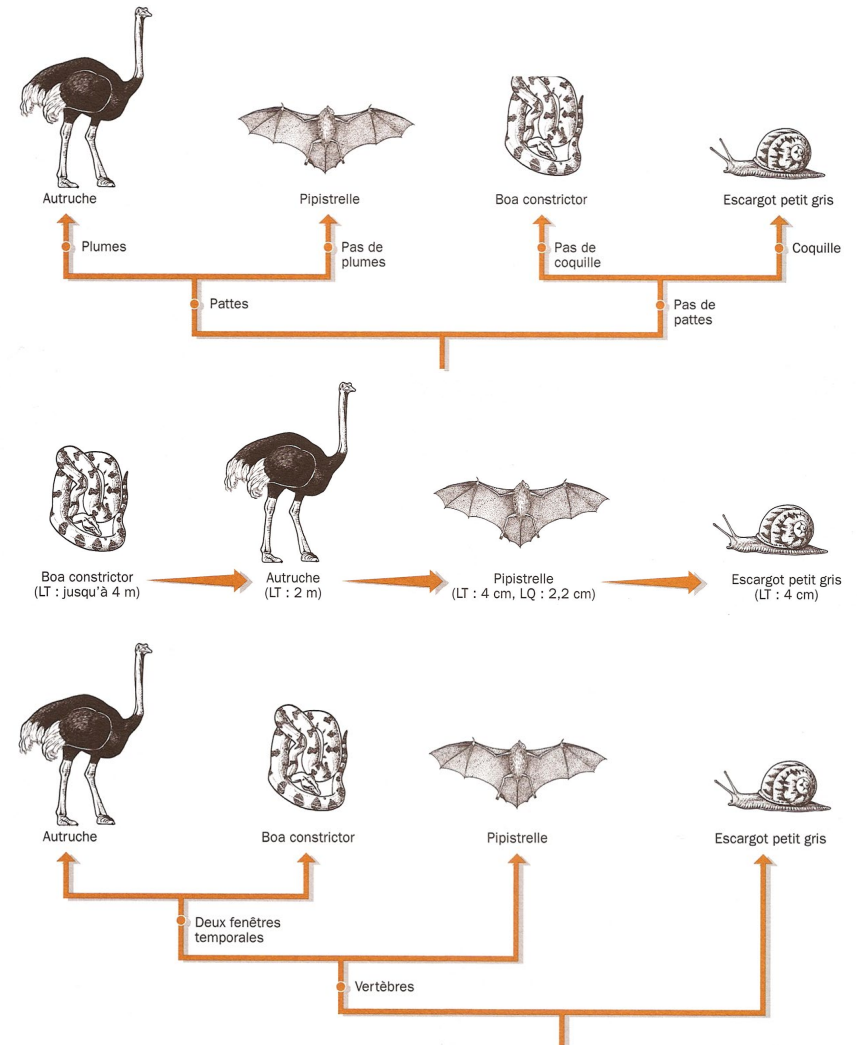
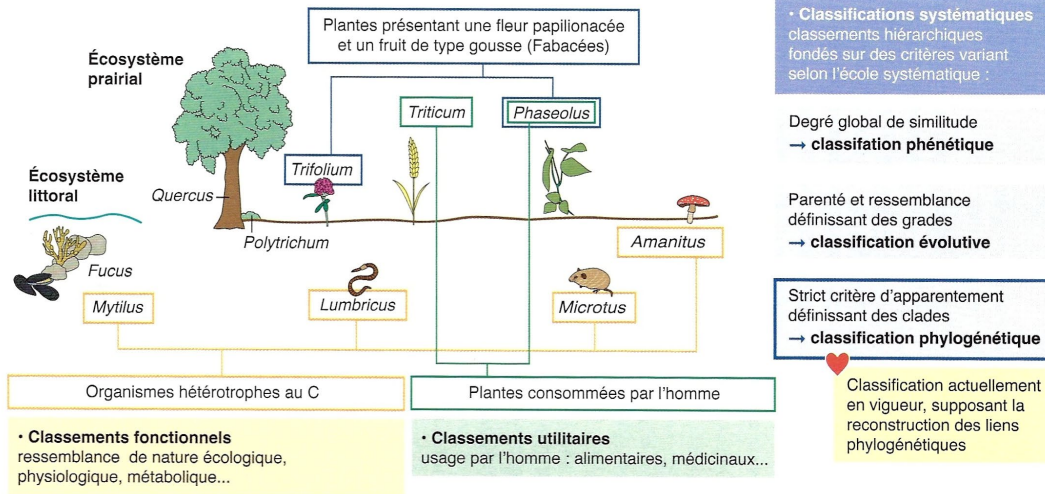


FIGURE a. **Trier (en haut), ranger (au milieu), classer (en bas).** D'après LECOINTRE *et al.* (2004)

3. La production de classifications et la recherche de parentés entre organismes

D. Les modalités de classement et de classification des êtres vivants



▲ FIGURE 6bis. Un aperçu de la diversité des manières de « classer » le vivant.
D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

1. L'appréciation d'une « ressemblance » entre organismes dans tout classement (systématique ou non), fondée sur des caractères partagés qui peuvent être de nature variée

a. Les caractères et leur diversité

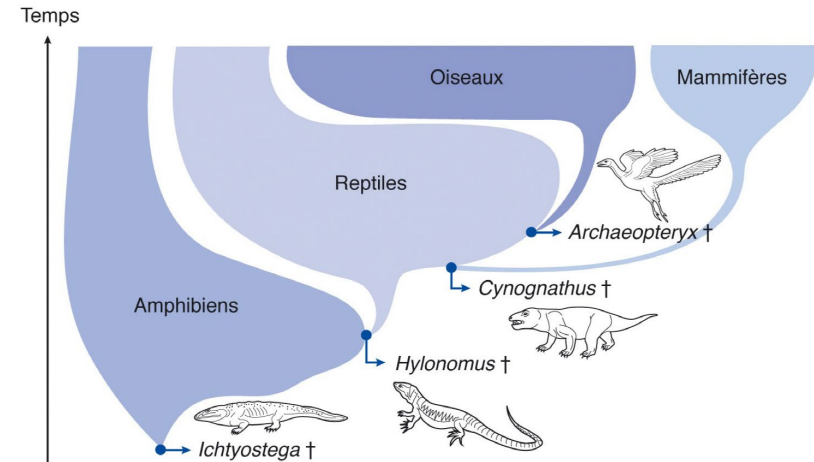
b. « Ressemblance » et partage de caractères : la subordination des caractères comme origine des regroupements

c. La possibilité de classements sans valeur systématique

2. L'existence de trois écoles systématiques dans la deuxième moitié du XXe siècle

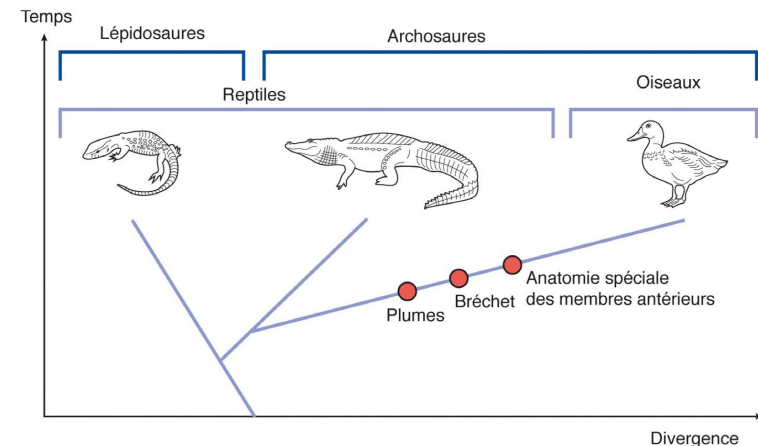
a. La systématique « évolutionniste » (= gradiste = éclectique) : un fréquent recyclage des classifications traditionnelles

α. Une classification fondée sur une vision de l'évolution par « paliers »



▲ FIGURE 7. Vision gradiste de l'évolution des Tétrapodes. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

β. Le recours à la conception traditionnelle de l'homologie

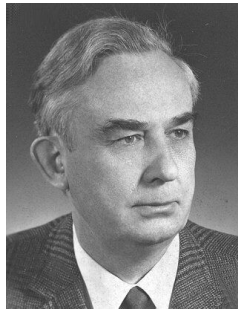


▲ FIGURE 8. Illustration du « bond évolutif » réalisé par les Oiseaux selon les gradistes qui justifierait la séparation 'reptiles'-Oiseaux. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

b. La systématique phénétique : des classifications basées sur une quantification de la similitude morpho-anatomique des organismes

Il ne faut pas surtout pas confondre la **systématique phénétique** (qui *cherchait à établir un DGS sur des caractères morpho-anatomiques*), aujourd'hui abandonnée, et les **méthodes phénétiques** (*utilisation des formules et algorithmes phénétiques appliqués aux séquences de gènes, d'ARN ou de protéines où la divergence est en partie liée au degré de parenté*) qui ont trouvé une juste place dans le cadre de la **systématique phylogénétique**.

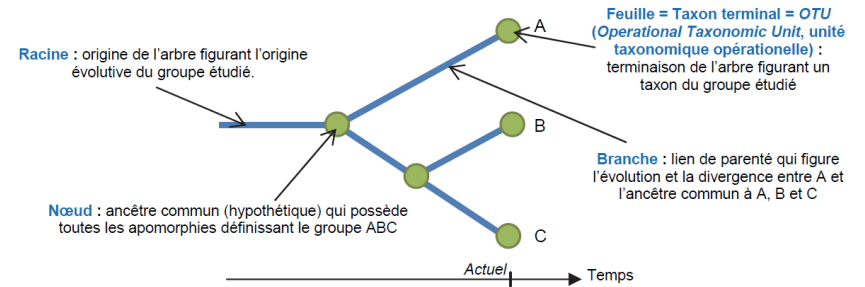
c. La systématique phylogénétique : des classifications basées sur l'apparement des organismes et la notion d'apomorphie



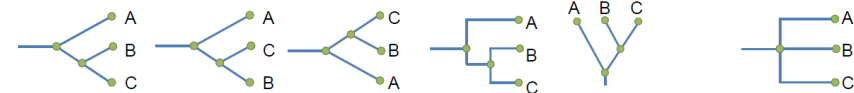
▲ FIGURE 9. **Willi HENNIG (1913-1976)**. D'après Wikipédia

E. Les arbres de parenté, supports de la systématique phylogénétique

1. Nature et lecture des arbres phylogénétiques



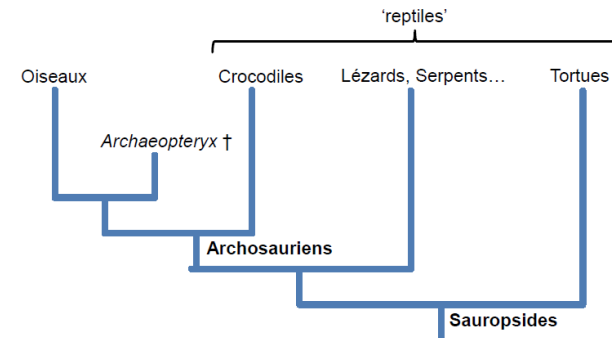
a. **Grandes parties d'un arbre phylogénétique.** Deux taxons de l'arbre sont d'autant plus apparentés qu'ils sont proches sur l'arbre, c'est-à-dire que le nombre de nœuds les connectant est faible. Les groupes liés par un seul nœud sont nommés **groupes-frères** (ex. B et C sur cet arbre).
Remarque : l'origine de l'arbre peut être inconnue (on produit alors un arbre non raciné).



b. **Quelques topologies équivalentes d'arbres phylogénétiques.** Les arbres peuvent être horizontaux ou verticaux. Leurs branches peuvent tourner sur elles-mêmes (comme dans une sorte de mobile) sans que les liens de parenté illustrés ne soient modifiés.

c. **Polytomie = multifurcation.** On illustre sous cette forme en « rateau » des liens de parenté non résolus. Notons qu'une phylogénie totalement résolue ne présente que des dichotomies, c'est-à-dire que deux branches seulement émergent à chaque nœud.

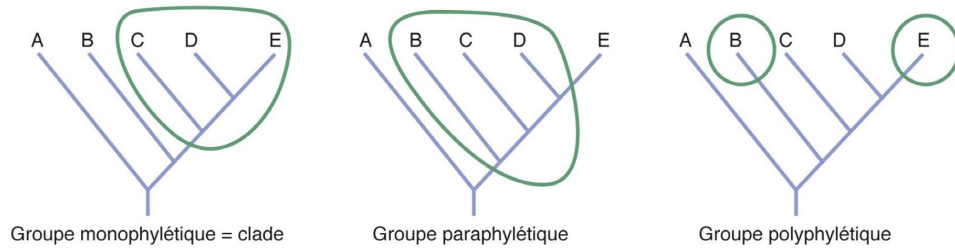
▲ FIGURE 10. **Comprendre un arbre phylogénétique.**



On notera que les Oiseaux : l'ancienne classe des 'reptiles' (entourée) n'est aujourd'hui plus valide en systématique phylogénétique puisque les Crocodiles sont par exemple plus proches des Oiseaux qu'ils ne le sont des Serpents. On notera la position des fossiles en bout de branche (les ancêtres matérialisés par les nœuds sont hypothétiques).

▲ FIGURE 11. **Arbre phylogénétique des Sauropsides et invalidité des 'reptiles'.**

2. Monophylie, paraphylie et polyphylie



▲ FIGURE 12. Monophylie, paraphylie, polyphylie. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

II. Les caractères utilisés dans l'établissement des liens de parenté

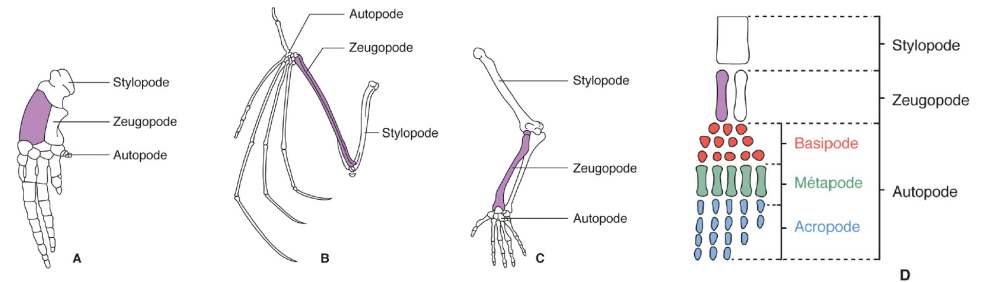
Le terme « **phylogénie** » a plusieurs sens ; il peut désigner :
 ° les **méthodes d'établissement des liens de parenté**,
 ° les **liens de parenté eux-mêmes**
 ° ou encore leur **représentation sous forme d'arbres**.

A. L'emploi de caractères homologues

1. L'homologie dans le cadre phylogénétique

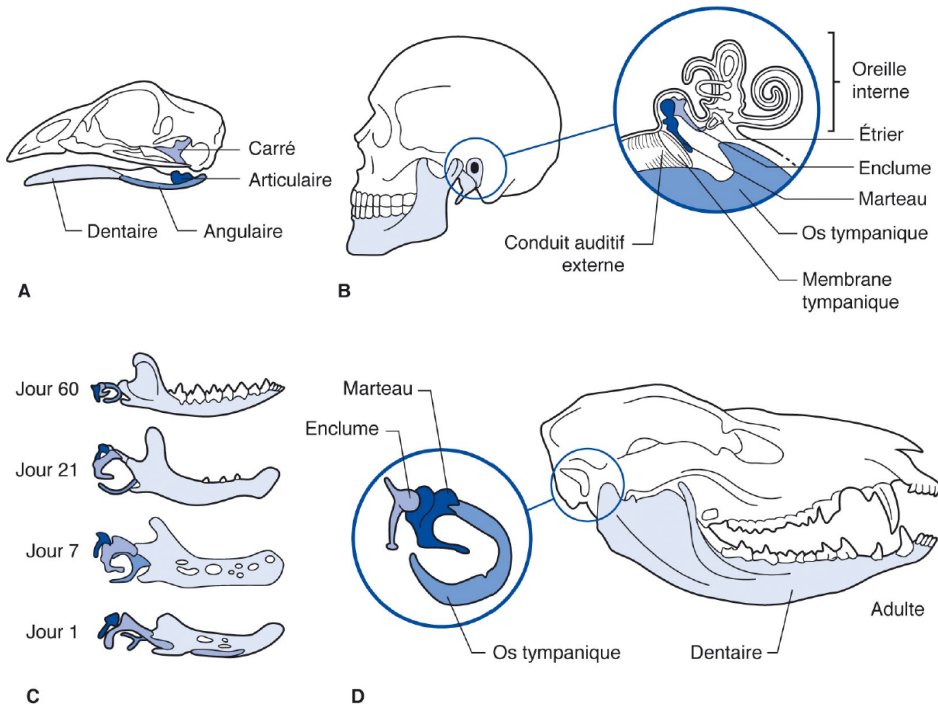
2. Les moyens de détecter l'homologie

a. L'utilisation du principe des connexions morpho-anatomiques (anatomie comparée)



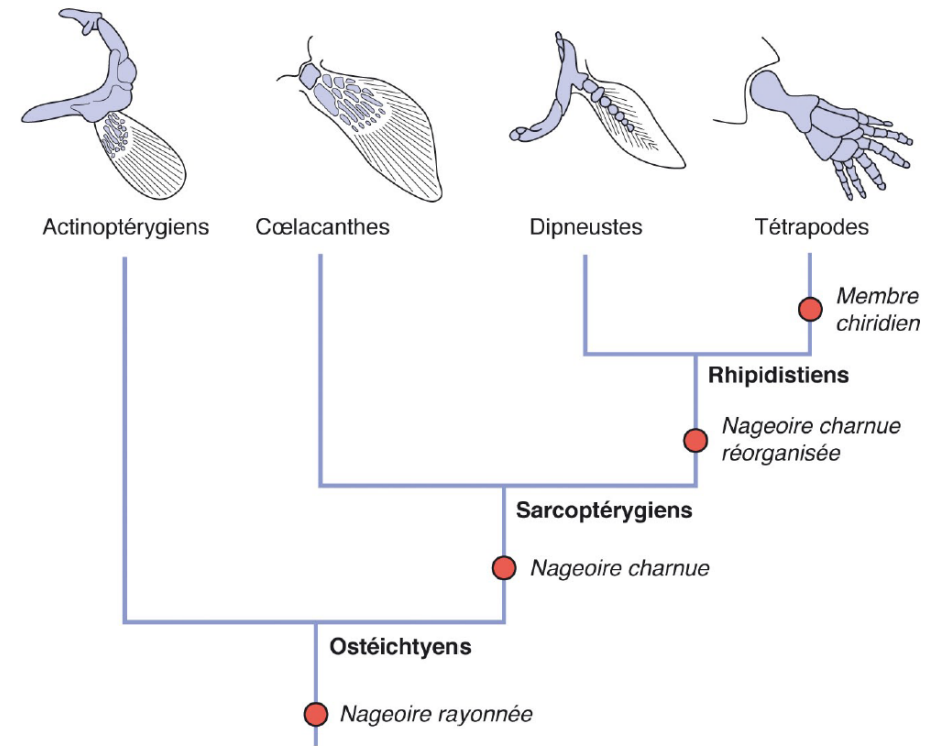
▲ FIGURE 13. Homologie du membre antérieur de Mammifères. Dauphin (A). Chauve-souris (B). Homme (C). Plan d'organisation commun (D). Le radius est coloré.
 D'après SEGARRA *et al.* (2015)

b. L'emploi des données embryologiques (embryologie comparée)



▲ FIGURE 14. Homologie détectée par des données embryologiques. A. Os mandibulaires d'Oiseaux (parmi lesquels le dentaire, l'angulaire, l'articulaire et le carré). B. Os mandibulaire et os de l'oreille moyenne chez l'Homme (la mandibule est réduite au dentaire ; l'os tympanique, l'enclume et le marteau sont respectivement homologues de l'angulaire, du carré et de l'articulaire). C. Développement de ces os chez un Mammifère Marsupial. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

c. Le recours aux données du registre fossile

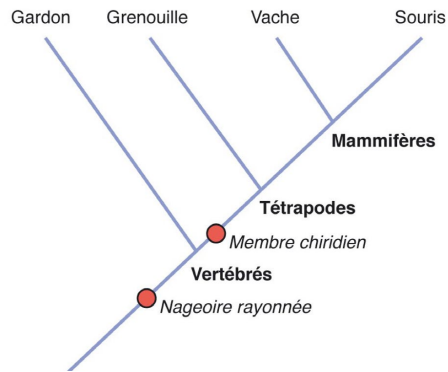


▲ FIGURE 15. Morphocline du membre antérieur de Vertébrés. Seule l'étude du registre fossile a permis de montrer la filiation entre ces différents états de caractères. D'après SEGARRA *et al.* (2015)

3. Cas de l'homologie moléculaire

B. La distinction des états primitifs et dérivés de caractères

1. Notions d'état primitif et dérivé de caractère



▲ FIGURE 16. États primitif et dérivé : exemple du membre antérieur des Vertébrés.
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

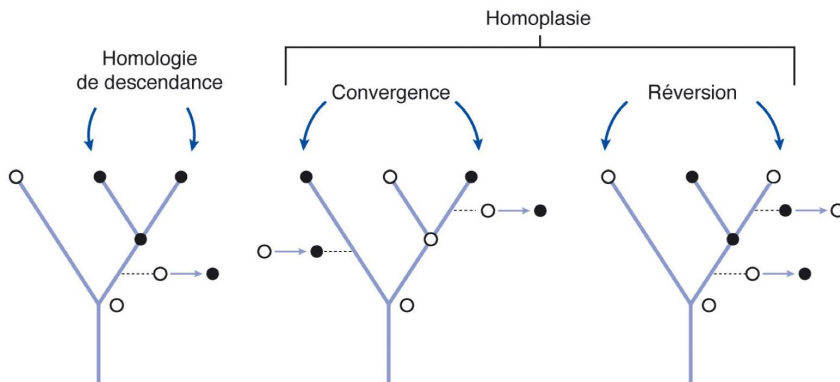
2. Relativité des plésiomorphies et apomorphies

3. Existence possible de multiples états dérivés

C. La nécessité d'évacuer les fausses homologies

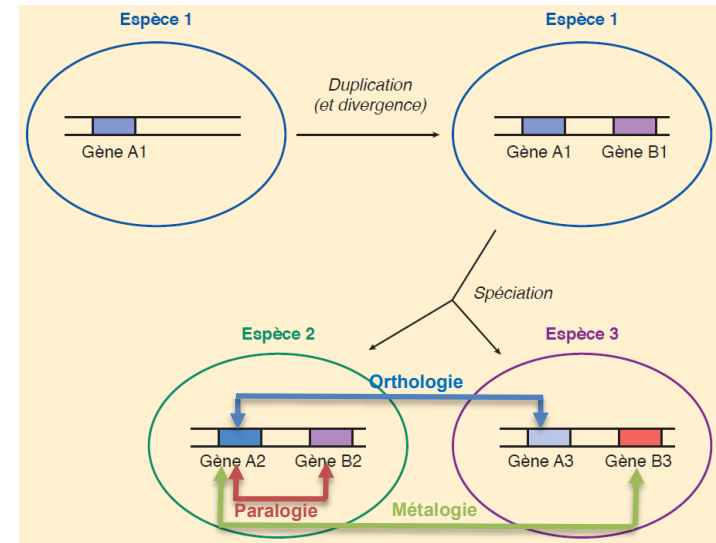
1. Les analogies, ressemblances fonctionnelles rarement prises pour des homologies

2. Les homoplasies, similitudes structurales ou embryologiques trompeuses



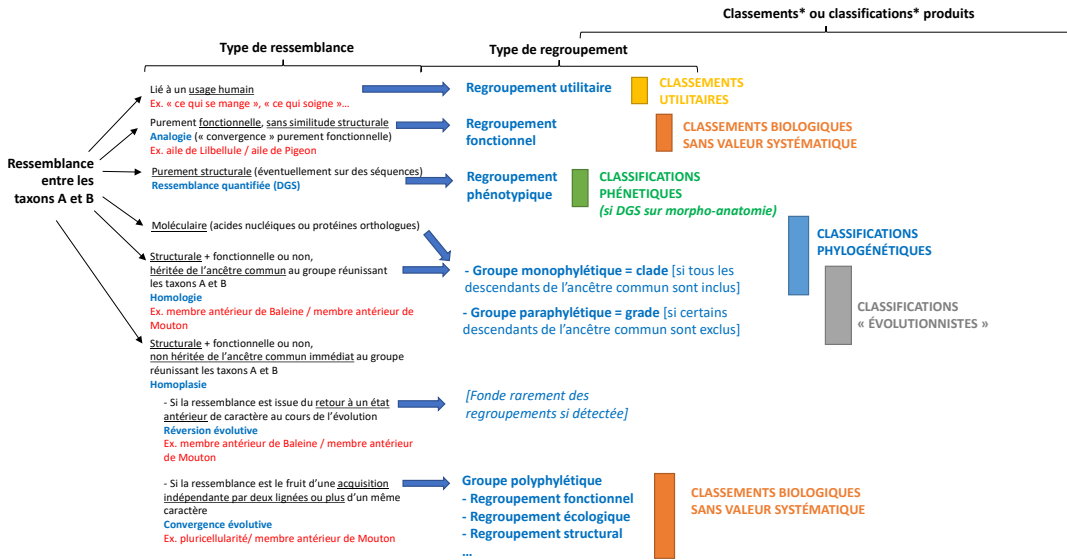
▲ FIGURE 17. Homologie avérée et homoplasies. D'après SEGARRA *et al.* (2015)
Rond blanc : état primitif. Rond noir : état dérivé.

3. Cas des données moléculaires : la difficulté de reconnaître les gènes orthologues



▲ FIGURE 18. Homologies géniques au travers d'un exemple théorique simple.
D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

D. En guise de conclusion : une réflexion sur le statut de la ressemblance dans les classements d'organismes



*On a retenu, dans cette figure, le terme de « classification » pour les systèmes de classements qui sont – ou ont été – reconnus en systématique, et le terme de « classement » si le système n'a pas de valeur systématique.

▲ **FIGURE 18bis. La ressemblance et les classements.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

III. Méthodes de construction et de validation des arbres phylogénétiques

A. Construction d'arbres à partir de caractères polarisés : l'analyse cladistique

1. Principes de l'analyse cladistique

2. Une méthode largement informatisée

▼ TABLEAU III. Nombre d'arbres possibles (extragroupe non comptabilisé).

D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023), corrigé

Nombre de taxons du groupe interne	Nombre d'arbres non enracinés possible	Nombre d'arbres enracinés possibles
2	1	1
3	1	3
4	3	15
5	15	105
6	105	945
7	945	10 395
8	10 395	135 135
9	135 135	34 459 425
10	34 459 425	$2,13 \times 10^{15}$
15	$2,13 \times 10^{15}$	8×10^{21}

3. Les différentes étapes de la méthode

Voir TP K1 (Reconstruction phylogénétique)

a. Le choix des caractères

b. La polarisation des caractères et la construction d'une matrice de caractère

α. 1^{er} méthode de polarisation : la comparaison à un extragroupe

β. 2^e méthode : le critère ontogénétique (peu usité)

γ. 3^e méthode : le critère paléontologique (= critère de la précédenance géologique)

▼ TABLEAU IV. **Méthodes de polarisation des caractères : une vue d'ensemble.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

Méthode	Principe	Limites
Comparaison à un extragroupe (utilisée en BCPST)	Il s'agit de choisir un taxon (groupe externe ou extragroupe) dont on est sûr qu'il est à l'extérieur du groupe d'étude (groupe interne ou intragroupe). On postule que l'extragroupe présente l' état primitif de tous les caractères retenus dans le cadre de l'étude. Cela ne veut pas dire que le taxon ne possède pas de caractères dérivés propres mais les caractères retenus dans l'étude sont considérés conventionnellement comme étant à l'état primitif chez ce taxon.	<ul style="list-style-type: none"> On ne tient pas compte de l'évolution de l'extragroupe qui a pu acquérir des états dérivés de caractères, y compris de manière convergente avec des taxons du groupe interne. La désignation de l'extragroupe est arbitraire par nature et s'appuie sur ce qu'on sait déjà (ou ce qu'on croit savoir) de l'évolution des organismes: il s'agit donc d'une étape subjective pouvant biaiser l'étude.
Critère paléontologique (= critère de la précedence géologique)	On postule qu'un état qui en précède un autre dans les archives fossiles est primitif , l'autre étant dérivé .	<ul style="list-style-type: none"> Le registre fossile est incomplet par nature et parfois très peu étendu pour certains taxons: on est limité par la disponibilité même de l'information. Des fossiles anciens ont très bien pu subir une évolution très rapide et indépendante, ce qui biaise alors cette méthode de polarisation.
Critère ontogénétique (peu usité)	On applique le principe de récapitulation formulé par Haeckel à la fin du XIX ^e siècle et qui peut se résumer comme suit: l'ontogénèse résume la phylogénèse (c'est-à-dire: le développement résume l'évolution). Il s'agit d'admettre que l' ordre chronologique d'apparition des états au cours du développement correspond à l'ordre d'apparition des états dans l'histoire évolutive des organismes, ce qui est faux dans bien des cas	Ce principe est vrai pour certains caractères et faux pour de nombreux autres. Pour la plupart des biologistes, ce critère seul est rarement utilisé; c'est la méthode de polarisation la moins employée mais elle peut se révéler intéressante en complément d'une autre méthode.

Encadré H Pratique de l'analyse cladistique sur un exemple simple

➤ On se propose de construire une phylogénie d'organismes en suivant les étapes de l'analyse cladistique que nous avons exposées de manière théorique dans le cours. Le **groupe d'étude (= intragroupe)** sera composé des trois organismes suivants : **Araignée, Criquet et Écrevisse**. Pour polariser les caractères, on recourra à l'extragroupe suivant : le **Maquereau**. Les **caractères retenus** dans l'étude seront les suivants : **symétrie bilatérale, appendices articulés, squelette interne vs. externe, respiration branchiale vs. strictement aérienne, antennes, mandibules, chélicères**. Pour chaque caractère (dont on postulera qu'il existe seulement deux états), on notera **0 l'état plésiomorphe (= ancestral)** et **1 l'état apomorphe (= dérivé)**.
[Exemple traité dans SEGARRA, PIÈTRE *et al.*, 2023]

1. Construction de la matrice de caractères

➤ Dans une **matrice de caractères** (figure a), on place le **groupe externe** et les **organismes du groupe interne** (= groupe d'étude) en vis-à-vis des caractères supports de l'étude phylogénétique.

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau							
Criquet							
Écrevisse							
Araignée							

Matrice de caractères avant remplissage (on peut inverser lignes et colonnes)

FIGURE a.

2. Polarisation des caractères

➤ On peut déjà remplir la ligne concernant le **Maquereau** qui est l'**extragroupe** et possède donc, du fait d'un postulat méthodologique de l'analyse cladistique, les **états primitifs (0)** pour tous les caractères retenus (figure b).

➤ Il convient **conjointement d'identifier à quoi correspondent ces états primitifs** en référence desquels on étudiera les **états de caractères des taxons du groupe interne** :

- [1] **symétrie bilatérale** : présente chez le maquereau ; la présence est donc l'état primitif (0) et l'absence sera donc l'état dérivé dans notre étude (1) ;
- [2] **appendices articulés** : absence (0), présence (1) ;
- [3] **squelette interne / externe** : endosquelette osseux (0), exosquelette cuticulaire (1) ;
- [4] **respiration** : branchiale (0), aérienne stricte (1) ;
- [5] **antennes** : absentes (0), présentes (1) ;
- [6] **mandibules** : absentes (0), présentes (1) ;
- [7] **chélicères** : absentes (0), présentes (1).

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau	0	0	0	0	0	0	0
Criquet							
Écrevisse							
Araignée							

Remplissage de la ligne de l'extragroupe

FIGURE b.

3. Remplissage de la matrice de caractères

➤ Il est désormais possible de compléter la matrice de caractères (figure c) à l'aide des connaissances sur le plan d'organisation des organismes.

Caractères / Taxons	[1] Symétrie bilatérale	[2] Appendices articulés	[3] Squelette interne / externe	[4] Respiration branch. / aérienne	[5] Antennes	[6] Mandibules	[7] Chélicères
Maquereau	0	0	0	0	0	0	0
Criquet	0	1	1	1	1	1	0
Écrevisse	0	1	1	0	1	1	0
Araignée	0	1	1	1	0	0	1

Remplissage de la matrice

FIGURE c.

4. Construction de tous les arbres possibles

➤ On construit à présent tous les arbres possibles (figure d). L'extragroupe (maquereau) étant nécessairement en position basale (c'est sur lui qu'on place la racine), il existe dans le cas présent trois arbres possibles pour rendre compte des relations de parenté entre les organismes étudiés.

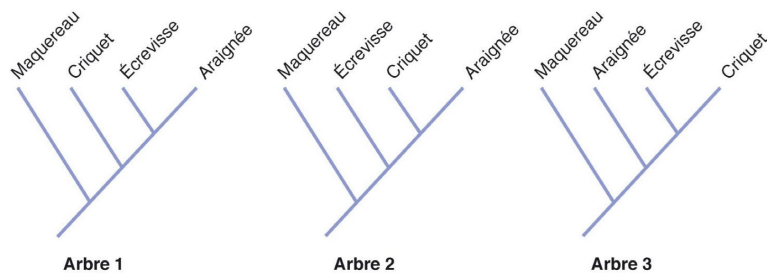
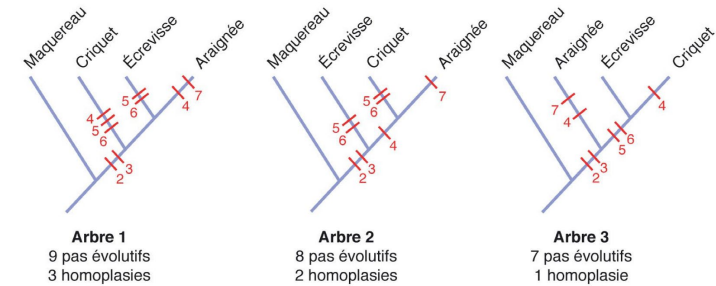


FIGURE d.

5. Placement des étapes évolutives sur les arbres : proposition de scénarios évolutifs

➤ On place ensuite les différentes étapes évolutives (= pas évolutifs) en cherchant à minimiser leur nombre ainsi que le nombre d'homoplasies rencontrées. Dans les arbres proposés à la figure e, on a choisi d'interpréter les homoplasies comme des convergences évolutives.



3 : acquisition de l'état dérivé (apomorphe) du caractère [3]

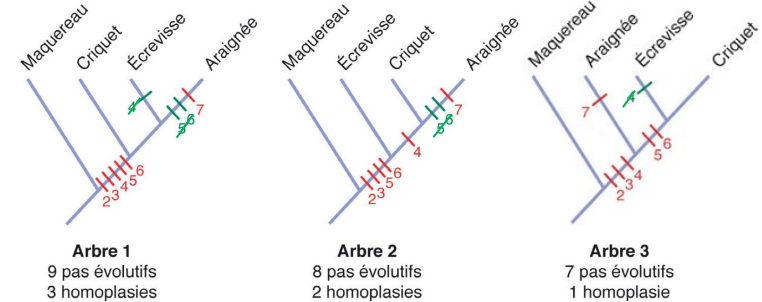
FIGURE e.

Remarque 1 : Les caractères qui sont placés sur la même branche d'un arbre (exemple : [3], [4] et [5]) ne sont pas redondants et doivent tous être placés sur l'arbre : en effet, plus un lien de parenté est étayé par de nombreux caractères, plus il est solide.

Remarque 2 : Les caractères [1], [2], [3] et [7] sont des caractères non informatifs car ils ne permettent pas de préciser les liens de parenté entre les taxons du groupe d'étude (= intragroupe) :

- Le caractère [1] est présent seulement à l'état primitif dans l'ensemble des taxons de ce travail ; il n'apparaît donc pas sur les arbres qui ne montrent que les innovations évolutives ou les homoplasies.
- Les caractères [2] et [3] sont apomorphes dans l'ensemble du groupe d'étude et n'apportent donc aucune information sur les relations de parenté entre taxons de ce groupe.
- Le caractère [7] n'est présent que chez un seul taxon (l'Araignée) et ne permet donc aucun regroupement avec les autres taxons. On dit que c'est un caractère dérivé propre (= autapomorphie = auto-apomorphie) de l'araignée.

Remarque 3 : On aurait pu choisir de considérer les homoplasies comme des réversions : on peut alors proposer les scénarios proposés à la figure f. Il est même possible d'envisager encore d'autres arbres où les deux types d'homoplasies coexistent (non illustré).



5 : acquisition de l'état dérivé (apomorphe) du caractère [5]

↖ : perte de l'état dérivé (apomorphe) du caractère [5], retour à l'état primitif (plésiomorphe)

FIGURE f.

Important

Quand plusieurs scénarios évolutifs sont possibles et équiprobables (= avec le même nombre de pas évolutifs) pour un arbre donné, la méthode ne permet pas de trancher. Dans la pratique scientifique, on privilégie souvent un scénario qui sera alors étayé par des arguments sur l'évolution du groupe ou sera complété par une autre étude. En l'absence d'arguments décisifs, l'usage fréquent est souvent de plutôt considérer les homoplasies comme étant des convergences, quoique rien ne justifie vraiment cette pratique pourtant répandue.

6. Choix de l'arbre le plus parcimonieux

Pour choisir l'arbre le plus probable, on applique le principe de parcimonie : l'arbre comprenant le moins de pas évolutifs est le plus probable. Il apparaît que le caractère [4] que nous avons retenu dans notre étude est finalement non pertinent : c'est une homoplasie, sans que la parcimonie ne permette de trancher entre les deux scénarios évolutifs possibles (soit il s'agit d'une convergence, soit d'une réversion : figure g). Notons que ce résultat est l'hypothèse phylogénétique la plus probable et non une certitude : toute méthode phylogénétique possède de nombreuses limites. Ce résultat est ouvert à la réfutation potentielle par d'autres études.

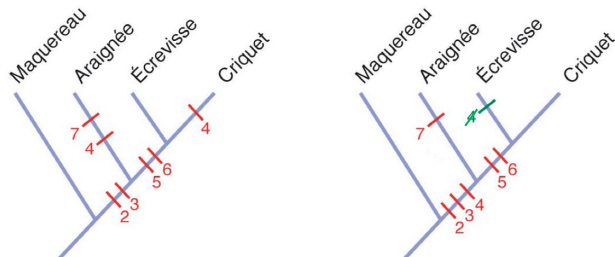


FIGURE g. Arbre le plus parcimonieux avec deux scénarios évolutifs entre lesquels il est impossible de trancher.

c. La construction des arbres possibles

d. Le choix de l'arbre le plus parcimonieux

B. Construction d'arbres à partir de séquences nucléotidiques ou peptidiques : les phylogénies moléculaires

1. Intérêt des phylogénies moléculaires

2. Grands principes communs aux phylogénies moléculaires

3. Diversité des phylogénies moléculaires

4. Difficultés transversales des approches moléculaires

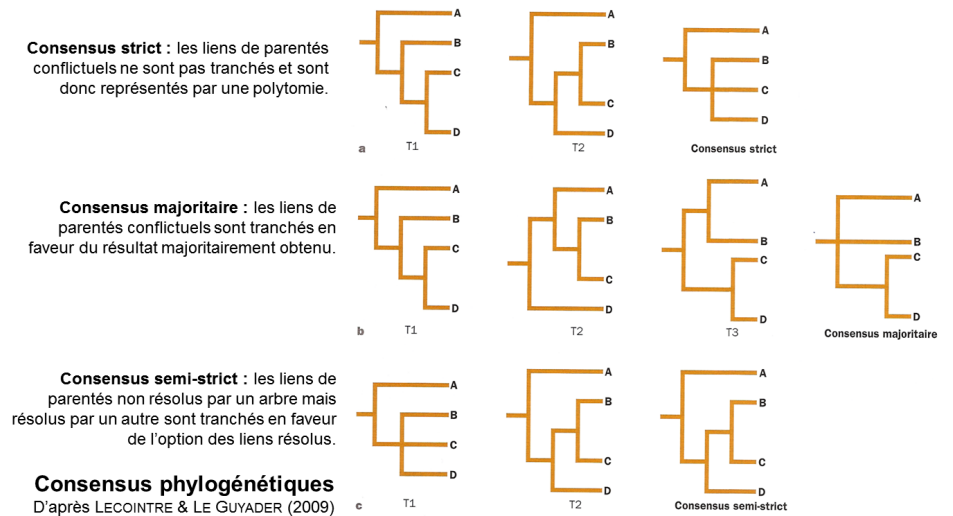
5. La phylogénie moléculaire à l'heure de la génomique

▼ TABLEAU V. Quelques grandes méthodes de production des phylogénies moléculaires.
D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023)

Famille de méthodes	Principe	Diversité	Limites
Méthodes phénétiques = méthodes de distance	Ces approches produisent des arbres basés sur des matrices de distance où est reporté le degré de divergence entre séquences (en pourcentage) assimilé à la divergence évolutive entre taxons ; un seul arbre est produit. Elles se fondent sur le concept d'horloge moléculaire qui postule que, pour un gène donné, les mutations s'accumulent régulièrement au cours du temps.	<ul style="list-style-type: none">– UPGMA (<i>Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean</i>, « méthode non pondérée de regroupement par paires basée sur la moyenne arithmétique ») : production d'un arbre raciné unique par regroupement deux à deux des séquences les plus proches en se reportant à la matrice initiale. <i>Plus utilisée.</i>– WPGMA (<i>Weighted Pair Group Method with Arithmetic mean</i>, « méthode pondérée de regroupement par paires basée sur la moyenne arithmétique ») : production d'un arbre raciné unique par regroupement deux à deux des séquences les plus proches en produisant une nouvelle matrice à chaque étape (IP 25.2). <i>Plus utilisée.</i>NJ (<i>Neighbour Joining</i>) : production d'un arbre unique minimisant la taille finale de l'arbre. L'algorithme est un peu plus compliqué mais on limite les biais de l'horloge moléculaire.	Postulent une évolution régulière des séquences, évidemment rarement strictement rencontrée. Les mutations multiples ne sont pas détectées par la méthode.
Méthode du maximum de parcimonie	Cette approche considère, au sein de la matrice de position, chaque site nucléotidique ou peptidique muté comme un caractère. On construit tous les arbres possibles et on applique ensuite le principe de parcimonie pour choisir l'arbre qui minimise le nombre de « pas » (mutations) nécessaires pour passer d'une séquence à une autre.		Postule que l'évolution est parcimonieuse, ce qui n'est pas toujours le cas. Les mutations multiples ne sont pas détectées par la méthode.

Famille de méthodes	Principe	Diversité	Limites
Méthodes probabilistes	Ces approches cherchent à évaluer la probabilité pour que les séquences aient muté en intégrant des modèles évolutifs plus ou moins complexes.	ML (<i>maximum likelihood</i> , maximum de vraisemblance): les sites moléculaires sont considérés comme des caractères en intégrant la probabilité que ceux-ci subissent une ou plusieurs mutations en appliquant des modèles évolutifs choisis par le phylogénéticien.	Intègrent des modèles évolutifs qui peuvent se révéler erronés . Elles nécessitent des calculs lourds , nécessitant des ordinateurs très puissants dès que le nombre de taxons augmente.
		Méthodes bayésiennes : méthodes probabilistes complexes intégrant de multiples postulats évolutifs .	

Quand des **arbres statistiquement aussi fiables** arrivent à des **résultats discordants**, on peut les combiner en appliquant des techniques de **consensus** :



▲ FIGURE 19. Techniques de consensus (= compilation d'arbres différents).

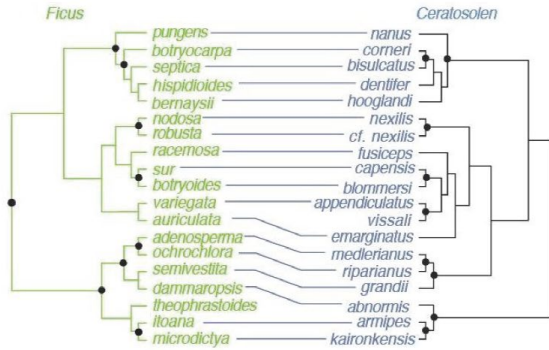
C. Des arbres hypothétiques et compilables

1. Des résultats toujours hypothétiques
2. Une plausibilité des résultats vérifiable par des tests statistiques
3. L'existence de conflits phylogénétiques

D. Utilisations et conséquences des résultats phylogénétiques

1. Aperçu de la diversité des applications des phylogénies de taxons

- a. La production de classifications phylogénétiques
- b. La compréhension de l'évolution des taxons et de certains caractères : l'élaboration de scénarios évolutifs
- c. La mise en évidence de l'impact des relations interspécifiques dans l'évolution : les phylogénies en miroir et la spéciation



Phylogénie en miroir montrant la cospéciation entre les Figuiers (genre *Ficus*) et les Insectes Hyménoptères les pollinisant (genre *Ceratosolen*).

▲ FIGURE 20. **Phylogénie en miroir dans le cadre d'une symbiose.**
D'après SEGARRA *et al.* (2015)

2. D'autres emplois possibles des méthodes de reconstruction phylogénétique (pour information)

Encadré I Quelques emplois des méthodes phylogénétiques

(Au-delà du programme : pour information)

Utilisation sur des individus ou des populations : phylogéographie

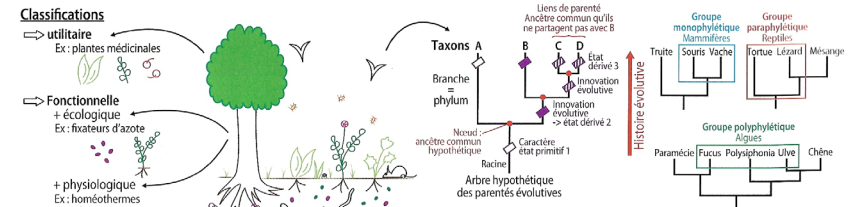
➤ On peut réaliser des **phylogénies moléculaires d'organismes** ou de **populations** (en utilisant des **organismes représentatifs**) en employant les outils de phylogénie moléculaire à ces fins. Il faut alors travailler sur des gènes à évolution très rapide et peu conservés. La discipline qui réalise ce type de phylogénies s'appelle **phylogéographie**. Elle **étudie les phénomènes génétiques et démographiques (notamment les phénomènes de spéciation) qui conduisent à la distribution et à la structuration actuelle des populations**, par exemple suite au déplacement des masses continentales, à des modifications de courants océaniques, à d'importantes variations climatiques (qui induisent des glaciations ou l'eustatisme), à des catastrophes géoclimatiques... Elle intègre aussi l'étude de l'effet des activités humaines sur ces processus.

Utilisation sur tout type d'objets d'études présentant un apparentement : l'exemple des langues humaines

➤ **Toutes les entités entretenant des liens de parentés peuvent potentiellement être analysées au moyen des outils de reconstruction phylogénétique.** Ainsi, il est du dernier cri en linguistique d'appliquer l'outil phylogénétique à l'étude des langues. Le grand défi de certains linguistes serait de pouvoir **reconstituer une phylogénie complète des langues** actuellement parlées sur le globe.

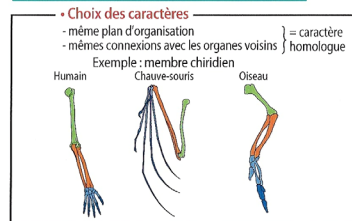
Bilans

DIFFÉRENTES MANIÈRES DE CLASSER LA BIODIVERSITÉ



UN ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE SE CONSTRUIT SUR L'ÉTUDE DE CARACTÈRES

À PARTIR DE CARACTÈRES MORPHO-ANATOMIQUES

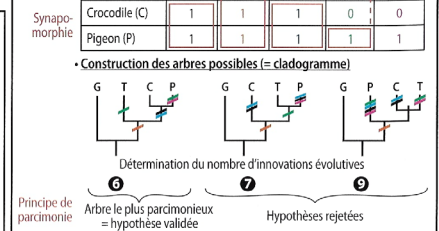
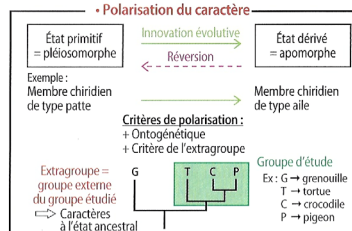


Des caractères à la matrice

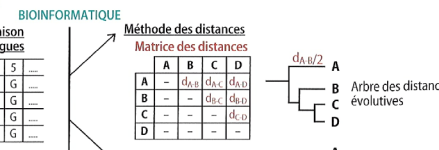
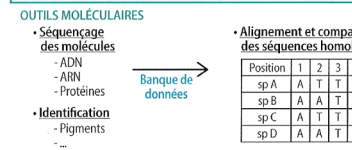
Choix des caractères : Gésier, Amnios, Mandibule, Bec corné, Membre chiroïdien

Polarisation
 0 = état primitif
 1 = état dérivé

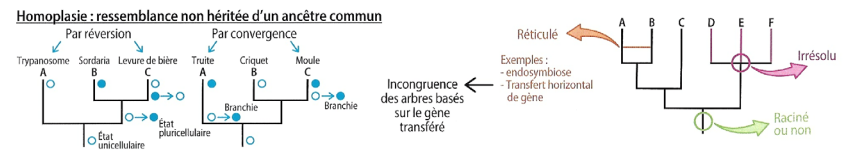
	Gésier	Amnios	Mandibule	Bec corné	Membre chiroïdien
Extragroupe					
Grenouille (G)	0	0	0	0	0
Tortue (T)	0	1	0	0	1
Synapomorphie					
Crocodile (C)	1	1	1	0	0
Pigeon (P)	1	1	1	1	1



À PARTIR DE CARACTÈRES BIOCHIMIQUES OU MOLÉCULAIRES

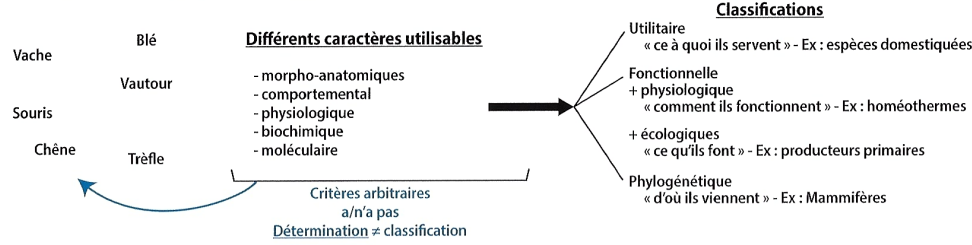


UN ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE : UN ARBRE EN CONSTRUCTION



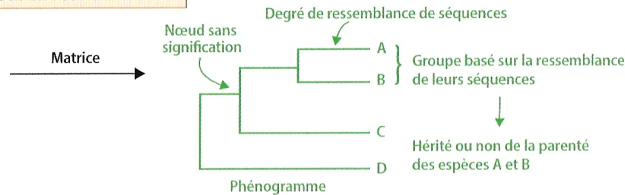
▲ FIGURE 21. **Arbres phylogénétiques et reconstruction phylogénétique.**
D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

Trier, classer : des objectifs différents



Établir une classification basée sur la ressemblance

= phénétique
Ex : avec des données moléculaires
Méthode des distances génétiques

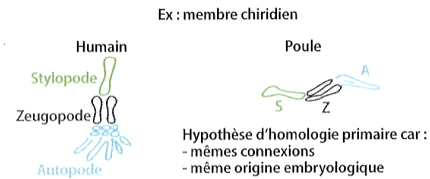


Établir une classification évolutive

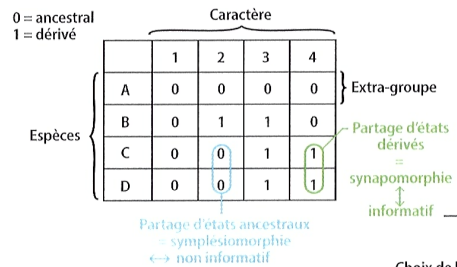
→ Utilisation de tous les caractères connus, séquences incluses

► En utilisant des caractères morpho-anatomiques

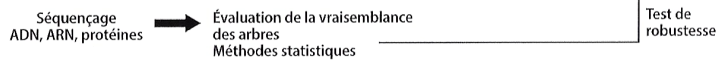
① Choix des caractères homologues



③ Établissement de la matrice de caractères

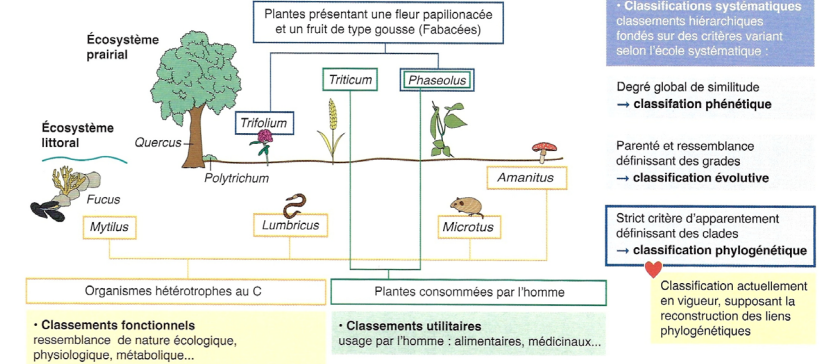


► En complétant avec des données moléculaires

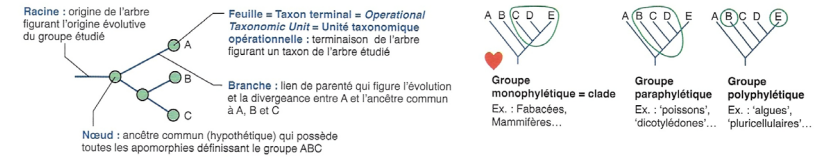


▲ FIGURE 22. Arbres phylogénétiques et reconstruction phylogénétique. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

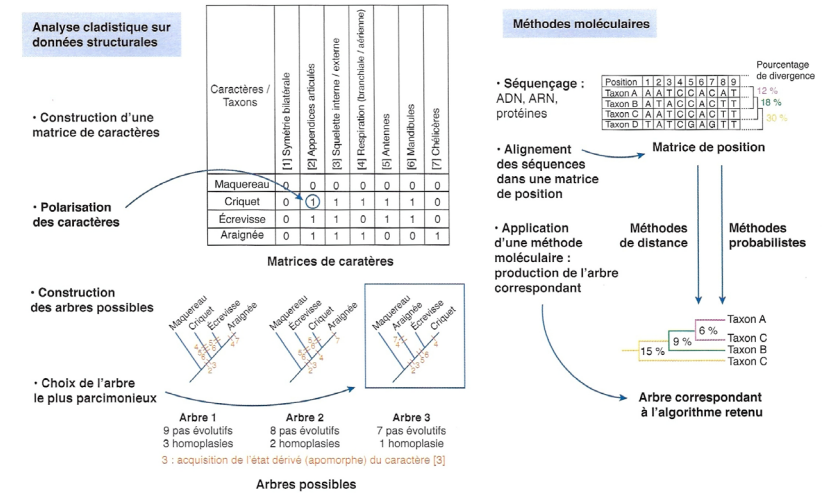
• Les organismes vivants peuplent tous les milieux et présentent une diversité que l'homme peut organiser selon des critères variés.



• Les arbres phylogénétiques mettent en lumière des liens de parenté et définissent trois types de groupes dont seuls les groupes monophylétiques ou clades fondent les classifications dites phylogénétiques.



• Les arbres phylogénétiques sont construits par deux grands types d'approches.



• Les arbres phylogénétiques peuvent : - être réfutés et sont toujours hypothétiques, - être croisés avec d'autres arbres pour produire des arbres consensuels, - voir leur robustesse évaluée par des tests statistiques (ex. bootstrap), - permettre de comprendre l'évolution des organismes mais aussi des caractères ainsi que leur origine, autorisant la mise au point de scénarios évolutifs (voir BCPST2).

▲ FIGURE 23. Arbres phylogénétiques et reconstruction phylogénétique. D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023).

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- ALLANO, L. & A. CLAMENS (2010). *Faits et mécanismes de l'évolution biologique*. Ellipses, Paris.
- BABIN, C. (1991). *Principes de paléontologie*. Armand Colin, Paris.
- BAUTZ, A.-M. & A. BAUTZ (coll. D. CHARDARD) (2010). *Mini-manuel de Biologie animale*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2007).
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{er} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4^e édition).
- CHASSANY, V., M. POTAGE & M. RICOU (2012). *Mini manuel de Biologie végétale*. Dunod, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DE WEVER, P., B. DAVID & D. NÉRAUDEAU (Coll. J. BROUTIN) (2010). *Paléobiosphère. Regards croisés des Sciences de la Vie et de la Terre*. Vuibert, Paris.
- DELÉAGE, G. & M. GOUY (2013). *Bioinformatique. Cours et cas pratiques*. Dunod, Paris.
- DENÉUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÉUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- HALL, B. K. & B. HALLGRIMSSON (2008). *Strickberger's evolution*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA (USA), 4^e édition (1^{er} édition par M. W. Strickberger 1990).
- HARRY, M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2001).
- HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois (USA).
- LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.
- LE GUYADER, H. (dir.) (1998). *L'Évolution*. Belin-Pour la Science, Paris.
- LECOINTRE, G. (dir.) (2004). *Comprendre et enseigner la classification du vivant*. Belin, Paris.
- LECOINTRE, G. (dir.), C. FORTIN, G. GUILLOT & M.-L. LE LOUARN-BONNET (2009). *Guide critique de l'évolution*. Belin, Paris.
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2009). *Classification phylogénétique du vivant*. Illustrations D. VISSET. Belin, Paris, 3^e édition (1^{er} édition 2001).
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2013). *Classification phylogénétique du vivant Plantes à fleurs. Chnidaires. Insectes. Squamates. Oiseaux. Téléostéens*. Belin, Paris.
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOEHLÉ (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Malakoff (F).
- PERRIÈRE, G. & C. BROCHIER-ARMANET (2010). *Concepts et méthodes en phylogénie moléculaire*. Springer, Berlin (D).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^{er} édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{er} édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{er} édition 2007).
- PRAT, D., A. RAYNAL-ROQUES & A. ROQUENANT (dir.) (2008). *Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui*. Belin, Paris.
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.
- REVIERS, B. DE (2002, 2003). *Biologie et phylogénie des algues. Tome 1. Tome 2*. Belin, Paris.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2010).
- RIDLEY, M. (1997). *Évolution*. De Boeck, Bruxelles, traduction de la 2^e édition américaine (1996).
- RIDLEY, M. (2004). *Evolution*. Blackwell, Malden, MA, USA, 3^e édition (1^{er} édition 1993).
- SCHUH, R. T. & A. W. BROWNER (2009). *Biological systematics. Principles and applications. Second edition*. Cornell University Press, New York, USA (1^{er} édition 2000).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIERE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIERE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{er} édition 2017).
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1^{re} année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), C. AHYERRE, G. BAILLY, É. CHAUVET, D. FAVRE, M. HUILLE, T. JEAN, F. METZ, C. PROCH & F. SONTTHONNAX (2023). *Biologie BCPST 1^{re} année. 2^e édition*. Ellipses, Paris.
- SERRE, J.-L. (2006a). *Génétique*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{er} édition 2001).
- SOLIGNAC, M., G. PERIQUET, D. ANXOLABÈHÈRE & C. PETIT (1995a). *Génétique et évolution. Tome I. La variation, les gènes dans les populations*. Hermann, Paris.
- SOLIGNAC, M., G. PERIQUET, D. ANXOLABÈHÈRE & C. PETIT (1995b). *Génétique et évolution. Tome II. L'espèce, l'évolution moléculaire*. Hermann, Paris.
- STEARNS, S. C. & R. F. HOEKSTRA (2005). *Evolution : an introduction*. Oxford University Press, Oxford (UK), 2^e édition (1^{er} édition 2000).
- THOMAS, F., T. LEFÈVRE & M. RAYMOND (dir.) (2010). *Biologie évolutive*. De Boeck, Bruxelles.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction	2
I. La systématique, discipline étudiant la diversité du vivant	2
A. Nature et objectifs de la systématique	2
B. Les taxons, objets d'étude de la systématique	2
1. Notions de taxon et de rang taxonomique	2
2. Le <i>ranking</i> , une histoire de conventions ?	3
3. L'espèce, une réalité biologique objective ?	3
a. Une discussion ancienne... et insoluble	3
b. La définition biologique, définition fréquemment avancée	3
c. Le concept morphologique, concept le plus utilisé au quotidien	3
d. D'autres conceptions	3
C. Les activités du systématicien	5
1. La description et la nomenclature	5
a. Le caractère international de la nomenclature des taxons	5
b. Décrire et nommer les taxons, des activités très encadrées : les codes de nomenclature	5
c. Le <i>barcoding</i> , la description de demain ?	7
d. Combien d'espèces connues et à découvrir ?	7
2. L'identification des taxons et leur inventaire	8
a. Une tâche majeure du systématicien	8
b. La détermination, activité pratique et « pragmatique »	8
c. La conception et l'utilisation d'outils de déterminations (clefs et autres)	8
3. La production de classifications et la recherche de parentés entre organismes	9
D. Les modalités de classement et de classification des êtres vivants	9
1. L'appréciation d'une « ressemblance » entre organismes dans tout classement (systématique ou non), fondée sur des caractères partagés qui peuvent être de nature variée	9
a. Les caractères et leur diversité	9
b. « Ressemblance » et partage de caractères : la subordination des caractères comme origine des regroupements	9
c. La possibilité de classements sans valeur systématique	9
2. L'existence de trois écoles systématiques dans la deuxième moitié du XXe siècle	9
a. La systématique « évolutionniste » (= gradiste = éclectique) : un fréquent recyclage des classifications traditionnelles	9
α. Une classification fondée sur une vision de l'évolution par « paliers »	9
β. Le recours à la conception traditionnelle de l'homologie	9
b. La systématique phénétique : des classifications basées sur une quantification de la similitude morpho-anatomique des organismes	10
c. La systématique phylogénétique : des classifications basées sur l'apparementement des organismes et la notion d'apomorphie	10
E. Les arbres de parenté, supports de la systématique phylogénétique	10
1. Nature et lecture des arbres phylogénétiques	10
2. Monophylie, paraphylie et polyphylie	11
II. Les caractères utilisés dans l'établissement des liens de parenté	11
A. L'emploi de caractères homologues	11
1. L'homologie dans le cadre phylogénétique	11
2. Les moyens de détecter l'homologie	11
a. L'utilisation du principe des connexions morpho-anatomiques (anatomie comparée)	11
b. L'emploi des données embryologiques (embryologie comparée)	12
c. Le recours aux données du registre fossile	12
3. Cas de l'homologie moléculaire	12
B. La distinction des états primitifs et dérivés de caractères	13
1. Notions d'état primitif et dérivé de caractère	13
2. Relativité des plésiomorphies et apomorphies	13

3. Existence possible de multiples états dérivés	13
C. La nécessité d'évacuer les fausses homologies	13
1. Les analogies, ressemblances fonctionnelles rarement prises pour des homologies	13
2. Les homoplasies, similitudes structurales ou embryologiques trompeuses	13
3. Cas des données moléculaires : la difficulté de reconnaître les gènes orthologues	13
D. En guise de conclusion : une réflexion sur le statut de la ressemblance dans les classements d'organismes	14
III. Méthodes de construction et de validation des arbres phylogénétiques	14
A. Construction d'arbres à partir de caractères polarisés : l'analyse cladistique	14
1. Principes de l'analyse cladistique	14
2. Une méthode largement informatisée	14
3. Les différentes étapes de la méthode	14
a. Le choix des caractères	14
b. La polarisation des caractères et la construction d'une matrice de caractère	14
α. 1 ^{er} méthode de polarisation : la comparaison à un extragroupe	14
β. 2 ^e méthode : le critère ontogénétique (peu usité)	14
γ. 3 ^e méthode : le critère paléontologique (= critère de la précedence géologique)	14
c. La construction des arbres possibles	17
d. Le choix de l'arbre le plus parcimonieux	17
B. Construction d'arbres à partir de séquences nucléotidiques ou peptidiques : les phylogénies moléculaires	17
1. Intérêt des phylogénies moléculaires	17
2. Grands principes communs aux phylogénies moléculaires	17
3. Diversité des phylogénies moléculaires	17
4. Difficultés transversales des approches moléculaires	17
5. La phylogénie moléculaire à l'heure de la génomique	17
C. Des arbres hypothétiques et compilables	18
1. Des résultats toujours hypothétiques	18
2. Une plausibilité des résultats vérifiable par des tests statistiques	18
3. L'existence de conflits phylogénétiques	18
D. Utilisations et conséquences des résultats phylogénétiques	18
1. Aperçu de la diversité des applications des phylogénies de taxons	18
a. La production de classifications phylogénétiques	18
b. La compréhension de l'évolution des taxons et de certains caractères : l'élaboration de scénarios évolutifs	18
c. La mise en évidence de l'impact des relations interspécifiques dans l'évolution : les phylogénies en miroir et la cospéciation	18
2. D'autres emplois possibles des méthodes de reconstruction phylogénétique (<i>pour information</i>)	19
Bilan	19
Références	21
Plan du chapitre	22

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.

Document produit en l'état en juin 2023 (inspiré d'un support d'ATS Bio, adapté en mars 2018, mars 2020)

Dernière actualisation : mai 2024.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.