

**-SUP-
en poche**

BIOLOGIE

L1 / L2

Biologie animale **en 67 fiches**

Maxime Hervé



- ✓ 67 fiches
- ✓ Résumés de cours
- ✓ Nombreuses illustrations
- ✓ 53 exercices corrigés

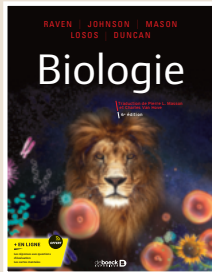
+ EN LIGNE


OFFERT

Exercices interactifs

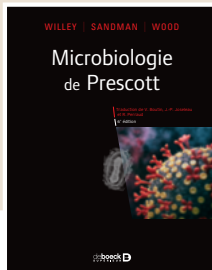
deboeck **B**
SUPÉRIEUR

Biologie animale en 67 fiches



Biologie

Raven, Johnson, Mason, Losos, Singer



Microbiologie de Prescott

Willey, Sherwood, Woolverton

**-SUP-
en poche**

BIOLOGIE

L1 / L2

Biologie animale **en 67 fiches**

Maxime Hervé

*L'accès aux ressources numériques associées à cet ouvrage est **personnel et incessible**. Il est soumis aux conditions d'utilisation en vigueur accessible sur le site De Boeck Supérieur et peut être interrompu à tout moment, sans garantie de maintien ou de compensation.*

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : www.deboecksuperieur.com

© De Boeck Supérieur s.a., 2025
Rue du Bosquet, 7 – B-1348 Louvain-la-Neuve

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Dépôt légal :
Bibliothèque Nationale, Paris : août 2025
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2025/13647/088

ISBN 978-2-8073-4789-2

Table des matières

Remerciements.....	VII
Avant-propos.....	IX
Introduction – C’est quoi un animal ?.....	XI
PARTIE 1 – L’héritage phylogénétique.....	1
1 Appréhender un arbre phylogénétique comme une histoire ..	2
2 Comment sait-on quels caractères étaient présents chez les ancêtres communs ?	8
3 Pourquoi les phylogénies changent-elles ?	16
4 Les liens entre phylogénie et classification	20
5 Comment parler correctement de phylogénie et d’évolution ..	28
6 Comment l’héritage phylogénétique facilite l’apprentissage de la biologie animale.....	32
PARTIE 2 – Les contraintes fonctionnelles.....	39
1 Les surfaces d’échange.....	40
2 Gestion de la température interne.....	48
3 Circulation	56
4 Respiration	63
5 Nutrition : généralités	71
6 Nutrition : les régimes alimentaires.....	78
7 Gestion des molécules indésirables et indispensables : généralités	87
8 Gestion des molécules indésirables et indispensables : l’équilibre hydro-osmotique.....	94
9 Gestion des molécules indésirables et indispensables : les déchets azotés.....	103
10 Perception et coordination : généralités.....	107
11 Perception et coordination : relations fonctionnelles avec l’organisation du corps	113
12 Reproduction et développement : la reproduction.....	121
13 Reproduction et développement : le développement embryonnaire	128
PARTIE 3 – L’interaction héritage phylogénétique × contraintes fonctionnelles.....	139
1 Le grand bricolage	140
2 Ce que l’interaction explique	141
PARTIE 4 – Les principaux taxons animaux, vus sous l’angle de l’interaction.....	147
1 Vue d’ensemble de la phylogénie des animaux	150
2 Les Porifères (= Spongiaires)	154
3 Les Cténophores (= Cténaires).....	157
4 Les Cnidaires.....	159
5 Les Bilatériens.....	162
6 Les Rotifères	164

7 Les Plathelminthes	166
8 Les Bryozoaires (= Ectoproctes)	169
9 Les Brachiopodes	171
10 Les Annélides	173
11 Les Mollusques	176
12 Les Céphalopodes	179
13 Les Bivalves	181
14 Les Gastéropodes	183
15 Les Nématodes	185
16 Les Arthropodes	187
17 Les Pycnogonides	192
18 Les Xiphosures	194
19 Les Opilionides	196
20 Les Aranéides	198
21 Les Scorpions	200
22 Les Myriapodes	202
23 Les Décapodes	205
24 Les Isopodes	207
25 Les Cirripèdes	209
26 Les Insectes	211
27 Les Échinodermes	215
28 Les Chordés	218
29 Les Céphalochordés	220
30 Les Urochordés (= Tuniciers)	222
31 Les Vertébrés (= Craniates)	225
32 Les Cyclostomes	226
33 Les Gnathostomes	229
34 Les Chondrichthyens	231
35 Les Actinoptérygiens	234
36 Les Coelacanthes	237
37 Les Dipneustes	239
38 Les Tétrapodes	241
39 Les Lissamphibiens	244
40 Les Amniotes	247
41 Les Mammifères	248
42 Les Diapsides	252
43 Les Lépidosauriens	253
44 Les Tortues (= Chéloniens)	256
45 Les Crocodiliens	258
46 Les Oiseaux	260

Retrouvez en ligne des exercices interactifs
sur www.deboecksuperieur.com/site/347892



Remerciements

Je remercie chaleureusement Fabrice Chrétien, des éditions De Boeck Supérieur, pour sa confiance sans cesse renouvelée et pour m'avoir proposé d'écrire un nouveau livre de biologie animale. J'y ai, encore une fois, pris énormément de plaisir. Je remercie tout aussi chaleureusement Florence Lemoine, des mêmes éditions De Boeck Supérieur, pour le grand professionnalisme dont elle fait preuve à chaque ouvrage et avec qui il est très agréable de travailler. Mes remerciements vont également à l'œil de lynx de Céline Josso, toujours perçant, et évidemment à ma radieuse Caroline, dont le soutien indéfectible et le regard tendrement implacable m'ont poussé à donner le meilleur de moi-même.

J'exprime une immense gratitude envers tous les collègues, chercheurs et/ou enseignants, qui ont produit les sources sur lesquelles je me suis basé pour rédiger ce livre et en dessiner les illustrations de la dernière partie. Je continue d'apprendre inlassablement grâce à eux. Les sources en question ont consisté en de nombreux articles de recherche, ainsi qu'en des manuels d'enseignement dont les principaux ont été : *Classification phylogénétique du vivant* de Lecointre & Le Guyader, *Invertebrates* de Brusca & Brusca, *Biologie animale* de Beaumont & Cassier, et surtout celui que je considère comme le meilleur ouvrage de zoologie générale que j'ai eu à lire jusqu'aujourd'hui : *Invertebrate zoology* de Ruppert, Fox & Barnes.

Je remercie enfin toutes celles et ceux qui sont bien trop nombreux pour être nommés : les centaines d'étudiant(e)s côtoyés ces dernières années, et les milliers d'autres à venir. Si enseigner me procure un plaisir infini, y compris par les livres, c'est grâce à eux.

Avant-propos

En 1830 eut lieu un féroce débat à l'Académie des Sciences, qui opposa deux immenses zoologistes du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris : Georges Cuvier et Étienne Geoffroy Saint-Hilaire. Ce débat portait sur l'explication de ce qui conditionne la forme des animaux. L'étude de la forme et de la structure des animaux – c'est-à-dire la **morphologie**¹ – a en effet toujours constitué le cœur de la zoologie, et comprendre les causes profondes des formes qu'on observe en a toujours été une question centrale. Cuvier défendait l'idée que ce qui explique la forme d'une structure (externe ou interne) c'est la **fonction** qu'elle doit remplir. Geoffroy, lui, défendait l'idée que ce qui explique la forme d'une structure, c'est qu'elle n'est qu'une variation autour d'une **organisation commune** que partagent tous les animaux². Il n'était pas vraiment question d'évolution chez Geoffroy³, mais on réinterprète naturellement son idée phare dans un contexte évolutif : l'organisation commune, c'est celle qui a été héritée d'un ancêtre commun. S'opposaient ainsi, à travers Cuvier et Geoffroy, le poids des **contraintes fonctionnelles** et celui de l'**héritage phylogénétique**.

Aujourd'hui, on ne peut qu'être admiratif de la pertinence du point de vue développé par chacun de ces deux savants, qui comptent parmi les plus grands que les sciences naturelles aient connus. Car chacun, en réalité, avait vu juste. Leur erreur, qu'ils ne pouvaient que commettre à l'époque, est de ne pas être arrivés à la conclusion qu'ils avaient tous les deux raison. En effet, ce qui explique la forme des animaux, c'est à la fois le poids des contraintes fonctionnelles **et** celui de l'héritage phylogénétique. La véritable explication est même l'**interaction entre ces deux facteurs**, dont les effets n'ont rien d'indépendant.

On peut cependant aller au-delà d'un raisonnement sur la seule forme, car ce sont bien **la forme et le fonctionnement** des animaux qui s'expliquent de la même manière. Or, l'étude des structures et celle des fonctions se sont séparées au XIX^e siècle : à la zoologie (dans son sens traditionnel) les structures, à la physiologie les fonctions. Il y a bien sûr la morphologie

¹ La morphologie, au sens large, inclut l'eidonomie (ou morphologie au sens strict, c'est-à-dire l'étude de la forme externe) et l'anatomie (l'étude des structures internes).

² C'est le principe d'« unité de composition », le Graal que Geoffroy chercha à prouver durant toute sa carrière.

³ Geoffroy avait des conceptions très particulières à propos de l'évolution des espèces. Il finit par se rallier, très tardivement, aux idées de Lamarck dont il était proche.

fonctionnelle, part intégrante de la zoologie qui cherche à faire le lien entre forme et fonction. Mais comme le nom de « morphologie » l'indique, l'entrée du raisonnement est toujours la forme. Or, on peut aussi étudier le fonctionnement des animaux à travers le prisme de l'interaction entre les contraintes fonctionnelles et l'héritage phylogénétique. Et si la physiologie est évidemment la science de choix dès qu'on aborde l'échelle des organes et surtout les échelles inférieures (cellulaire et moléculaire), il y a un espace qui me semble rester assez vacant, et qu'à mon sens la zoologie se doit d'occuper : celui d'une réflexion purement fonctionnelle, totalement indépendante de taxons animaux particuliers, qui ferait le lien entre milieu ou mode de vie et grands principes fonctionnels chez les animaux. Les contraintes fonctionnelles donc, mais à l'échelle la plus large qui soit, et non à l'échelle habituelle d'un groupe d'animaux ou d'une espèce particulière.

C'est à ce raisonnement croisé que j'aimerais amener les étudiants de biologie avec ce livre. Un raisonnement croisé qui combine une maîtrise de la phylogénie des animaux et de la transmission des principaux caractères morpho-anatomiques le long de celle-ci, et une maîtrise des grandes contraintes fonctionnelles qui modèlent la morpho-anatomie et le fonctionnement des animaux en fonction du milieu et du mode de vie. Je suis convaincu qu'avec une telle vision, que je ne crois pas plus difficile à acquérir – bien au contraire – que la très longue liste de connaissances qu'on exige habituellement de nos étudiants en zoologie, on peut véritablement **comprendre** les animaux. Et pour tout scientifique, même en cours de formation, comprendre ce qu'il observe, c'est l'épanouissement absolu.

Maxime HERVÉ

Introduction – C'est quoi un animal ?

La moindre des choses pour un ouvrage de zoologie, c'est de définir l'objet dont il traite : les animaux. Mais contrairement à ce que dit l'intuition, définir ce qu'est un animal est loin d'être aussi simple qu'il n'y paraît. C'est même entourée d'un certain flottement que la question de cette définition a traversé les siècles.

Sans revenir aux époques très anciennes, c'est dans l'ouvrage le plus célèbre du Suédois Carl von Linné, *Systema naturae*, que naît officiellement le « règne animal » (*Animalia*)¹. Dans la première édition de *Systema naturae*, Linné définit les animaux comme les êtres vivants « sensibles », par opposition avec les végétaux (*Vegetabilia*) qui sont les êtres vivants non dotés de sensibilité (tout être vivant connu étant alors, et pour longtemps encore, soit un animal soit un végétal). Dans l'édition de référence de *Systema naturae* (la 10^e), Linné est plus précis et ajoute à la définition d'animal un élément clé : la **capacité de mouvement**. Les animaux sont ainsi les êtres vivants mobiles, « animés ». La racine du terme « animal », qui précède Linné de plusieurs siècles, est en effet à trouver dans le grec ancien *anemos*, le « souffle », qui a gardé son sens physique de « vent »² tout autant qu'il a pris plus tard le sens d'« esprit », d'« âme ». Cet esprit se traduisant par le fait d'être capable de ressentir... et de bouger.

Animal et mouvement ont donc longtemps été des notions fondamentalement liées. Et c'est donc bien naturellement que lorsque l'étude des organismes unicellulaires a explosé au XIX^e siècle, ceux de ces organismes qui étaient capables de se déplacer par eux-mêmes³ ont été rapprochés des animaux. On a même introduit la distinction entre les « animaux unicellulaires » et les « animaux pluricellulaires ». Aux premiers, l'Allemand Karl von Siebold a donné le nom de « **protozoaires** » en 1848, ce qui veut

1 La notion d'animal existait bien avant Linné, mais c'est lui qui a créé le rang de règne dans les classifications, et qui a donc réuni tous les animaux dans un même taxon. La 1^{re} édition de *Systema naturae* a été publiée en 1735. La 10^e édition, publiée en 1758, est toujours considérée comme le point zéro de la nomenclature des animaux – sauf les araignées ! – d'après les règles du *Code international de nomenclature zoologique*.

2 D'où le fait qu'on mesure la vitesse du vent avec un anémomètre.

3 En l'occurrence par un ou plusieurs flagelles, ou par des déformations orientées de la membrane plasmique.

dire « animaux primaires » car unicellulaires⁴. Aux seconds, l'Allemand Ernst Haeckel a donné le nom de « **métazoaires** » en 1874, ce qui veut dire « animaux qui viennent après » car pluricellulaires.

Le succès de la théorie évolutionniste de Charles Darwin dans la seconde moitié du XIX^e siècle⁵ a très vite, et en fait déjà chez Haeckel, donné un sens évolutif aux termes « protozoaires » et « métazoaires ». Les protozoaires ont ainsi été considérés comme les 'animaux primitifs' ('inférieurs'), quand les métazoaires étaient les 'animaux évolués' ('supérieurs') issus des protozoaires. Cette manière de penser l'évolution comme un progrès est un marqueur fort d'une conception de la classification qu'on appelle la **systématique évolutionniste**. Cette dernière domina la science des classifications jusque vers les années 1980, et imprégna pour encore bien longtemps (voire parfois jusqu'aujourd'hui) les manuels et enseignements de zoologie. Combien de ces manuels et enseignements traitent ainsi d'abord des protozoaires, avant d'aborder les métazoaires ?

Pourtant, les phylogénies nous disent depuis bien longtemps que les protozoaires sont un assemblage hétéroclite de lignées unicellulaires ayant acquis leur mobilité indépendamment les unes des autres. Ce caractère hétéroclite n'a rien d'un problème en systématique évolutionniste⁶, mais il est rédhibitoire pour sa concurrente, la **systématique phylogénétique**. En systématique phylogénétique en effet, un taxon doit nécessairement avoir un ancêtre commun exclusif pour être reconnu valide. Les protozoaires n'ont donc pas leur place dans une classification phylogénétique. Et comme les protozoaires ne sont même pas proches des métazoaires dans la phylogénie des eucaryotes⁷, l'inclusion des protozoaires dans le taxon des animaux ne fait aucun sens dans une classification phylogénétique. Dans une telle classification, les animaux de Linné deviennent donc synonymes des métazoaires d'Haeckel.

Sortir les protozoaires des animaux, donc du champ de la zoologie si on va au bout des choses, n'a rien d'évident sachant qu'ils y sont inclus depuis le XIX^e siècle. Pourtant, la systématique phylogénétique ayant largement pris le dessus sur la systématique évolutionniste dans les années

4 Le terme « protozoaires » avait été inventé en 1817 par un autre Allemand, Georg August Goldfuss, mais les contours du taxon qu'il désignait n'étaient pas les mêmes que chez Siebold.

5 En tout cas pour ce qui est de la vision du vivant comme le produit d'une unique histoire évolutive. Le mécanisme évolutif proposé par Darwin (la sélection naturelle), lui, ne convainquit pas grand monde avant des décennies !

6 De plus, celle-ci se revendique d'une certaine tradition remontant à Linné, et le taxon des protozoaires fait partie intégrante de cette tradition.

7 Les métazoaires, eux, ont un ancêtre commun exclusif.

1990 puis 2000, c'est la conclusion logique à laquelle on devrait arriver. Mais entre la cohérence théorique et la remise en cause de traditions profondément ancrées dans la discipline, il y a un pas qui est difficile à franchir et qui peut même engendrer une certaine culpabilité chez celui qui le franchit. On a aussi pu craindre que si les zoologistes ne s'occupent plus d'enseigner les protozoaires, personne ne le fasse à leur place. Les microbiologistes prennent cependant le relai, et de plus en plus franchement, la zoologie se concentre sur les métazoaires. En tout cas dans les enseignements, car les manuels, eux, mettent plus de temps à se moderniser. Ce livre se voulant cependant résolument moderne, il ne traite que des métazoaires.

Finalement, le problème initial, qui était de définir un animal, revient donc à définir un métazoaire. Le critère du mouvement ne tient plus, puisque le mouvement existe en dehors des métazoaires (chez des unicellulaires comme on l'a déjà vu, mais aussi chez les plantes comme on le sait désormais). Comment donc définir un animal ? On pourrait dire que tous les animaux sont pluricellulaires, hétérotrophes et mobiles à au moins un stade de leur vie. Mais en fait, aucun de ces trois caractères n'est propre aux métazoaires. Or, si l'on veut être parfaitement cohérent avec la systématique phylogénétique qu'on applique par ailleurs, on ne peut définir un taxon que par des caractères qui lui sont propres (en termes techniques : des synapomorphies de ce taxon). Il se trouve que les métazoaires présentent bien un caractère qui leur est propre : leur matrice extracellulaire contient du **collagène**. Un animal, dans le sens moderne de métazoaire, est donc un être vivant dont la matrice extracellulaire contient du collagène. On peut noter l'ironie d'avoir plutôt bien circonscrit le groupe des animaux depuis des siècles⁸, mais de n'avoir aucun caractère visible de nos yeux pour réellement le définir !

8 Et même depuis l'Antiquité, car toutes les espèces qu'Aristote avait identifiées comme des animaux en étaient bien. Aristote (IV^e siècle avant notre ère) est classiquement considéré comme le « père » de la zoologie, et l'auteur de la première classification des animaux qui nous soit restée.

PARTIE 1

L'héritage phylogénétique

La notion d'héritage phylogénétique repose sur une idée très simple : **tout organisme hérite des caractères de ses ancêtres**. Les caractères qu'on observe chez les organismes actuels – c'est-à-dire toutes leurs caractéristiques quelle que soit leur nature : morpho-anatomique, comportementale, moléculaire (ADN par exemple), écologique, etc. – sont donc des caractères qu'ils ont hérités de leurs ancêtres. Il y a bien sûr aussi des caractères nouveaux qui peuvent apparaître spontanément (par mutation de l'ADN par exemple) mais cela concerne une infime minorité de caractères, et chez les organismes pluricellulaires il est très peu probable que ces nouveautés soient de grande ampleur d'un point de vue morpho-anatomique ou physiologique. On peut donc faire l'approximation raisonnable qu'**un caractère observé est un caractère hérité**.

La succession d'ancêtres et de descendants au cours du temps, et donc la transmission des caractères au fil des générations, c'est ce qu'on appelle l'**histoire évolutive** ou **phylogénie**. D'où le terme **héritage phylogénétique**, qu'on peut traduire par « transmission des caractères au cours de l'histoire évolutive, d'ancêtres à descendants ». Pour comprendre pourquoi un organisme actuel possède tel ou tel caractère, il est donc indispensable d'avoir en tête l'histoire évolutive de cet organisme, car celle-ci apporte **une partie** de la réponse.

En pratique, l'histoire évolutive est révélée par la reconstruction phylogénétique. Maîtriser la notion d'héritage phylogénétique, c'est donc maîtriser l'utilisation des **arbres phylogénétiques**, tant dans leur dimension formelle (les relations de parenté qu'ils montrent) que dans l'interprétation de l'histoire qu'ils racontent.

L'objectif de cette partie est de donner les clés pour véritablement comprendre ce qu'est l'héritage phylogénétique. Nous en profiterons pour clarifier les liens souvent obscurs entre phylogénie et classification, pour casser quelques malheureux réflexes quand on parle de phylogénie et d'évolution, et pour montrer comment la notion d'héritage phylogénétique est aussi très utile pour apprendre ses cours !

Appréhender un arbre phylogénétique comme une histoire

1 Forme de l'arbre et relations de parenté

Les **arbres phylogénétiques** (ou plus simplement « **phylogénies** ») peuvent être difficiles à appréhender, car un même arbre peut être représenté de multiples manières : à l'horizontale, à la verticale, en forme de cercle, etc. Comprendre un arbre phylogénétique, c'est en fait savoir se débarrasser de sa forme pour y voir ce qu'il montre vraiment : des **relations de parenté**. Celles-ci se déduisent uniquement de la manière dont les organismes en bout de branche sont reliés. On peut d'ailleurs réduire un arbre à la stricte information des relations de parenté, de cette manière :

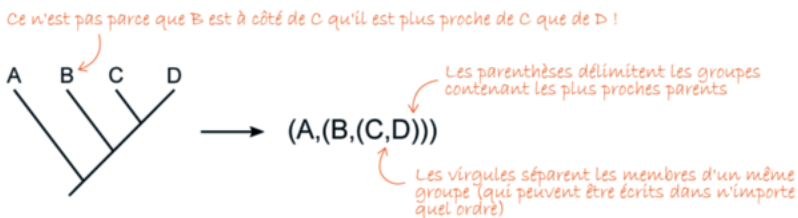


Figure 1.1 L'arbre comme l'écriture condensée disent que C et D sont les plus proches parents (ils sont membres d'un groupe qui ne contient personne d'autre), tandis que B est le plus proche parent du groupe formé par C et D (B est donc aussi proche de C que de D).

Ainsi peu importe qu'un arbre soit horizontal, vertical ou circulaire, si les relations de parenté qu'il montre sont identiques, il s'agit du même arbre.

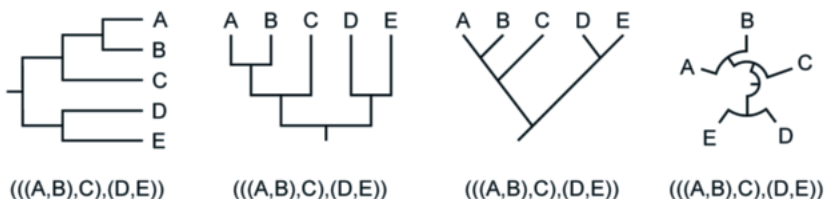


Figure 1.2 Les relations de parenté qu'impliquent ces quatre arbres phylogénétiques sont identiques. Malgré leur forme différente, ils sont donc strictement équivalents.

Suivant la même logique, peu importe l'ordre des organismes au bout des branches : si la manière dont ils sont reliés est identique, il s'agit encore une fois du même arbre.

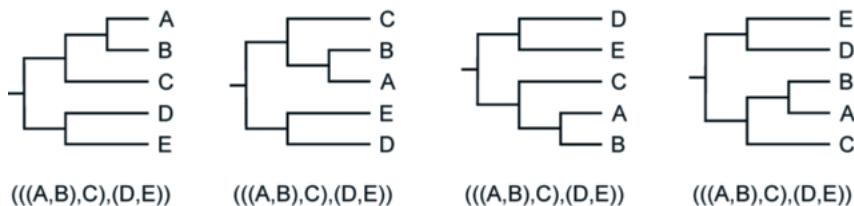


Figure 1.3 Ces quatre arbres peuvent sembler différents au premier abord, mais ils montrent les mêmes relations de parenté. Ils sont donc strictement équivalents.

2 La direction du temps

La fonction d'un arbre phylogénétique est de **retracer l'histoire évolutive** des organismes qu'il relie. Qui dit histoire dit nécessairement temps. Sur un arbre phylogénétique il y a donc **toujours une direction temporelle**. Celle-ci s'oriente de la **racine** de l'arbre (son origine) vers les organismes en bout de branche.

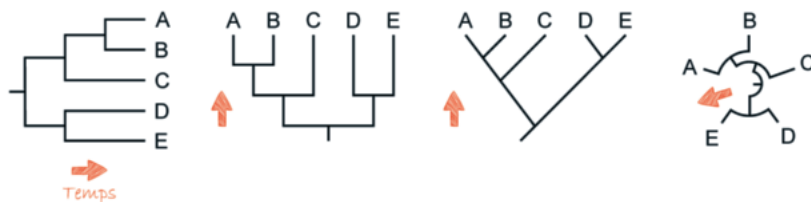


Figure 1.4 Sur les trois premiers arbres, le temps a une direction unique. Sur un arbre circulaire, le temps s'écoule du centre vers la périphérie à la manière des rayons d'une roue de vélo, et il y a donc de multiples manières de le représenter.

Il existe des arbres sans racine, qu'on appelle des arbres... non racinés. Puisque ces arbres n'ont pas d'origine, on ne peut pas orienter la direction du temps. Ces arbres **ne sont donc pas des arbres phylogénétiques**, car ils ne montrent pas de relations de parenté. Un même arbre non raciné implique en effet plusieurs arbres racinés très différents :

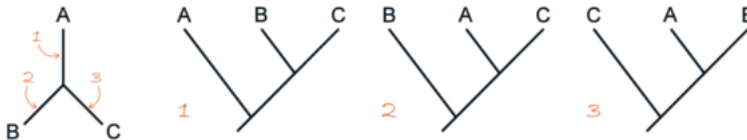


Figure 1.5 Selon là où se connecterait la racine sur l'arbre non raciné de gauche, on obtiendrait trois arbres racinés différents, qui montrent des relations de parenté différentes. L'arbre de gauche n'est donc pas un arbre phylogénétique.

3 L'histoire derrière un arbre

De manière basique, un arbre est un ensemble de **nœuds** (ou bifurcations) et de **branches**. Puisqu'un arbre phylogénétique raconte une histoire, ces nœuds et ces branches prennent un sens historique et évolutif. On parle ainsi d'ancêtres communs, de lignées filles et sœurs, de groupes frères, etc.

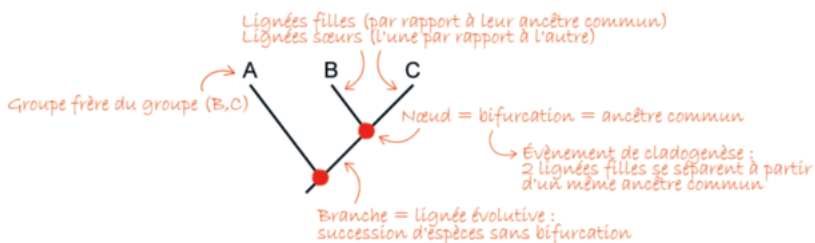


Figure 1.6 Attention, si le vocabulaire pour décrire une phylogénie est hérité de la généalogie, un arbre phylogénétique n'est pas une généalogie (cf. fiche 5).

Un évènement de cladogenèse est à l'origine d'un groupe contenant un ancêtre commun et tous les organismes qui en descendent. Un tel groupe est appelé un **clade**, ou **groupe monophylétique**. Ce sont ces

clades qui sont symbolisés par des parenthèses dans l'écriture simplifiée des arbres phylogénétiques :



Figure 1.7 Chaque ancêtre commun est à l'origine d'un clade. Du fait de la succession des ancêtres communs au cours du temps, les clades sont emboîtés les uns dans les autres.

Pour terminer, il est crucial de saisir qu'un arbre phylogénétique n'est pas qu'un ensemble d'espèces qui se succèdent au cours du temps. Puisque ces espèces sont issues les unes des autres, elles se transmettent des caractères. Derrière un arbre phylogénétique il faut donc voir un **flux de caractères**, qui va **des ancêtres aux descendants**. C'est cela l'**héritage phylogénétique**. On peut donc se dire qu'**à priori**, les descendants d'un ancêtre commun doivent posséder les caractères présents chez cet ancêtre. Dit autrement, que les membres d'un même clade doivent posséder les caractères de l'ancêtre commun de ce clade. Intéressant pour l'apprentissage de la biologie des organismes (cf. fiche 6)... et fondamental pour comprendre d'où viennent les caractères présents chez un organisme donné ! Mais attention, il ne s'agit là que d'un apriori. Rien n'empêche qu'un caractère présent chez un ancêtre ne disparaisse (ou se transforme jusqu'à être très différent) chez une partie de ses descendants. En effet, l'évolution n'est pas une accumulation inexorable de nouveaux caractères, c'est-à-dire une complexification croissante (cf. fiche 5).

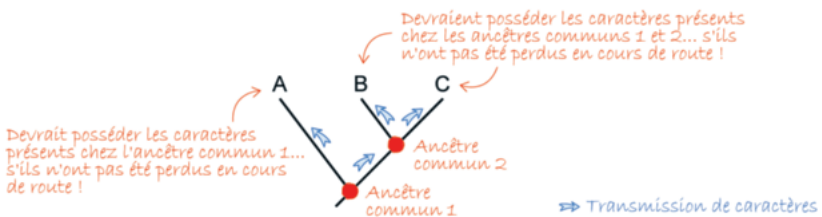
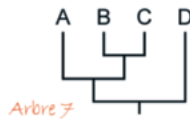
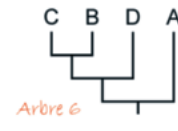
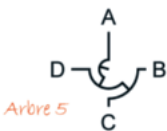
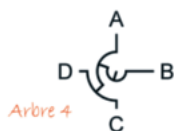
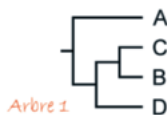
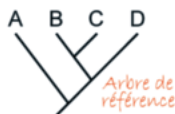


Figure 1.8 À priori, les descendants d'un ancêtre commun doivent posséder les caractères présents chez cet ancêtre. Mais attention, car tout caractère qui était autrefois présent peut se transformer voire disparaître secondairement. Les serpents par exemple sont des lézards qui ont perdu leurs pattes !

Exercice 1

1. Écrivez, sous forme condensée, les relations de parenté représentées par l'arbre phylogénétique de référence ci-dessous.
2. Parmi les arbres numérotés 1 à 7 ci-dessous, lesquels sont équivalents à l'arbre de référence ? Justifiez votre réponse en formalisant les relations de parenté représentées par ces arbres.



3. Dessinez un arbre phylogénétique vertical, un horizontal et un circulaire, tous différents des arbres 1 à 7 ci-dessus, qui montrent les mêmes relations de parenté que l'arbre de référence.

Exercice 2

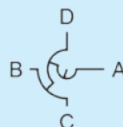
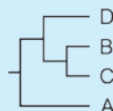
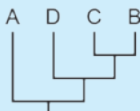
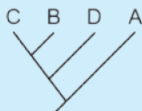
L'arbre phylogénétique de droite montre des relations de parenté entre six espèces, ainsi que le moment dans l'histoire évolutive où apparaît un nouveau caractère (et le premier ancêtre commun à le posséder).



1. Chez quelles espèces parmi A à F le nouveau caractère est-il nécessairement absent ?
2. Chez quelles espèces parmi A à F le nouveau caractère est-il nécessairement présent ?

Exercice 1

1. En gardant l'ordre des organismes sur l'arbre : $(A, ((B, C), D))$. On pourrait aussi écrire $(A, (D, (B, C)))$, par exemple.
2. Les arbres 1, 3, 5 et 6 montrent les mêmes relations de parenté que l'arbre de référence : $(A, ((B, C), D))$. Ils sont donc strictement équivalents.
L'arbre 2 montre d'autres relations de parenté : $(A, (B, (C, D)))$.
Il en est de même pour l'arbre 4 : $(B, (A, (C, D)))$.
Également pour l'arbre 7 : $(D, (A, (B, C)))$.
3. Par exemple :



Exercice 2

1. Le nouveau caractère ne peut pas être présent chez des espèces qui ne descendent pas du premier ancêtre commun à le posséder. Il est donc nécessairement absent chez les espèces A et B.
2. À priori, le nouveau caractère devrait être présent chez tous les descendants du premier ancêtre commun à le posséder, c'est-à-dire les espèces C à F. Mais attention à ne pas conclure trop vite, car ce caractère pourrait avoir disparu secondairement dans certaines lignées. Il est donc *probablement* présent chez les espèces C à F, mais il n'est *nécessairement* présent chez aucune.

Comment sait-on quels caractères étaient présents chez les ancêtres communs ?

Tous les organismes héritent des caractères de leurs ancêtres. Les membres d'un même clade ont donc hérité des caractères de l'ancêtre commun de ce clade (enfin, aux modifications secondaires près !) (cf. fiche 1). Connaître les caractères présents chez l'ancêtre commun permet donc **en partie** d'expliquer les caractères observés chez un descendant, qu'il s'agisse d'une espèce actuelle ou fossile. Mais comment peut-on avoir accès aux caractères présents chez les ancêtres sans savoir qui ils sont ?

1 Les scénarios d'évolution

Raisonnement sur les caractères présents chez les ancêtres communs nécessite deux choses : disposer d'une **phylogénie** établissant les relations de parenté entre les espèces qu'on observe, et connaître la version (ou **état**) de chaque caractère qui est présente chez ces espèces. À partir de ces deux informations on peut construire ce qu'on appelle un **scénario d'évolution des caractères**, c'est-à-dire identifier à quel moment dans l'histoire évolutive tel caractère a dû passer de tel état à tel état.

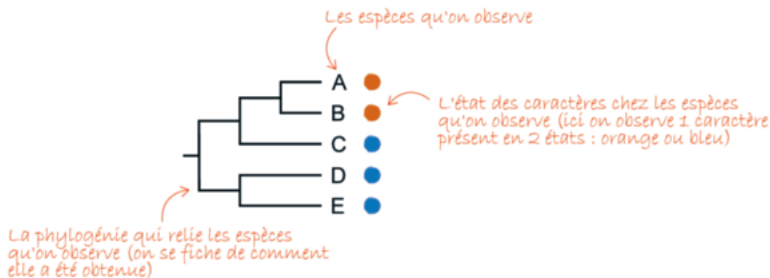


Figure 2.1 Les données de base pour construire un scénario d'évolution : une phylogénie et des états de caractères.

Un scénario d'évolution, une fois établi et s'il ne comporte aucune ambiguïté, permet de répondre à trois questions :

1. Dans quel ordre les différents états d'un même caractère sont-ils apparus ? On appelle l'état **ancestral** (ou plésiomorphe) le plus ancien,

l'état **dérivé** (ou apomorphe) le plus récent. Attention, aucun état n'est ancestral ou dérivé dans l'absolu, car tout est question de point de vue :

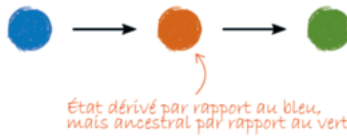


Figure 2.2 Un même état de caractère peut être ancestral ou dérivé selon le point de vue qu'on adopte. Exemple ici avec un caractère qui est passé par trois états successifs.

2. Quel état de caractère était présent chez chaque ancêtre commun ?
3. Quelle est l'origine du partage d'un même état de caractère entre plusieurs espèces (ou groupes plus larges) ? Il y a deux origines possibles : soit le caractère est partagé car l'ancêtre commun de ces espèces le possédait déjà et leur a transmis (c'est donc l'héritage phylogénétique qui explique le partage du caractère), auquel cas on parle d'**homologie** ; soit le caractère est partagé parce qu'il est apparu indépendamment en plusieurs endroits de la phylogénie (ce n'est donc pas l'héritage phylogénétique qui en explique le partage), auquel cas on parle d'**homoplasie**.

D'un point de vue théorique, on distingue quatre types d'homoplasie (même si dans la pratique cette distinction n'a souvent rien d'évident, et peut même se révéler assez peu pertinente).

- (i) L'analogie, qui est une ressemblance fonctionnelle sans forcément de ressemblance structurale. Exemple : les ailes des Oiseaux et des Insectes, qui n'ont rien à voir sur le plan structural mais qui ont la même fonction.
- (ii) La convergence, qui est une ressemblance structurale. Exemple : l'hydrodynamisme des requins, des Cétacés et des manchots.
- (iii) Le parallélisme, qui est un cas particulier de convergence se produisant dans des lignées évolutives proches. Exemple : la perte indépendante des membres dans plusieurs lignées de Lépidosauriens (les Serpents, mais aussi de nombreuses autres lignées dont celle des orvets).
- (iv) La réversion, qui est l'acquisition, à partir d'un état dérivé, d'un nouvel état de caractère ressemblant à l'état ancestral (comme si le caractère « revenait » à l'état ancestral, mais attention il s'agit bien d'un nouvel état dérivé !). Exemple : le retour à des dents non différenciées chez les Cétacés, alors qu'une différenciation des dents en incisives, canines, prémolaires et molaires avait été acquise chez l'ancêtre des Mammifères.

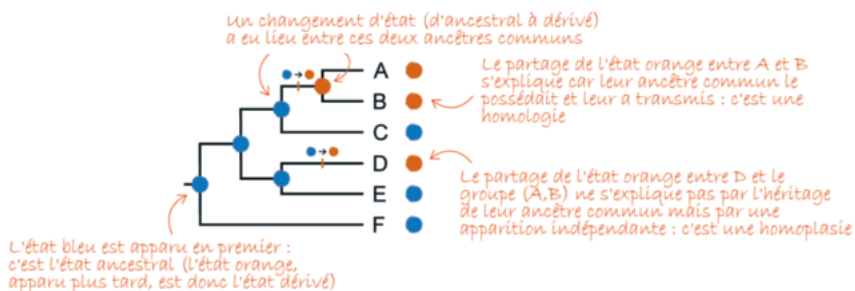


Figure 2.3 Exemple de scénario d'évolution des caractères et de l'interprétation qu'on peut en faire.

Attention, il faut bien garder en tête qu'un scénario d'évolution des caractères est **toujours une hypothèse**, et ce même s'il semble sans ambiguïté. En effet, rien n'assure que l'histoire se soit réellement déroulée ainsi (cf. fiche 3). Un autre point important est que puisqu'un scénario d'évolution dépend en premier lieu d'une phylogénie déjà établie, **si la phylogénie change, le scénario d'évolution peut lui aussi changer**. L'idée qu'on se fait de l'évolution des animaux, des caractères présents chez les ancêtres communs ou encore de l'origine du partage des caractères dépend ainsi éminemment de l'avancée des recherches en phylogénie (cf. fiche 3).

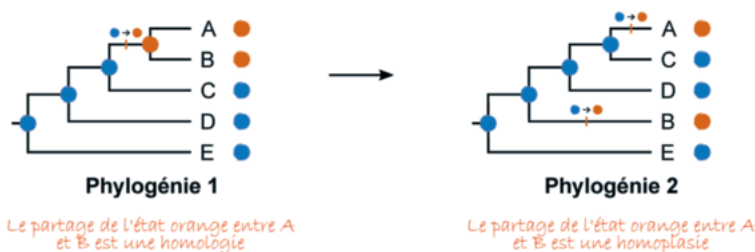


Figure 2.4 Pour les mêmes états de caractères observés, le scénario d'évolution peut devenir très différent si la phylogénie qu'on imagine la plus probable change.

2 Les mosaïques de caractères

Si on étend le raisonnement des scénarios d'évolution à plusieurs caractères simultanément, on aboutit logiquement à faire, pour chaque ancêtre commun, une hypothèse sur l'état que cet ancêtre devait posséder

pour chacun des caractères. Chaque ancêtre commun devient ainsi une sorte de puzzle dans lequel chaque pièce est un caractère. On appelle ce puzzle une **mosaïque de caractères**. Les ancêtres communs sont ainsi des portraits-robots, des constructions théoriques qui ne sont toujours que des hypothèses réfutables. Ce ne sont jamais des fossiles déjà connus (cf. fiche 5).

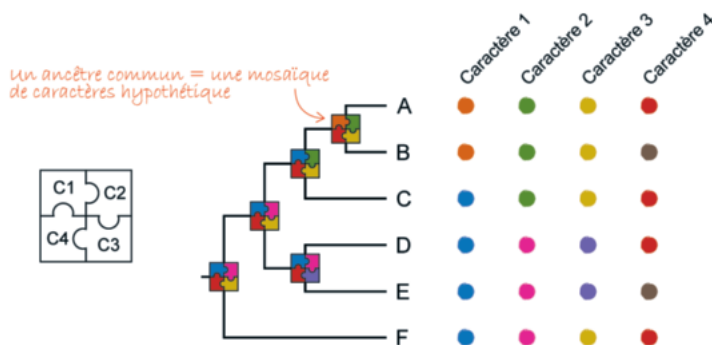


Figure 2.5 Chaque ancêtre commun est un puzzle hypothétique dans lequel l'état de chaque caractère, ancestral ou dérivé, est déduit du scénario d'évolution suggéré par ce caractère.

3 Comment établir un scénario d'évolution ?

Partant d'une phylogénie déjà établie et de caractères observés, on peut s'y prendre de deux manières pour construire un scénario d'évolution. La première, historique et applicable relativement facilement « à la main », est celle du **maximum de parcimonie** (dont il existe des variantes). La seconde est plutôt une famille de méthodes, plus puissantes mais nécessitant du calcul informatique, ce sont les **méthodes probabilistes**.

3.1. Méthode du maximum de parcimonie

La philosophie de cette méthode est de privilégier le scénario d'évolution **le plus cohérent**, c'est-à-dire celui qui fait **le moins d'hypothèses de changements d'état des caractères**. En pratique, on imagine les différents scénarios possibles qui mèneraient aux états de caractères observés chez les organismes en bout de branche, et on retient celui qui est le plus économe en hypothèses. Bien sûr, cela n'est faisable « à la main » que si les organismes et les états de caractères ne sont pas trop nombreux, car le nombre de scénarios possibles augmente très rapidement.

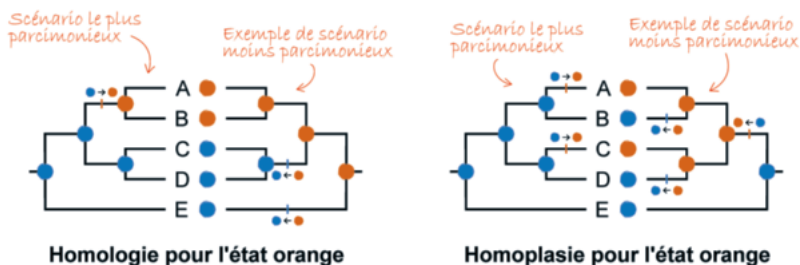


Figure 2.6 Deux exemples de scénario d'évolution inféré par maximum de parcimonie. À gauche, le partage de l'état orange est sans ambiguïté une homologie, et cet état orange est dérivé (l'état bleu est ancestral). À droite, le partage de l'état orange est sans ambiguïté une homoplasie, et cet état orange est là encore dérivé.

C'est cette méthode qui est classiquement employée, et qui illustre les exemples du début de cette fiche. Sa simplicité a cependant un revers : c'est une approche assez binaire, parfois simpliste, qui devient difficile à appliquer lorsque la phylogénie ne montre pas une image claire d'où un caractère a dû changer de version, ou de la direction de ce changement (c'est-à-dire de quelle version vers quelle version). En effet, bien souvent plusieurs scénarios d'évolution sont équivalents du point de vue de la parcimonie. Il reste alors des zones d'incertitude dans l'histoire évolutive proposée, donc **plusieurs histoires évolutives concurrentes**. On peut espérer que l'observation d'autres organismes, ou d'autres caractères, aide à lever ces incertitudes.

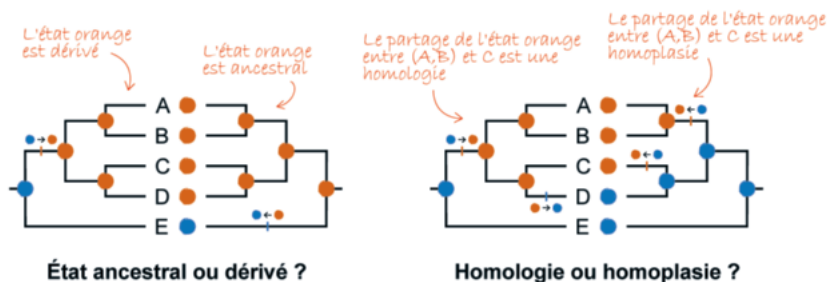


Figure 2.7 À gauche, le partage de l'état orange est sans ambiguïté une homologie, mais il est impossible de dire si cet état orange est ancestral ou dérivé car deux scénarios évolutifs sont équivalents du point de vue du maximum de parcimonie. À droite, même en admettant que l'état orange soit dérivé (ce qu'on ne peut en fait pas affirmer), on peut dire que le partage de cet état est une homologie entre A et B, mais il est impossible de dire si le partage de cet état entre (A,B) et C est une homologie ou une homoplasie.

3.2. Méthodes probabilistes

Les méthodes probabilistes n'ont pas l'aspect binaire de l'approche par parcimonie. Comme leur nom l'indique, elles estiment la **probabilité** que tel ancêtre commun possédait tel ou tel état de chaque caractère. L'approche est plus nuancée que le maximum de parcimonie, sans doute plus pertinente, mais elle fait appel à du calcul informatique qui peut être lourd, basé sur la notion statistique de vraisemblance.

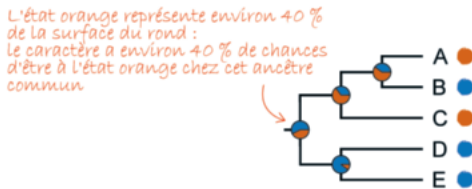


Figure 2.8 Exemple d'interprétation d'un scénario d'évolution des caractères établi par une méthode probabiliste.

Tout ce qui précède peut laisser penser qu'on ne peut établir des scénarios d'évolution que pour des caractères **discontinus**, c'est-à-dire présents en plusieurs versions bien différentes. Le raisonnement s'applique cependant de manière similaire à des caractères **continus**, qui varient quantitativement (comme la taille du corps par exemple). Comme pour les caractères discontinus, on peut établir des scénarios d'évolution des caractères continus par maximum de parcimonie ou par des méthodes probabilistes.

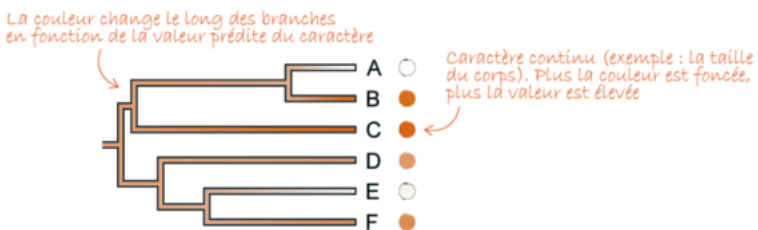


Figure 2.9 Exemple de scénario d'évolution d'un caractère continu, ici établi par une méthode probabiliste.

Ce livre présente une approche moderne de la biologie : il ne s'agit pas seulement de dire **COMMENT** les animaux sont faits mais surtout **POURQUOI** ils sont faits ainsi. Cette question du pourquoi repose sur une interaction clé entre deux notions fondamentales : l'héritage phylogénétique et les contraintes fonctionnelles. Comprendre ces deux notions et leur interaction, c'est devenir capable de porter un autre regard, évolutif et fonctionnel, sur les animaux qui nous entourent.

Ce livre synthétique favorise la révision du cours de biologie animale par une approche moderne de cette discipline. Il est destiné aux étudiants en biologie et à ceux préparant le CAPES SVT.

Ce livre propose :

- > des **résumés de cours** avec les grands concepts à maîtriser
- > des **exercices**
- > les **corrigés** des exercices
- > de nombreuses **illustrations**

RESSOURCES NUMÉRIQUES OFFERTES

Des exercices interactifs sur notre site web



Maxime Hervé

est Maître de Conférences en biologie animale à l'Université de Rennes.

À LIRE AUSSI DANS LA COLLECTION



Prix : 19,90 €

ISBN : 978-2-8073-4789-2



www.deboecksuperieur.com