

La Classification des espèces

Professeur Patrice Francour



francour@unice.fr

http://www.unice.fr/LEML/Francour_Internet/

EA 3156 « Gestion de la Biodiversité ». Université de Nice-Sophia Antipolis. Parc Valrose. 06108 Nice

La Classification des espèces

- Objectifs : pourquoi classer les espèces
- Historique : comment et pourquoi faire évoluer les classifications
- Les méthodes actuelles de classification
- Comment analyser les classifications produites
- A quoi ressemble la classification actuelles des espèces ?

La Classification des espèces : Objectifs

- Parler d'un individu nécessite de lui donner un « nom »
- Si la « collection » d'individu est limitée, un nom unique suffit
- Si elle est étendue, il faut des « regroupements »

- *Jean du village de Cassis*
- *Jean de la famille Dupond*
- *la chèvre, le loup, le serpent, le corbeau*
- *... Cela devient impossible avec les plantes !*

Pour s'y « retrouver » avec les plantes, il a été nécessaire, très tôt, de commencer à les classer : **les classifications étaient nées**

La Classification des espèces : Historique

a reposé longtemps sur :

- le seul aspect morphologique (ex : *thalles et cormus*)
 - le mode de vie
 - les modalités de reproduction sexuée
- etc*



Andrea Cesalpino, dit Césalpin, (1519- 1603), est un philosophe, médecin, naturaliste et botaniste italien.

Comme philosophe, il se fait remarquer par sa connaissance profonde des écrits d'**Aristote**. En médecine, un des premiers, il soupçonna la **circulation du sang**. Comme naturaliste, il reconnut le sexe dans les fleurs et inventa la **première méthode de botanique** : il fondait sa classification sur la forme de la fleur, du fruit et sur le nombre des graines (*De plantis libri XVI* ; Florence; 1583; 1 500 espèces décrites et classées). Il rejette les systèmes de classification basés sur des **critères artificiels** (comme le goût, les utilisations médicales ou l'ordre alphabétique) et tente de trouver un **système naturel**.

La Classification des espèces : Historique

La classification de Andrea Cesalpino :

- Arbres; arbustes; herbes
- Arbres avec :
 - une graine par fruit
 - deux loges pour les graines
 - trois loges pour les graines
 - quatre loges pour les graines
 - plus de quatre loges
- idem pour arbustes et herbes

La Classification des espèces : Historique

Les deux grands principes :

- (1) Classification par **division**
- (2) Classification par **agglomération**

Classification par division (le critère est choisi *a priori*)

1. Les animaux avec poils et sans poils
2. Les animaux avec poils, vivant dans l'eau ou sur terre
3. ...

Classification par agglomération (cela provient de l'observation)

1. Tous les animaux vivant dans la Mer
2. Tous les animaux vivant en mer et possédant des poils
3. ...

Une multitude de classification a été proposée. Elles n'étaient pas équivalentes (a priori/observation)

La Classification des espèces : Historique

John Ray (1627-1705; sa mère était guérisseuse et connaissait bien les plantes), naturaliste anglais, invente le concept d'**espèce** selon la ressemblance morphologique des plantes.

Historia plantarum (1686) : 18 000 espèces; première mention de Mono et Dicotylédones !

Pierre Magnol (1638-1715), botaniste français (Montpellier), invente le concept de **famille** pour les plantes. (Charles Plumier, 1646-1704, lui dédit le genre *Magnolia*)

Prodromus Historiae generalis plantarum in qua familiae per tabulas disponuntur (1689) : 75 tableaux de reconnaissance.

Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708), botaniste français, propose de réunir les espèces en **genre**. Pour lui, le genre est l'unité de base de la classification. Les espèces sont des variétés du genre.

Sa classification est encore **classique** : arbres; arbustes; herbes. Il utilise ensuite la corolle : **apétales, monopétales, polypétales**.

Institutiones rei herbariae (1700) : 10 000 espèces; 700 genres; 22 classes

La Classification des espèces : Historique

Carl von Linné (1707-1778), naturaliste suédois, codifie les niveaux hiérarchiques **proposés initialement** et propose une **nomenclature binomiale**.

RÈGNE

EMBRANCHEMENT

sous-embranchement

super-classe

CLASSE

sous-classe

infra-classe

cohorte

super-ordre

ORDRE

sous-ordre

infra-ordre

super-famille

FAMILLE

sous-famille

tribu

GENRE

sous-genre

ESPÈCE

La classification de Linné est **fixiste**. Elle intégrait monde vivant et minéral. Elle était hiérarchisée avec **7 rangs** (nombre supposé parfait à l'époque - classification = ordre divin).

Maintenant, on a multiplié les rangs intermédiaires.

La logique est divisive pour les taxons supragénériques et agglomérative pour les espèces et les genres.

La Classification des espèces : Historique

Les systèmes et méthodes sont nombreux, mais, dans la majorité des cas, les grandes familles sont retrouvées.

Cela supportait l'idée d'une **classification naturelle**, un ordre intrinsèque de la Nature, une création divine

Il y a alors un effort considérable pour rendre naturelles les classifications existantes. Les caractères utilisés sont moins nombreux, mais choisis avec soin.

Classification botanique des Jussieu et animale de Cuvier : fin du 18° siècle.

Début 19° siècle : émergence de la notion d'**évolution** des espèces. Pour **Darwin** (1809-1882), les individus se ressemblent non pas en raison d'une « instruction » divine, mais en raison d'une pression environnementale et de la sélection naturelle.

Il ne faut donc pas regarder les variations des caractères acquis, mais celles des caractères héréditaires, transmis de génération en génération.

La Classification des espèces : Historique

La classification a progressivement intégré la **phylogénie** (Darwin, 1859) dont l'objet est la recherche de la **généalogie des espèces**.

L'arbre généalogique lui-même, traduisant les liens de parenté constitue une classification, la **classification naturelle**.

On essaie donc de construire une classification *d'après ce que l'on sait de l'arbre généalogique*, donc des phylogénèses.

**C'est une percée conceptuelle fondamentale !
Mais il a fallu attendre près d'un siècle pour
qu'elle devienne opérationnelle.**

La Classification des espèces

- Objectifs : pourquoi classer les espèces
- Historique : comment et pourquoi faire évoluer les classifications
- [Les méthodes actuelles de classification](#)
- Comment analyser les classifications produites
- A quoi ressemble la classification actuelles des espèces ?

Systematique et Taxinomie

*La **systematique**, l'étude de la diversité biologique a, entre autres, pour objet celui de reconstituer la phylogénie. Dans la mesure où elle cherche à mettre en évidence des relations évolutives entre les divers organismes, elle englobe la **taxinomie**, la science qui a pour objet de nommer et de classifier les espèces*

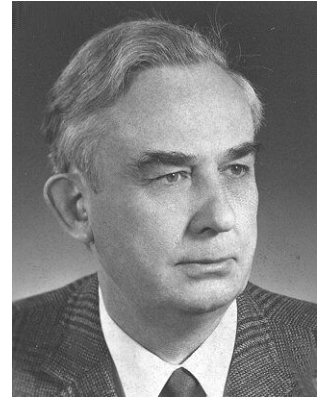
Remarque : **Taxinomie** en français et *Taxonomy* en anglais

La Classification des espèces : Méthodes

Willi Hennig (1913-1976), biologiste allemand, met au point une méthode permettant d'étudier la **filiation** (établissement de **cladogramme**) : 1950 - publication du livre en allemand; 1966 - en anglais.

Le **cladisme** (du grec *clados* = rameau) classifie les organismes d'après l'ordre d'émergence des ramifications dans un arbre phylogénétique.

Chaque branche de l'arbre (ou cladogramme) est définie par des **homologies** nouvelles, propres aux diverses espèces de la branche émergente.

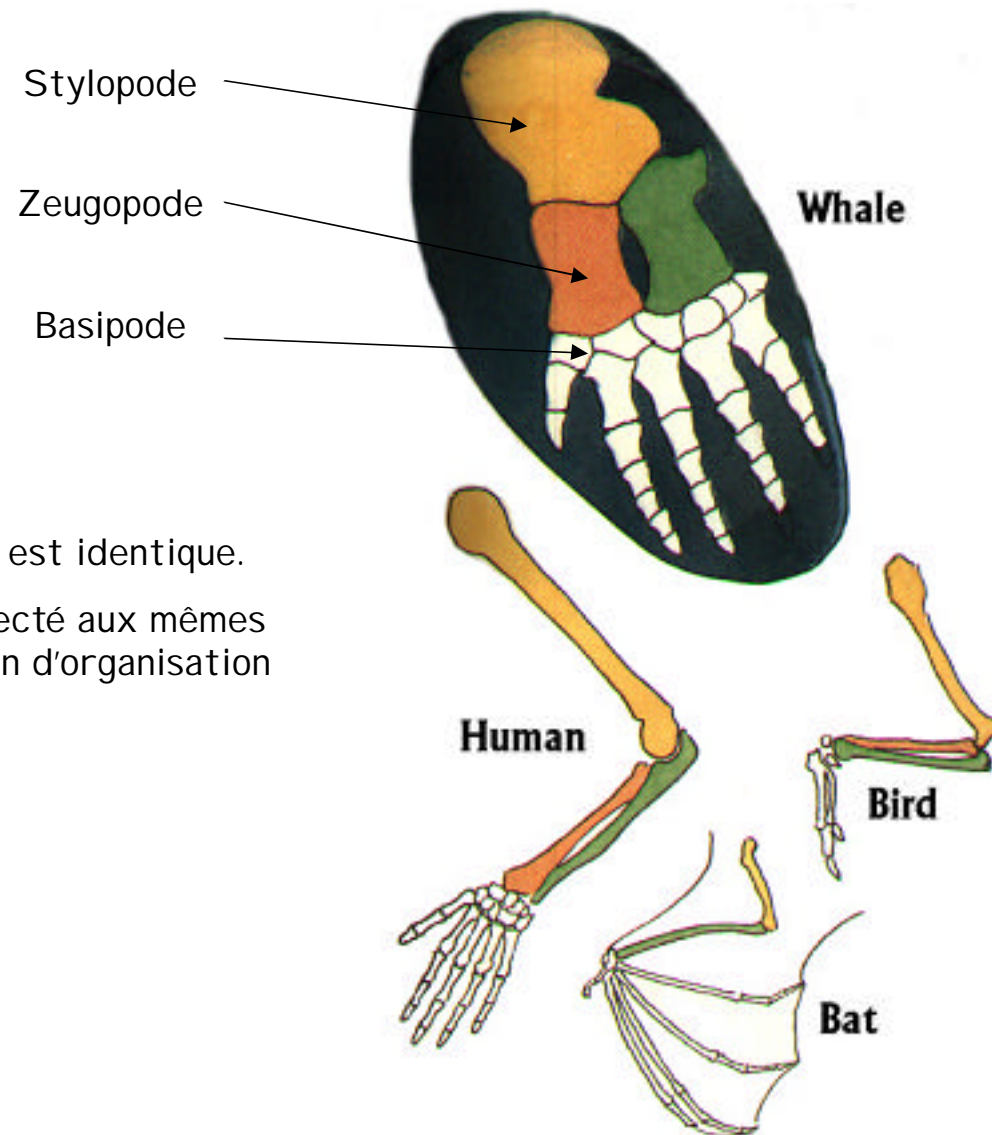


**L'homologie est une ressemblance attribuable
à une ascendance commune.**

La Classification des espèces : Méthodes

L'**homologie** est une ressemblance attribuable à une ascendance commune.

ex : les membres antérieurs des mammifères sont *homologues*



Le plan d'organisation est identique.

Un os donné est connecté aux mêmes os, quel que soit le plan d'organisation

La Classification des espèces : Méthodes

L'**homologie** est une ressemblance attribuable à une ascendance commune.

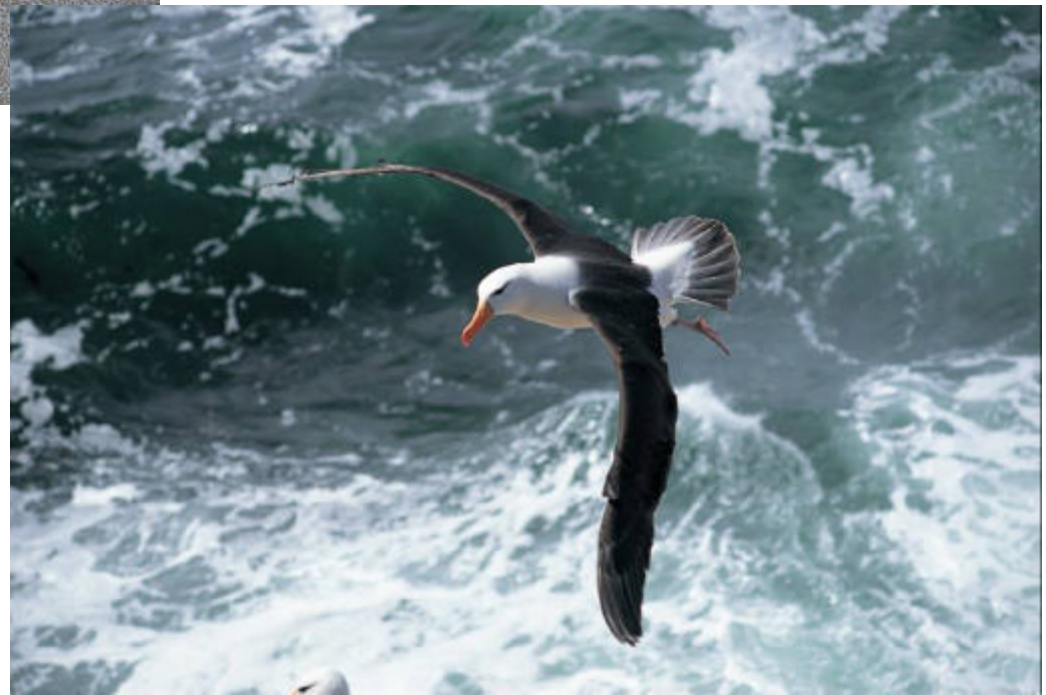
ex : les membres antérieurs des mammifères sont homologues

L'**homoplasie** est l'occurrence d'un caractère dans des lignées (groupes) non apparentées. Il y a deux formes différentes d'homoplasie, la convergence (parallélisme) et la réversion.

Convergence : apparition de caractères analogues due à une évolution convergente dans des groupes systématiquement différents.



ex : les ailes des insectes et les ailes d'oiseaux



La Classification des espèces : Méthodes

L'**homologie** est une ressemblance attribuable à une ascendance commune.

ex : les membres antérieurs des mammifères sont homologues

L'**homoplasie** est l'occurrence d'un caractère dans des lignées (groupes) non apparentées. Il y a deux formes différentes d'homoplasie, la convergence (parallélisme) et la réversion.

Convergence : apparition de caractères analogues due à une évolution convergente dans des groupes systématiquement différents.

ex : les ailes des insectes et les ailes d'oiseaux

Réversion : le retour d'un caractère à un état ancestral

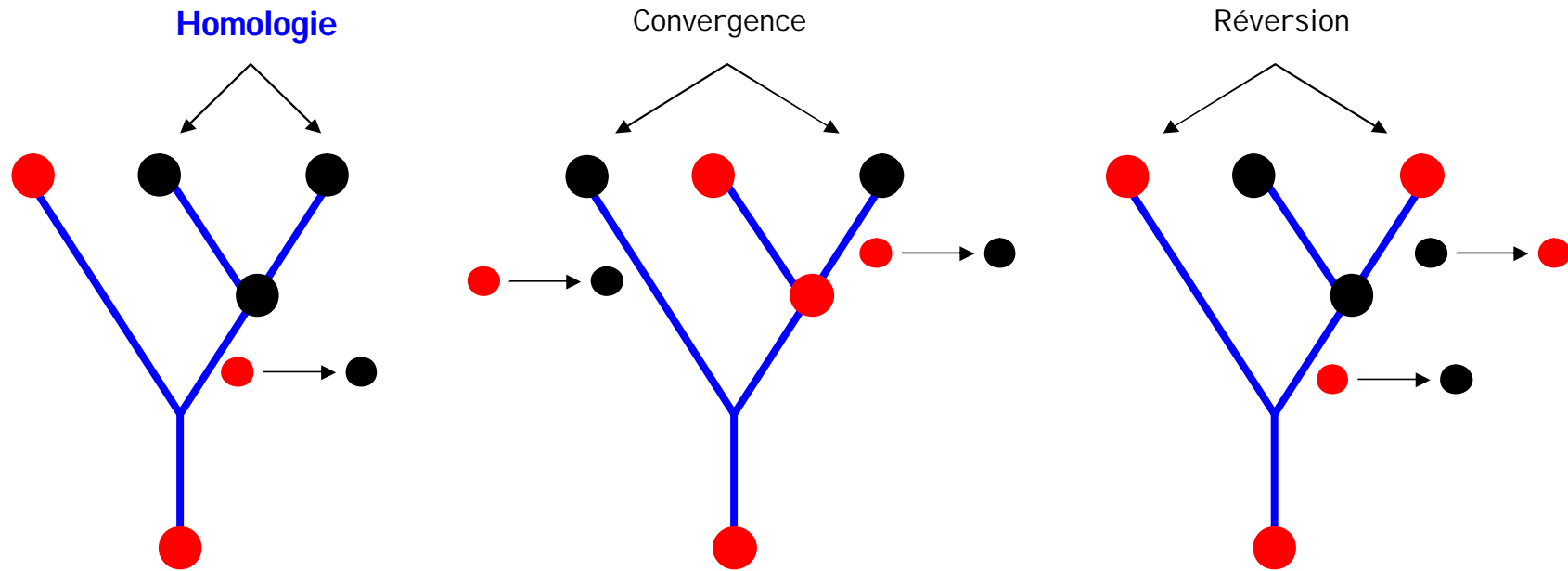


*ex : Siréniens et Cétacés
(Mammifères) possèdent des
membres antérieurs adaptés
au milieu aquatique comme les
poissons (convergence +
réversion)*



La Classification des espèces : Méthodes

Homoplasie

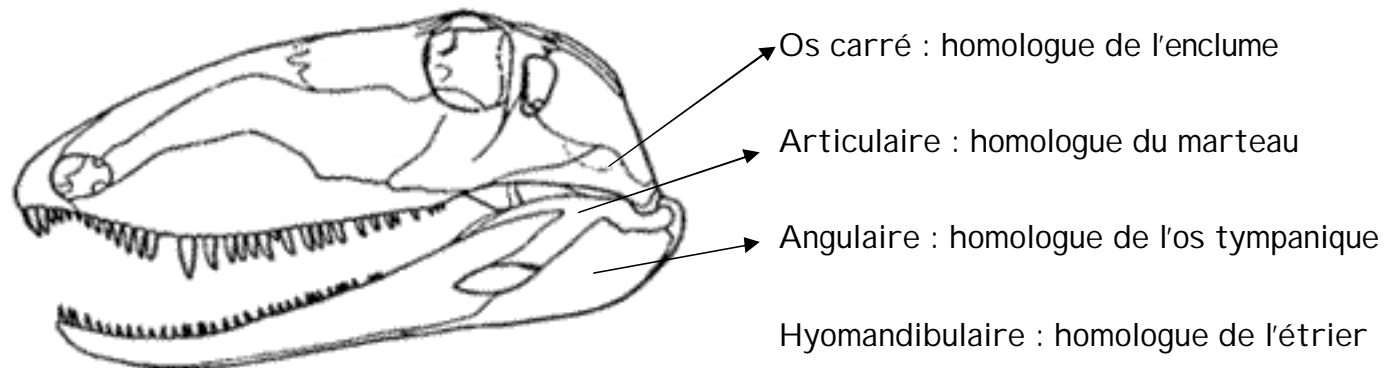


La Classification des espèces : Méthodes

- Homologie** :
- si les structures/caractères sont hérités d'un ancêtre commun, il y a homologie de descendance ou **homologie secondaire**
 - si les structures/caractères sont dites homologues car elles se trouvent à la même place dans un plan d'organisation (en connexion avec les mêmes structures voisines, quelles que soient leurs formes et fonctions), il y a **homologie primaire**

- Remarque** :
- les homologies **primaires** peuvent être proposées à la vue d'un **plan d'organisation** (les membres antérieurs des Tétrapodes) ou à travers des **processus d'ontogénèse** (les os de l'oreille moyenne des Mammifères sont homologues à certains os impliqués dans l'articulation de la mâchoire au crâne des autres Vertébrés).

Crâne d'un Amniote Synapside fossile, *Ophiacodon* (Permien; Amérique du Nord; environ 2 m)



La Classification des espèces : Méthodes

Homologie :

- les seules homologies sur lesquelles il est possible de se prononcer sont les **homologies primaires** (plan d'organisation ou ontogenèse)
- les homologies de descendance ou **secondaires ne peuvent être obtenues qu'à travers un arbre**. C'est le résultat de l'analyse et non une donnée initiale.

Démarche :

- les similitudes sont recherchées
- une **hypothèse** d'homologie primaire est faite
- un arbre (cladogramme) est tracé et les hypothèses d'homologie faites initialement sont alors testées. Si une homologie primaire est vérifiée, elle devient une homologie secondaire, car héritée d'un ancêtre commun.
- le passage d'une branche à l'autre de l'arbre se fait en raison de l'**apparition d'un nouveau caractère évolué**, propre à cette branche et à toutes celles qui en découlent.

La Classification des espèces : Méthodes

- Principes :**
- la classification est construite en tenant compte exclusivement des ramifications dichotomiques qui traduisent des phénomènes de **cladogenèse**. L'échelle des temps n'est pas prise en compte.
 - Ne former que des **clades monophylétiques** = toutes les espèces qui y figurent dérivent d'une espèce ancestrale et tous les descendants y figurent.

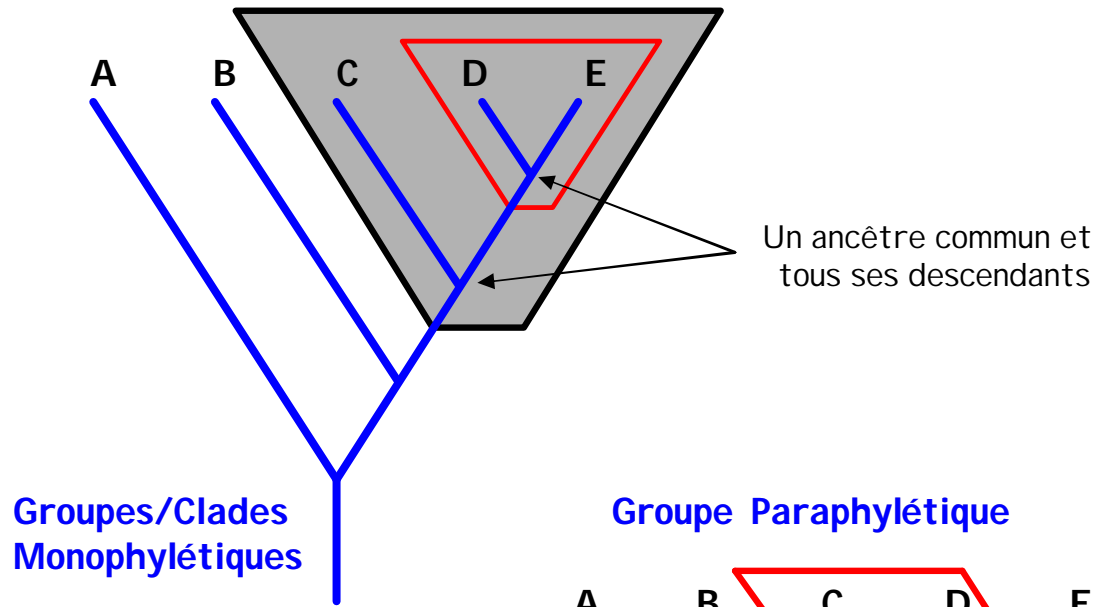
La phylogénie linnéenne était fondamentalement **fixiste** (pas de notion d'évolution, de descendance) = **Problème 1**.

De nombreux groupes étaient **paraphylétiques** car constitués par le regroupement (agglomération) d'espèces partageant des caractères similaires = **Problème 2**.

La Classification des espèces : Méthodes

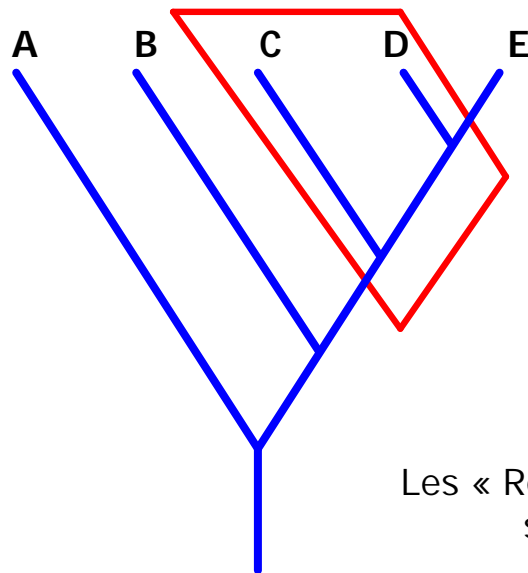
- Définitions :**
- **clade monophylétique** : toutes les espèces qui y figurent dérivent d'une espèce ancestrale et tous les descendants y figurent.
 - **groupe paraphylétique** : groupe contenant l'espèce ancestrale et une partie seulement de ses descendants. Groupe caractérisé par au moins une symplésiomorphie.
 - **symplésiomorphie** : caractère plésiomorphe présent chez deux ou plusieurs taxons - les poils sont symplésiomorphes pour les mammifères.
 - **plésiomorphe** : état ancestral d'un caractère.
 - **apomorphe** : état évolué d'un caractère

La Classification des espèces : Méthodes

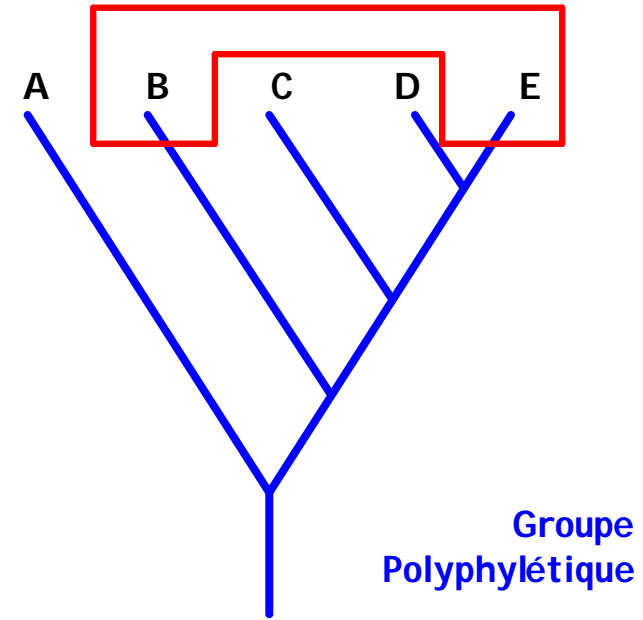


Les Échinodermes sont monophylétiques

Groupe Paraphylétique



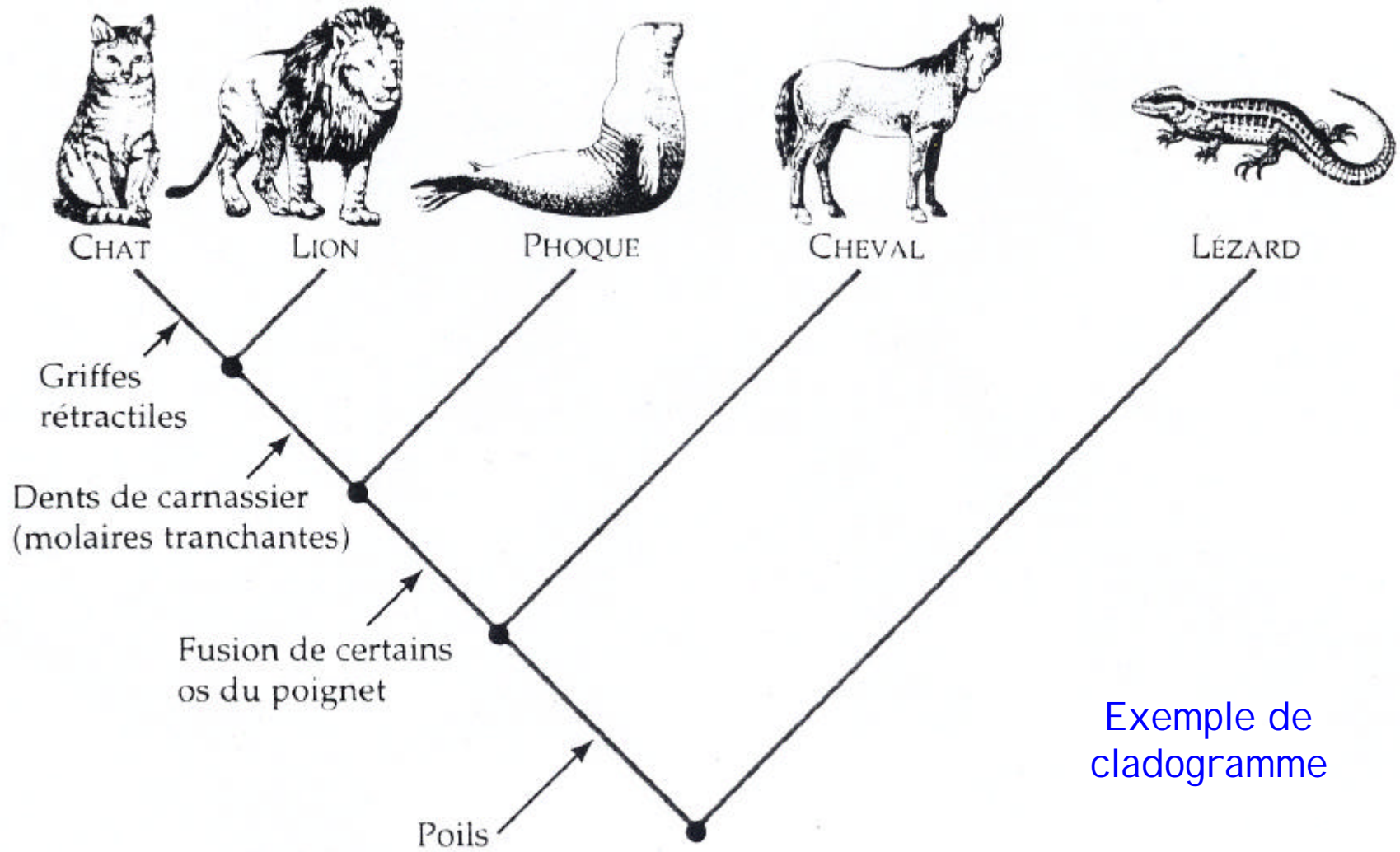
Les « Reptiles » et les « Poissons » sont paraphylétiques

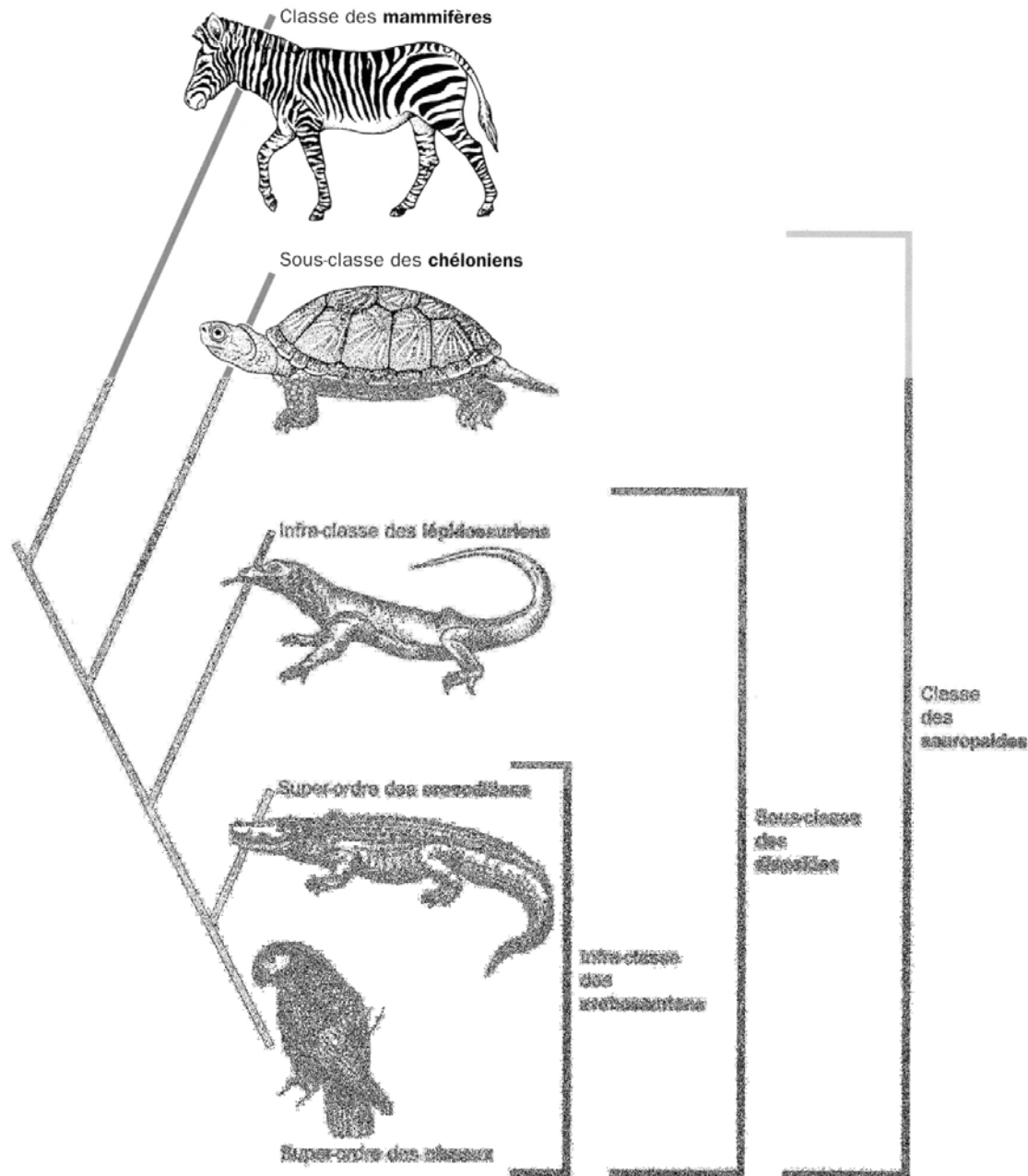


Groupe Polyphylétique

Les « Coelomates » sont polyphylétiques

Classification Cladistique





Cladogramme des Amniotes

A priori, il n'est plus nécessaire d'appliquer une hiérarchie classique aux groupes obtenus. Le terme clade est plus approprié.

Les Sauropsides et les Mammifères sont des **groupes frères**; comme les Oiseaux et les Crocodiliens.

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple trivial (homologies secondaires connues)

Soit un caractère anatomique A, il doit pouvoir être classé en un état **A0** ancestral et **A1 évolué**, dérivant de A0.

L'état ancestral (A0) est dit **plésiomorphe** (*plesio* en grec = voisin) et l'état évolué (A1) est dit **apomorphe** (*apo* en grec = s'éloignant de).

Seul le partage de caractères évolués (apomorphes) autorise à réunir des organismes dans un même groupe.

Ce sont les seuls qui puissent traduire une étroite parenté et qui permettent la construction de groupes monophylétiques.

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

Classification des Primates, Chiroptères et Oiseaux :

- une espèce « type » est prise par groupe
- un groupe extérieur totalement différent du groupe (homme, chauve-souris, oiseau) : un poisson
- les caractères observés et polarisés par rapport au groupe extérieur : mâchoires (présence/absence), membres pairs (nageoires/membres chiridiens); dents (présence/absence); constitution de la mandibule (un seul os/plusieurs os); réserves vitellines (peu/beaucoup); membres pairs antérieurs (transformés en ailes/pas d'aile).

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

mâchoires (présence/absence), membres pairs (nageoires/membres chirodiens); dents (présence/absence); constitution de la mandibule (un seul os/plusieurs os); réserves vitellines (peu/beaucoup); membres pairs antérieurs (transformés en ailes/pas d'aile)

Groupe Extérieur : *a priori* différent

| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|-----------------|-------|---------------|--------|--------|
| 1: Mâchoire | | | | 0 |
| 2: Membres | | | | 0 |
| 3: Dents | | | | 0 |
| 4: Mandibule | | | | 0 |
| 5: Réserves Œuf | | | | 0 |
| 6: Ailes | | | | 0 |

Tous les caractères sont considérés comme anciens = plésiomorphes

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

mâchoires (présence/absence), membres pairs (nageoires/membres chirodiens); dents (présence/absence); constitution de la mandibule (un seul os/plusieurs os); réserves vitellines (peu/beaucoup); membres pairs antérieurs (transformés en ailes/pas d'aile)

| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|-----------------|-------|---------------|--------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | | | | 0 |
| 3: Dents | | | | 0 |
| 4: Mandibule | | | | 0 |
| 5: Réserves Œuf | | | | 0 |
| 6: Ailes | | | | 0 |

Si un caractère est dans le même état que dans le groupe extérieur, il est codé 0 par convention

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

mâchoires (présence/absence), membres pairs (nageoires/membres chirodiens); dents (présence/absence); constitution de la mandibule (un seul os/plusieurs os); réserves vitellines (peu/beaucoup); membres pairs antérieurs (transformés en ailes/pas d'aile)

| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|-----------------|-------|---------------|--------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 3: Dents | | | | 0 |
| 4: Mandibule | | | | 0 |
| 5: Réserves Œuf | | | | 0 |
| 6: Ailes | | | | 0 |

Si un caractère est dans le même état que dans le groupe extérieur, il est codé 0 par convention, **1** dans le cas contraire

La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

mâchoires (présence/absence), membres pairs (nageoires/membres chirodiens); dents (présence/absence); constitution de la mandibule (un seul os/plusieurs os); réserves vitellines (peu/beaucoup); membres pairs antérieurs (transformés en ailes/pas d'aile)

| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|-----------------|-------|---------------|--------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 3: Dents | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 4: Mandibule | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 5: Réserves Œuf | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 6: Ailes | 0 | 1 | 1 | 0 |

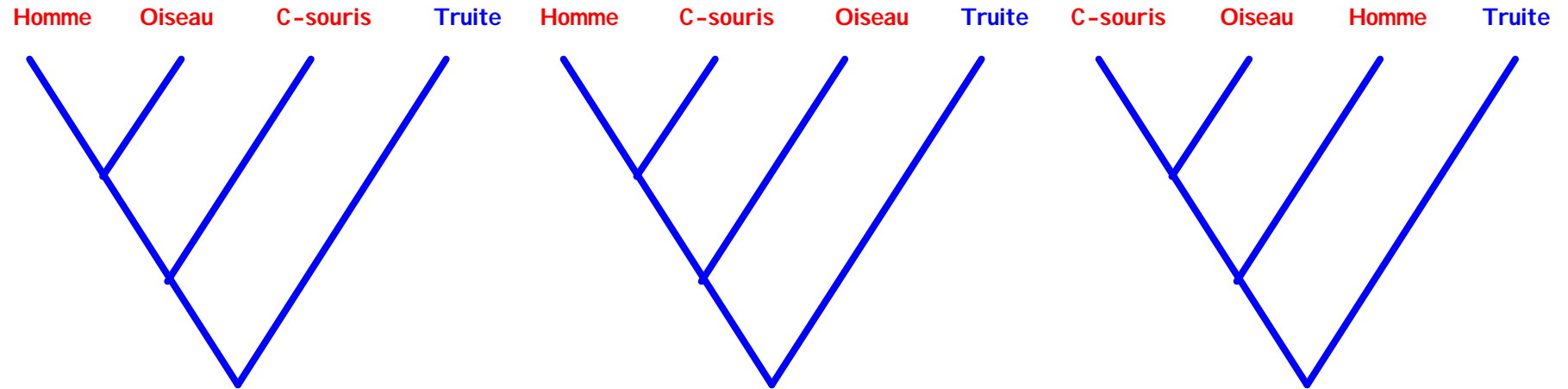
La Classification des espèces : Méthodes

Construction d'un arbre : exemple réel (homologies primaires)

| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|--------------------|-------|---------------|--------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 3: Dents | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 4: Mandibule | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 5: Réserves Œuf | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 6: Ailes | 0 | 1 | 1 | 0 |

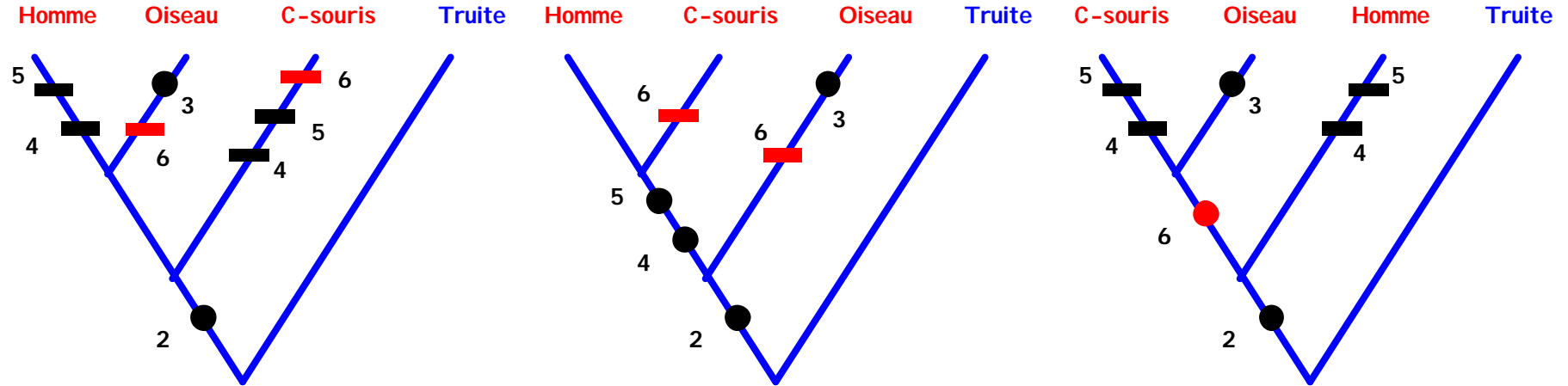
- les caractères 1 et 2 ne sont pas informatifs : pas de séparation
- le caractère 3 dit qu'un oiseau est un oiseau ! Pas d'information (autapomorphie)
- les caractères 4, 5 et 6 sont informatifs

La Classification des espèces : Méthodes



Tous les arbres possibles pour les groupes Homme, Chauve-Souris et Oiseau sont construits en supposant que le groupe Truite est toujours extérieur : c'est la **racine** de l'arbre.

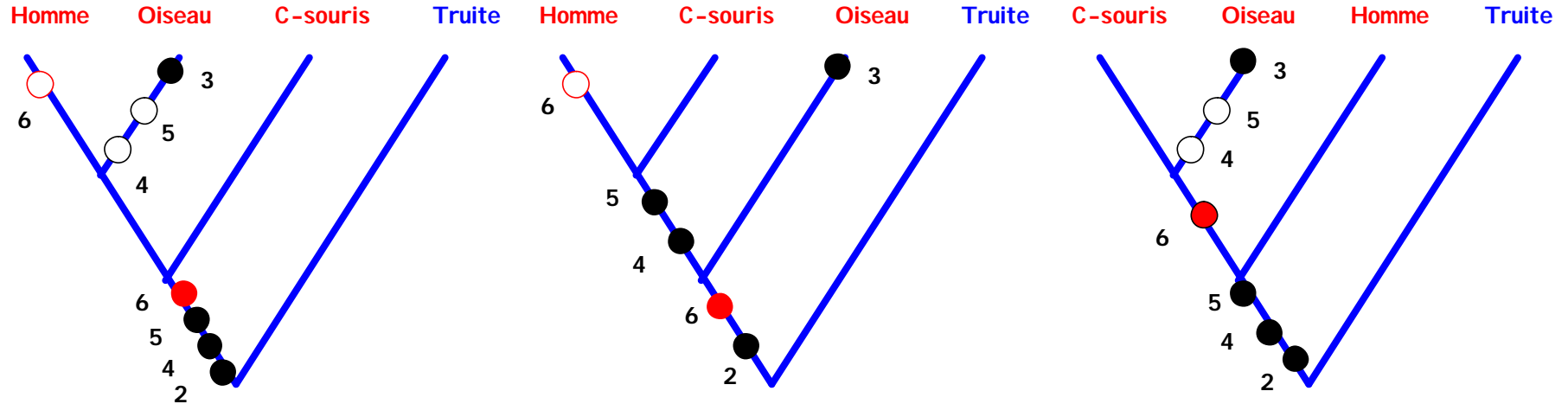
La Classification des espèces : Méthodes



| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|--------------------|----------|---------------|----------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 3: Dents | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 4: Mandibule | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 5: Réserves Œuf | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 6: Ailes | 0 | 1 | 1 | 0 |

Les caractères sont placés sur les arbres en considérant que les homoplasies sont des [convergences](#).

La Classification des espèces : Méthodes



| | Homme | Chauve-souris | Oiseau | Truite |
|--------------------|----------|---------------|----------|--------|
| 1: Mâchoire | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2: Membres | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 3: Dents | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 4: Mandibule | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 5: Réserves Œuf | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 6: Ailes | 0 | 1 | 1 | 0 |

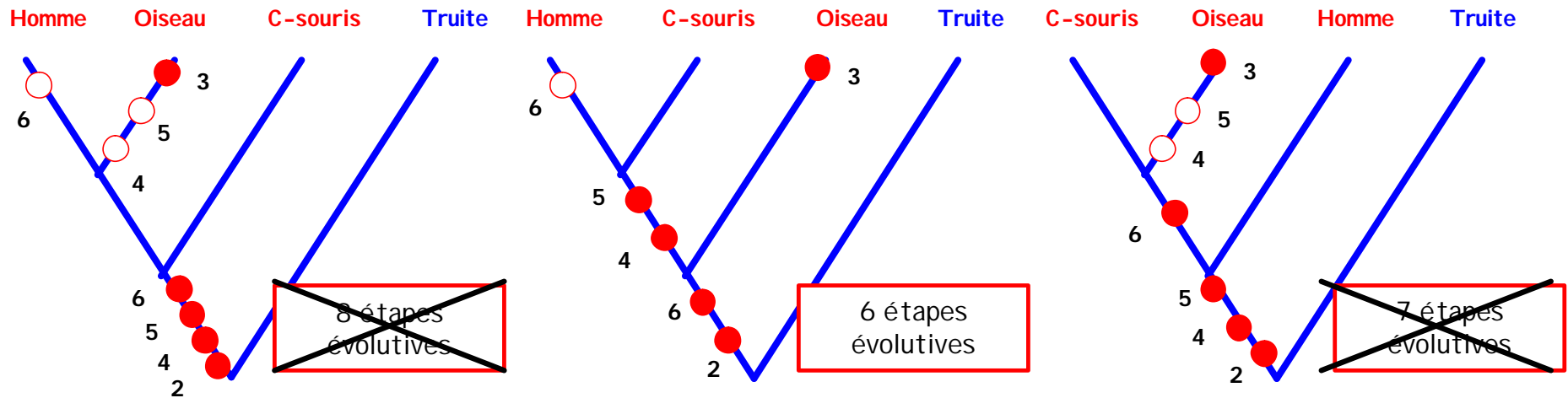
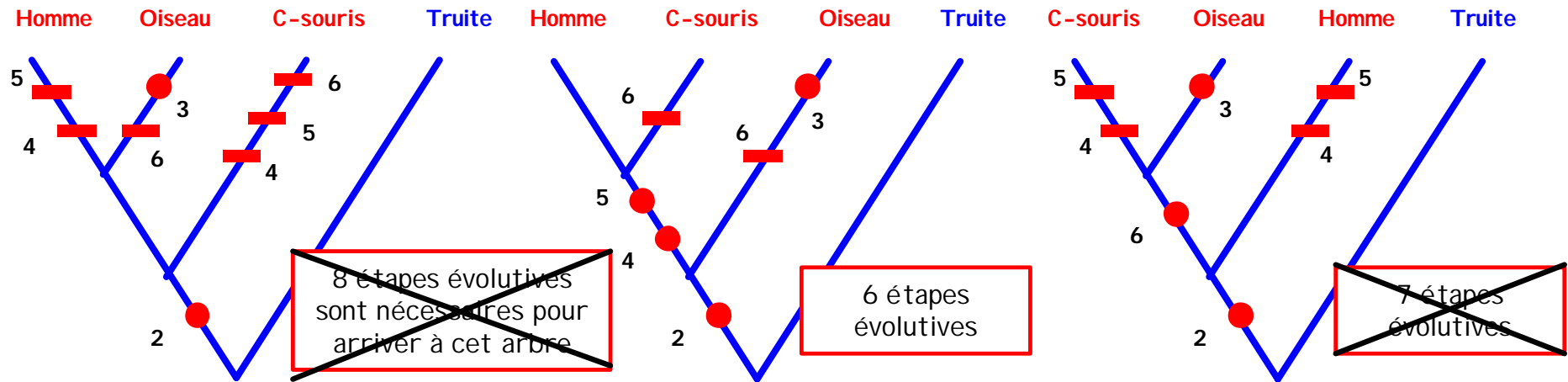
Les caractères sont placés sur les arbres en considérant que les homoplasies sont des réversions.

Apomorphie : 0 -> 1

Réversion : 1 -> 0

La Classification des espèces : Méthodes

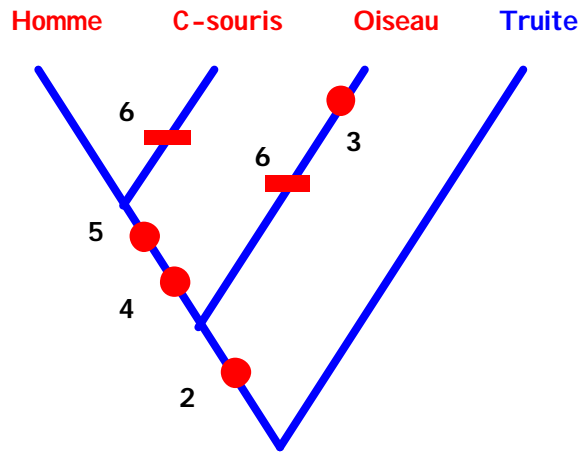
Homoplasies = Convergences



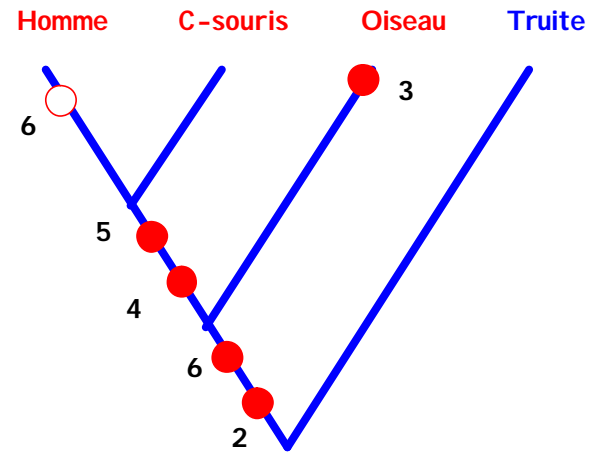
Homoplasies = Réversions

La Classification des espèces : Méthodes

Deux arbres sont donc possibles : ce sont les arbres présentant le nombre de transformations le plus faible. **Principe de la parcimonie** : l'arbre qui nécessite le moins de saut évolutif est le meilleur.



Convergences



Réversions

Les ailes (6) sont apparues par **convergence** chez les Oiseaux et les Chiroptères ou alors les Primates ont perdu leurs ailes par **réversion**. Le choix entre ces deux solutions ne peut se faire (!) qu'avec le recours à de nouvelles espèces à inclure dans l'arbre ou en prenant plus de caractères.

La Classification des espèces : Méthodes

Méthode d'élaboration des cladogrammes est **complexe** et c'est sur elle que repose toute la cladistique.

Actuellement, plusieurs méthodes statistiques ont été développées; la principale = **méthode de parcimonie**.

Quand plusieurs arbres sont possibles, seul le plus simple, le plus économique est retenu.

Limites au calcul :

10 espèces nécessitent la comparaison de **34 459 425** arbres

20 espèces nécessitent la comparaison de **$8 \cdot 10^{21}$** arbres

En plus, il faut connaître la nature des homologies ou faire une hypothèse d'homologie primaire (plan d'organisation ou ontogenèse). Ces hypothèses sont alors formulées en fonction d'un groupe extérieur.

La Classification des espèces : Méthodes

Résumé de la démarche :

- définition du problème : les groupes à classer
- choix des espèces par groupe
- choix de l'extragroupe (une ou quelques espèces)
- choix des caractères : ils doivent être informatifs pour la question posée
- codage et construction de la matrice : (i) hypothèses d'homologie primaire et (ii) polarisation (plésio ou apomorphe)
- exploration des arbres possibles
- choix d'un critère d'analyse des arbres : en cladistique = la parcimonie
- Conclusions : (i) identification des caractères définissant les synapomorphies des différents clades (homologie secondaire); (ii) identification des homoplasies; (iii) proposition d'une classification phylogénétique.

La Classification des espèces : Méthodes

Application de la démarche :

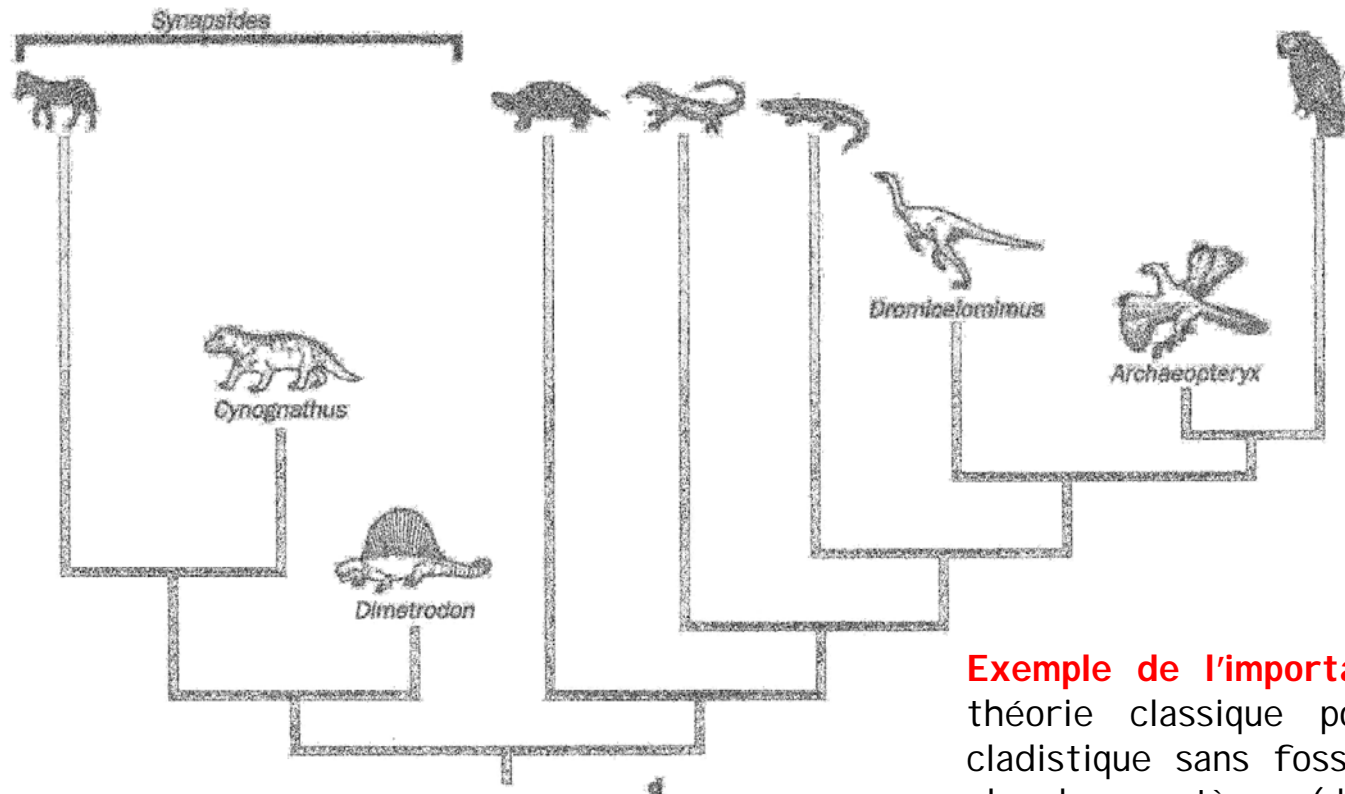
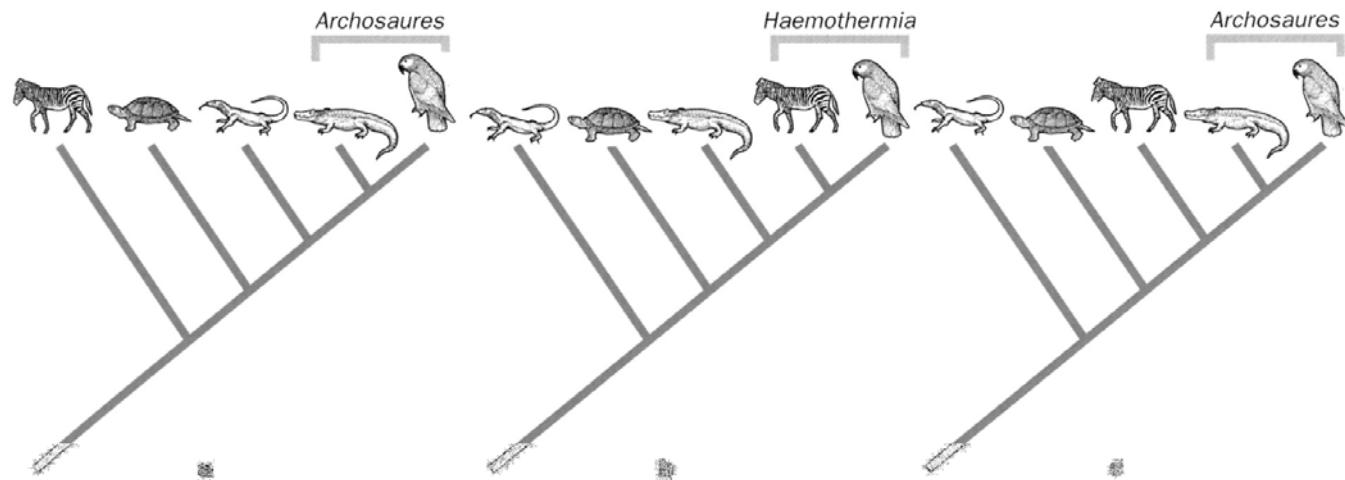
Les hypothèses initiales reposent sur le concept d'homologie et l'existence d'état plésiomorphe et apomorphe.

La méthode cladistique est un outil conceptuel puissant permettant de proposer des cladogrammes reposant sur l'analyse de nombreux caractères.

La pertinence d'un cladogramme doit toutefois s'apprécier en fonction des connaissances acquises séparément (fossiles, phylogénie moléculaire, ...) et non pas sur le seul concept de parcimonie.

L'introduction de nouvelles espèces, ou de fossiles peut changer profondément les arbres obtenus.

Chaque phylogénie proposée doit (1) s'appuyer sur plusieurs classifications indépendantes et (2) refléter un consensus entre les différentes phylogénies établies.



Exemple de l'importance des fossiles : (a) théorie classique pour les Amniotes; (b) cladistique sans fossile; (c) idem mais avec plus de caractères; (d) idem avec des fossiles.

La Classification des espèces : Méthodes

Alternative à cette démarche :

Quantifier la ressemblance entre individus sans hypothèse d'homologie préalable. C'est la **ressemblance générale** qui est considérée. C'est la classification **phénétique**.

En Cladistique, il est impératif de faire un choix entre plésio et apomorphe.

En Phénétique, un **indice global de similitude** est calculé entre deux taxons.

Plusieurs méthodes relèvent de la Phénétique :

- classification numérique (abandonnée)
- classification moléculaire

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : numérique

du grec « *phaino* » = paraître

Pour une classification numérique, les taxons d'un certain rang sont regroupés en taxons de rang supérieur exclusivement en **fonction de leur degré de ressemblance** (homologie et homoplasie = analogie).

Ceci implique une définition du degré de ressemblance et une technique de mesure.

Par exemple on note la **présence** ou l'**absence** d'un caractère (qualitatif). En disposant d'un grand nombre de caractères, des regroupements peuvent alors être faits : des **UTO = unité taxinomique opérationnelle**.

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : numérique

Les partisans de la classification phénétique prétendent que l'**examen d'un grand nombre de caractères fournit un degré d'homologie permettant d'annuler la part d'analogie dans la similitude globale.**

Autre avantage non négligeable = les méthodes mathématiques utilisées (méthodes de classification hiérarchiques) permettent de **traiter rapidement un grand nombre d'espèces**; ce que ne peut pas faire la cladistique.

Actuellement, l'élaboration de dendrogrammes par des méthodes hiérarchiques ascendantes variant par les méthodes de mesure (euclidienne, ex.) et de regroupement (lien simple, liaison moyenne, Ward...) utilisées, ne nécessite pas un ordinateur puissant.

Classification numérique des Chaetodontidae

(d'après Genermont, 1980)

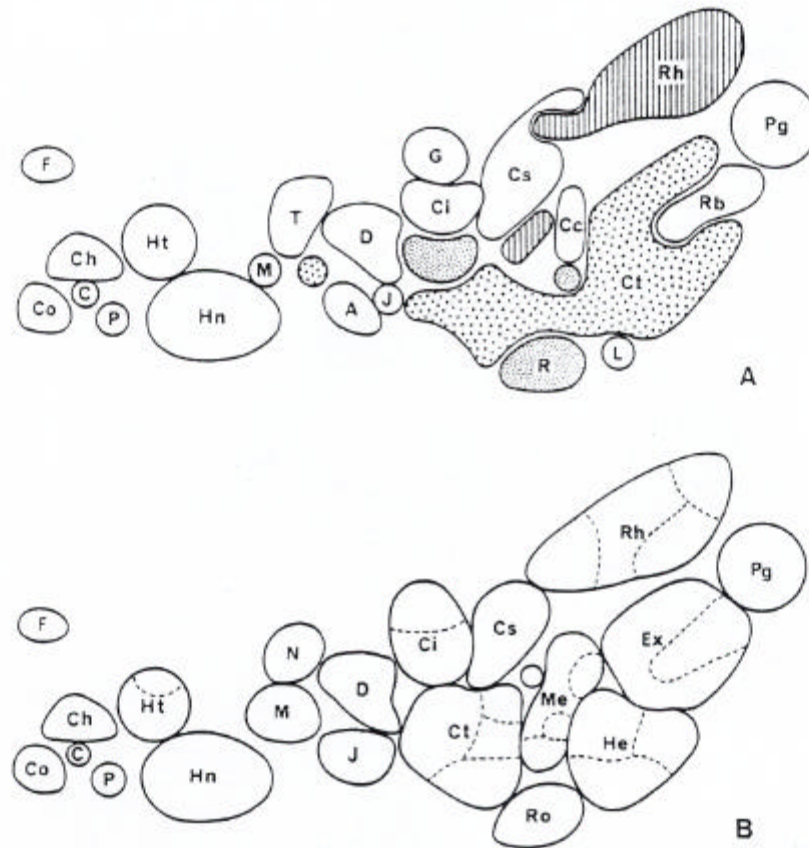


Fig. 1 - Relations interspécifiques de la famille des Chaetodontidae : **A** - suivant la classification actuelle ; **B** - suivant la classification nouvelle proposée.

A : *Amphichaetodon* ; **C** : *Chelmonops* ; **Cc** : *Corallochaetodon* ;
Ch : *Chelmon* ; **Ci** : *Citharoedus* ; **Co** : *Coradion* ; **Cs** : *Chaetodontops* ;
Ct : *Chaetodon* ; **D** : *Discochaetodon* ; **Ex** : *Exornator* ; **F** : *Forcipiger* ;
G : *Gonochaetodon* ; **He** : *Heterochaetodon* ; **Hn** : *Heniochus* ;
Ht : *Hemitaurichthys* ; **J** : *Johnrandallia* ; **M** : *Megaprotodon* ;
Me : *Mesochaetodon* ; **N** : *Nalbantius* ; **P** : *Parachaetodon* ; **Pg** : *Prognathodes* ;
R : *Roa* ; **Rb** : *Rhombochaetodon* ; **Rh** : *Rabdophorus* ; **Ro** : *Roaops* ;
T : *Tetrachaetodon*.

- Interspecific relations in the Chaetodontidae family :
A - according to the present classification ; **B** : according to the new classification proposed.

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : moléculaire

La classification moléculaire repose sur des mesures de la ressemblance des fragments d'ADN ou ARN (appariements, etc); donc c'est une méthode **phénétique**.

La **comparaison** des **génomés** de deux espèces constitue la mesure la plus directe de la proximité phylogénétique. **Les séquences de base homologues correspondent à celles héritées d'un ancêtre commun.**

La systématique est devenue phylogénétique-moléculaire.

Il existe 3 méthodes de comparaison :

- l'hybridation ADN-ADN,
- la cartographie de restriction,
- le séquençage de l'ADN
(la plus précise des méthodes, mais aussi la plus fastidieuse)

Classification moléculaire

Comment « marche » une hybridation ADN-ADN ?

Quand on fait bouillir double hélice d'ADN; les ponts hydrogènes (les liaisons les plus faibles) se rompent.

Quand la température baisse, le mouvement des brins est aléatoire dans la solution et les séquences complémentaires s'associent (ponts hydrogènes) par appariement des bases complémentaires (**A**dénine-**T**hymine; **C**ytosine-**G**uanine).

A basse température, il y a beaucoup de mésalliance. Par contre, à 60°, il faut qu'il y ait au moins 80% de base complémentaires pour qu'il y ait appariement stable.

La destruction des brins **nouvellement appariés** est fonction du nombre de liaisons hydrogène existant entre eux : plus la température est faible (facile de détruire), moins les brins sont appariés.

Si un des brins a été marqué radioactivement, la mesure de la quantité de radioactivité en fonction de la température de dénaturation des brins nouvellement appariés est donc une mesure du degré d'appariement.

Classification moléculaire

La différence entre les molécules d'ADN de deux espèces est un indice de leur éloignement généalogique, **si on admet que l'ADN évolue à un rythme moyen identique dans chaque lignée étudiée**. Vrai pour les oiseaux (Sibley & Ahlquist, 1986, Pour La Science).

Si on peut établir une relation entre la séparation de deux espèces et un événement géologique (date absolue) on peut alors **étalonner l'horloge nucléaire**. Pour les oiseaux, Sibley & Ahlquist (1986) donnent une réduction de la température de séparation de 1°C pour une période de 4.5 millions d'années.

Toutefois, récemment, des mesures faites sur l'ADN mitochondrial ont permis de montrer que sur un court laps de temps (quelques générations), le taux de mutation pouvait être beaucoup plus important qu'on ne le suppose et qu'il pouvait donc apparaître des phénomènes d'**hétéroplasmie** : deux séquences d'ADNmt différentes chez le même individu (Gibbons, 1998, La Recherche). Les rythmes rapides ne peuvent concerner que le court terme et les rythmes plus lents pour le long terme. Cela ne remettrait pas en cause toutes les études faites sur le long terme, ex : colonisation de l'Amérique, etc. (Gibbons, 1998).

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : moléculaire

Actuellement, les développements des techniques d'analyse permettent le **séquençage rapide du génome** (au moins en partie).

Les caractères observés sont les **séquences** de nucléotides (acides aminés). La ressemblance est évaluée par une **distance** entre taxon = le **pourcentage de nucléotides (acides aminés) différents entre les deux espèces**.

A partir d'une matrice distance **plusieurs méthodes** sont disponibles pour construire un arbre :

- **méthode UPGMA** (*Unweighted Pair Group Method using Averages*) : la plus simple, mais **nécessite que les séquences évoluent à la même vitesse** sur toutes les branches de l'arbre (vitesse de mutation)
- **méthode du Neighbor-Joining** : la plus élaborée; ne nécessite pas une hypothèse de constance de la vitesse

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : moléculaire

```

ESPÈCES                               Séquences alignées →
Carpe commune  SLSDKDKAAV KIAWAKISPK ADDIGAEALG RMLTVYPQTK TYFAHWADLS PGSGPVKHGK
Homme           V--PA--TN-  -A--G-VGAH -GEY-----E --FLSF-T--  ---P-F*--- H--AQ--GHG
Roussette      V--SA--TNI  -A--D-VGGN -GEY-----E --FLSF-T--  ---P-F*--- H--AQ--GHG
Coq domestique V--AA--NN-  -GIFT--AGH -EEY---T-E  --F-T--P--  ---P-F*--- H--AQI-GHG
    
```

```

                               Séquences alignées →
KVMGAVGDA VSKIDDLVGG LASLSELHAS KLRVDPANFK ILANHIVVGI MFYLPDGFPP
-KVAD-LTN- -AHV--MPNA  -SA--D---H  -----V--- L-SHCLL-TL AAH--AE-T-
-KVGD-LTN- -GHL---P-A  -SA--D---Y  -----V--- L-SHCLL-TL ANH--S--T-
-KVVA-LIE- ANH---IA-T  -SK--D---H  -----V--- L-GQCPL-VV AIHR-AALT-
    
```

```

~ Séquences alignées ~
EVHMSVDKPF QNLALALSEK YR
A--A-L---L ASVSTV-TS-
A--A-L---L ASVSTV-TS-
A--A-L---L CAVGTV--TA-
    
```

Matrice de Distances = pourcentage de différences

Séquences alignées d'une portion de l'hémoglobine a. Tiret = identité avec première ligne; étoile = absence

| | Carpe | Homme | Roussette | Coq |
|-----------|-------|-------|-----------|-----|
| Carpe | 0 | | | |
| Homme | 52.11 | 0 | | |
| Roussette | 50.70 | 9.93 | 0 | |
| Coq | 52.82 | 29.79 | 31.21 | 0 |

La Classification des espèces : Méthodes

| | Carpe | Homme | Roussette | Coq |
|-----------|-------|-------|-----------|-----|
| Carpe | 0 | | | |
| Homme | 52.11 | 0 | | |
| Roussette | 50.70 | 9.93 | 0 | |
| Coq | 52.82 | 29.79 | 31.21 | 0 |

Distance la plus petite.
Racine à Dist/2 = 5%

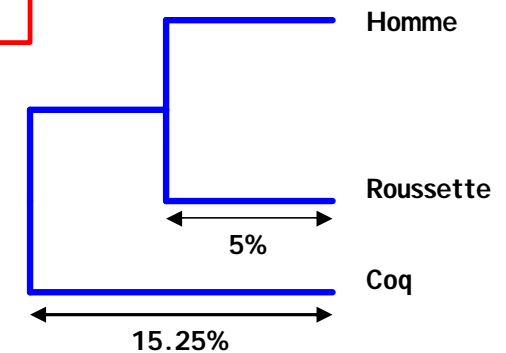
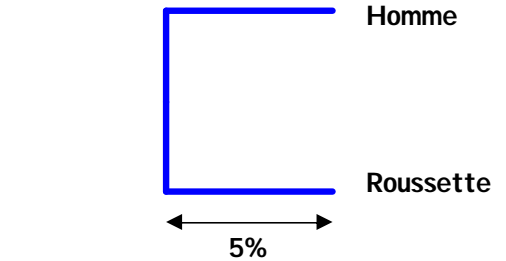
Méthode UPGMA

| | M | Carpe | Coq |
|-------|-------|-------|-----|
| M | 0 | | |
| Carpe | 51.40 | 0 | |
| Coq | 30.50 | 52.82 | 0 |

$$D(M, \text{Carpe}) = (52.11 + 50.70) / 2 = 51.40$$

$$D(M, \text{Coq}) = (29.79 + 31.21) / 2 = 30.50$$

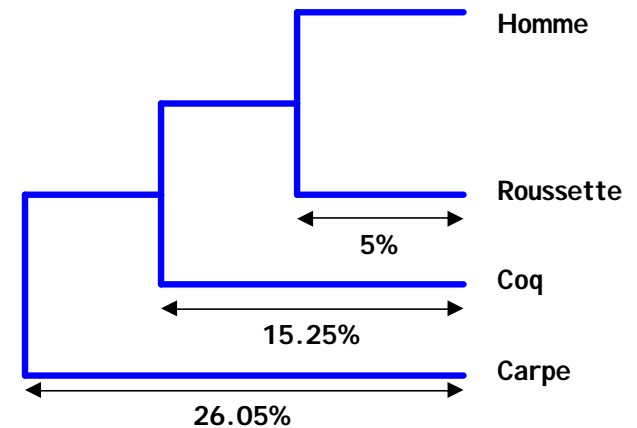
$$\text{Distance la plus petite} = 30.50 / 2 = 15.25$$



| | A | Carpe |
|-------|-------|-------|
| A | 0 | |
| Carpe | 52.11 | 0 |

$$D(A, \text{Carpe}) = (51.40 + 52.82) / 2 = 52.11$$

$$\text{Distance la plus petite} = 52.11 / 2 = 26.05$$



La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : moléculaire

Les mesures de *bootstrap* :

- à partir des données (séquences) de très nombreux arbres sont construits par *tirage au sort, avec remise*, des nucléotides
- le nombre de fois où une association entre des taxons apparaît est exprimée en fonction du nombre de tirages faits (plusieurs milliers !)
- ce pourcentage est figuré dans l'arbre final retenu comme élément d'appréciation de la **robustesse** de l'arbre

La Classification des espèces : Méthodes

Classification Phénétique : moléculaire

A côté des méthodes UPGMA ou Neighbor-Joining, il existe de nombreuses autres méthodes de construction d'arbres.

Le principe est toujours le même : (1) séquençage des nucléotides; (2) alignement des séquences; (3) analyse des alignements.

Dans les premières méthodes, les distances sont calculées pour former des matrices. Des méthodes probabilistes fonctionnent sans matrice de distance, mais en établissant des hypothèses sur les probabilités de passage d'un nucléotide à un autre.

Les méthodes cladistiques peuvent s'appliquer à des données de séquence, mais les méthodes probabilistes ne fonctionnent que sur les données de séquence (les caractères morphologiques sont « intégrés » et ne permettent pas le calcul d'une probabilité).

La Classification des espèces

- Objectifs : pourquoi classer les espèces
- Historique : comment et pourquoi faire évoluer les classifications
- Les méthodes actuelles de classification
- Comment analyser les classifications produites
- A quoi ressemble la classification actuelles des espèces ?

La Classification des espèces : Analyse

Classification Phénétique : moléculaire

Différences de fond avec la méthode cladistique :

- (1) les caractères observés (des séquences) ne sont pas polarisés (état primitif ou évolué)
- (2) les cladogrammes issus de classification moléculaire ne permettent pas d'identifier les homologies et les homoplasies

Similarités avec la méthode cladistique :

- (1) construction d'un arbre établissant des parentés entre espèces ou taxons
- (2) les conflits entre arbres morphologiques **et** arbres moléculaires = conflit entre arbres morphologiques **ou** arbres moléculaires
- (3) nécessité de recourir à des méthodes de **consensus**

La Classification des espèces : Analyse

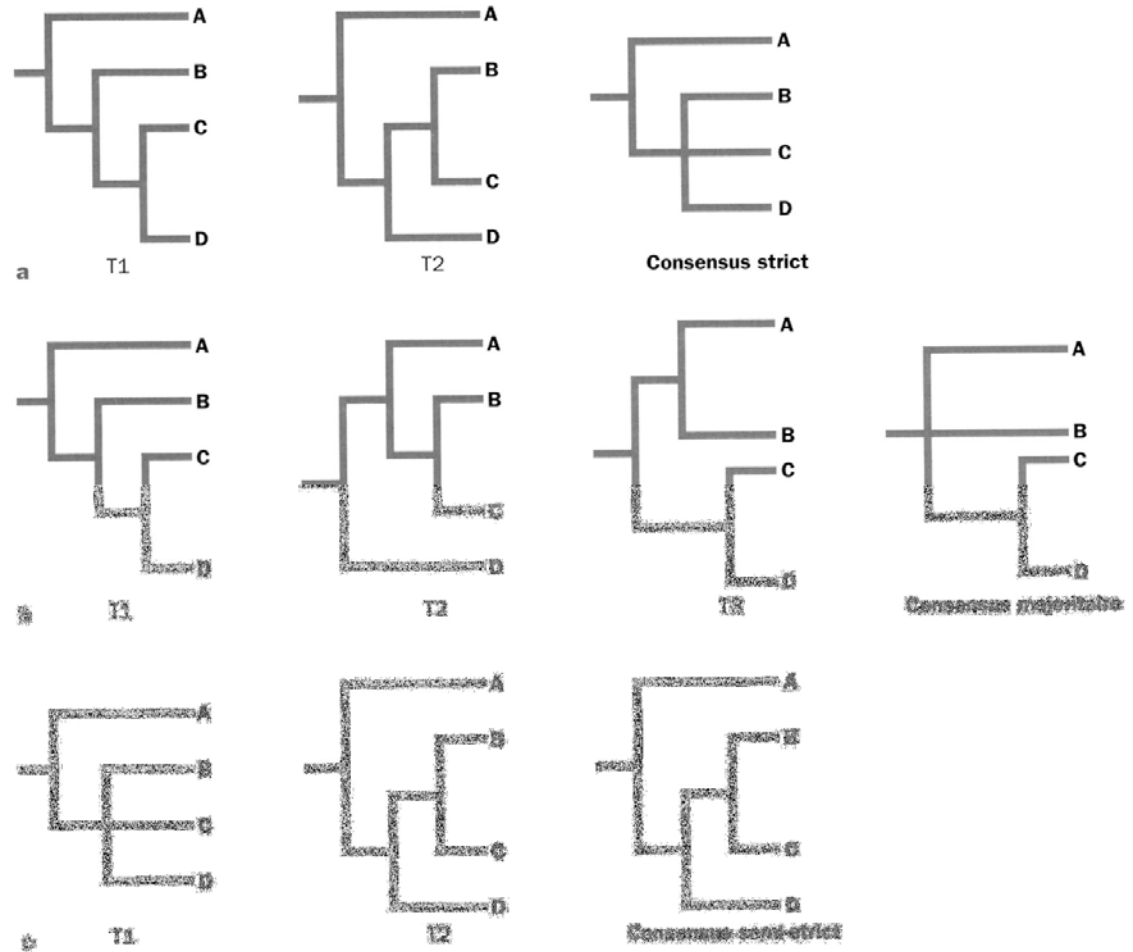
Recherche de Consensus

Ces techniques vont mettre l'accent sur la « stabilité » d'un nœud donné (restitution par plusieurs arbres).

(a) Seuls les nœuds retrouvés sur tous les arbres sont conservés.

(b) Seuls les branchements obtenus majoritairement sont conservés.

(c) Applicable avec les arbres irrésolus (multifurcations).



La Classification des espèces

- Objectifs : pourquoi classer les espèces
- Historique : comment et pourquoi faire évoluer les classifications
- Les méthodes actuelles de classification
- Comment analyser les classifications produites
- A quoi ressemble la classification actuelles des espèces ?
 - les « Procaryotes » est les « Eucaryotes »
 - les « algues »
 - les « Protostomiens »
 - les « Poissons »
 - les « Reptiles »

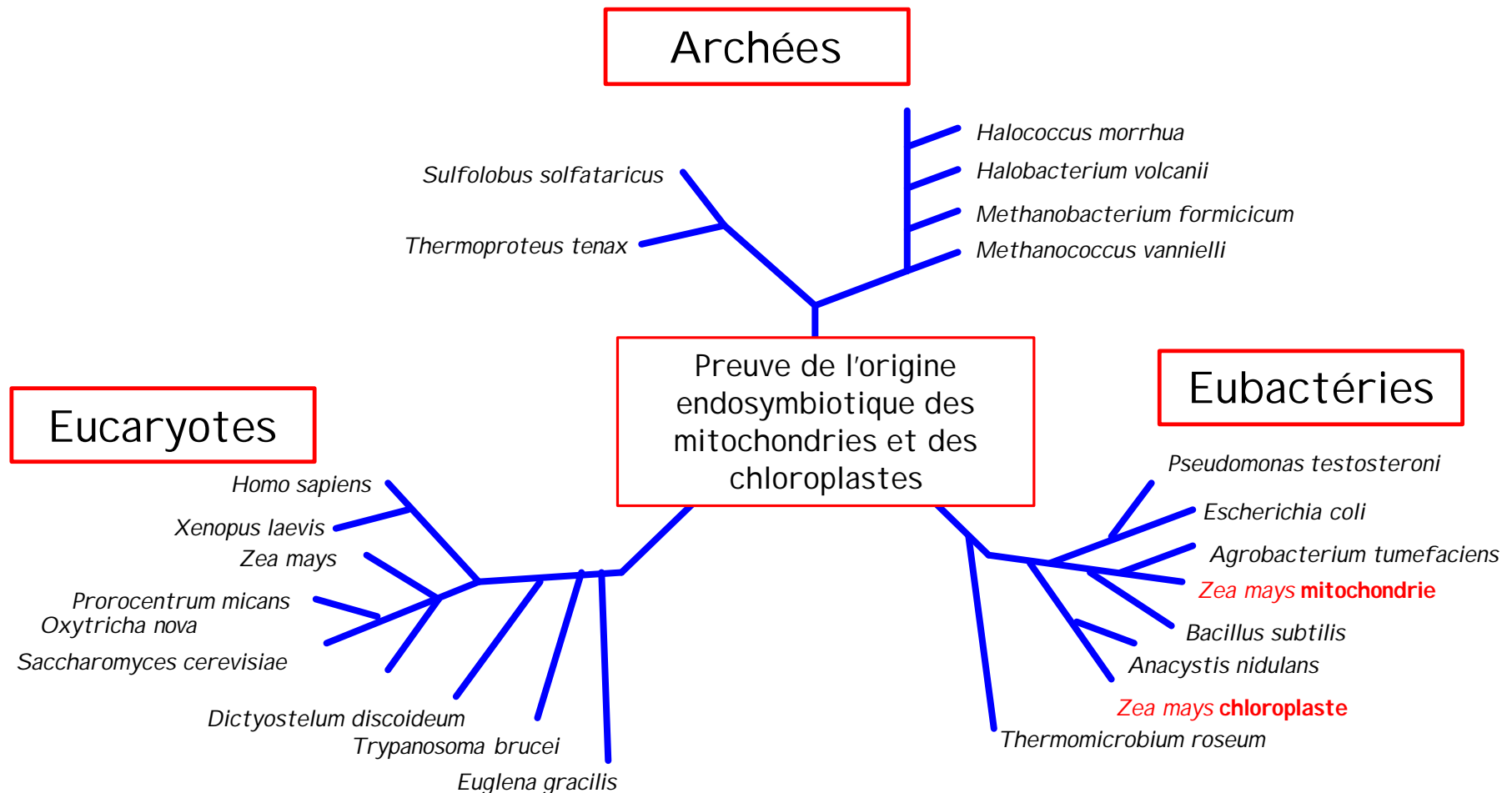
La Classification des espèces : Actuel

| Haeckel (1894) Trois Règnes | Whittaker (1969) Cinq Règnes | Woese & Fox (1977) Six Règnes | Woese (1990) Trois Domaines |
|--------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------|
| Animal | Animal | Animal | Eucaryote |
| Végétal | Champignon | Champignon | |
| | Végétal | Végétal | |
| Protozoaire | Protiste | Protiste | |
| | Monères | Archéobactérie | Archée |
| | | Eubactérie | Eubactérie |

La Classification des espèces : Actuel

Woese *et al.* (1977) : séquences ribosomiques

Woese & Olsen (1986) : idem + 16S des mitochondries et des chloroplastes



La Classification des espèces : Actuel

Archées

- membrane cellulaire à lipides particuliers : liaison éther entre acide gras et alcool
- lipides de la membrane en bi-couche (comme Eubactéries et Eucaryotes) mais aussi en mono-couche

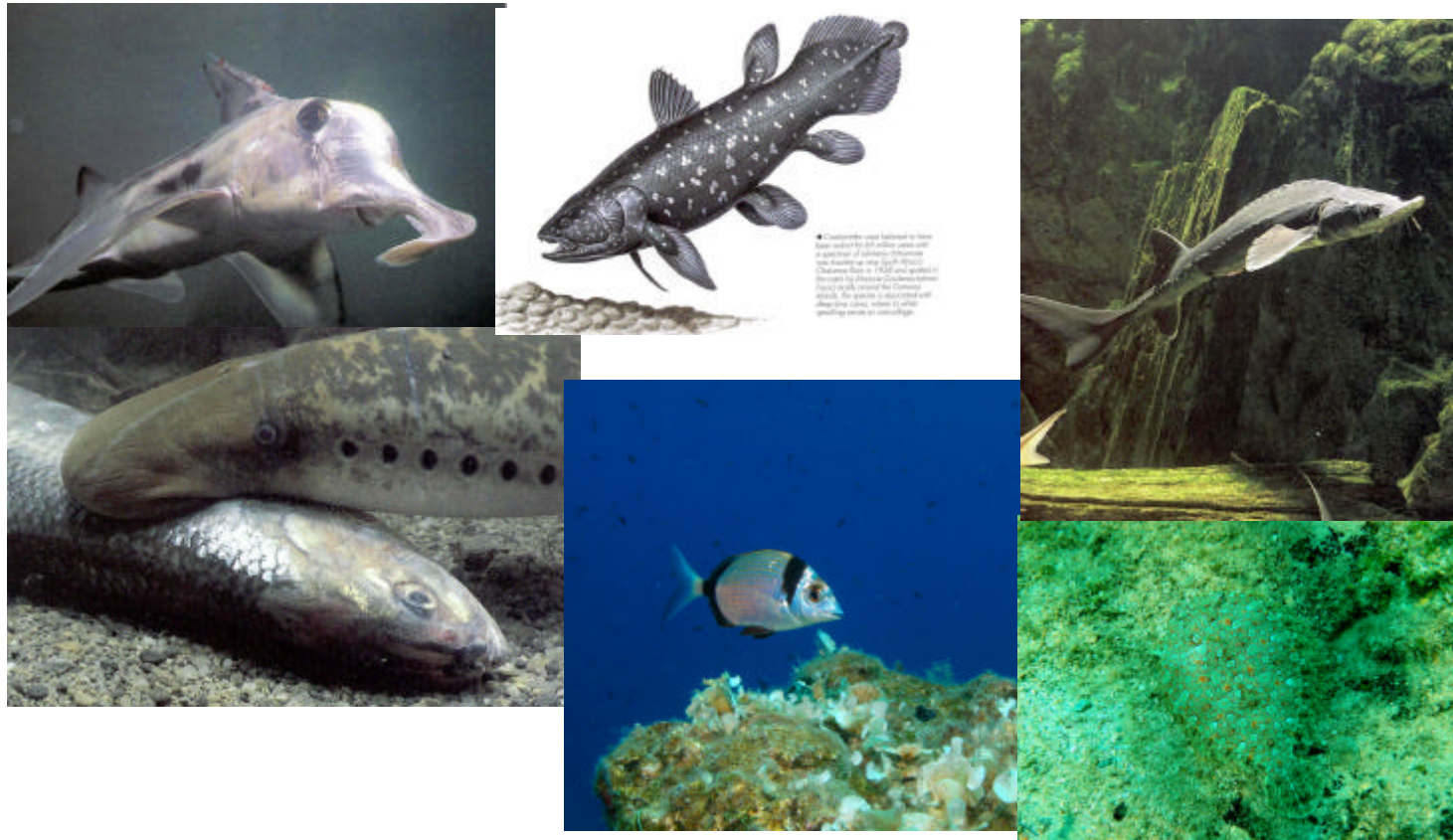
Eubactéries

- membrane cellulaire avec de l'acide muramique

Eucaryotes

- ADN dans un noyau délimité par une enveloppe nucléaire
- microtubules (polymères de tubuline) = constituant majeur du cytosquelette
- flagelle à structure unique (9 doublets ou triplets et 2 doublets centraux)
- présence de mitochondries
- sexualité

La Classification des espèces : Actuel



Tous des **Poissons** ?

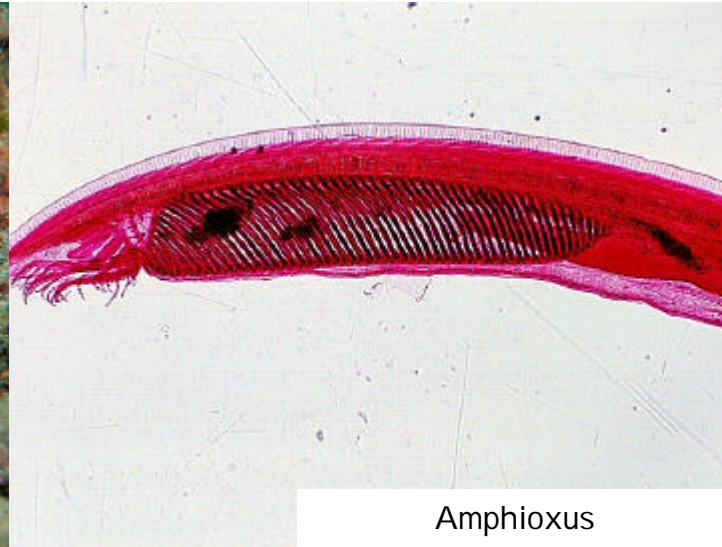
Oui, mais pourquoi ? Est-ce un groupe phylogénétiquement homogène = **monophylétique** ?

La Classification des espèces : Actuel

- l'apparition d'une corde (même transitoire) est nouvelle (apomorphie)
- les Tuniciers (**Urochordés**) en ont une comme les « **vertébrés** »



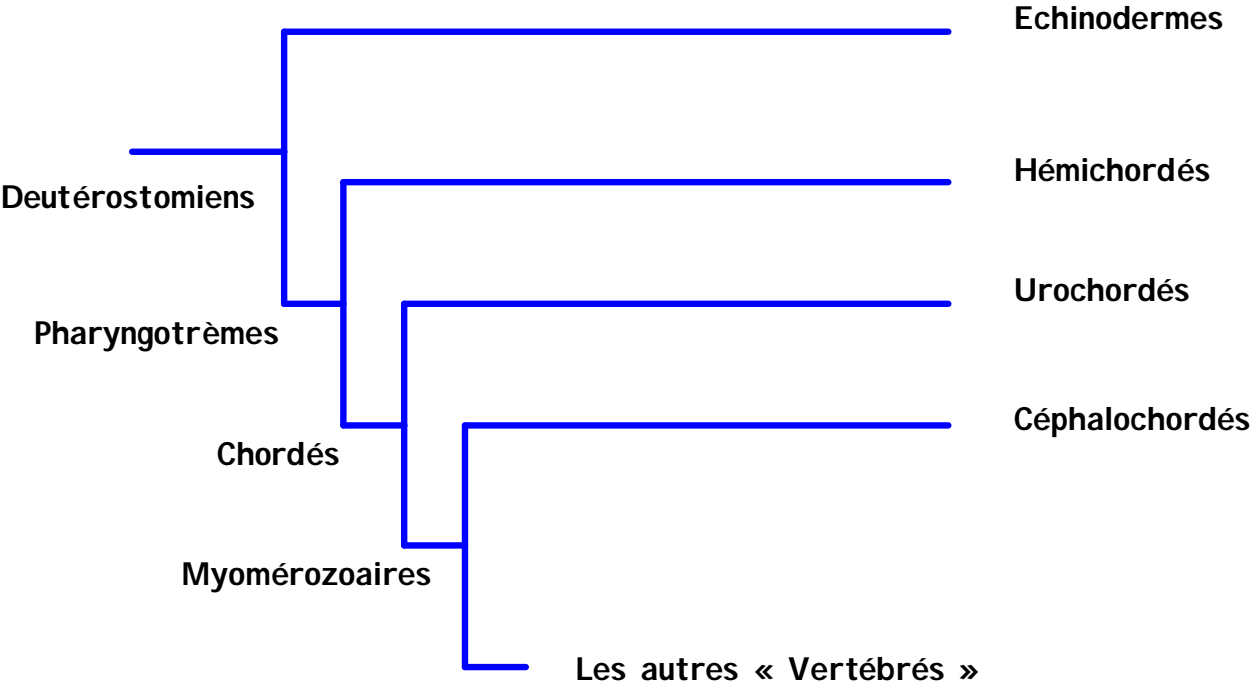
Herdmania momus



Amphioxus

- Tous les « vertébrés » ont une corde à l'état embryonnaire

La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel

- apparition d'un crâne (apomorphie)

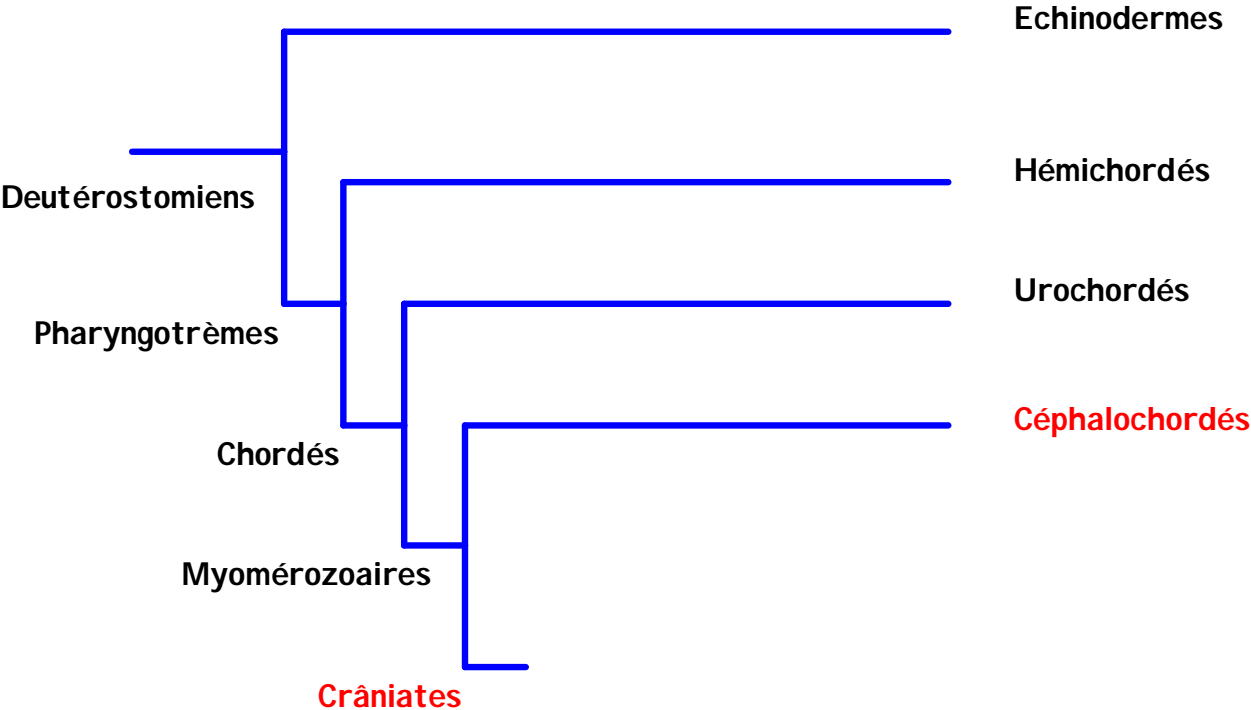


Homme



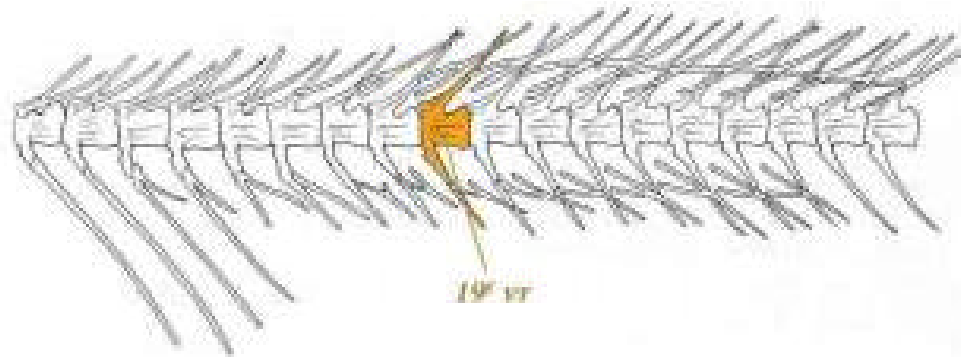
Ophiacodon
(Synapside fossile)

La Classification des espèces : Actuel

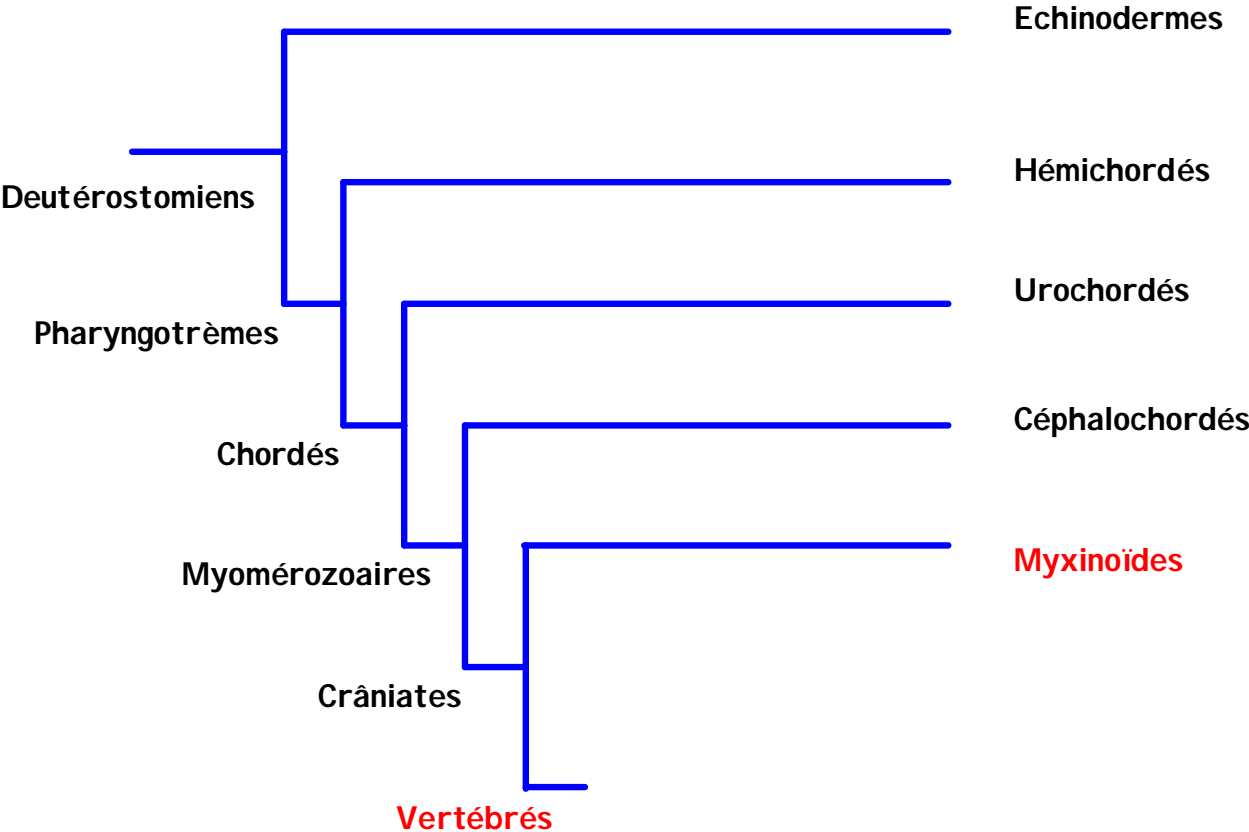


La Classification des espèces : Actuel

- apparition de vertèbres vraies et d'un appareil branchial (transitoire) avec des arcs branchiaux chez les **Vertébrés** vrais
- deux canaux semi-circulaires (au moins) chez les Vertébrés, un seul chez les **Myxines**

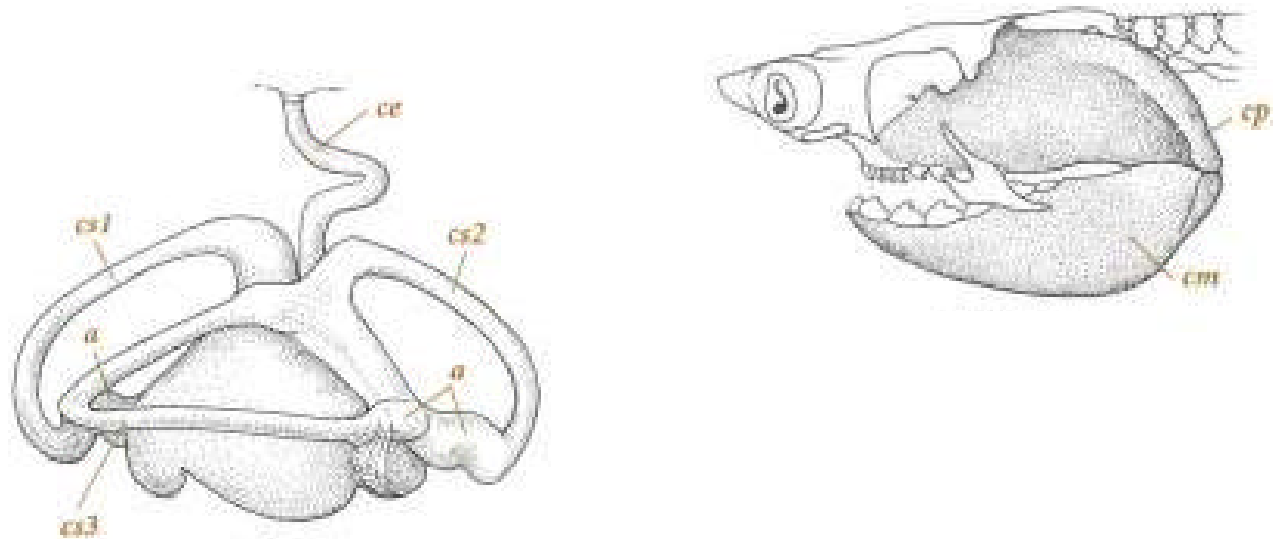


La Classification des espèces : Actuel

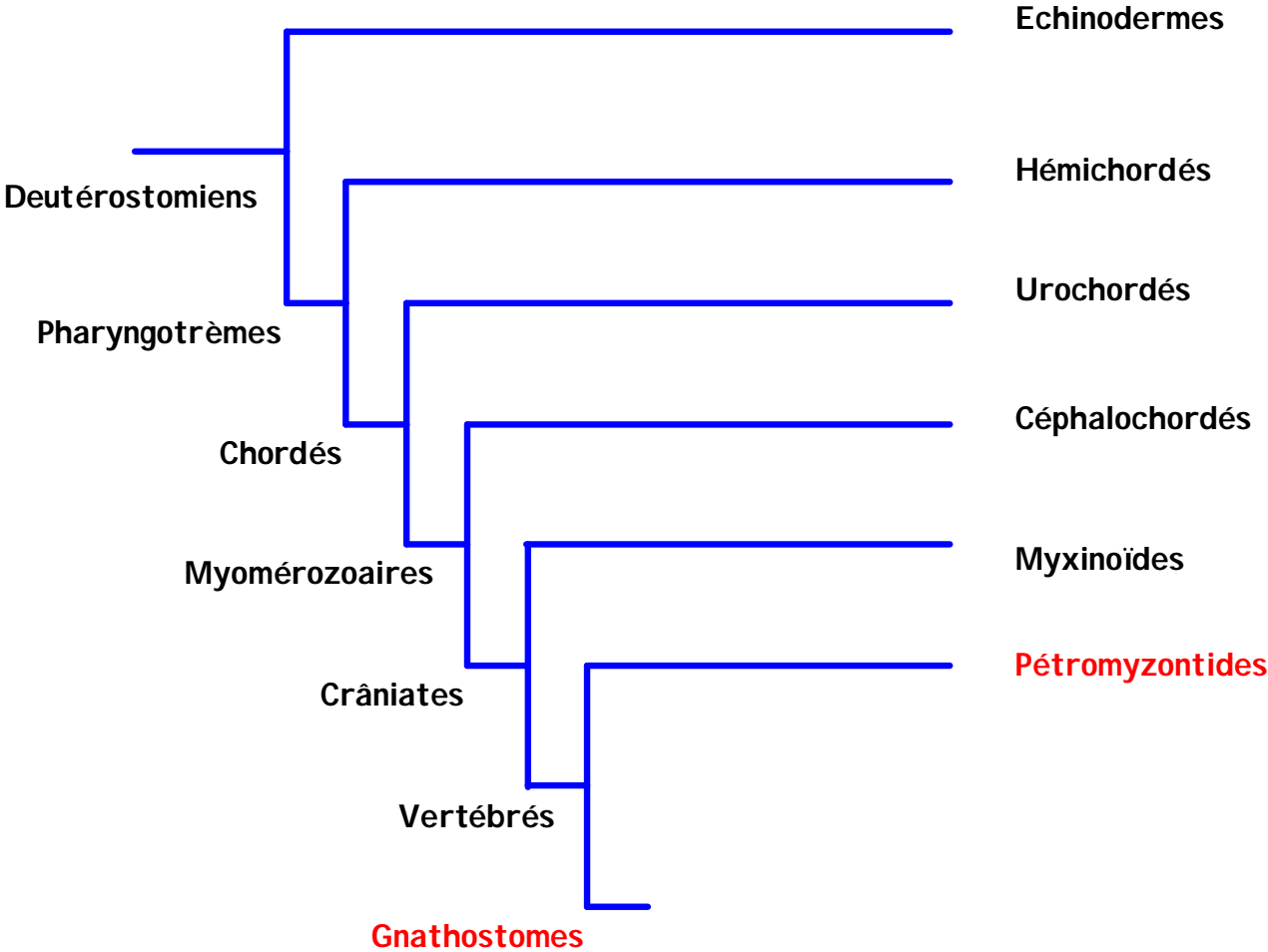


La Classification des espèces : Actuel

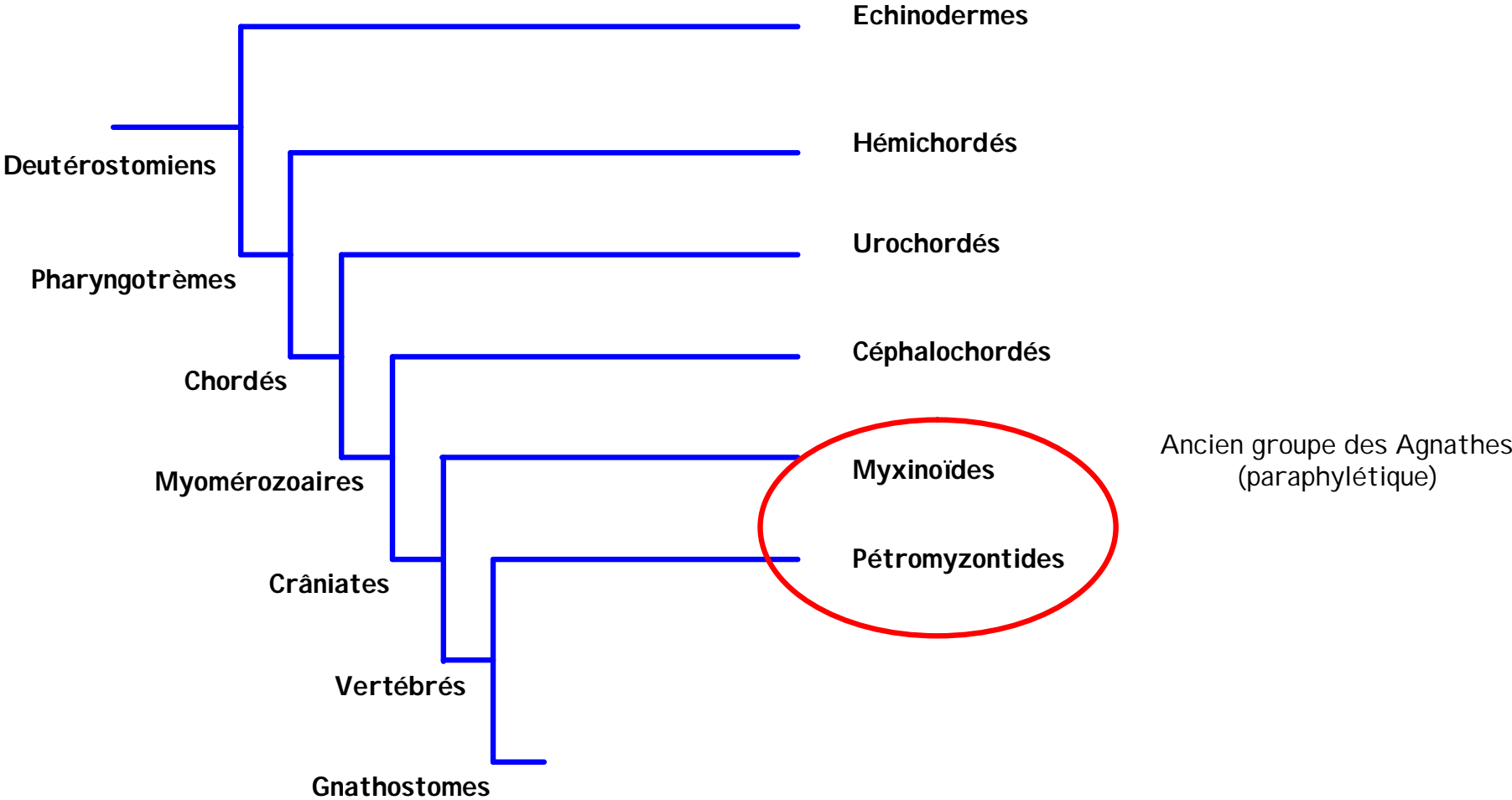
- apparition d'une mâchoire chez les [Gnathostomes](#) avec une mandibule supérieure bilatérale (cartilages ptérygopalatocarrés) et une mandibule inférieure bilatérale (cartilages de Meckel); ensemble issu de l'arc branchial le plus antérieur
- trois canaux semi-circulaires (deux chez les Lamproies = [Pétromyzontides](#))
- gaine de myéline
- hémoglobine à deux chaînes



La Classification des espèces : Actuel



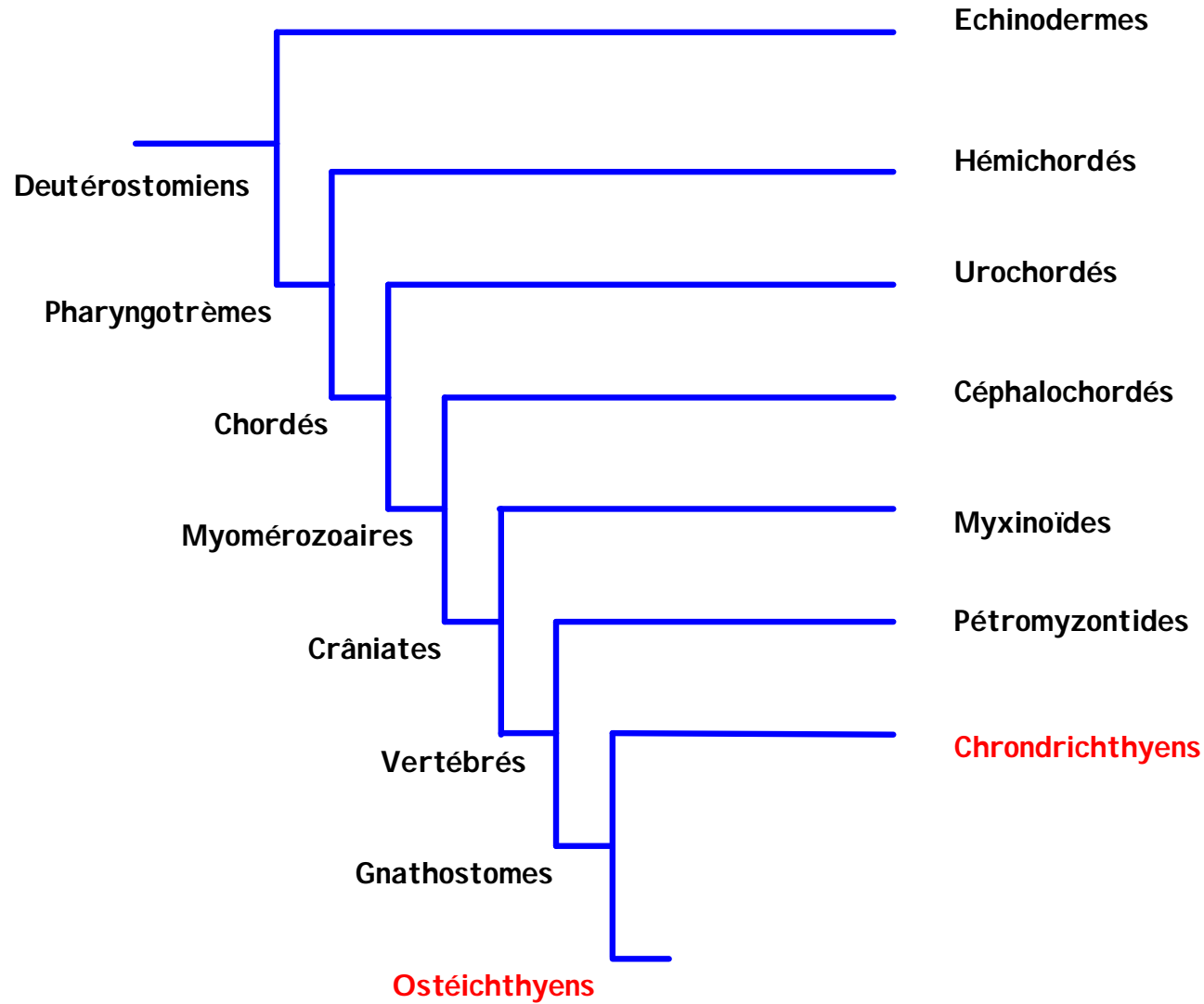
La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel

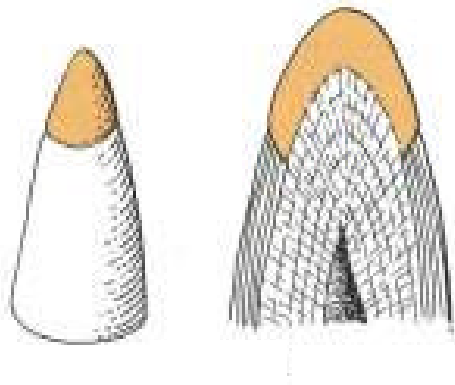
- apparition d'os véritable à partir de la matrice cartilagineuse embryonnaire (os endochondral) chez les [Ostéichthyens](#). Conservation du cartilage chez les [Chondrichthyens](#)
- présence de sacs aériens connectés au tube digestif chez les Ostéichthyens : primitivement des poumons mais secondairement une vessie gazeuse (= vessie natatoire).

La Classification des espèces : Actuel

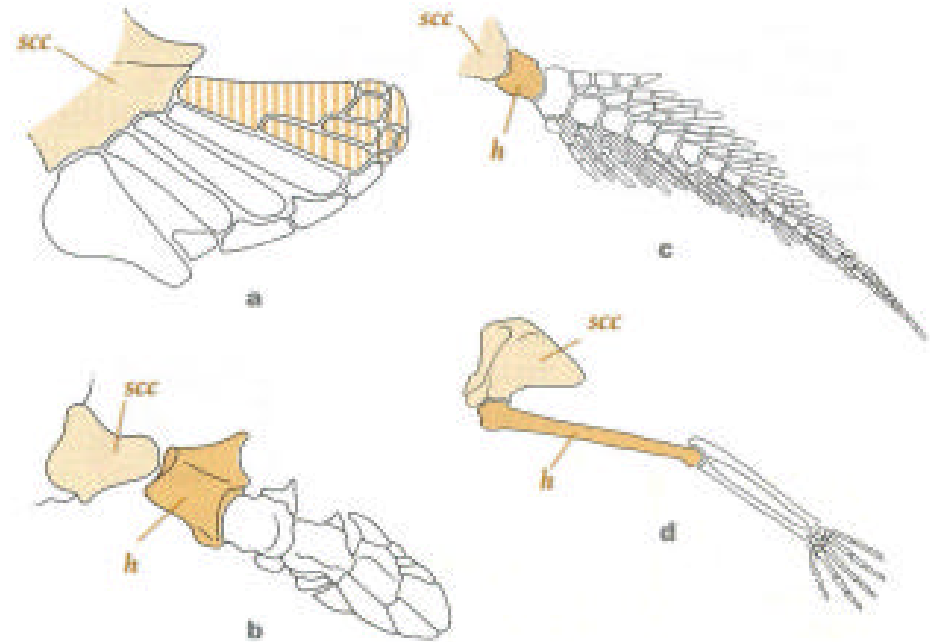


La Classification des espèces : Actuel

- le squelette des membres pairs est monobasal (s'attache aux ceintures par une pièce unique) chez les Sarcoptérygiens et pluribasal chez les Actinoptérygiens.
- présence d'émail vrai sur les dents (Sarcoptérygiens) ou capuchon minéralisé (= acrodine; Actinoptérygiens)

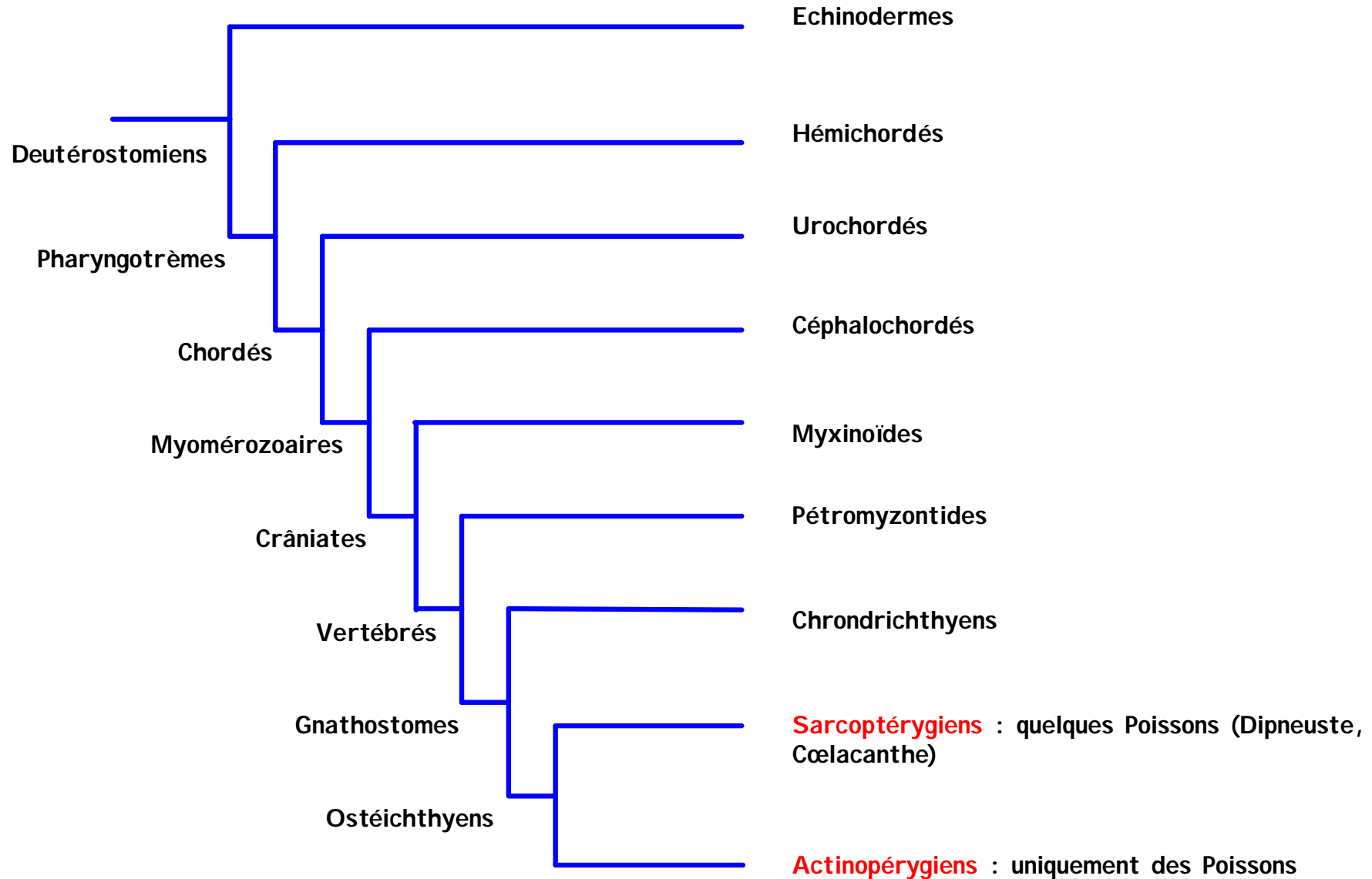


Capuchon minéralisé d'acrodine
(Actinoptérygiens)

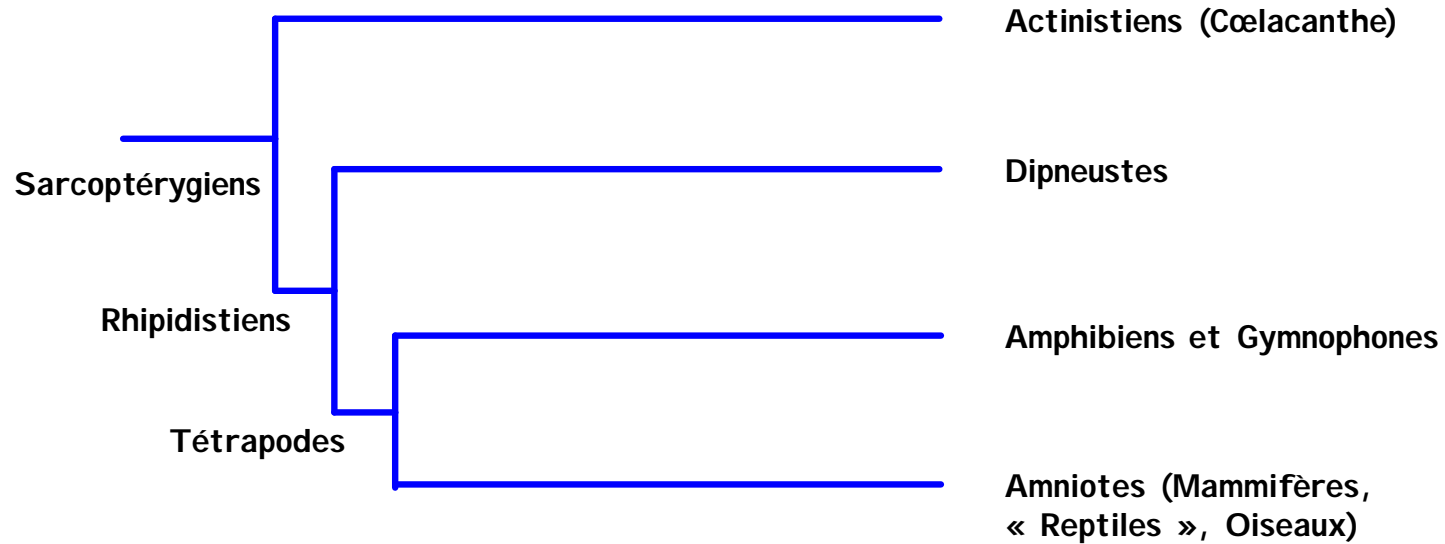


Actinoptérygien : (a) esturgeon; Sarcoptérygiens : (b) coelacanth, (c) dipneuste, (d) homme

La Classification des espèces : Actuel

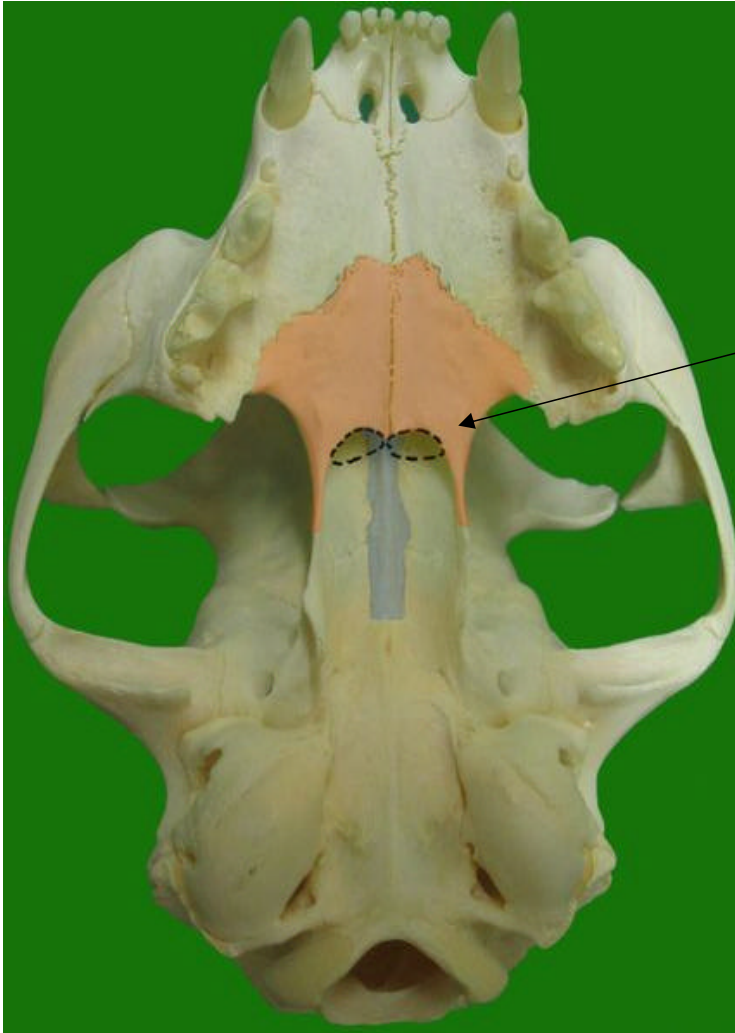


La Classification des espèces : Actuel



Rhipidistiens : (1) Poumon fonctionnel muni d'alvéoles; (2) cœur à 2 oreillettes; (3) présence de choane

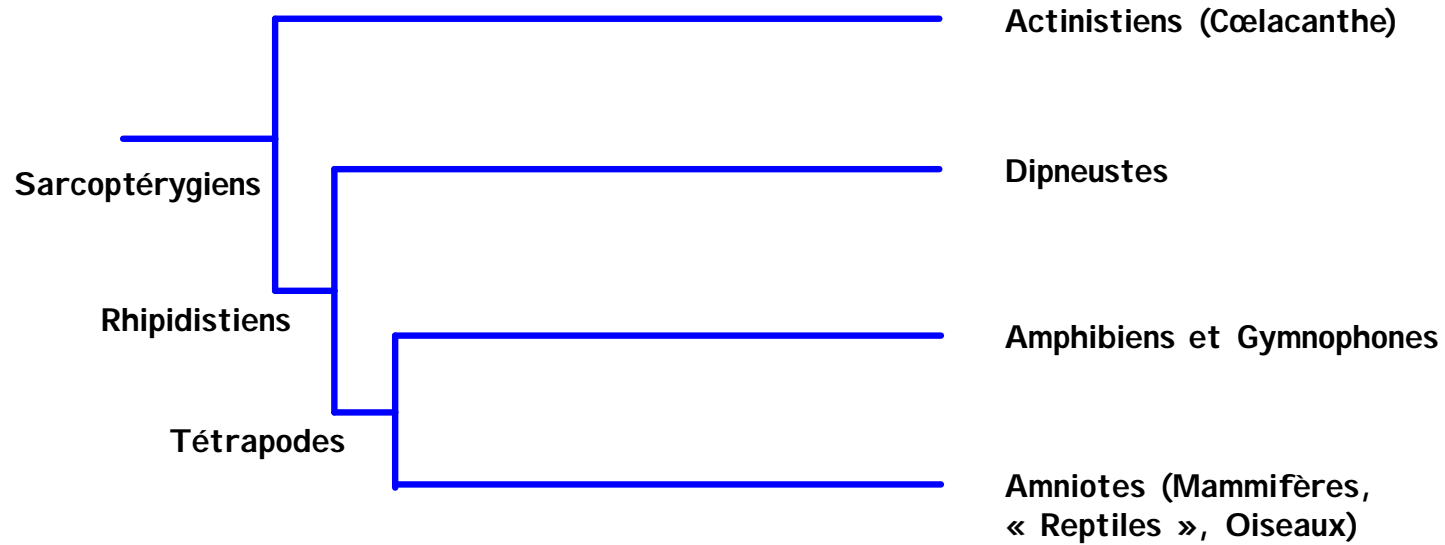
Actinistiens : (1) pas de poumon; (2) atrium unique, non divisé en oreillette; (3) pas de choane



Crâne de Chat en vue ventrale

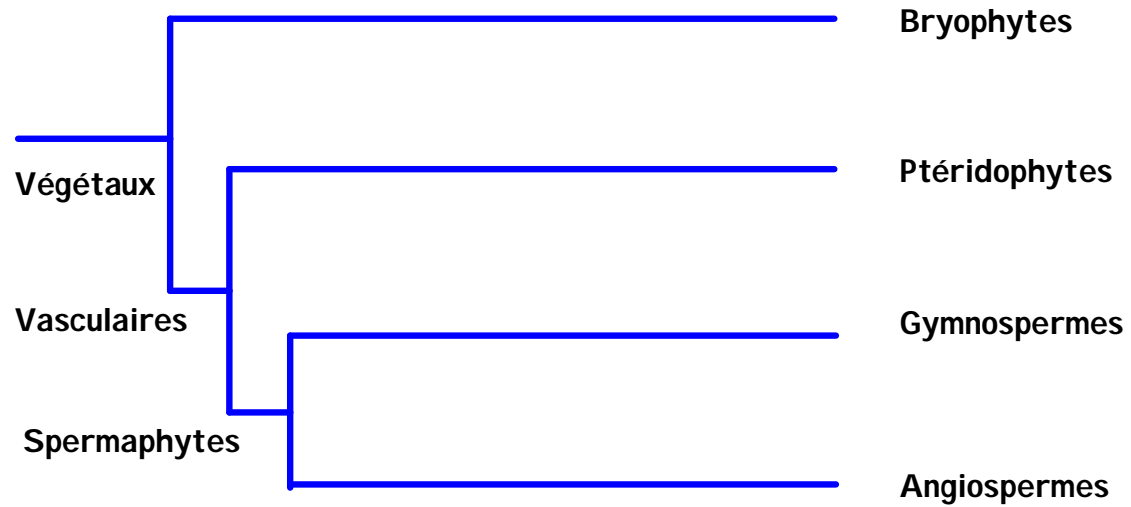
Les choanes, communication entre les narines extérieures et la bouche sont indiquées en pointillé.

La Classification des espèces : Actuel



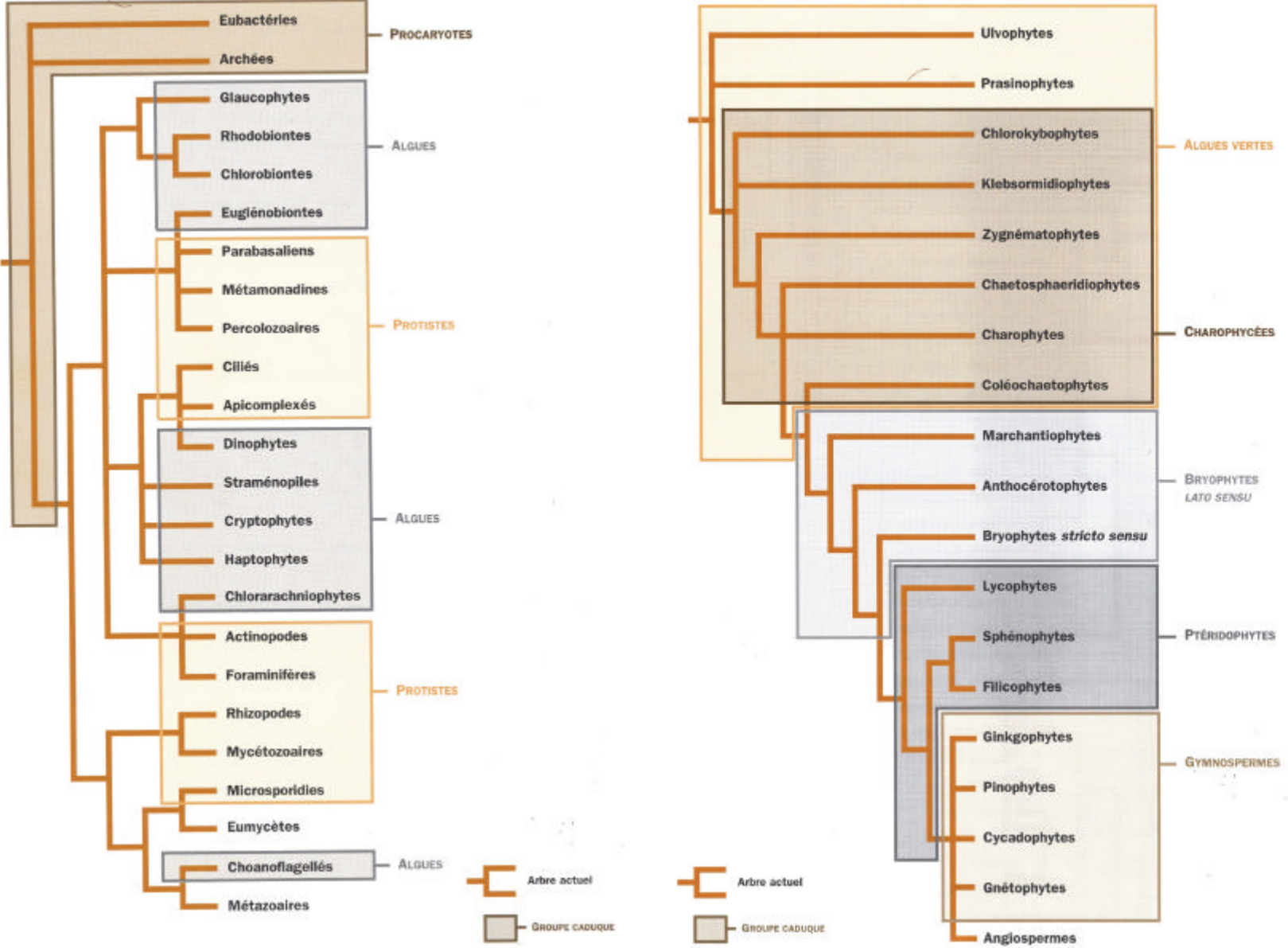
Les « **Poissons** », avec ou sans les Agnathes sont donc un groupe **paraphylétique**

La Classification des espèces



Classification **ancienne** des **Végétaux** (Algues exclues : elles faisaient partie du Règne des Protistes)

La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel

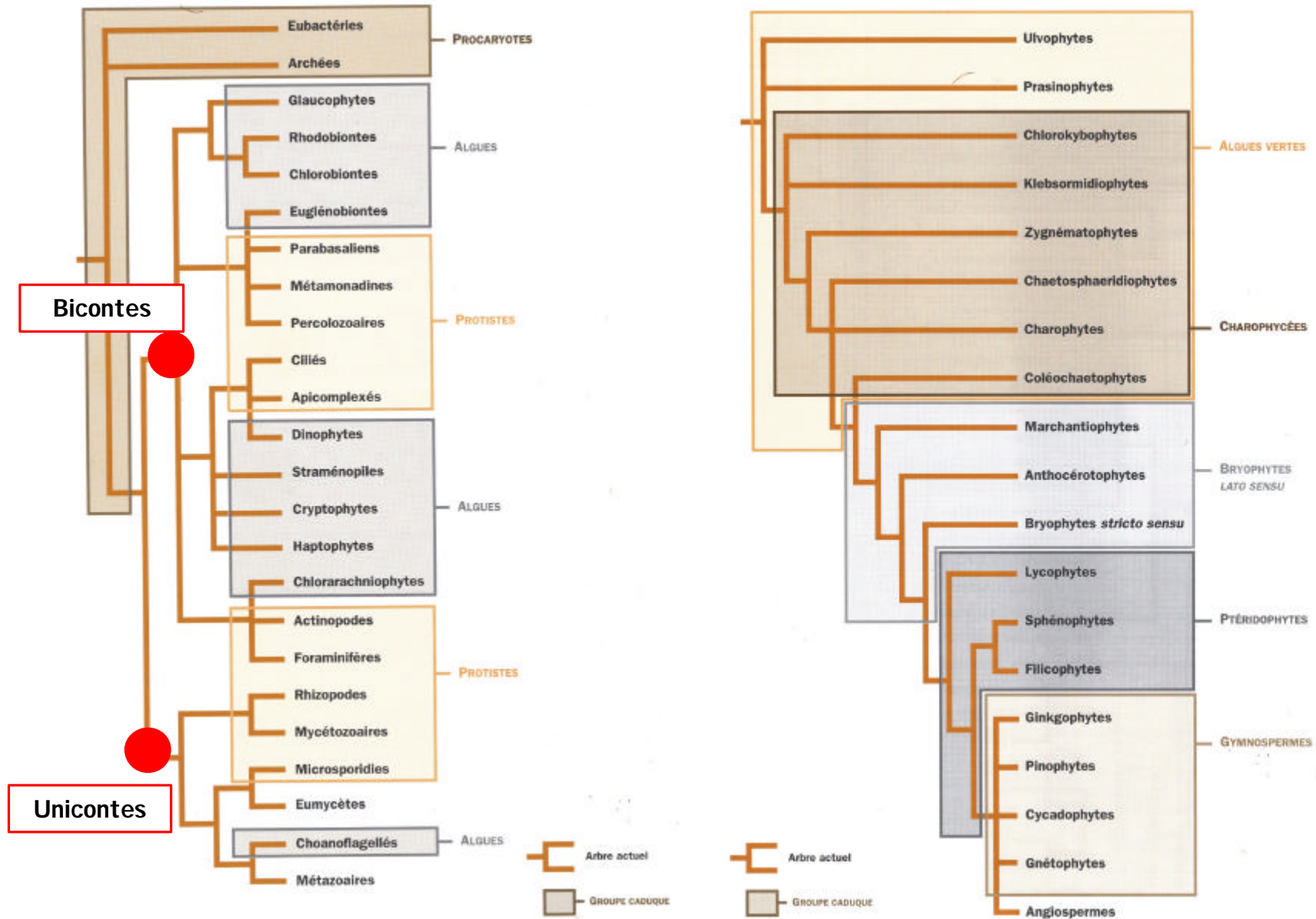
Bicontes

- présence de 2 flagelles

Unicontes

- présence de 1 seul flagelle (ex: spermatozoïde)

La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel

Bicontes

- présence de 2 flagelles

Unicontes

- présence de 1 seul flagelle (ex: spermatozoïde)

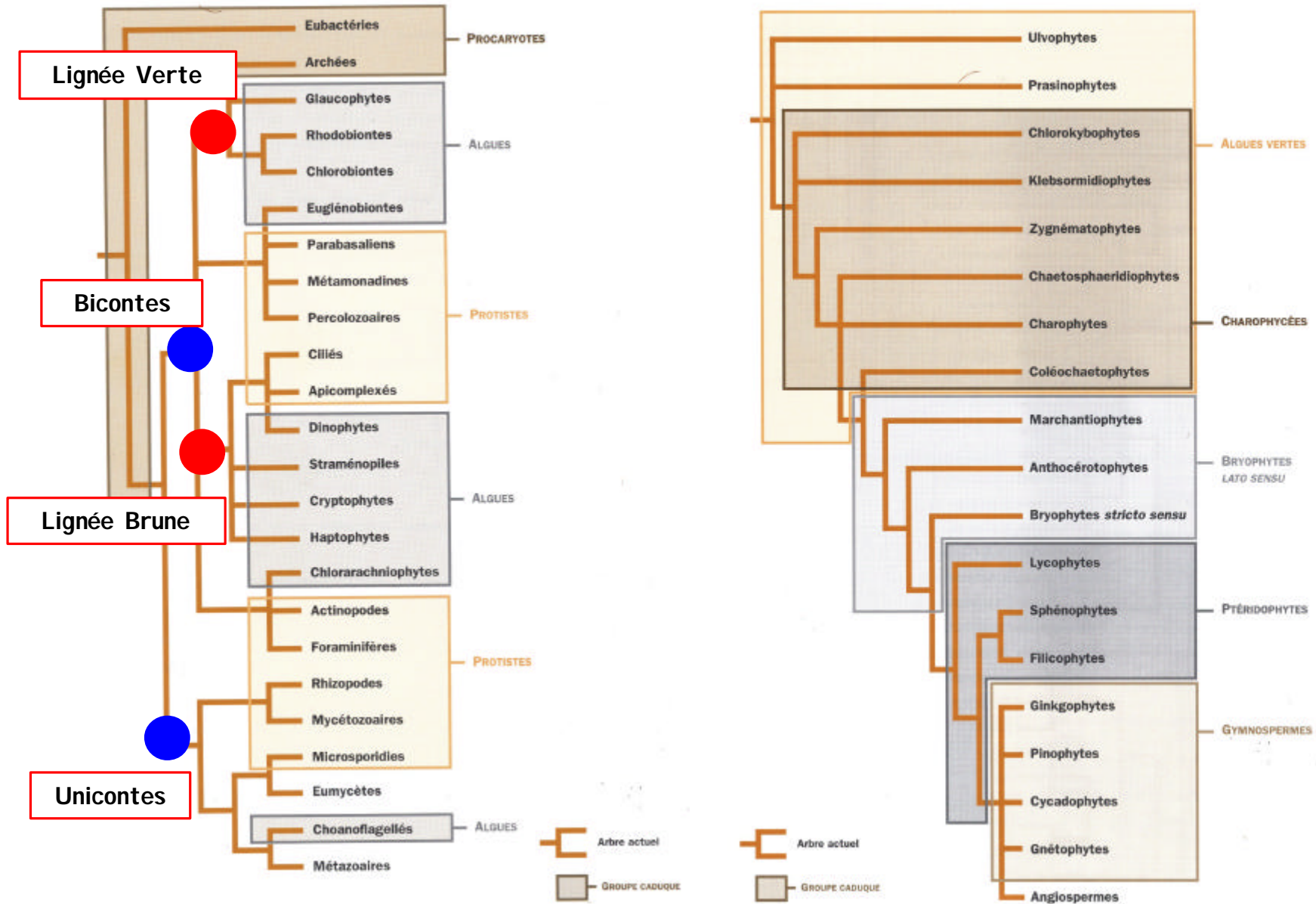
Lignée Verte

- chloroplastes : descendant des premiers endosymbiontes chloroplastiques
- structure des gènes particulière plaçant pour la monophylie
- flagelles isochontes (structure identique mais longueur différente)
- chloroplastes à parois fines (ancestral; cyanobactérie symbionte)

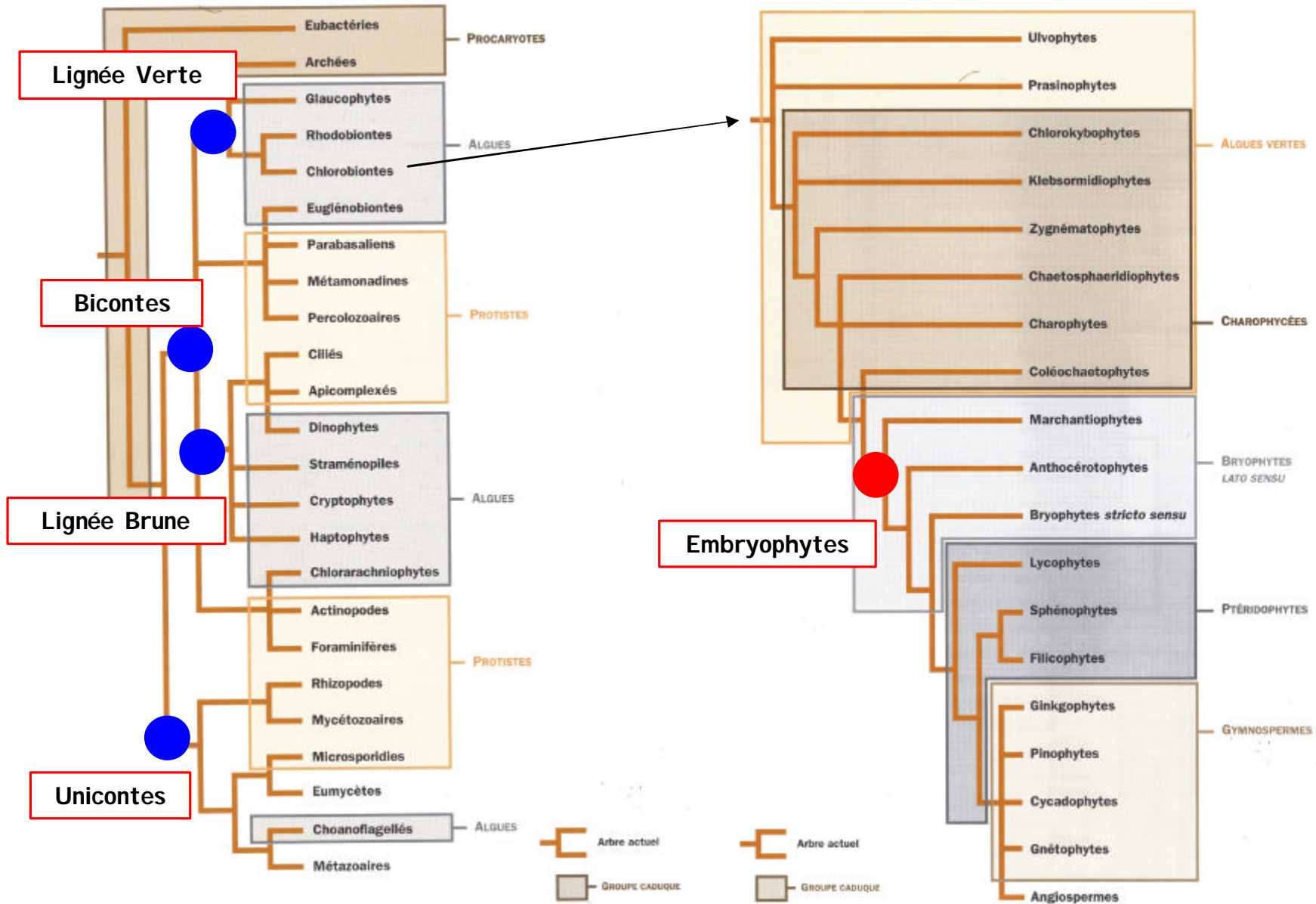
Lignée Brune

- (= Chromoalvéolés); inclus les Straménopiles (« algues brunes »)
- chloroplaste entouré de quatre membranes
- chlorophylle a et c (a uniquement en lignée verte)

La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel



La Classification des espèces : Actuel

Bicontes

- présence de 2 flagelles

Unicontes

- présence de 1 seul flagelle (ex: spermatozoïde)

Lignée Verte

- chloroplastes : descendant des premiers endosymbiontes chloroplastiques
- structure des gènes particulière plaçant pour la monophylie
- flagelles isochontes (structure identique mais longueur différente)
- chloroplastes à parois fines (ancestral; cyanobactérie symbionte)

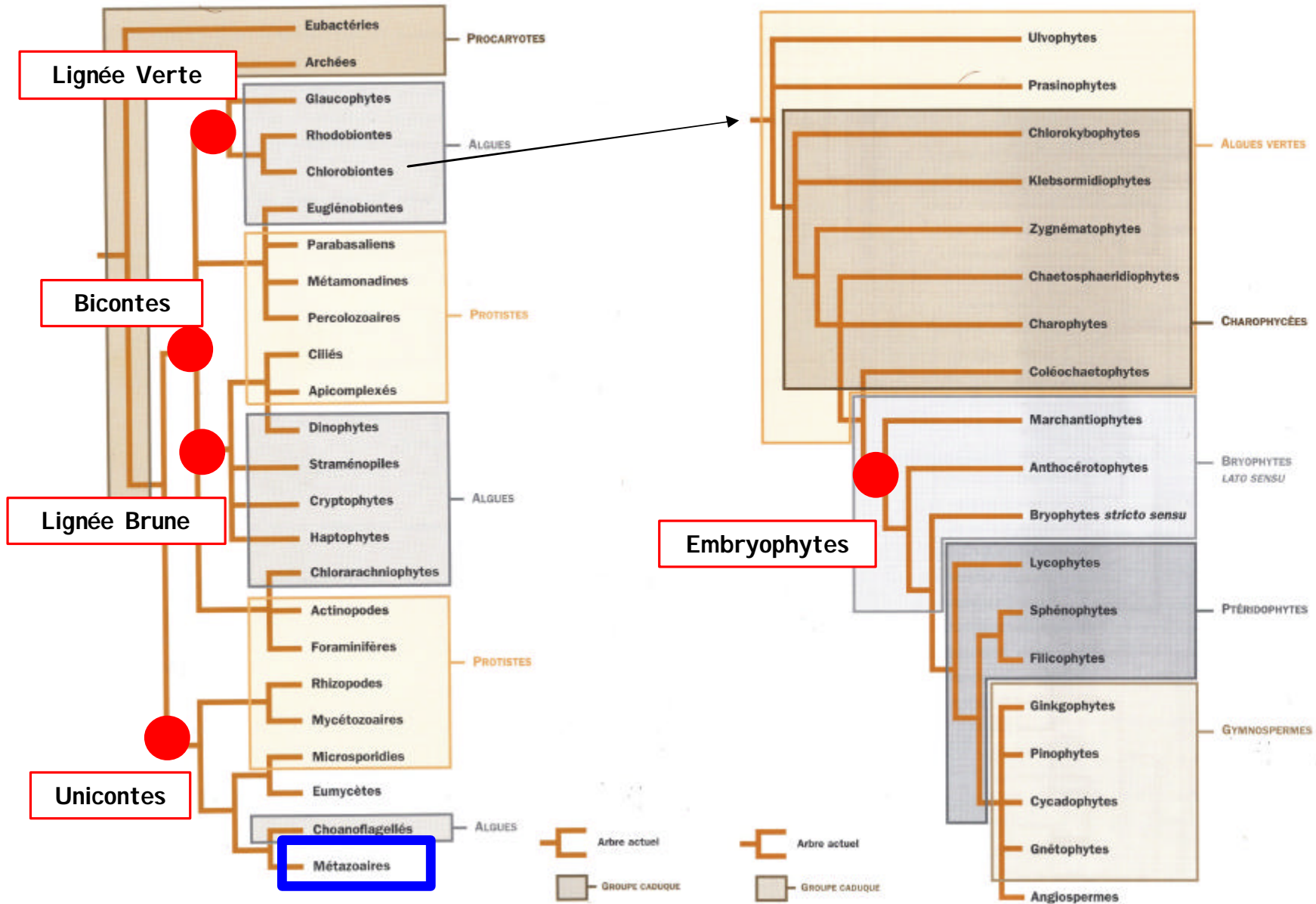
Lignée Brune

- (= Chromoalvéolés); inclus les Straménopiles (« algues brunes »)
- chloroplaste entouré de quatre membranes
- chlorophylle a et c (a uniquement en lignée verte)

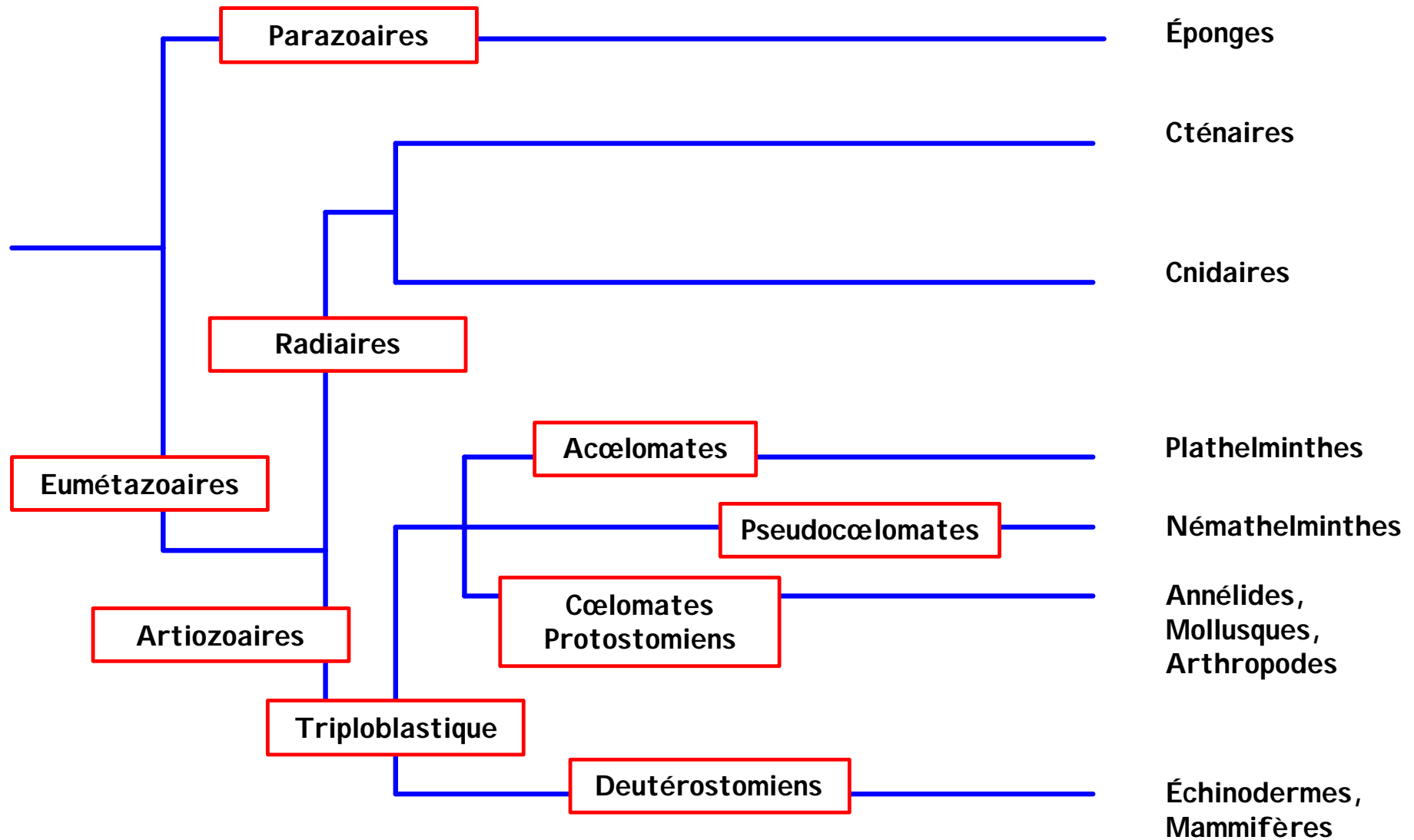
Embryophytes

- tous les « Végétaux supérieurs »
- organe sexuel femelle (archéogone) et mâle (anthéridie)

La Classification des espèces : Actuel

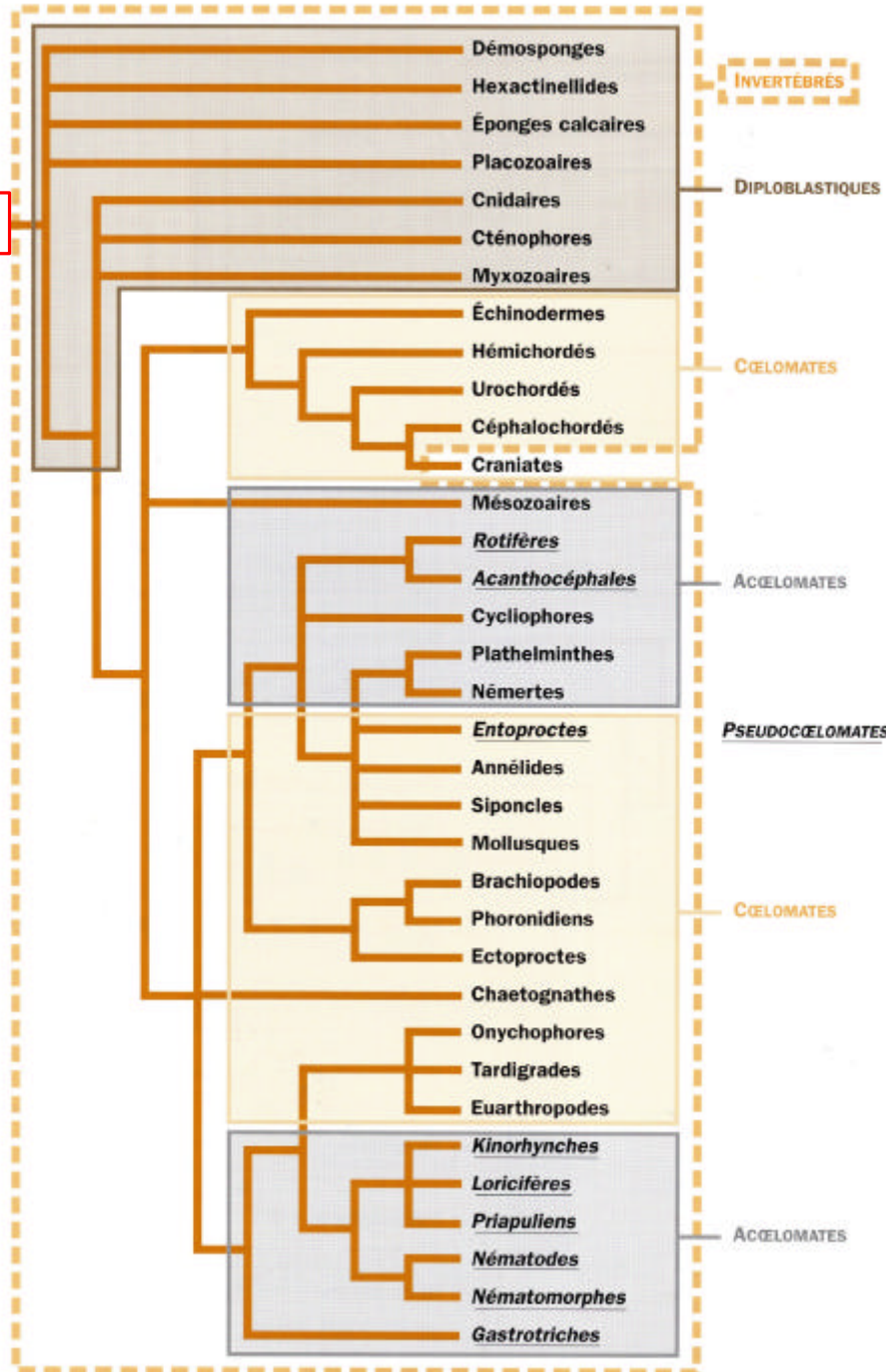


La Classification des espèces



Actuel

Métazoaires

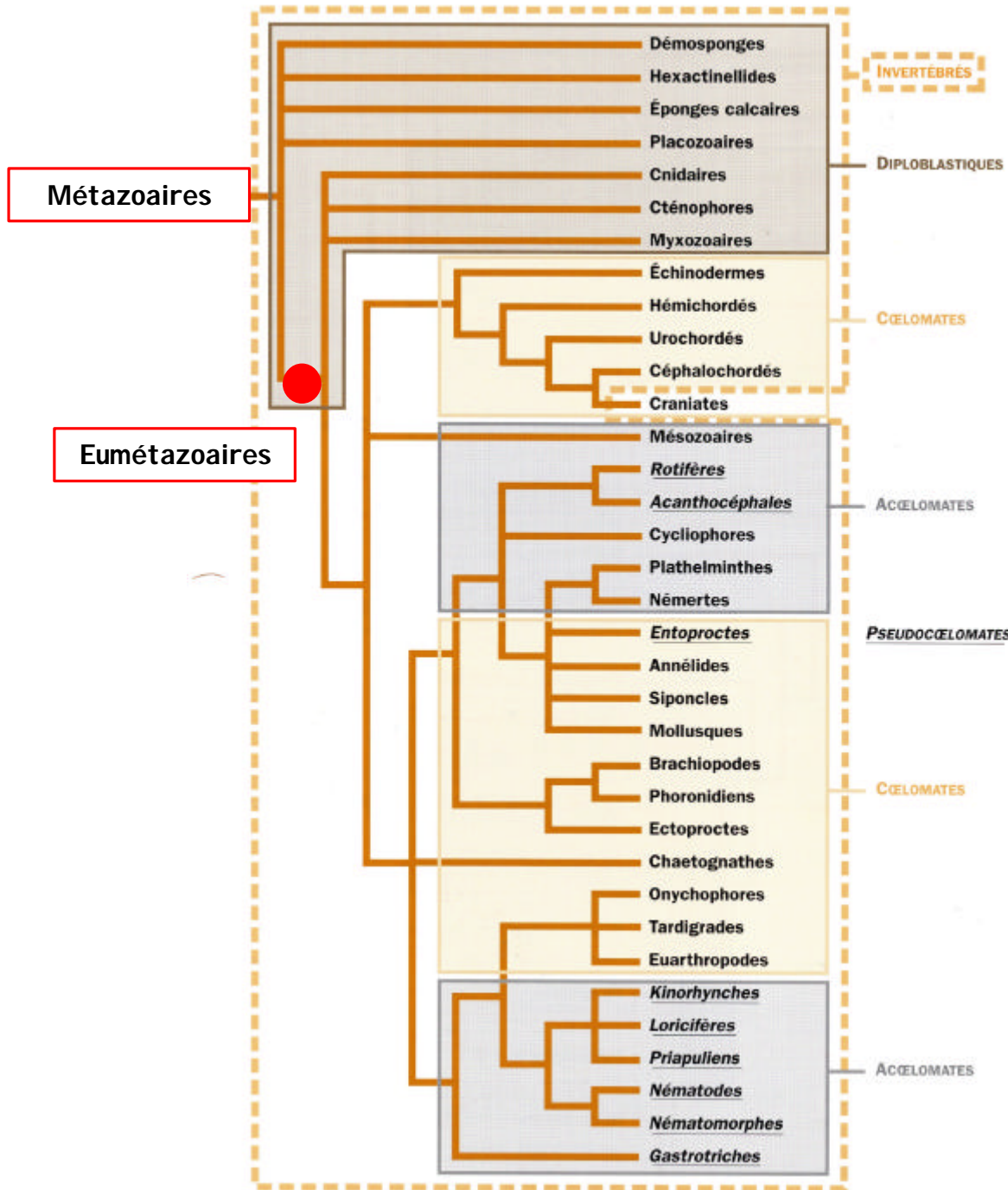


La Classification des espèces : Actuel

Métazoaires

- présence de collagène
- la méiose donne des gamètes, non des spores

Actuel



La Classification des espèces : Actuel

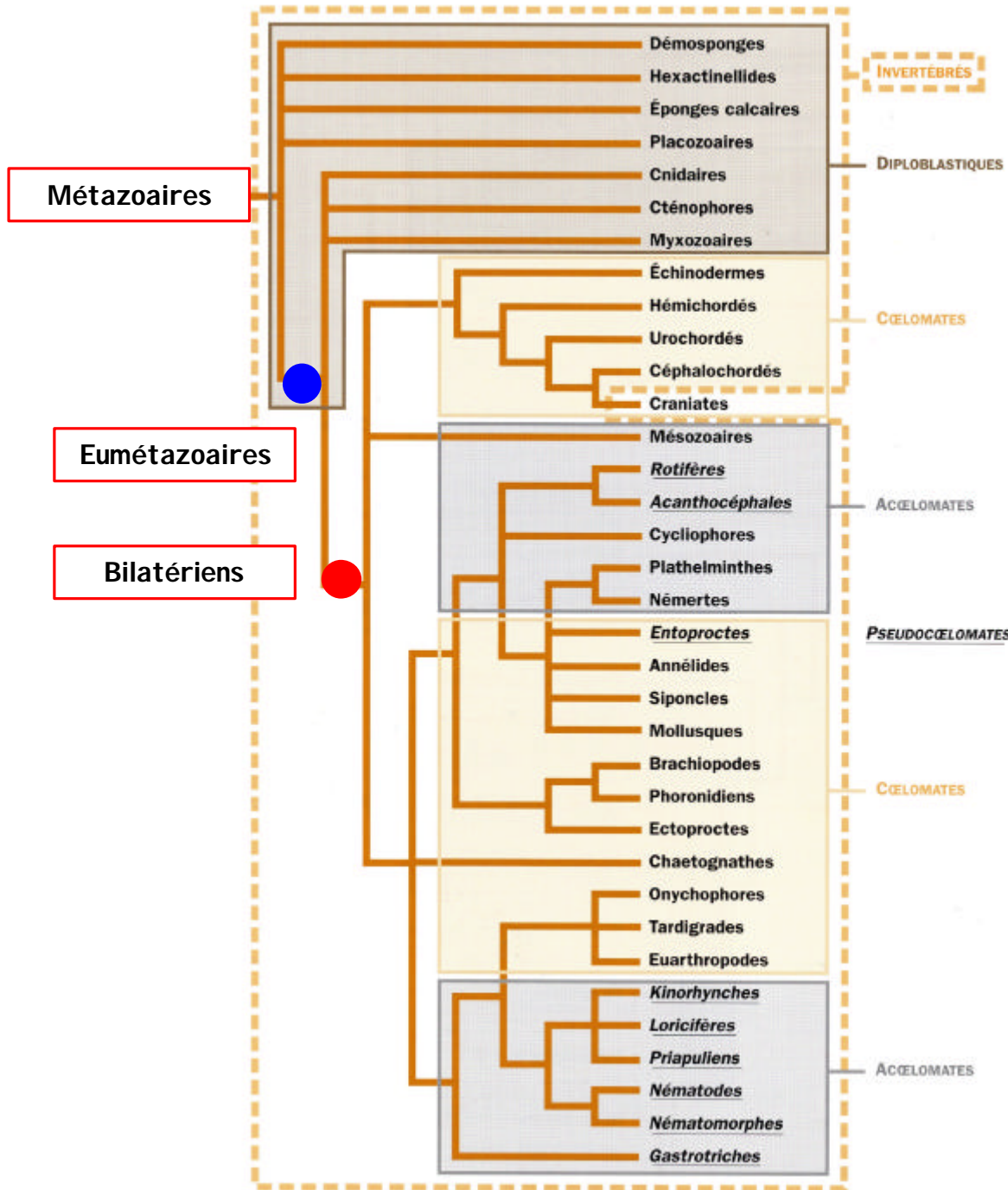
Métazoaires

- présence de collagène
- la méiose donne des gamètes, non des spores

Eumétazoaires

- cavité digestive différenciée
- feuillet embryonnaires (ecto et endoderme)
- système nerveux

Actuel



La Classification des espèces : Actuel

Métazoaires

- présence de collagène
- la méiose donne des gamètes, non des spores

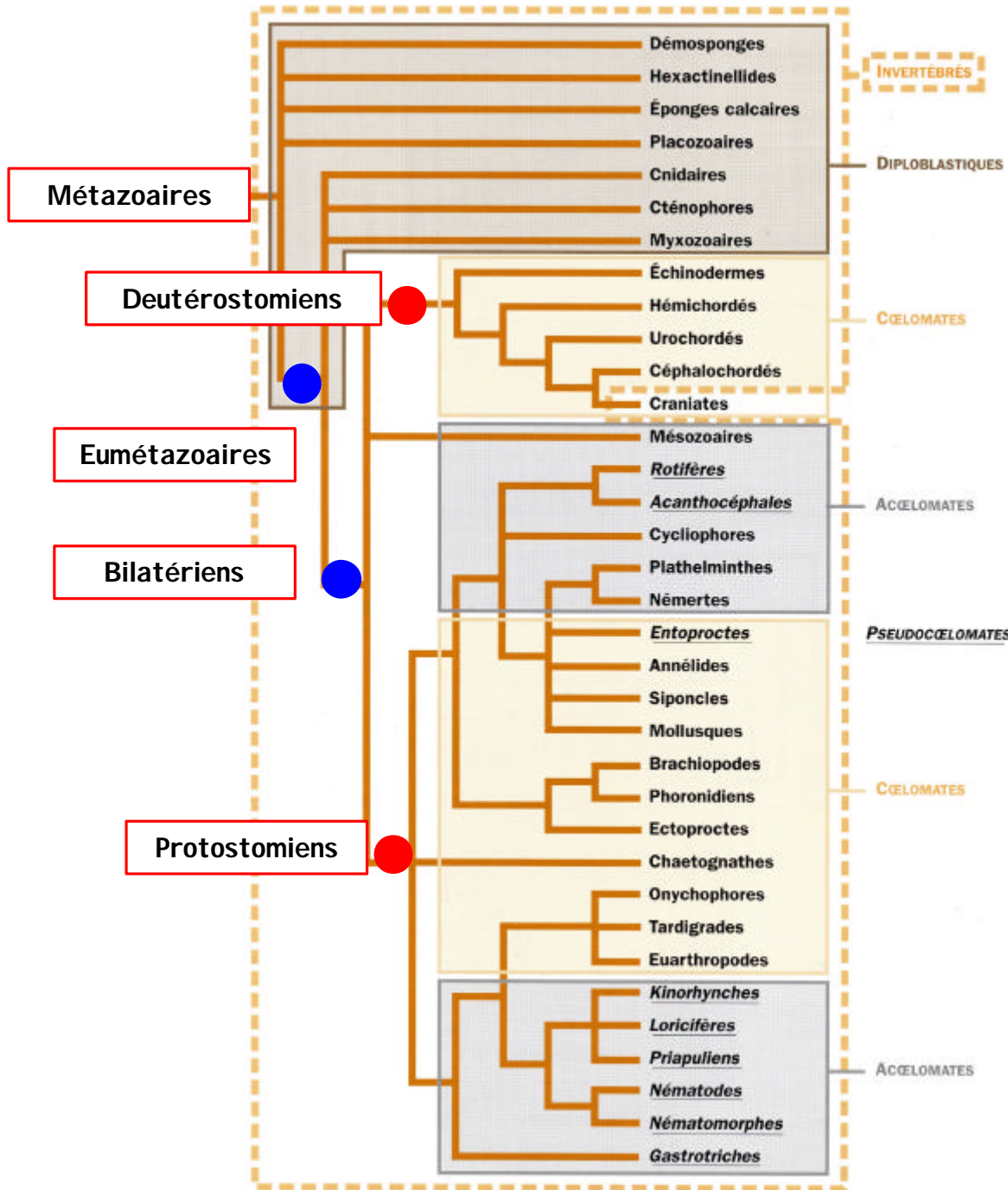
Eumétazoaires

- cavité digestive différenciée
- feuillet embryonnaires (ecto et endoderme)
- système nerveux

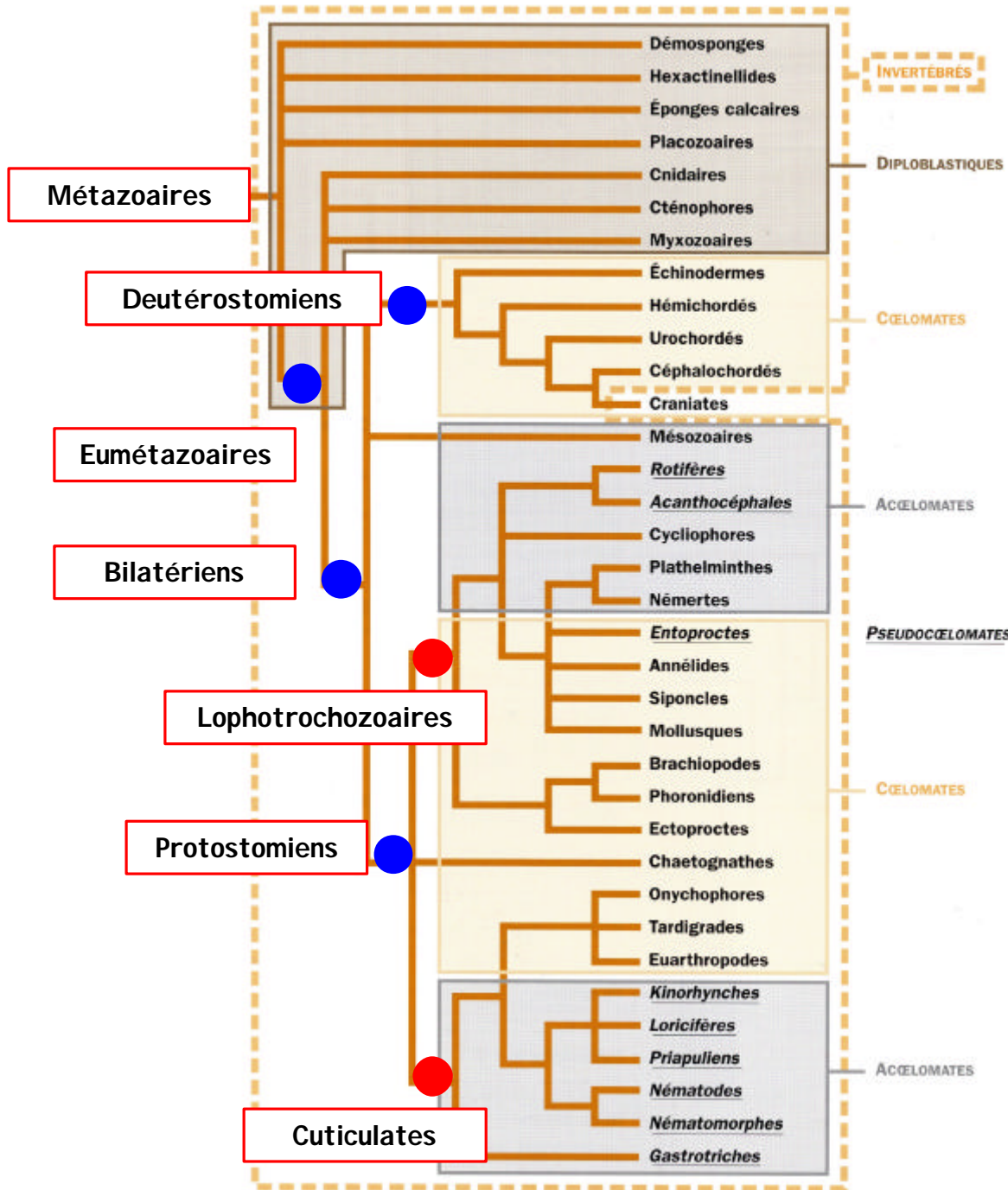
Bilatériens

- symétrie bilatérale; axe de polarité antéro-postérieur
- processus de céphalisation
- mésoderme
- protonéphridie
- synapses unidirectionnelles (acétylcholine/acétylcholinestérase)
- gènes Hox (développement)

Actuel



Actuel



La Classification des espèces : Actuel

Métazoaires

- présence de collagène
- la méiose donne des gamètes, non des spores

Eumétazoaires

- cavité digestive différenciée
- feuillet embryonnaires (ecto et endoderme)
- système nerveux

Bilatériens

- symétrie bilatérale; axe de polarité antéro-postérieur
- processus de céphalisation
- mésoderme
- protonéphridie
- synapses unidirectionnelles (acétylcholine/acétylcholinestérase)
- gènes Hox (développement)

Lophotrochozoaires

- (Lophophore ou larve de type trochophore)
- gènes 18S et Hox spécifiques

Cuticulates

- cuticule en deux couches
- ecdysone (mue), sauf le groupe des Gastrotriches

La Classification des espèces :

Conclusions

La nouvelle classification proposée est « révolutionnaire » en ce sens qu'elle bouleverse nos habitudes, mais elle possède des propriétés que n'avaient pas les classifications précédentes :

- arbre = phylogénie
- apparition d'un nouveau groupe = nouveau caractère
- il est possible de réfuter une branche
- la création des groupes n'est pas artificielle
- abandon de la notion de finalité (l'homme n'est pas le « produit » final)
- abandon de la notion de fossile vivant
- la seule classification évolutive