

Une approche phylogénétique de la biodiversité

(5 heures) IV-E

- LE PRINCIPAL RÉSULTAT DE L'ÉVOLUTION : LA DIVERSITÉ DES TAXONS.
- PRINCIPES D'ÉTABLISSEMENT DES PHYLOGÉNIES
- EXPLOITER UN ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE POUR DISCUTER DES SCÉNARIOS ÉVOLUTIFS.



Trouvez une problématique





- le principal résultat de l'évolution (diversification+ sélection) : la diversité des taxons.
Biodiversité : 3 millions à 100 millions d'espèces
- Principes d'établissement des phylogénies
- exploiter un arbre phylogénétique pour discuter des scénarios évolutifs.

introduction

« accroche »

- éviter « de tout temps, l'homme a ... »

- Choisir un exemple précis (besoin d'identifier les plantes médicinales)

« définition des mots clés » : phylogénétique = classer selon les liens de parenté, y compris les fossiles

« problématique » : on ne connaît pas les liens de parenté !! **(IMAGE = LA CLASSE + QQ PORTRAITS ANCIENS)**

« annonce de la logique du plan »

1. Il existe plusieurs types de classements



DES CLASSIFICATIONS « NATURELLES » À LA CLASSIFICATION PHYLOGENETIQUE

1.1. On classe des espèces identifiées par leur nom de Genre et d'espèce

11.1. L'élément de base du classement est l'espèce

Pb: Quelle est la plus petite unité du vivant ? Individu ou espèce ?

Depuis le XVI, on classe des espèces... qui représentent l'essence (plan divin) = essentialisme.

On croit que les variations sont sans importance (d'où l'impossibilité de la génétique jusqu'au XIX)

Et aujourd'hui ? On classe... des espèces, car c'est un **groupe objectif**.

Scientifiques et indiens d'amérique du sud forment les mêmes groupes d'oiseaux = espèces

11.2. L'espèce est définie par deux noms latins : Genre + espèce*

1) Le problème :

- souvent plusieurs noms courants pour une même plante, selon les régions (primevère, coucou);
- ou plusieurs plantes sous le même nom

« Chiendent » : *Agropyrum repens* « Chiendent » : *Cynodon dactylon*



2) La solution : la nomenclature binominale*

Carl von **Linné** * (suédois 1707-1778) nomenclature binominale
nom de Genre + nom d'espèce + initiales du classificateur.

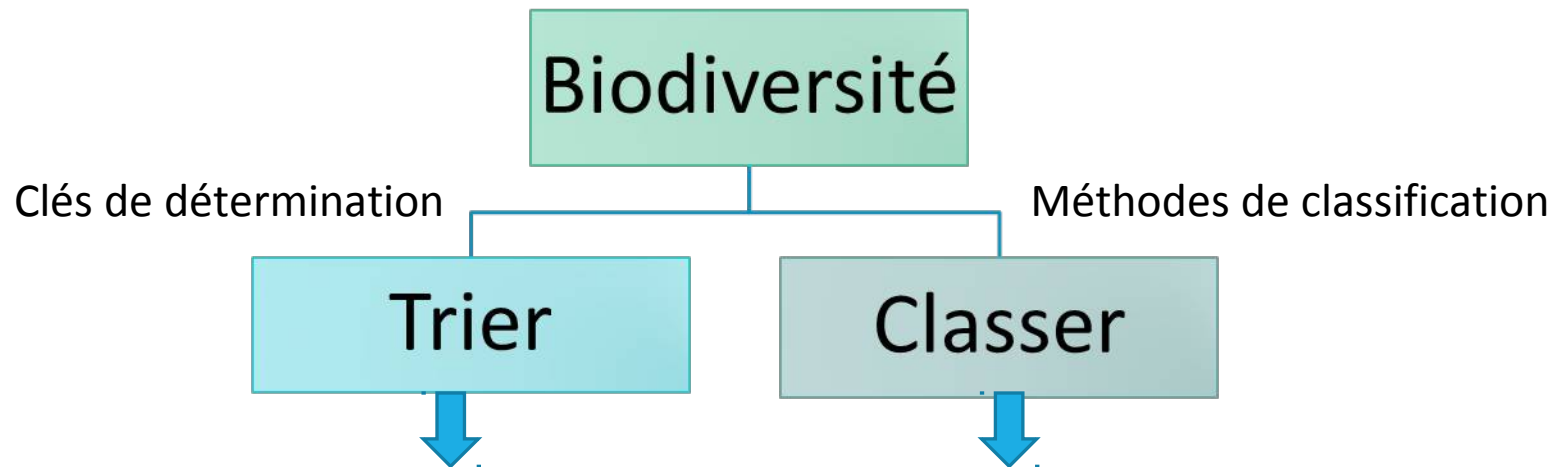
Arabidopsis thaliana (L.)

Majuscule au nom de Genre, minuscule au nom d'espèce !

Pas de « binomiale »



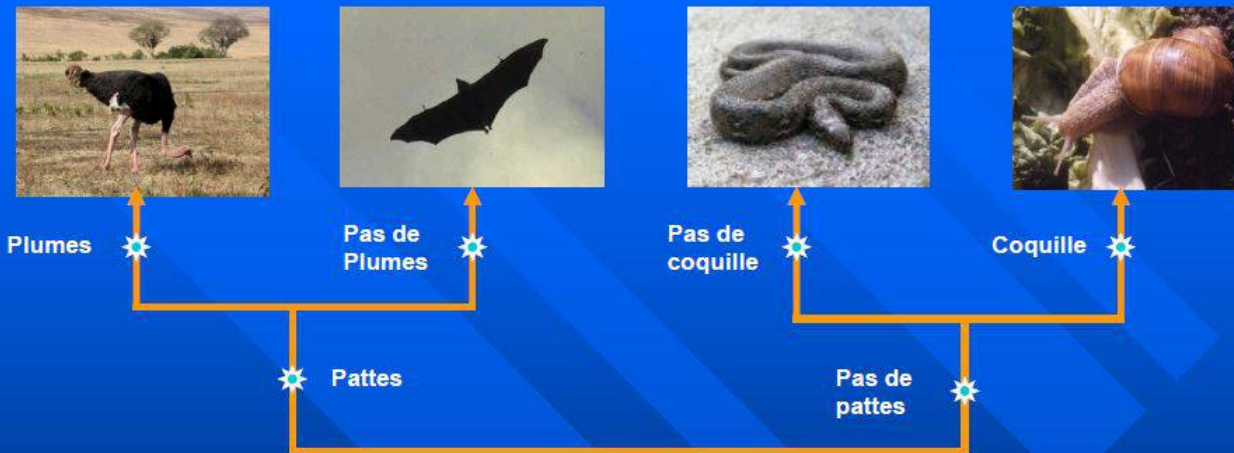
1.2. Une clé de détermination n'est pas une classification*



- Constater la biodiversité et la mesurer
- Identifier une espèce

Regrouper les espèces par ressemblance ou parenté

Comprendre et enseigner la classification du vivant



D'après comprendre et enseigner la classification du vivant
G. Lecointre et autres Belin ed

Source clichés: www2.ac-lyon.fr

Trier :

• discriminer les objets selon des critères binaires

clé de détermination



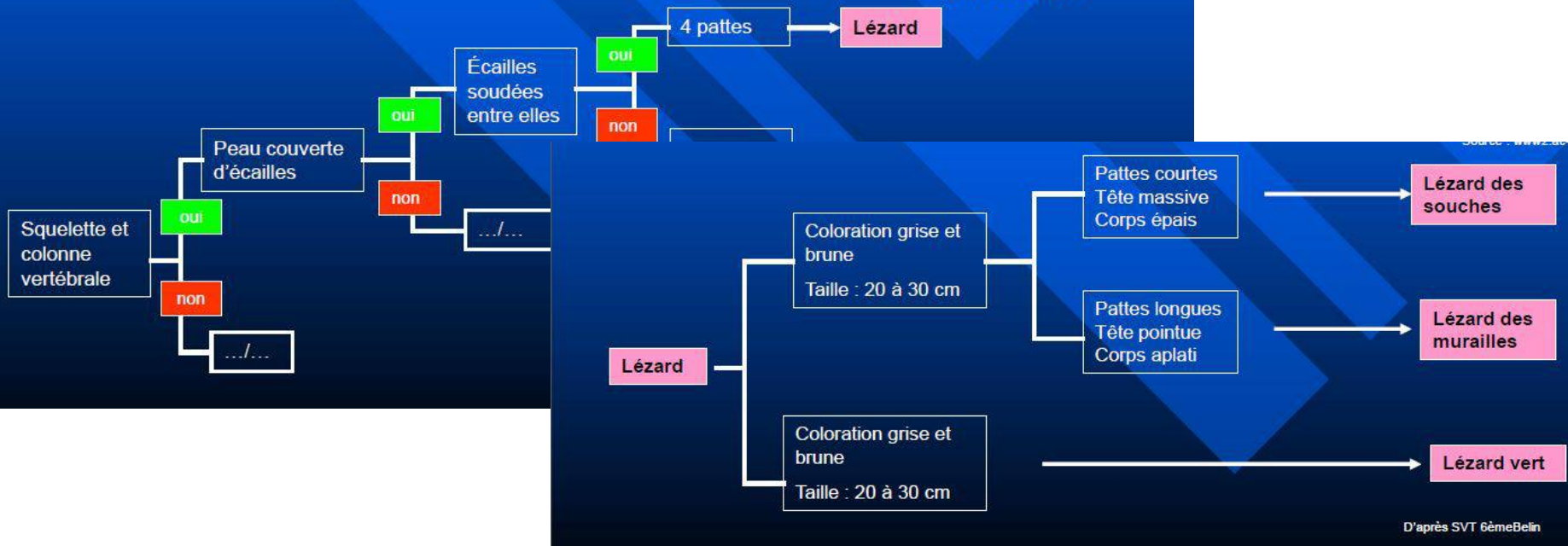
Donner un nom

Trier, déterminer (1) : donner des noms

Utilisation d'une clé dichotomique :



Source : www2.ac-lyon.fr



D'après SVT 6èmeBelin



Exercice



DISTINGUER UNE CLE DE DETERMINATION D'UNE CLASSIFICATION

Lors d'une sortie de terrain dans une prairie qui sert de pâture pour des bovins, on a pu récolter 5 êtres vivants, décrits ci-dessous. Afin de comparer cette pâture à une autre lors d'un travail d'écologie, on désire créer un outil de reconnaissance des espèces présentes, à savoir une clé de détermination des espèces. D'autre part, pour des études de biologie fondamentale, on souhaite trouver un regroupement logique de ces espèces, c'est-à-dire les classer.

Exercice 1 :



Construisez une clé de détermination permettant d'identifier les 5 êtres présents dans cette prairie pâturée. Comparez votre clé avec celle de votre voisin(e).

201 202 203



Description de 5 êtres de la pâture de bovins

En allant se documenter dans une flore et un livre d'entomologie, on a pu réunir la documentation ci-dessous. Bien évidemment, vous pouvez utiliser des critères supplémentaires, qui ne figurent pas dans le descriptif ci-dessous, comme par exemple ceux qui permettent de caractériser un animal ou un végétal.



Le **ray-grass anglais** ou Ivraie (*Lolium perenne* L.) est une plante herbacée vivace de la famille des Poacées, couramment cultivée comme plante fourragère. Les fleurs verdâtres sont regroupés en épis formés de nombreux épillets appliqués contre le rachis de l'épi.



Le **Paturin des prés** (*Poa pratensis*.) est une plante herbacée vivace, qui a donné son nom à la famille des Poacées. Les épillets sont éloignés de l'axe de l'épi.



La **luzerne cultivée** (*Medicago sativa*) est une plante herbacée fourragère de la famille des Fabacées, de 30 à 80 cm de hauteur, vivace par ses tiges souterraines ramifiées. Les feuilles, à trois folioles oblongues, pubescentes, dentées au sommet, sont d'un vert gris. Ses fleurs violettes groupées en grappes fournies sont très reconnaissables.



Le **Trèfle des prés** (*Trifolium pratense* L.), encore appelé **Trèfle violet**, est une plante herbacée vivace de la famille des Fabacées de 5 à 50 cm de haut. Les feuilles, à trois folioles oblongues, sans poils ni denticule sont d'un vert franc avec un triangle blanc. Les fleurs, rosées au sommet, blanchâtres à la base, sont disposées en grosses têtes globuleuses.



Les **bousiers** sont des insectes coléoptères coprophages. Les tibias des pattes antérieures sont puissants et élargis. Grâce à cette morphologie, ils rassemblent des excréments (par exemple, des bouses de vache), en forment une boule qu'ils roulent à l'aide de leurs pattes arrière pour la mettre à l'abri et la consommer.

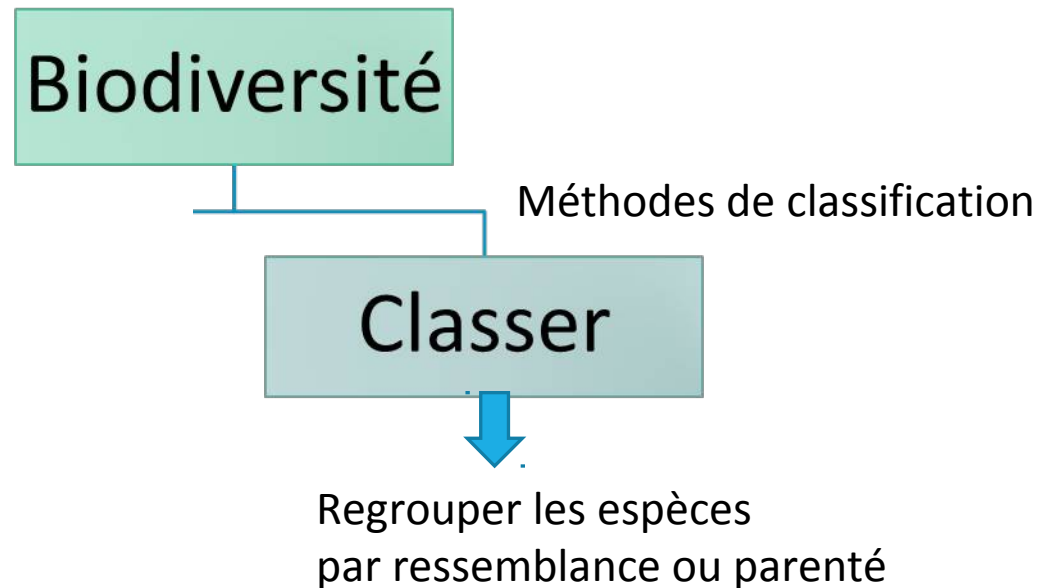


Conclusion *Tableau de synthèse* à compléter au fur et à mesure ...*

type	méthode	caractères	Objectif	+/-
Clé de détermination	Tri dichotomique	Choisis arbitrairement	Identifier une espèce	Pas de signification des critères, pas de regroupements

1.3. Il y a eu historiquement plusieurs méthodes de classifications, toutes arbitraires

Classer = constitution de **groupes emboîtés** d'êtres vivants à partir des **attributs qu'ils possèdent en commun.**



Comprendre et enseigner la classification du vivant



★ Deux fenêtres temporeles

★ vertèbres

D'après comprendre et enseigner la classification du vivant
G. Lecointre et autres Belin ed

Source clichés: www2.ac-lyon.fr

Classer :

• établir des regroupements reflétant une cause sous-jacente : qu'ont-ils en commun ?

→ groupes emboîtés

→ Liens de parenté

Exercice



DISTINGUER UNE CLE DE DETERMINATION D'UNE CLASSIFICATION

Lors d'une sortie de terrain dans une prairie qui sert de pâture pour des bovins, on a pu récolter 5 êtres vivants, décrits ci-dessous. Afin de comparer cette pâture à une autre lors d'un travail d'écologie, on désire créer un outil de reconnaissance des espèces présentes, à savoir une clé de détermination des espèces. D'autre part, pour des études de biologie fondamentale, on souhaite trouver un regroupement logique de ces espèces, c'est-à-dire les classer.

Exercice 2 :



Construisez une classification permettant de regrouper les 5 êtres présents dans cette prairie pâturée. Vous préciserez vos critères de classement.

Comparez votre classification avec celle de votre voisin(e). Est-elle identique ? Si non, pourquoi ?



Le **ray-grass anglais** ou Ivraie (*Lolium perenne* L.) est une plante herbacée vivace de la famille des Poacées, couramment cultivée comme plante fourragère. Les fleurs verdâtres sont regroupés en épis formés de nombreux épillets appliqués contre le rachis de l'épi.



Le **Paturin des prés** (*Poa pratensis*.) est une plante herbacée vivace, qui a donné son nom à la famille des Poacées. Les épillets sont éloignés de l'axe de l'épi. On l'utilise comme gazon.



La **luzerne cultivée** (*Medicago sativa*) est une plante herbacée fourragère de la famille des Fabacées, de 30 à 80 cm de hauteur, vivace par ses tiges souterraines ramifiées. Les feuilles, à trois folioles oblongues, pubescentes, dentées au sommet, sont d'un vert gris. Ses fleurs violettes groupées en grappes fournies sont très reconnaissables.



Le **Trèfle des prés** (*Trifolium pratense* L.), encore appelé **Trèfle violet**, est une plante herbacée vivace de la famille des Fabacées de 5 à 50 cm de haut. Les feuilles, à trois folioles oblongues, sans poils ni denticule sont d'un vert franc avec un triangle blanc. Les fleurs, rosées au sommet, blanchâtres à la base, sont disposées en grosses têtes globuleuses. On l'utilise comme gazon.

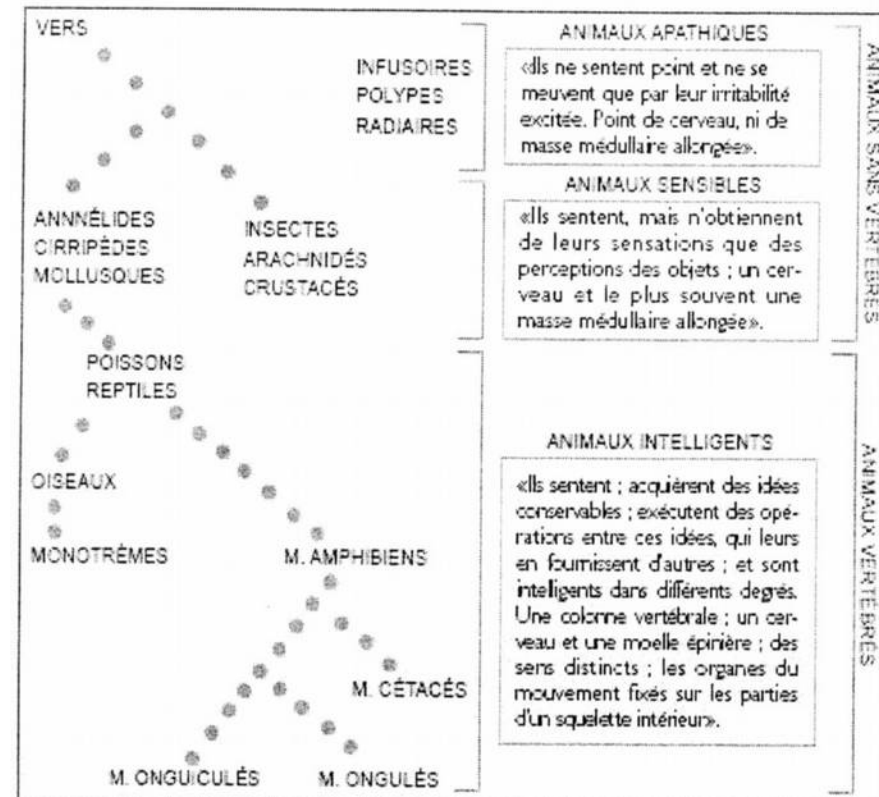


Les **bousiers** sont des insectes coléoptères coprophages. Les tibias des pattes antérieures sont puissants et élargis. Grâce à cette morphologie, ils rassemblent des excréments (par exemple, des bouses de vache), en forment une boule qu'ils roulent à l'aide de leurs pattes arrière pour la mettre à l'abri et la consommer.

13.1. On a d'abord classé par la méthode divisive (arbitraire)

diviser le vivant en sous ensembles

Gottfried Leibnitz (XVII) : « échelle des êtres » et anges
 Anthropocentrisme
 XVIII Lamarck
 XXI : créationnisme (pas d'évolution) ou dessein intelligent:
 l'évolution a pour but l'émergence de l'homme selon le plan divin.



Origine des différents animaux selon Lamarck (XVIII)
 (Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck)

13.2. On a aussi classé par la méthode exclusive (arbitraire)

- On essaie de trouver des caractères exclusifs à un groupe, et qui le caractérise
Ex: mammifère, tétrapode, bilatéralien, vertébré, dicotylédone, ligneuse, etc.
- Critique : cela amène à définir un être par ce qu'il n'a pas, en le comparant à un autre être.
Ex: procaryote, invertébré, agnathe, apode, etc.
- Critique : le critère retenu est généralement... celui que possède l'homme! Qui a, lui, un noyau, une mâchoire, des membres

13.3. On a ensuite classé par la méthode agglomérative (arbitraire)

Joseph Piton de Tournefort XVII : regroupe les espèces en Genre

PRINCIPE : on détermine à priori les critères de classification, et on regroupe les êtres selon ces critères, en suivant des divisions préétablies (rangs formels) -> agglomération basée sur la ressemblance



Rangs formels:

6 niveaux qui évolueront en...7 niveaux:

Règne :

Embranchement,

classe,

ordre,

famille,

genre,

espèce

« chat »

Animal

Vertébré

Mammifère

Carnivores

Félins

Felis

sylvestris catus, dit



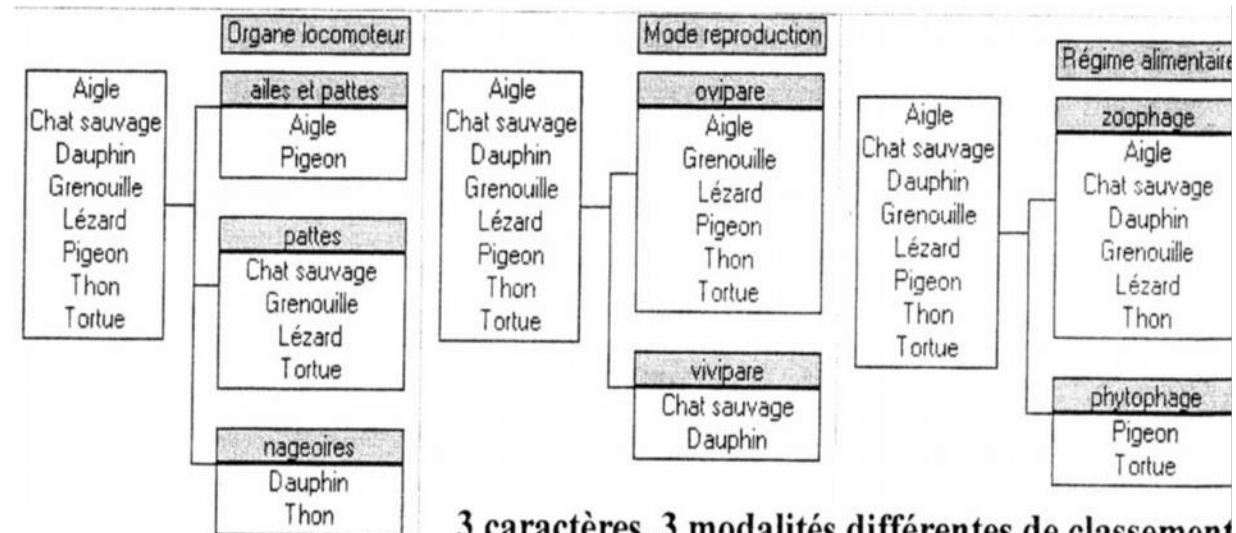
Critique 1 :

Avec l'augmentation
du nombre d'espèces
décrites,

il devient
difficile de
garder 7
niveaux...

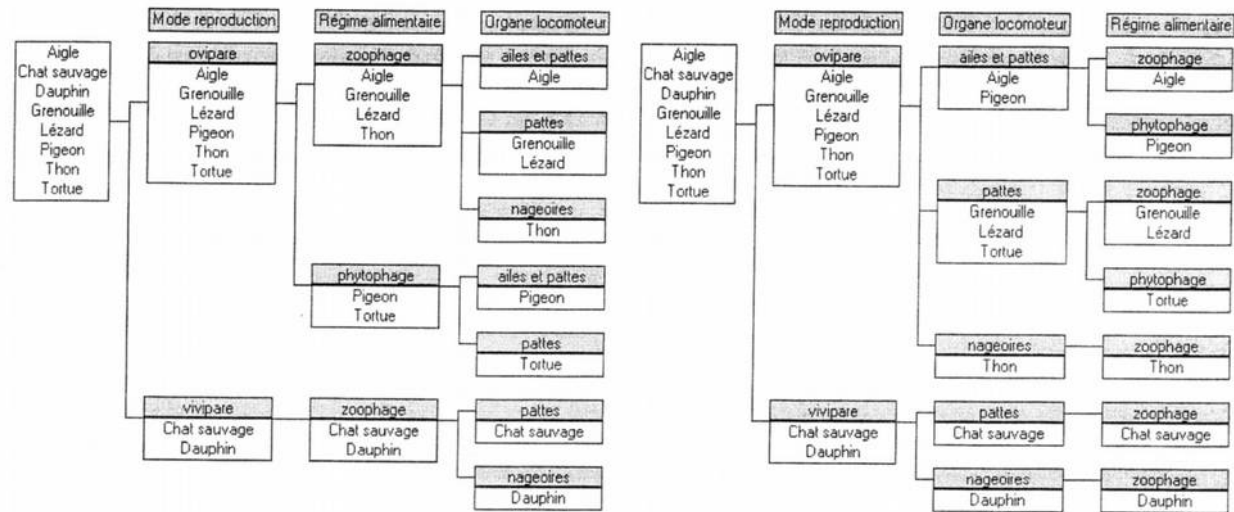
Classification	
Règne	<i>Animalia</i>
Embranchement	<i>Chordata</i>
Sous-embr.	<i>Vertebrata</i>
Classe	<i>Mammalia</i>
Sous-classe	<i>Theria</i>
Infra-classe	<i>Eutheria</i>
Ordre	<i>Carnivora</i>
Sous-ordre	<i>Feliformia</i>
Famille	<i>Felidae</i>
Sous-famille	<i>Felinae</i>
Genre	<i>Felis</i>
Nom binominal	
<i>Felis silvestris</i> Schreber, 1775	

Critique 2: Pourquoi utiliser un critère plutôt qu'un autre?



**3 caractères, 3 modalités différentes de classement
3 classifications différentes**

Critique 3: l'ordre d'utilisation des critères *a priori* change la classification



La hiérarchie des caractères choisis par le classificateur influe sur la classification

Critique 4:

On surévalue certains caractères, en décidant, a priori, que ce sont eux qui déterminent l'adaptation au milieu.

	Organe locomoteur	Régime alimentaire	Mode reproduction
Aigle	ailes et pattes	zoophage	ovipare
Chat sauvage	pattes	zoophage	vivipare
Dauphin	nageoires	zoophage	vivipare
Grenouille	pattes	zoophage	ovipare
Lézard	pattes	zoophage	ovipare
Pigeon	ailes et pattes	phytophage	ovipare
Thon	nageoires	zoophage	ovipare
Tortue	pattes	phytophage	ovipare

Classification finaliste par « niveau d'adaptation » au milieu



Tableau de synthèse à compléter au fur et à mesure ...

Type	méthode	caractères	Objectif	+/-
Clé de détermination	Tri dichotomique	Choisis arbitrairement	Identifier une espèce	Pas de signification des critères, pas de regroupements
Classifications	divisive	Choisis arbitrairement et hiérarchisés	Hiérarchiser selon le plan divin	Groupes arbitraires sans signification biologique, Pas de consensus
	exclusive		Regrouper selon un critère exclusif	
	agglomérative		Regrouper en partant des espèces	
...				

NB : le nom des 3 types de classifications ci-dessus n'est pas exigible.

1.4. On distingue classifications phénétique, biologique et phylogénétique selon la méthode de traitement des caractères utilisés*

14.1. Toutes les classifications sont basées sur l'analyse de caractères

Il y a 4 types de caractères : morphologique, anatomique, biochimique, moléculaire*

141.1. Les caractères morphologiques sont tout ce qui est observable extérieurement

Les caractères morphologiques	exemple d'organismes
Mono ou dicotylédone (plantule)	
Symétrie bilatérale	
Poils, mamelles	

141.2. Les caractères anatomiques sont tout ce qui est observable par dissection ou coupes (y compris sur l'embryon)

Caractère anatomique	Exemple d'organisme
1) protostomien/ deutérostomien	
2) Système nerveux ventral/dorsal	
3) Localisation et structure du cœur	
4) Circulation: app. Circ. clos/ouvert; simple/double	
5) Squelette, dents (fossiles aussi)	
6) Vertèbres ou pas; Os ou cartilage	
7) Présence de xylème, de bois; de stomates	
8) Chloroplastes à 2 ou 4 membranes	

141.3. Les caractères biochimiques sont tout ce qui est observable par caractérisation expérimentale

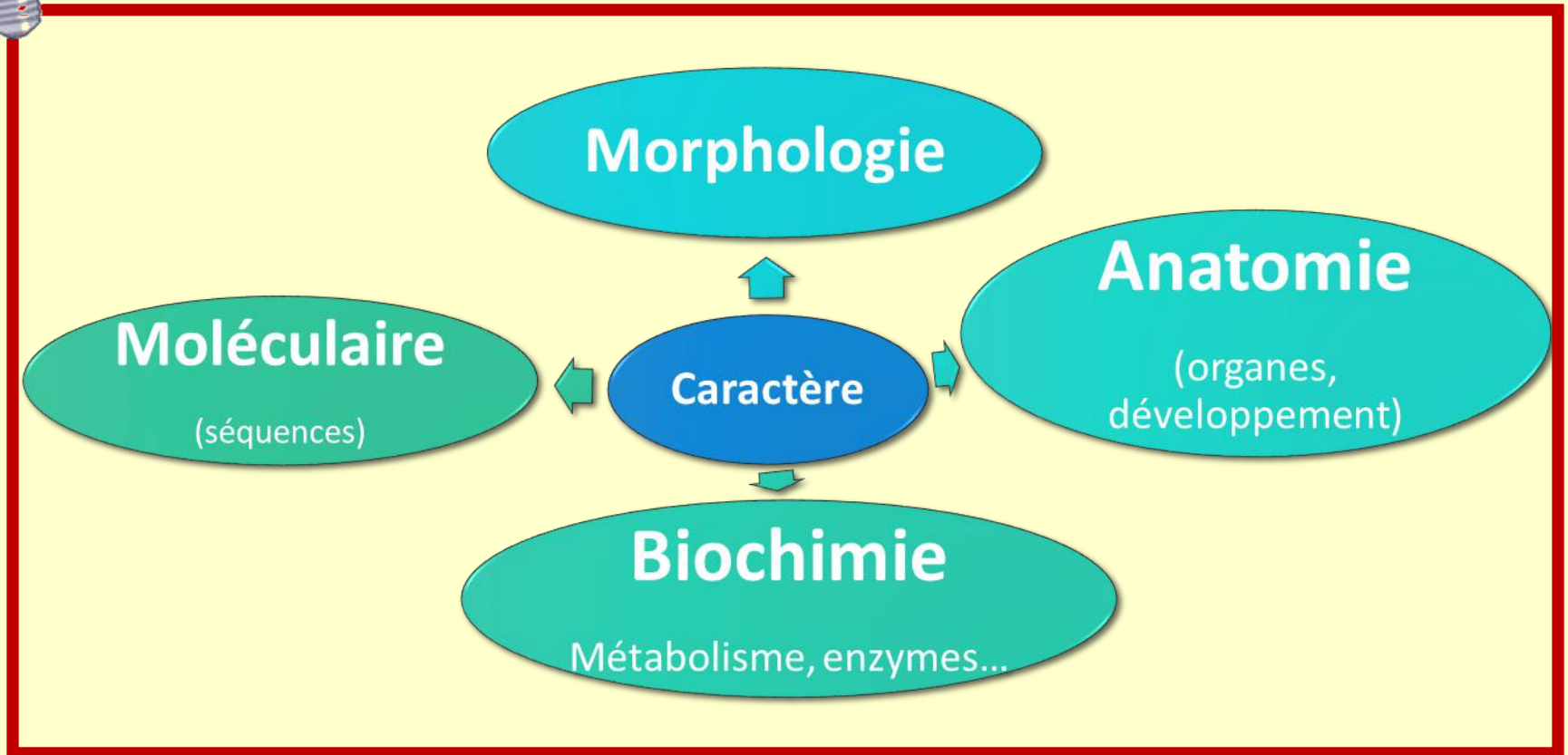
Caractère biochimique	Caractérisation	Exemple d'organisme
1) Synthèse de certaines molécules		
Présence d'amidon		
Présence de glycogène		
Possède de la chlorophylle a		
2) Métabolismes particuliers		
Réalise la respiration seulement		
Réalise la photosynthèse		
Biosynthèse de la lysine	Enzymes différentes	Voie 1 chez les eucaryotes, absente chez les animaux, voie 2 chez les champignons (Eumycètes)

141.4. Les caractères moléculaires sont tout ce qui est observable par la biologie moléculaire

Caractère moléculaire	Exemple d'organisme
1) Organisation et taille du génome	
	Eubactérie
	Noyau eucaryote
	Mitochondries et chloroplastes
2) Organisation des gènes	
3) Compaction	
4) Contrôle de l'expression génétique	
5) Séquence précise des gènes et des protéines	



Conclusion : un caractère est un élément observable chez une espèce



14.2. Les classifications phénétiques classent par la ressemblance des caractères*

142.1. Une classification par ressemblance globale des séquences

La **phénétique suppose que le degré de ressemblance est corrélé au degré de parenté**. Elle suppose donc de quantifier la ressemblance entre les êtres vivants à classer. Les caractères utilisés sont exclusivement les **séquences génétiques (ADN, ARN) ou protéiques**.

Chaque nucléotide ou acide aminé de la molécule séquencée peut être considéré comme un caractère. Il est donc possible de comparer les séquences chez plusieurs êtres vivants et de **quantifier leur ressemblance par un simple pourcentage que l'on assimile à la distance génétique** entre les deux taxons auxquels appartiennent les deux êtres vivants. Les résultats sont représentés dans un **phénogramme**, où la longueur des branches dépend de la distance génétique et représente donc le degré de parenté entre les taxons étudiés.

Cette technique se fonde sur le calcul d'un **indice de similitude globale*** (ISG) quand on utilise simultanément plusieurs gènes ou protéines.



TP



Comparaison des séquences de protéine

142.2.

Construire un phénogramme

(compétence pas au programme)

1) à partir des séquences calculer le % identité de séquence

2) regrouper les deux taxons les plus proches (A et B)

3) refaire une matrice de distance à A-B

Distance de i à A-B = (dist i à A + dist i à B) / 2

4) recommencer à l'étape 2 jusqu'à épuisement

5) tracer un arbre où le noeud relie les espèces les plus proches (ex A-B), ordonnée = % identité de séquence

1. alignement de séquences de protéine (insertion, délétion)

	340	345	350	355	360	365	370	375	380																																			
Amphibien	K	Q	F	R	N	C	M	I	T	T	I	C	C	G	K	N	P	F	G	D	E	T	T	S	A	A	T	S	K	T	E	A	S	S	V	S	S	S	Q	V	S	P	A	
Crapaud	K	Q	F	R	N	C	M	I	T	T	L	C	C	G	K	N	P	F	G	D	E	D	A	S	S	A	A	T	S	K	T	E	A	S	S	V	S	S	S	Q	V	S	P	A
Alligator	K	Q	F	R	N	C	M	I	T	T	L	C	C	G	K	N	P	L	G	D	E	T	-	-	A	T	G	S	K	T	E	T	S	S	V	S	T	S	Q	V	S	P	A	
Anolis	K	Q	F	R	N	C	M	I	M	T	L	C	C	G	K	N	P	L	G	D	E	E	T	-	-	S	A	G	T	K	T	E	T	S	T	V	S	T	S	Q	V	S	P	A
Bœuf	K	Q	F	R	N	C	M	V	T	T	L	C	C	G	K	N	P	L	G	D	E	A	S	-	T	T	V	S	K	T	E	T	S	-	-	-	-	-	Q	V	A	P	A	
Poisson	K	Q	F	R	H	C	M	I	T	T	L	C	C	G	K	N	P	F	E	E	E	G	-	A	S	T	T	S	K	T	E	A	S	S	V	S	S	S	S	V	S	P	A	
Crustacé	P	K	Y	R	A	A	M	E	K	K	L	P	C	L	S	C	K	T	E	S	D	D	V	S	E	S	A	S	T	T	S	S	A	E	E	K	A	E	S	A	-	-	-	

b Comparaison des séquences terminales de la rhodopsine chez sept espèces.

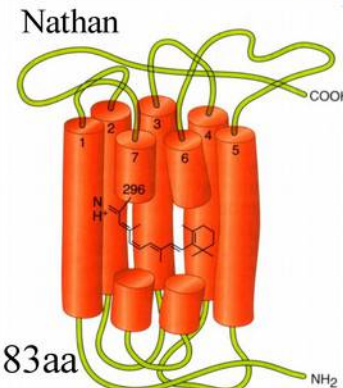
2. Nombre de différences

	ambystome	crapaud	alligator	anolis	bœuf	chelon	crustacé
Amphibien		32	43	58	51	83	251
crapaud		0	44	55	51	71	248
alligator			0	54	42	78	248
anolis				0	61	86	249
bœuf					0	74	247
Poisson						0	249
crustacé							0

c Matrice des dissimilitudes.

Deux protéines ou gènes sont homologues ou non.

On peut calculer le % d'identité de séquence.



a Structure de la molécule.

Résultat obtenu

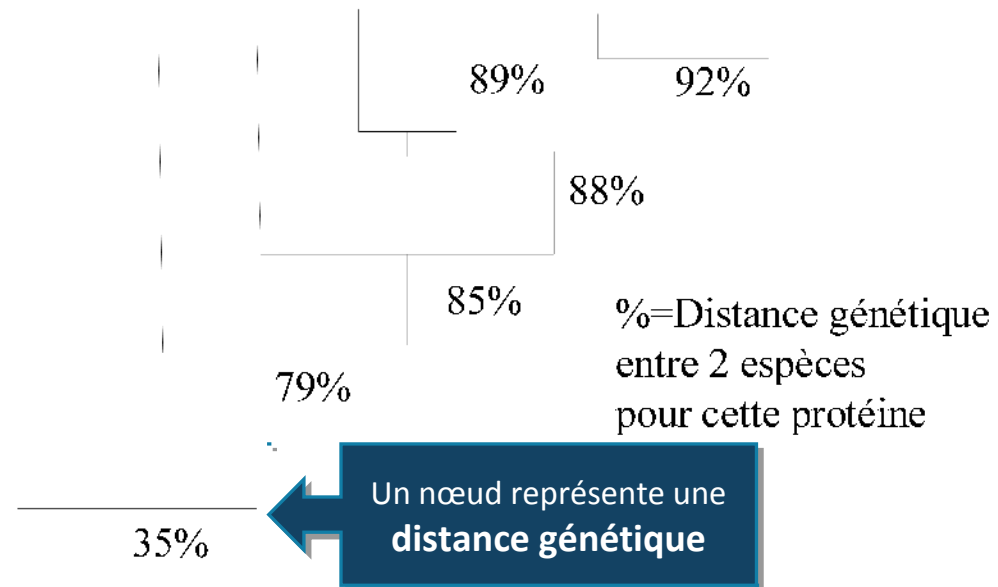
Classiquement, la longueur des branches est proportionnelle à la distance génétique entre les taxons.

Arbre génétique de la rhodopsine

% identité de séquence pour une protéine donnée

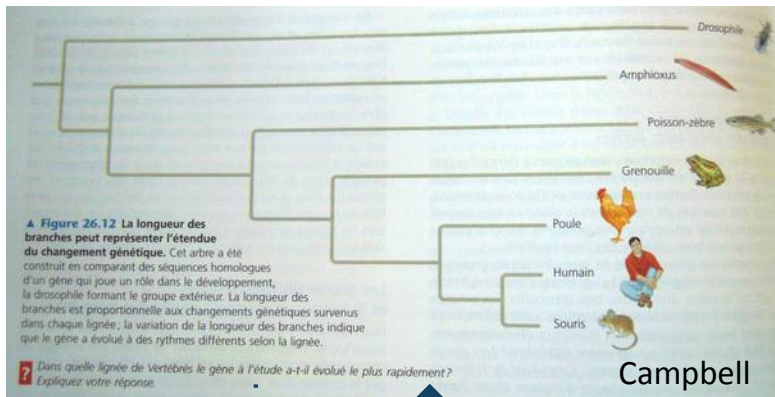


Crustacé poisson lézard bœuf alligator crapaud ambystome



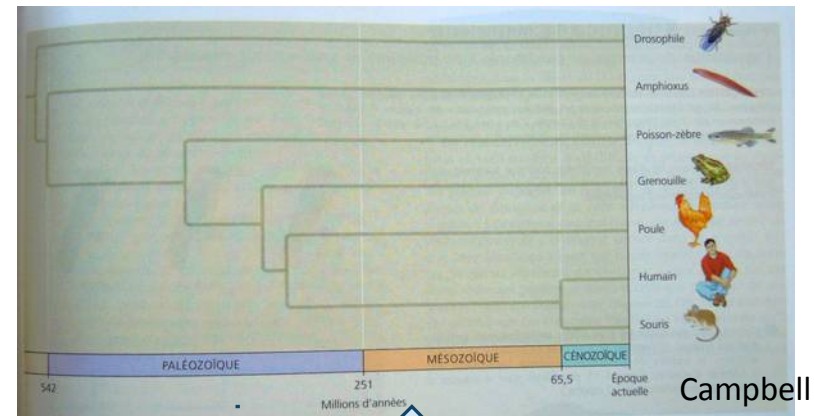
142.3. Deux modes de représentation des phénogrammes

LA LONGUEUR DES BRANCHES REPRÉSENTE
LA DISTANCE GÉNÉTIQUE



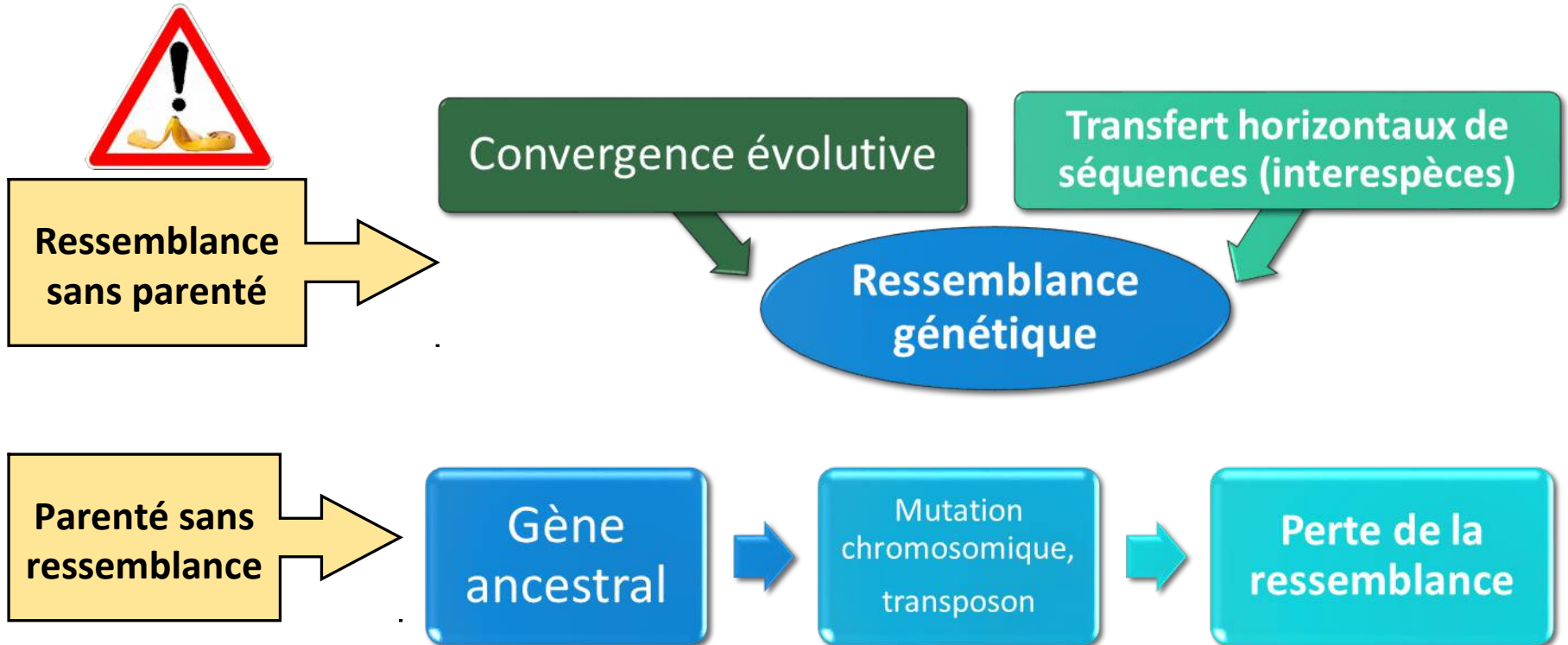
↑
classique

LES BRANCHES SERVENT DE REPÈRE TEMPOREL



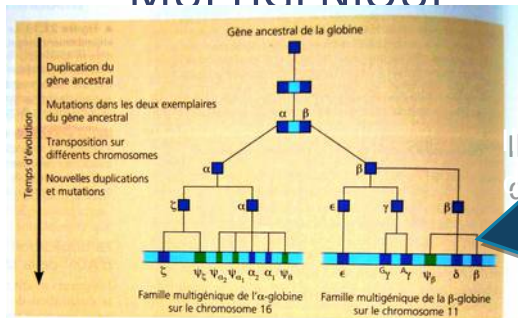
↑
Horloge moléculaire

142.4. Un phénogramme ne retrace pas toujours la parenté



142.5. On se sait pas quelles séquences comparer

FAMILLE MULTIGÉNIQUE



▲ **Figure 21.14** Un modèle permettant d'expliquer l'apparition des familles multigéniques de l' α -globine et de la β -globine à partir d'un seul gène ancestral de la globine.
 ? Les éléments en vert sont des pseudogènes. Expliquez comment ils ont pu apparaître après une duplication génique.

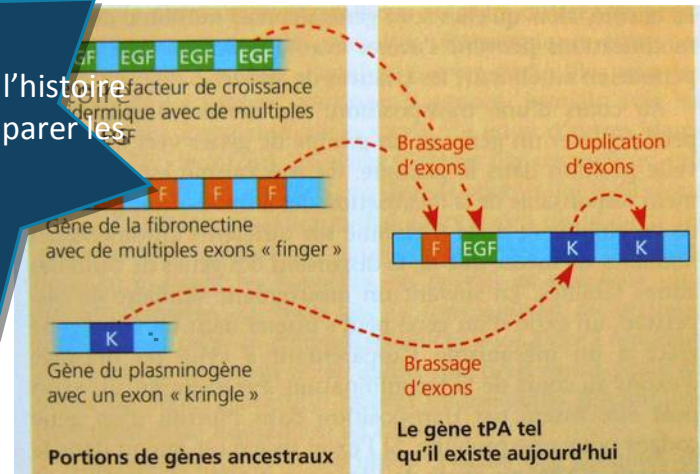
Tableau 21.2 Le pourcentage de similitude dans la séquence d'acides aminés entre les globines humaines

	α -globines		β -globines	
	α	ζ	β	ϵ
α -globines				
α	—	58	42	39
ζ	58	—	34	38
β -globines				
β	42	34	—	73
γ	39	38	73	—
ϵ	37	37	75	80

Il faudrait connaître AVANT l'histoire de ces gènes pour bien comparer les séquences!



CRÉATION D'UN NOUVEAU GÈNE PAR DUPLICATION ET RECOMBINAISON




▲ **Figure 21.15** L'évolution d'un nouveau gène par brassage d'exons.

Campbell



Tableau de synthèse à compléter au fur et à mesure ...

Type	méthode	caractères	Objectif	 +/-
...				
Classification phénétique	Ressemblance des séquences	Séquences d'ADN, ARN, Protéines	Regrouper par ressemblance globale des séquences moléculaires	1) On privilégie les caractères moléculaires 2) La ressemblance n'est pas toujours liée à la parenté 3) on ne sait pas quelles séquences comparer.
...				

Quand on utilise **un grand nombre de gènes**, on minimise les erreurs liées aux familles polygéniques et aux mutations chromosomiques. Dans ce cas, on trouve des résultats généralement proches des arbres phylogénétiques.



Conclusion

- Très utilisée dans les années 80-90, la phénétique basée sur un seul gène est devenue un outil obsolète car **il ne permet pas de retracer les parentés, ni l'histoire évolutive du gène**, sauf dans certains cas simples.
- **En cas de mutations chromosomiques** (avec duplication, délétion, insertion et inversions de gènes) ou d'insertion/excision de transposons, c'est l'arbre phylogénétique qui permettra de reconstituer a posteriori l'histoire du gènes. Dans ces cas, et pour les familles de gènes, la phénétique donne des « arbres » qui n'ont **aucune signification** évolutive.
- Aujourd'hui la phénétique et la classification phylogénétique (avec de multiples gènes) sont souvent utilisées conjointement comme étant **deux méthodes indépendantes**. Lorsque leurs résultats sont convergents, on obtient des phylogénies très solides.

14.3. La classification biologique classe en utilisant les caractères homologues

143.1. Un caractère est homologue chez deux espèces s'il est hérité de leur ancêtre commun

La ressemblance ne montre pas toujours la parenté!

Homoplasie : similitude qui n'est pas héritée d'un ancêtre commun*

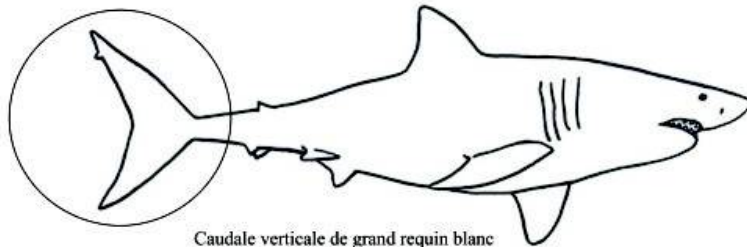
Homologie : similitude héritée d'un ancêtre commun*



En phénétique, on calcule un % d'identité de séquence, pas un % d'homologie!
Deux gènes sont homologues, ou pas. (Tout ou rien)

Exemple d'une ressemblance par homoplasie : La nageoire caudale chez les « Poissons » et les Cétacés

Chondrichthyen ou Poisson cartilagineux

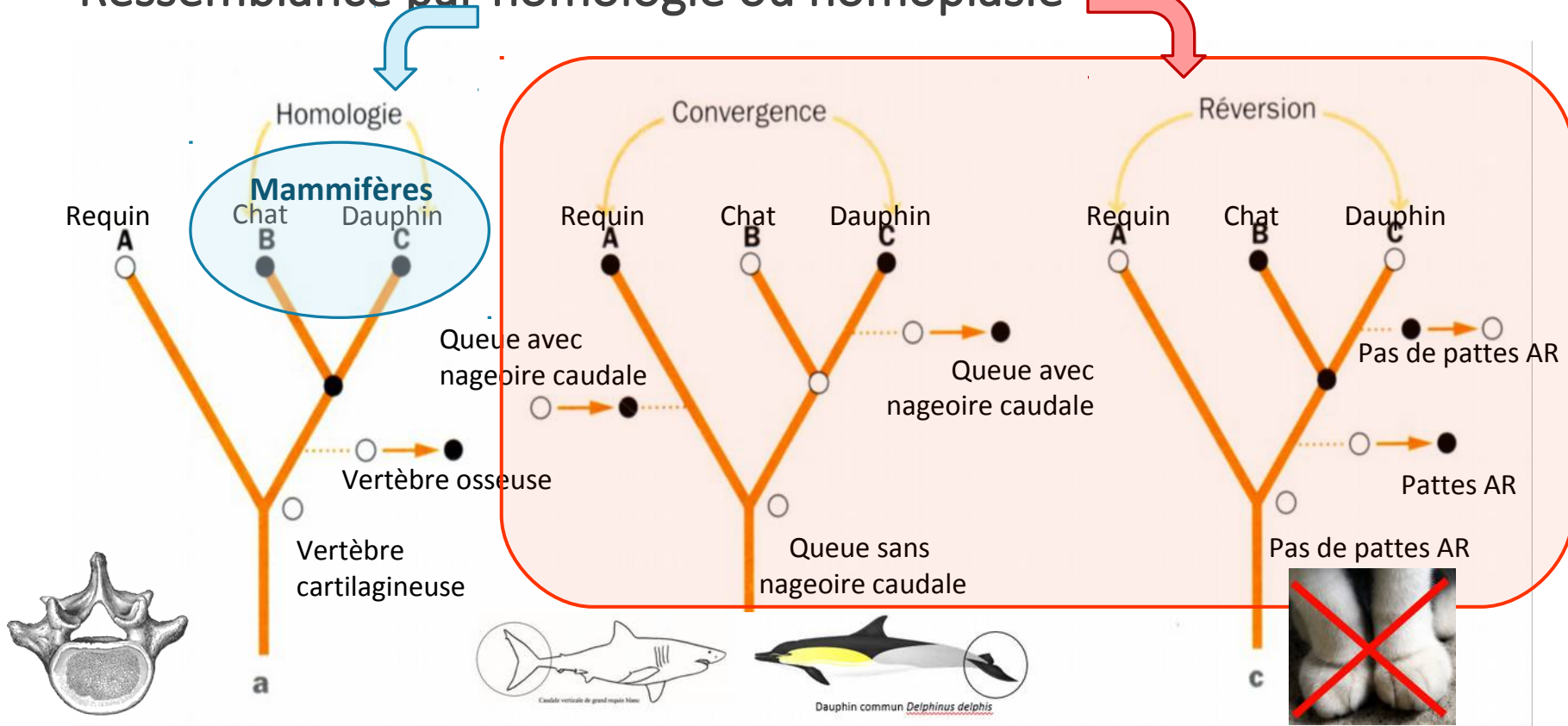


Cétacé (Mammifère)

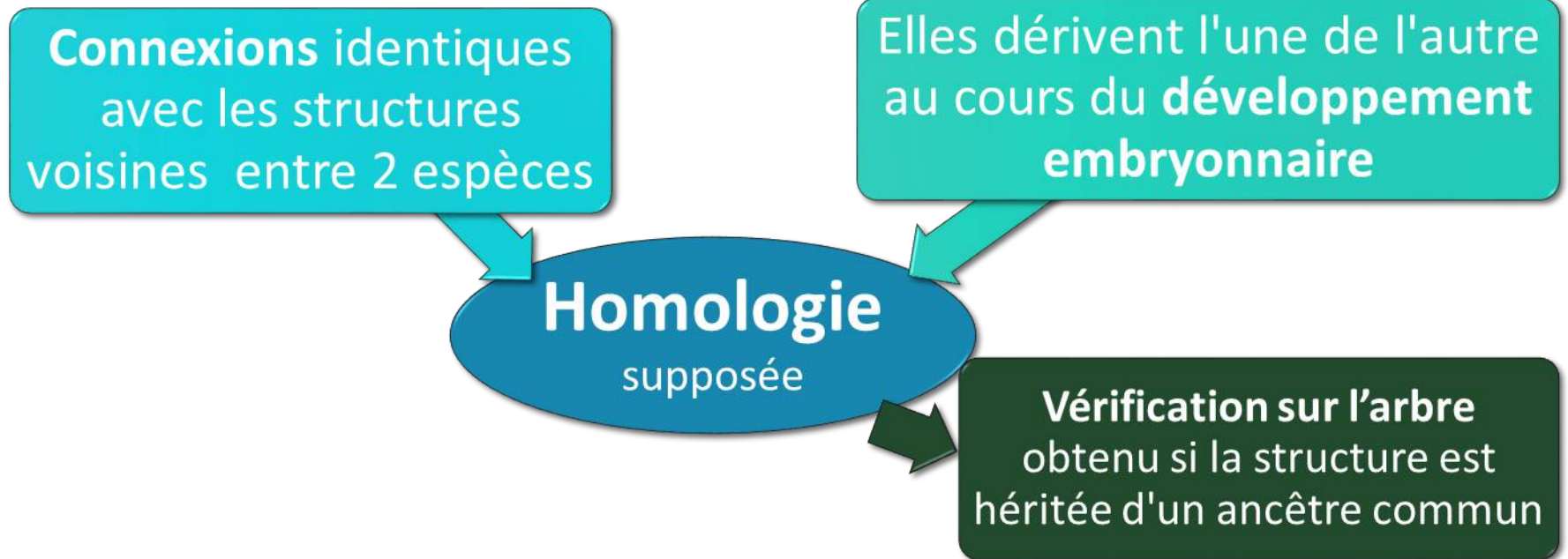


Les formes des queues sont similaires (convergence évolutive),
mais pas leur orientation (héritée de leurs ancêtres respectifs).

Ressemblance par homologie ou homoplasie* ?

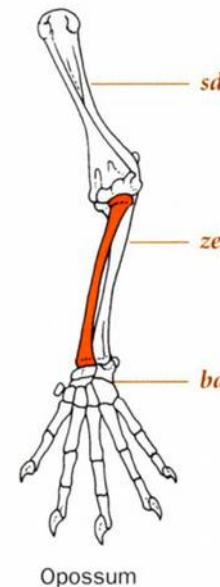
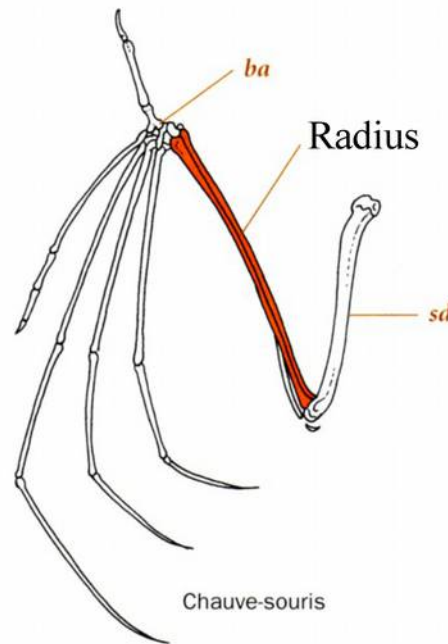


Critères d'identification d'une homologie

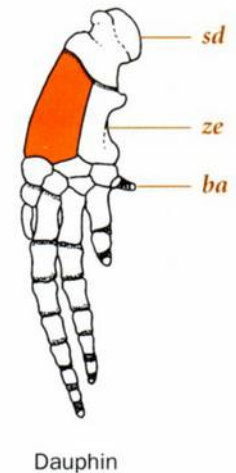


143.2. Un caractère est homologue chez deux espèces s'il a les mêmes connexions avec les structures voisines

Méthode des connexions pour un caractère anatomique



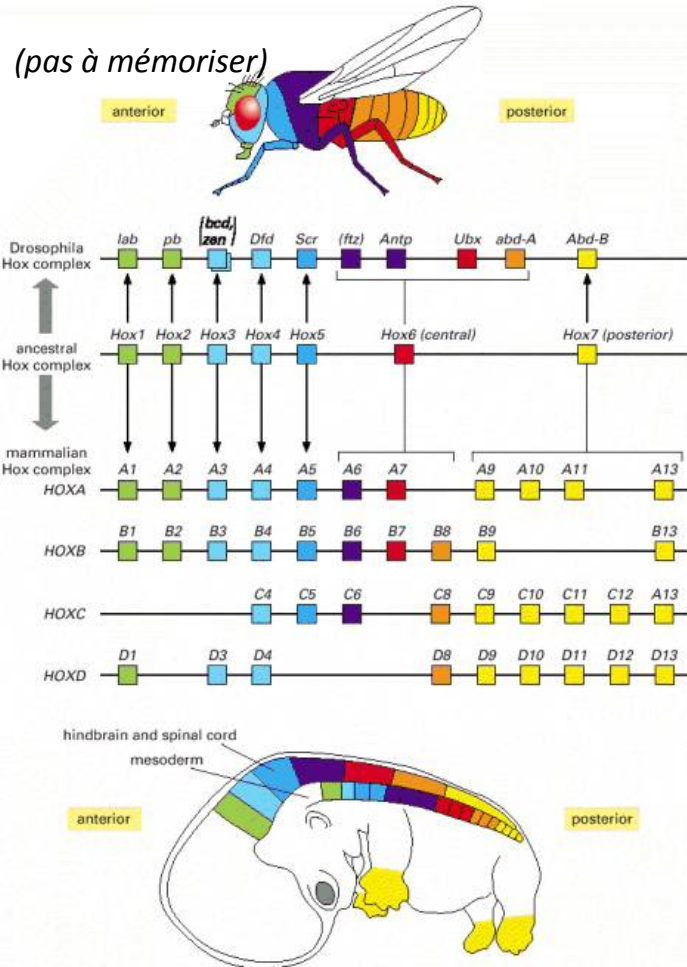
*Lecointre et Le Guyader
« Classification
phylogénétique » Belin*



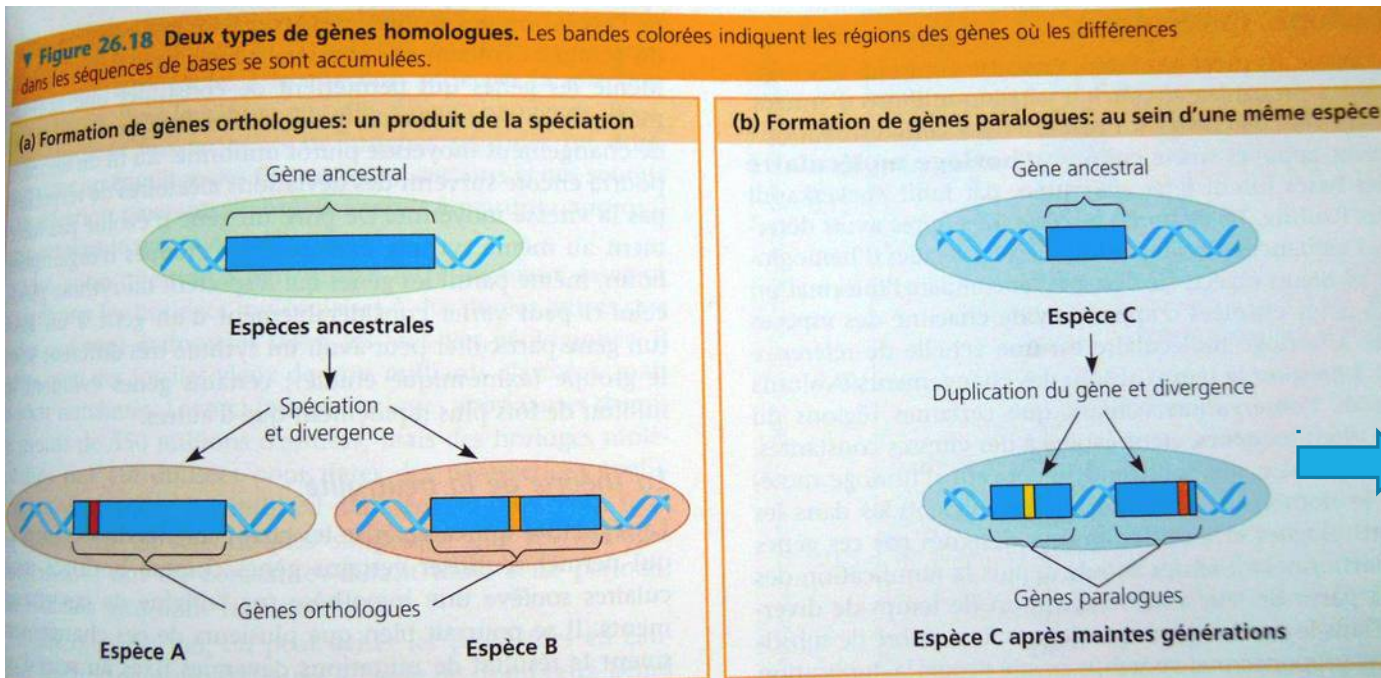
Méthode des connexions pour un caractère génétique

« Les connexions » sont les gènes qui entourent le gène d'intérêt.

En cas de mutations chromosomiques (avec duplication, délétion, insertion et inversions de gènes), c'est l'arbre phylogénétique qui permettra de reconstituer a posteriori l'histoire du gène. Dans ces cas, la phénétique donne des « arbres » qui n'ont aucune signification.



Deux cas d'homologie génétique



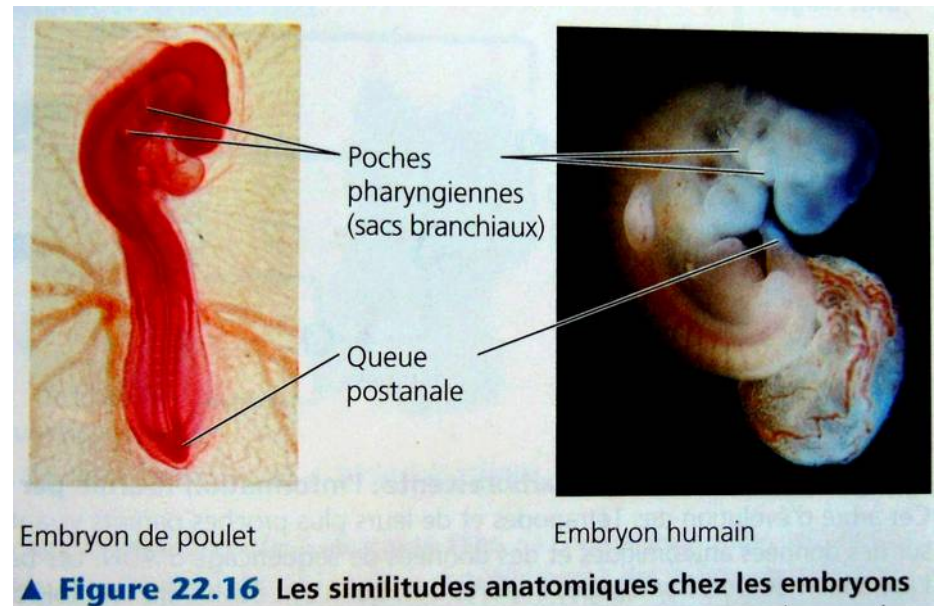
Famille multigénique

Campbell

143.3. Deux structures sont homologues si elles dérivent l'une de l'autre au cours du développement embryonnaire

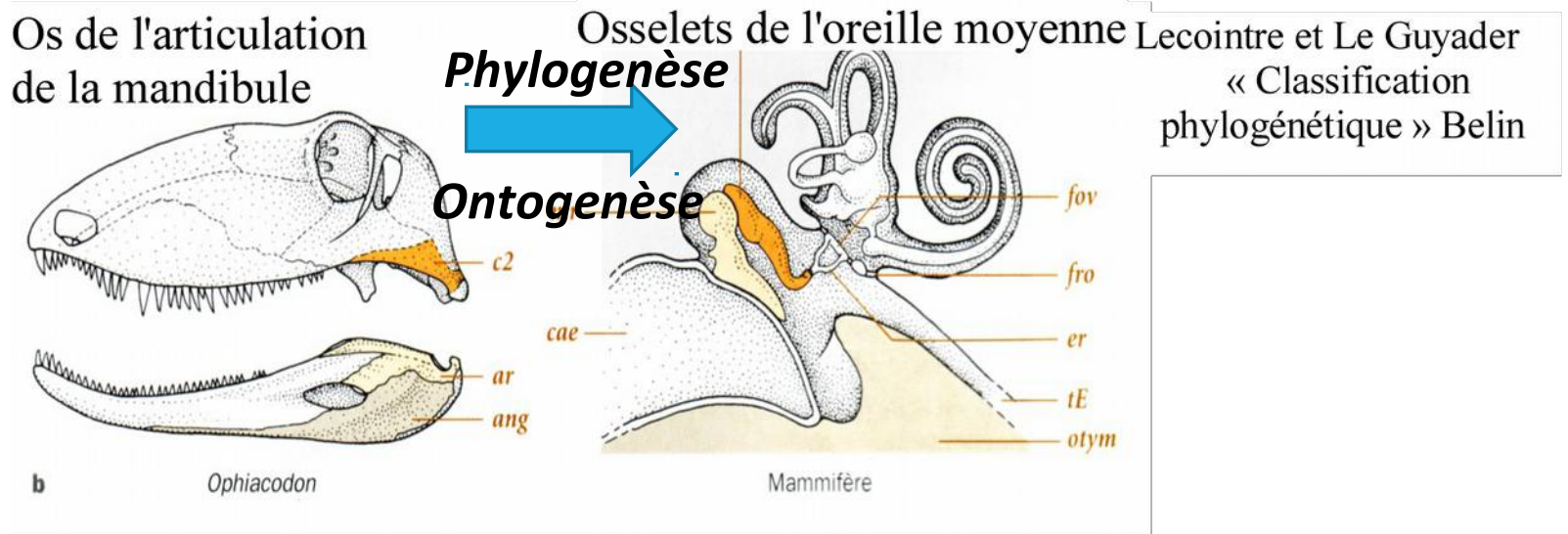
-Vertébrés :

- queue post anale au début du développement
- Arcs branchiaux qui donnent des branchies (poisson) ou structures auditives et gutturales (Mamifères)



Campbell « Biologie » Pearson

Haeckel XIX « L'ontogenèse récapitule la phylogenèse »



Synapside fossile
(visible aussi chez les Sélaciens)

Confirmé par les fossiles permo-triasiques

143.4. L'homologie explique les structures vestigiales

Les Baleines ont des vestiges de bassin et de pattes arrière

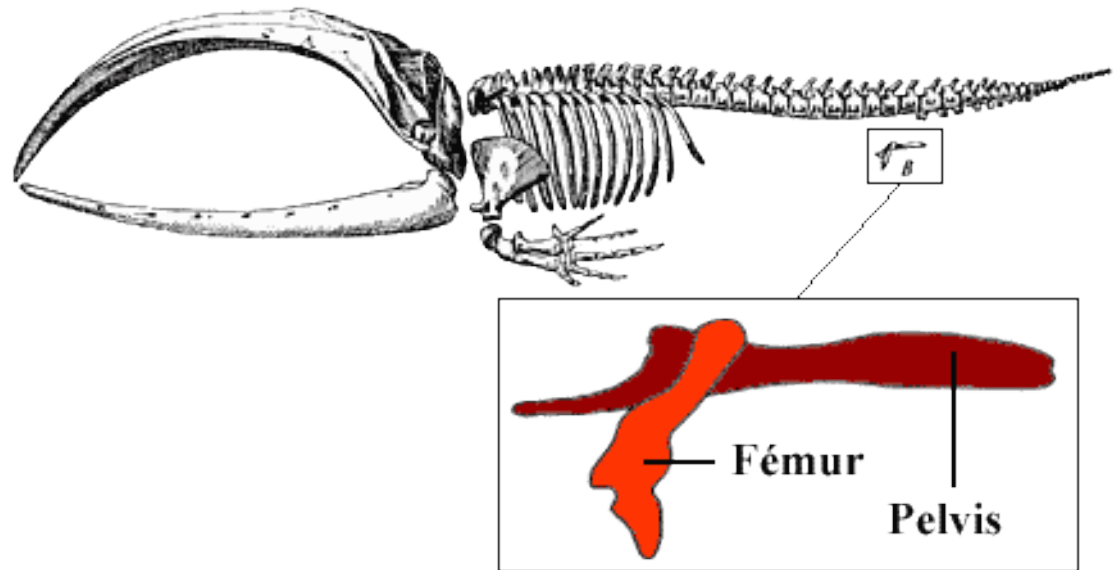




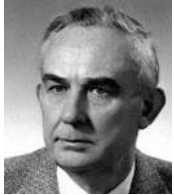
Tableau de synthèse à compléter au fur et à mesure ...

Type	méthode	caractères	Objectif	+/-
...				
Classification phénétique		Séquences	ressemblance globale	
Classification biologique	Caractères homologues	Tous, y compris le développement	Regrouper par parenté	Les groupes n'ont pas de signification évolutive
...				

14.4. La classification phylogénétique classe en utilisant les caractères apomorphes*

« Rien en biologie n'a de sens, si ce n'est à la lumière de l'évolution. »
Theodosius Dobzhansky (1900-1975)

**William
Hennig :**




On classe les êtres vivants selon leurs relations de parenté dans un **cadre évolutionniste**, car :

- On crée des groupes **monophylétiques*** dits clades* qui incluent **un ancêtre commun et l'ensemble de sa descendance.**
- Les parentés sont construites sur les caractères homologues à l'état dérivé (**apomorphies***)

Grec apo= modification

144.1. Un caractère est **polarisé** en un état ancestral et un état dérivé d'un caractère

État ancestral -----mutation-----> état dérivé

Le caractère « membres pairs » a deux états :	
État ancestral	État dérivé
2 paires de nageoires des poissons (9 et 10)	2 paires de pattes (lézard)
	

La notion de ancestral et dérivé est relative

car un caractère peut évoluer de façon régressive ou prendre plus de 2 états

La notion d'état ancestral ou dérivé d'un caractère est relative

État ancestral	État dérivé			
	État ancestral	État dérivé		
		État ancestral	État dérivé	
			État ancestral	État dérivé
Pas de nageoires paires (agnathe)	Membres pairs (nageoires pectorales et pelviennes des poissons)	Nageoire charnue (Sarcoptérygien)	Pattes (lézard)	Membres régressés (serpent)
				

144.2. La phylogénie utilise les **apomorphies** comme élément de détermination de la parenté

- 1) Tous les caractères n'évoluent pas à la même vitesse
- 2) Seul le partage **de caractères dont l'état s'est transformé est signe d'une parenté étroite** (caractère homologue **dérivé** ou **apomorphie**).

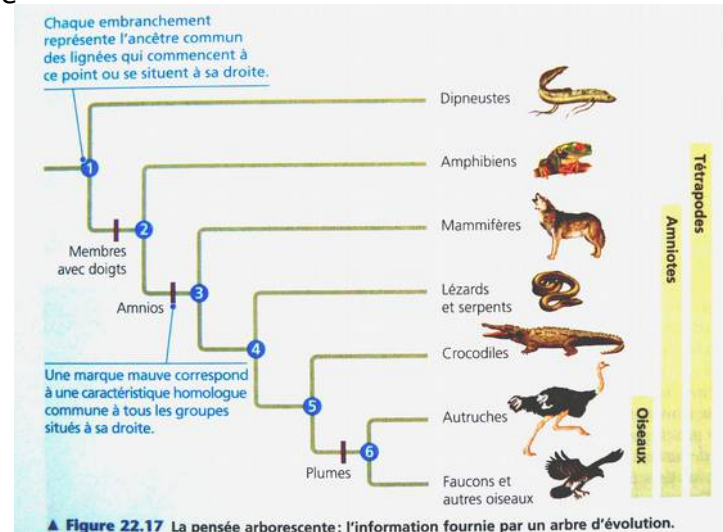
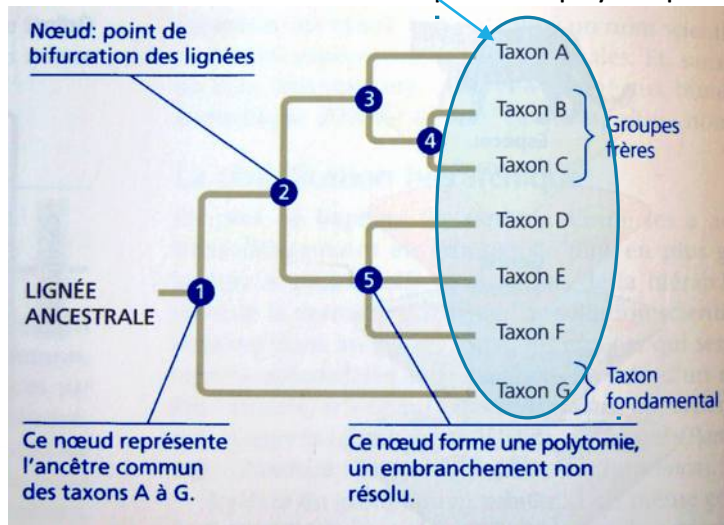
Les caractères restés à l'état primitif (ou plésiomorphies) ne témoignent pas d'une parenté étroite.



Image : dans 1 famille depuis des générations, chacun reçoit à sa naissance la même chevalière avec le blason familial. Vous ne pouvez donc pas utiliser cet objet pour savoir qui, dans cette grande famille est frère et sœur. Par contre, si tous les enfants d'un couple reçoivent aussi un objet typique que seuls leurs parents ont porté, on pourra retrouver les parentés.

144.3. Les apomorphies définissent des groupes monophylétiques

Groupe monophylétique = clade



▲ Figure 22.17 La pensée arborescente: l'information fournie par un arbre d'évolution.



L'ancêtre est hypothétique : on ne peut pas l'assimiler à une espèce donnée vivante ou fossile

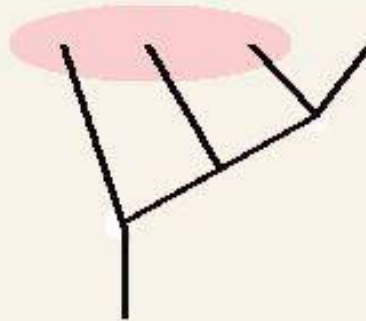
Campbell

Seuls les groupes **monophylétiques** ont une signification évolutive

Les groupes qui n'existent plus :

Tous les descendants ne sont pas dans le groupe

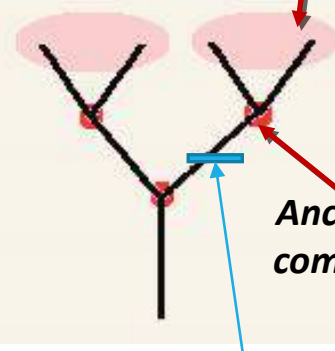
Paraphylétique



« Reptiles »
(n'inclut pas les Oiseaux)
« Poissons »

Tous les descendants de l'ancêtre

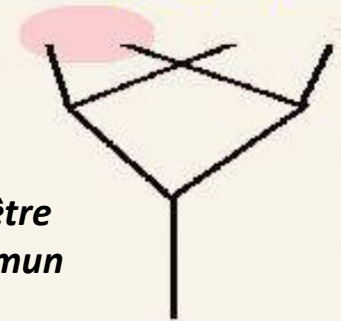
Monophylétique



apomorphie
= *caractère homologue à l'état dérivé, qui caractérise le groupe*

Ressemblance globale qui n'est pas liée à la parenté

Polyphylétique



« Algues »
« Vers »

Les poissons et les reptiles sont fragmentés chacun en 3 clades

pas à mémoriser

Classification phylogénétique simplifiée des Vertébrés

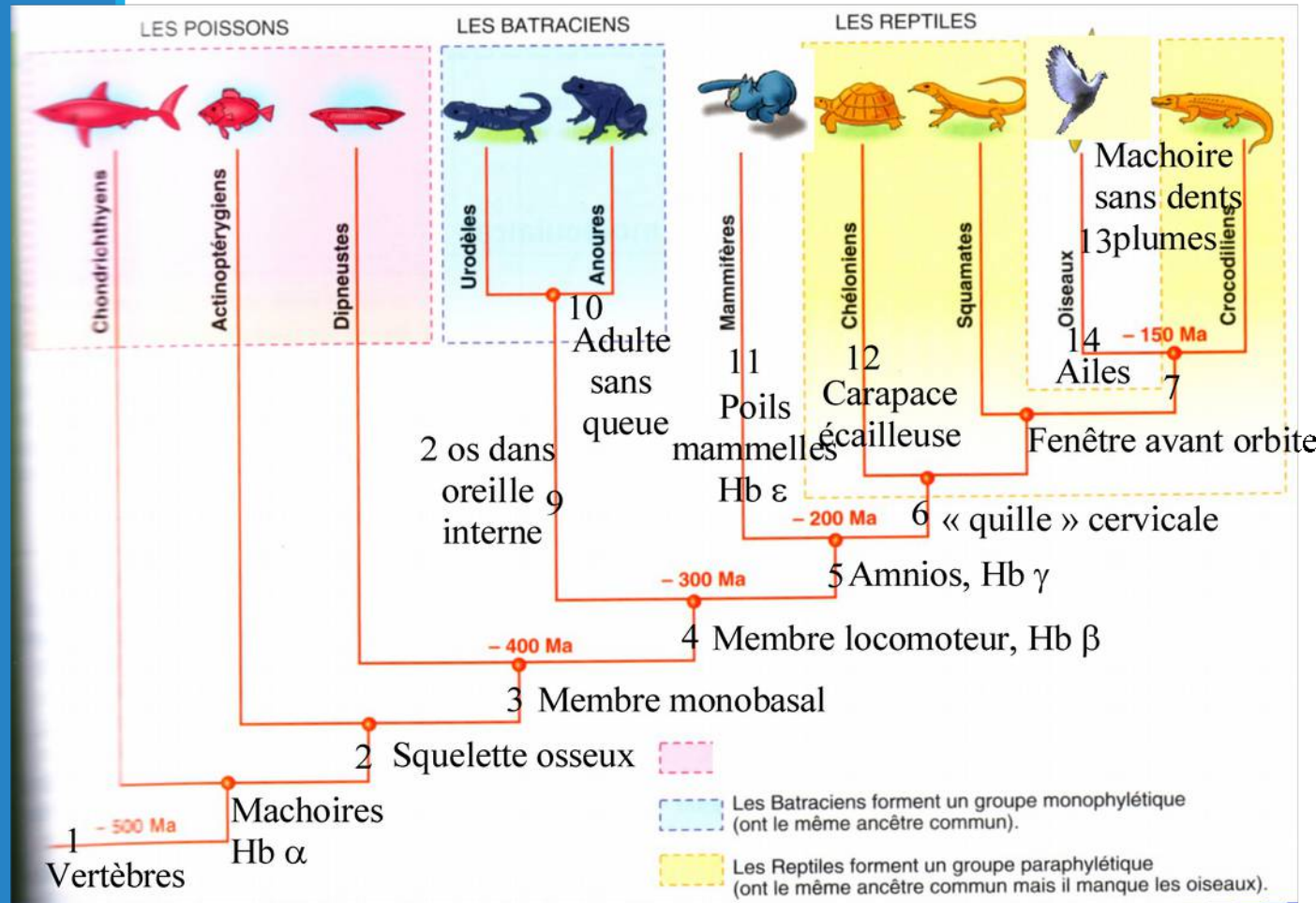




Tableau de synthèse à compléter au fur et à mesure ...

Type	méthode	caractères	Objectif	+/-
...				
Classification phénétique		Séquences	ressemblance globale	
Classification biologique	Caractères homologues	Tous, y compris le développement	Regrouper par parenté	Les groupes n'ont pas de signification évolutive
Classification phylogénétique = cladistique	apomorphies	Tous	Regrouper par descendance exclusive d'un ancêtre commun	Les groupes ont une signification évolutive et sont caractérisés par les apomorphies



Comment trouver les apomorphies qui vont permettre de former les groupes sans tomber dans l'arbitraire?



Conclusion

- Très utilisée dans les années 80-90, la phénétique basée sur un seul gène est devenue un outil obsolète car **il ne permet pas de retracer les parentés, ni l'histoire évolutive du gène**, sauf dans certains cas simples.
- **En cas de mutations chromosomiques** (avec duplication, délétion, insertion et inversions de gènes) ou d'insertion/excision de transposons, c'est l'arbre phylogénétique qui permettra de reconstituer a posteriori l'histoire du gènes. Dans ces cas, et pour les familles de gènes, la phénétique donne des « arbres » qui n'ont **aucune signification** évolutive.
- Aujourd'hui la phénétique et la classification phylogénétique (avec de multiples gènes) sont souvent utilisées conjointement comme étant **deux méthodes indépendantes**. Lorsque leurs résultats sont convergents, on obtient des phylogénies très solides.

1.5. La méthode phylogénétique révèle *a posteriori* les apomorphies



EXERCICE GUIDÉ : CONSTRUIRE UN ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE *



15.1. La construction d'un cladogramme commence par la matrice des caractères et des taxons

TAXONS CARACTERES	Amphioxus	Lamproie	Poisson osseux	Grenouille	Tortue	Léopard
Colonne vertébrale	corde	Colonne vertébrale	Colonne vertébrale	Colonne vertébrale	Colonne vertébrale	Colonne vertébrale
Mâchoires articulées	Pas de mâchoire articulée	Pas de mâchoire articulée	mâchoire articulée	mâchoire articulée	mâchoire articulée	mâchoire articulée
4 membres locomoteurs	nageoires	nageoires	nageoires	4 membres locomoteurs	4 membres locomoteurs	4 membres locomoteurs
Amnios	Sac vitellin	Sac vitellin	Sac vitellin	Vitellus dans les macromères	amnios	amnios
poils	non	non	écailles	Peau lisse	écaille	poils

15.2. On polarise les caractères par comparaison avec le groupe externe*

- **Polariser** = nommer l'état dérivé (1) et l'état ancestral (0)
 - Hyp : on suppose que **le groupe externe a tous ses caractères à l'état ancestral**.
- Si c'est faux, on a fait un arbre « à l'envers », ce qui est sans effet sur les parentés et groupes. Par contre, on évite l'arbitraire.



Construire la matrice de caractères polarisés en les notant 0 ou 1

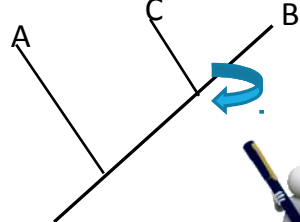
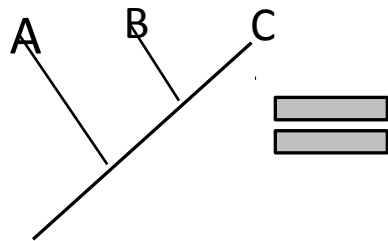
On identifie les apomorphies, qui permettront de faire des sous-groupes

Caractères homologues

CARACTÈRES	TAXONS						
	Amphioxus (groupe de référence)	Lamproie	Achigan	Grenouille	Tortue	Léopard	
Colonne vertébrale	0	1	1	1	1	1	Apomorphie du groupe entier -> « Vertébrés »
Mâchoires articulées	0	0	1	1	1	1	Apomorphie d'un sous-groupe -> utile pour le classement des Vertébrés
Quatre membres locomoteurs	0	0	0	1	1	1	
Amnios	0	0	0	0	1	1	
Poils	0	0	0	0	0	1	
Symétrie bilatérale	0	0	0	0	0	0	Caractère homologue non polarisé, inutile pour le classement

15.3. On trace tous les arbres possibles (= toutes les parentés possibles)

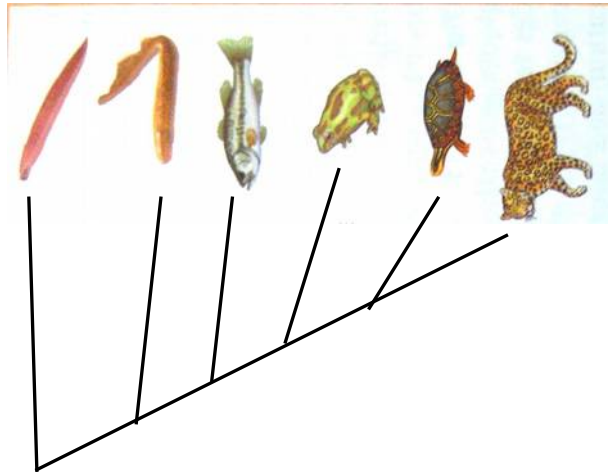
- L'espèce extérieure sera placée à la racine de l'arbre
- **L'aspect de l'arbre ne doit pas vous influencer.** Il peut y avoir des rotations autour des nœuds. On veut des arbres réellement différents en terme de parenté.



Tracez quelques arbres possibles

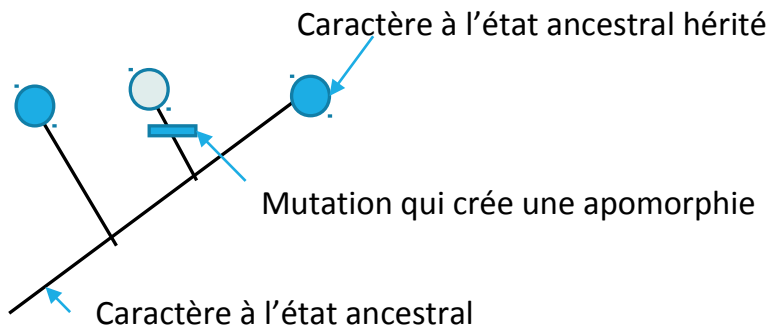
CARACTÉRISTIQUES	TAXONS					
	Amphioxus (groupe de référence)	Lamproie	Achigan	Grenouille	Tortue	Léopard
Colonne vertébrale	0	1	1	1	1	1
Mâchoires articulées	0	0	1	1	1	1
Les membres locomoteurs	0	0	0	1	1	1
Amnios	0	0	0	0	1	1
Poils	0	0	0	0	0	1

Et sans racine?

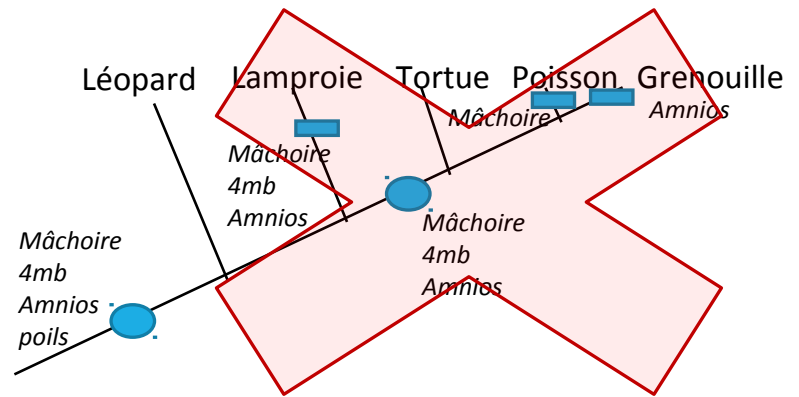


15.4. On place les caractères sur les arbres

ON RETRACE L'HISTOIRE DU
CARACTÈRE SUR L'ARBRE



ON ÉLIMINE LES ARBRES QUI
CONSTRUISENT LES GROUPES PAR DES
CARACTÈRES À L'ÉTAT ANCESTRAL.



1.6. La méthode phylogénétique permet de trier les arbres selon leur vraisemblance

On peut être amené à chercher à optimiser plusieurs critères dans l'arbre : la distance, la parcimonie, ou la vraisemblance.

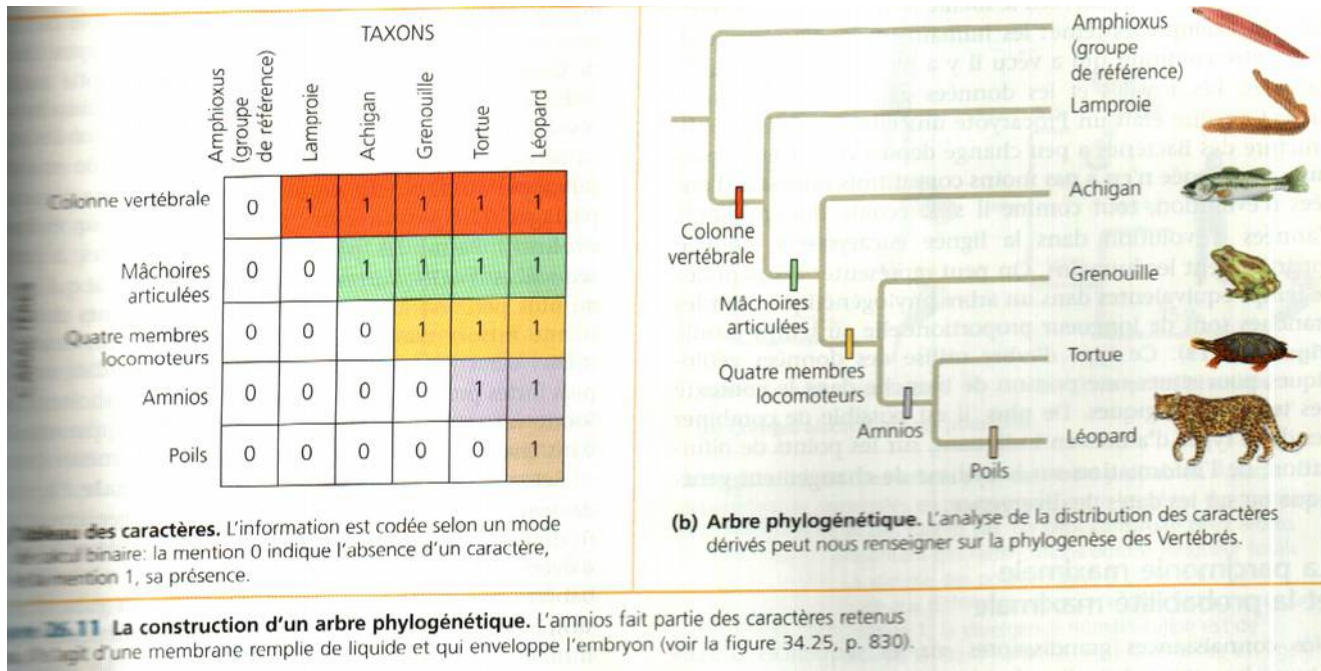
16.1. Choix de l'arbre le plus parcimonieux...



On appelle « événement » tout changement de polarité d'un caractère. En science, on privilégie toujours le modèle qui demande le moins d'hypothèses, c'est le principe de parcimonie.

En phylogénie, comme les changements de polarité des caractères sont des événements rares (même pour les changements de nucléotides), on suppose que **l'arbre le plus parcimonieux est le plus probable.**

On garde l'arbre le plus parcimonieux,
qui forme des clades caractérisés par des apomorphies



Si certains caractères se révèlent être des homoplasies, on les élimine et on recommence à classer.

16.2. ... avec le maximum de vraisemblance



Les méthodes de vraisemblance sont probabilistes. Elles s'appliquent plus facilement aux caractères moléculaires. En se fondant sur le taux de substitution pour chaque nucléotide ou acide aminé au cours du temps, on estime **la vraisemblance de la position et de la longueur des branches de l'arbre.**

Cette méthode probabiliste permet de supposer que :

- **certaines branches évoluent plus vite que d'autres.** C'est très crédible quand la pression de sélection est forte sur certains organismes et plus faible sur d'autres, ou si des groupes ont été dans des conditions environnementales favorables à une diversification (comme après les grandes extinctions).
- **Certains sites (nt ou aa) évoluent plus vite que d'autres.** Il y a dans le génome des points chauds de mutation et recombinaison, qui sont probablement des sites moins soumis à la pression de sélection conservative ou à la réparation.



Conclusion

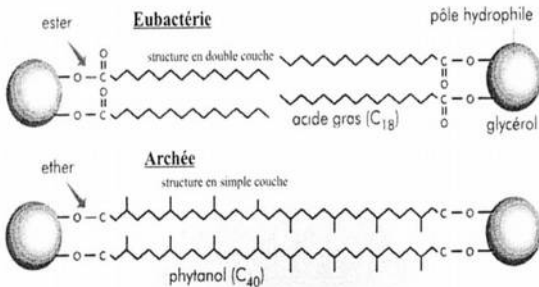
- une classification basée sur la ressemblance ne retrace pas la parenté (anciennes classifications, phénétique)
- une classification basée sur l'homologie ne suffit pas à retracer l'évolution
- l'arbre phylogénétique est obtenu par une méthode transparente, **objective**, et collaborative. Elle retrace l'évolution, car en plus de l'homologie elle se base sur les **apomorphies** pour constituer des **groupes monophylétiques**.
- Elle retrace **le scénario évolutif le plus probable** dans l'état actuel des connaissances, grâce à la parcimonie et au calcul de maximum de vraisemblance. Elle évalue le degré de probabilité des arbres retenus, et est révisée tous les 4 ans. (parasites, espèces avec peu de caractères décrits, branche à évolution rapide, unicellulaires eucaryotes et procaryotes.)

II. L'arbre phylogénétique du vivant permet de discuter de scénarios évolutifs

2.1. L'arbre du Vivant a 3 domaines et n'est pas raciné

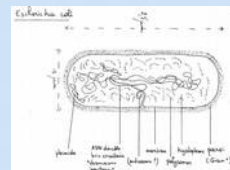
21.1. Les 3 domaines du vivant sont les eubactéries, les archéobactéries et les eucaryotes

Des apomorphies
caractérisant les 3 domaines*



Eubactéries

Paroi à peptidoglycanes



Archées

Lipides à liaisons éther

Parfois monocouche



Eucaryotes

ADN en chromosomes
linéaires dans un noyau

Cytosquelette

Endomembranes avec
flux (endo- exocytose)

Endosymbioses
(mitochondries et
éventuellement plastes)

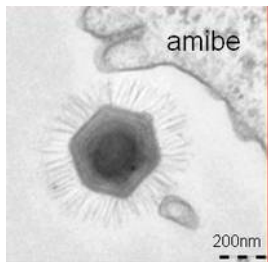
Archées et
eucaryotes ont des
gènes à introns et
des polymérase
similaires

Ces caractères
sont-ils des
apomorphies?



21.2. 4 domaines avec les virus?

- Un virus est un parasite intracellulaire obligatoire d'une cellule procaryote (phage) ou eucaryote). Incapable de métabolisme, il détourne le métabolisme de la cellule à son profit, et se réplique ainsi avant de sortir de la cellule ou de la faire éclater. Il est constitué d'acides nucléiques (ADN ou ARN), de protéines et parfois d'une membrane empruntée à la cellule hôte.



- 2003 : découverte d'un virus géant des amibes, le Mimivirus, avec 900 gènes! (400 nm= taille d'une petite bactérie)
- 7 gènes communs aux Archées, aux Bactéries et aux Eucaryotes. Le Mimivirus apparaît sur les dendrogrammes sur une **quatrième branche proche de l'origine des Eucaryotes** et distincte des Bactéries, des Archées et des Eucaryotes. Ceci suggère une très grande **ancienneté**. Le génome ne s'est pas construit au fil d'emprunts divers mais est bien une structure qui est restée homogène au cours de l'évolution. On peut imaginer que les premiers virus à ADN étaient des cellules dégénérées correspondant à des lignées très anciennes aujourd'hui disparues, ayant ou non précédé LUCA, le dernier ancêtre commun universel.
- Curiosité : Le Mimivirus est parasité par un virus « Soutnik »

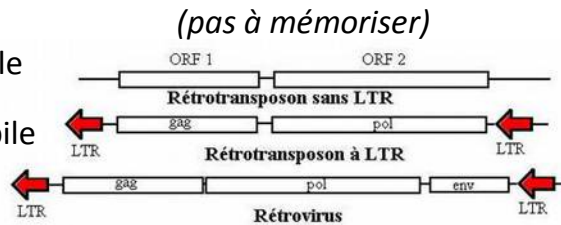
Les virus d'eucaryotes sont très anciens et se sont insérés dans leurs génomes

Transposons

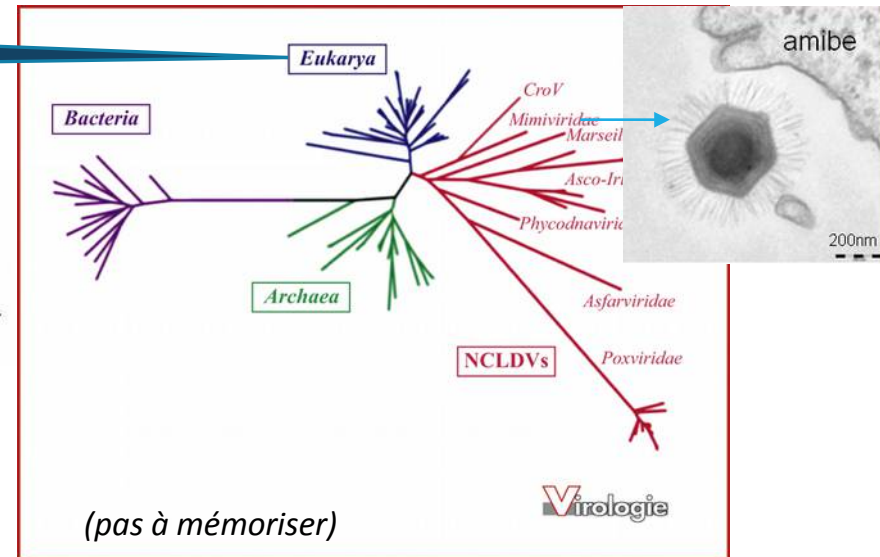
Séquence eucaryote stable

Séquence eucaryote mobile

virus



- 44% génome humain
- très nombreux chez plantes -> explique la grande taille du génome?
- Déplacent les gènes dans le génome, les recombinent, voire translocation -> diversité génétique évolutive

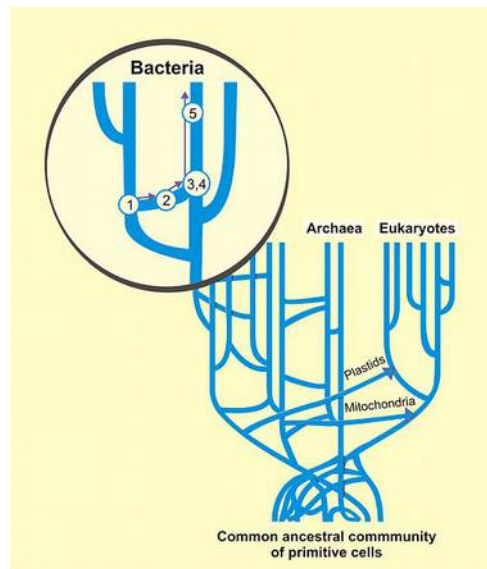


21.3. L'arbre du vivant n'a pas de racine

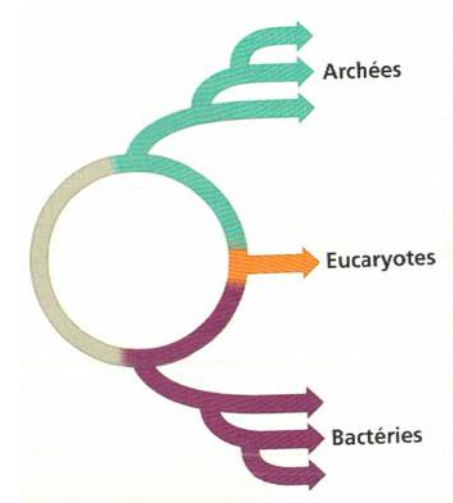
DE TRÈS NOMBREUX TRANSFERTS DE GÈNES DANS LA POPULATION ANCESTRALE

UNE REPRÉSENTATION SIMPLIFIÉE

Les bactéries peuvent capter des fragments d'ADN présents dans leur milieu (transformation), ou se les échanger (conjugaison = parasexualité)



LUCA
Last
Common
Unique
Ancestor



Campbell

2.2. L'arbre des Eucaryotes illustre la divergence, l'homoplasie et l'évolution régressive

22.1. L'arbre des Eucaryotes illustre la divergence

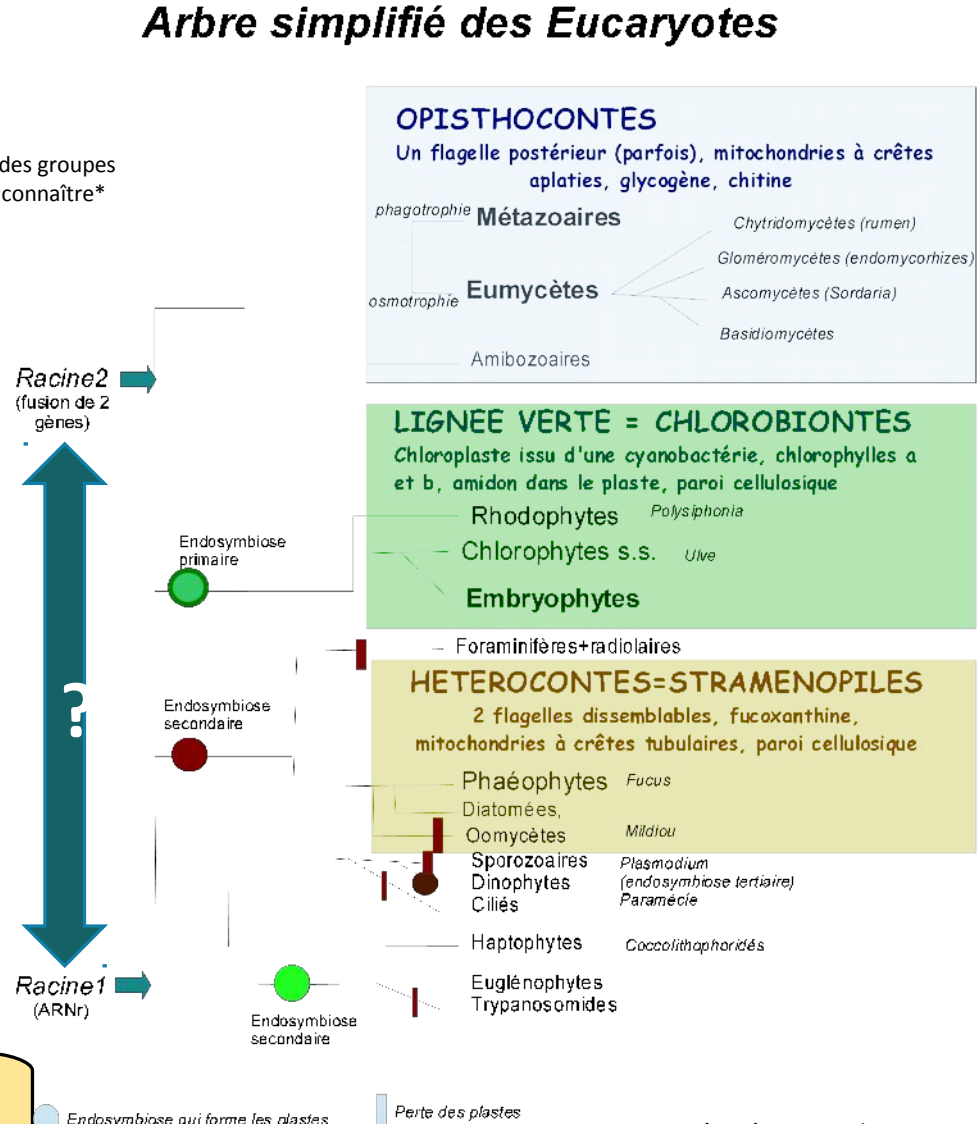
Notez, malgré la divergence, la persistance d'apomorphies cellulaires dans 3 groupes * -> a permis d'identifier la parenté malgré l'absence de ressemblance globale

Pourquoi parle-t-on de « lignée verte »?

Où sont les « algues »?

Les Mycètes sont-ils des végétaux?

Les apomorphies des groupes en couleur sont à connaître*



D'après MA Selosse

Un eucaryote ancestral apparu par endosymbiose?

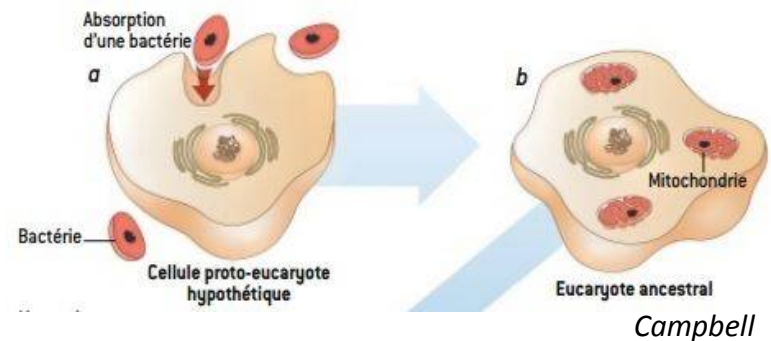
MITOCHONDRIES :

- Similarité de toutes les mitochondries eucaryotes (excepté la géométrie de la membrane interne) -> une même origine?
- ADN circulaire mitochondrial, petits ribosomes
- Membrane interne avec des lipides de type bactériens, et des transporteurs bactériens
- Membrane externe de type eucaryote

BACTERIES

- Eubactéries de type alpha ont une chaîne respiratoire dans leur membrane plasmique, avec des protéines similaires à celle des mitochondries

L'hypothèse de l'endosymbiose à l'origine des mitochondries*

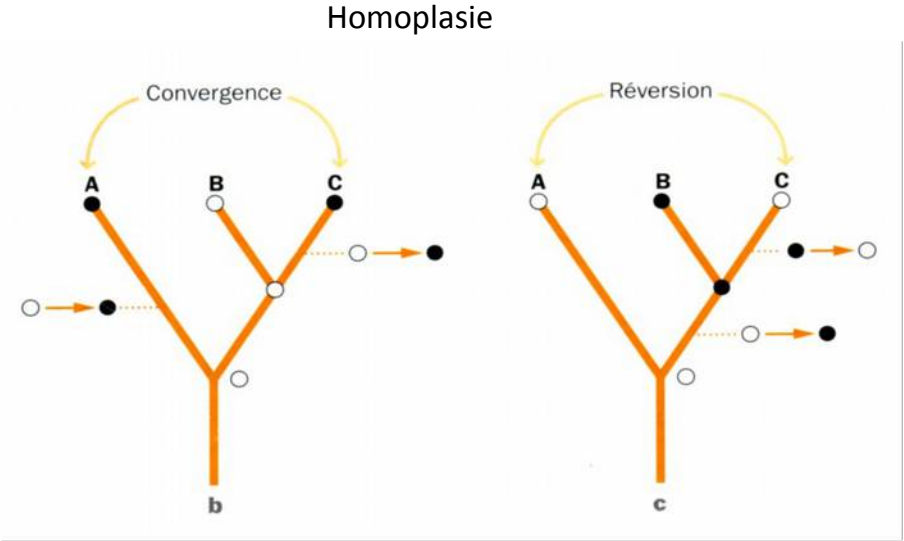


Certains gènes codant des protéines du métabolisme respiratoire sont présents dans le noyau des eucaryotes.

Est-ce que cela invalide ce modèle?

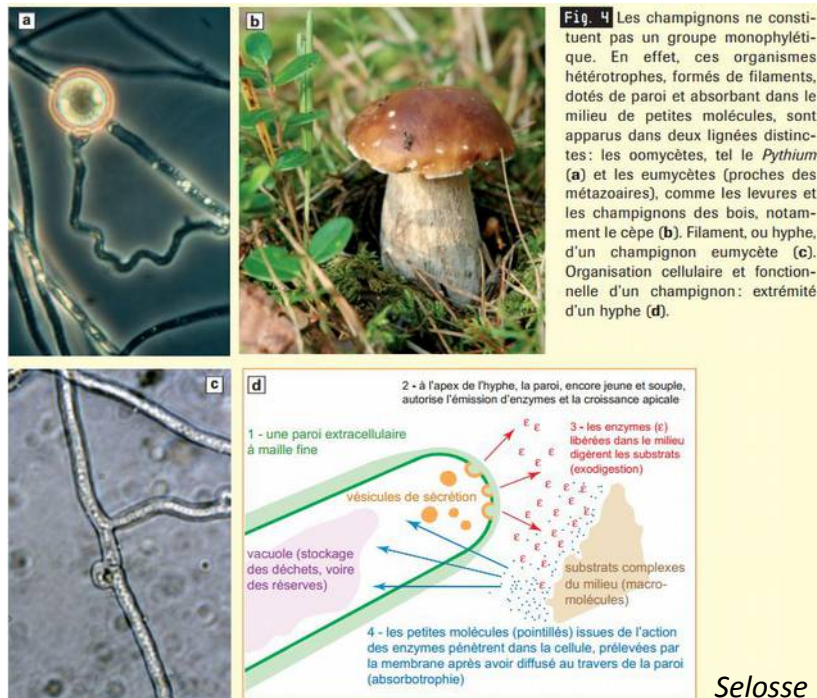
La présence de mitochondrie est-elle une homologie ou une homoplasie?

2.2.L'arbre des Eucaryotes illustre l'homoplasie

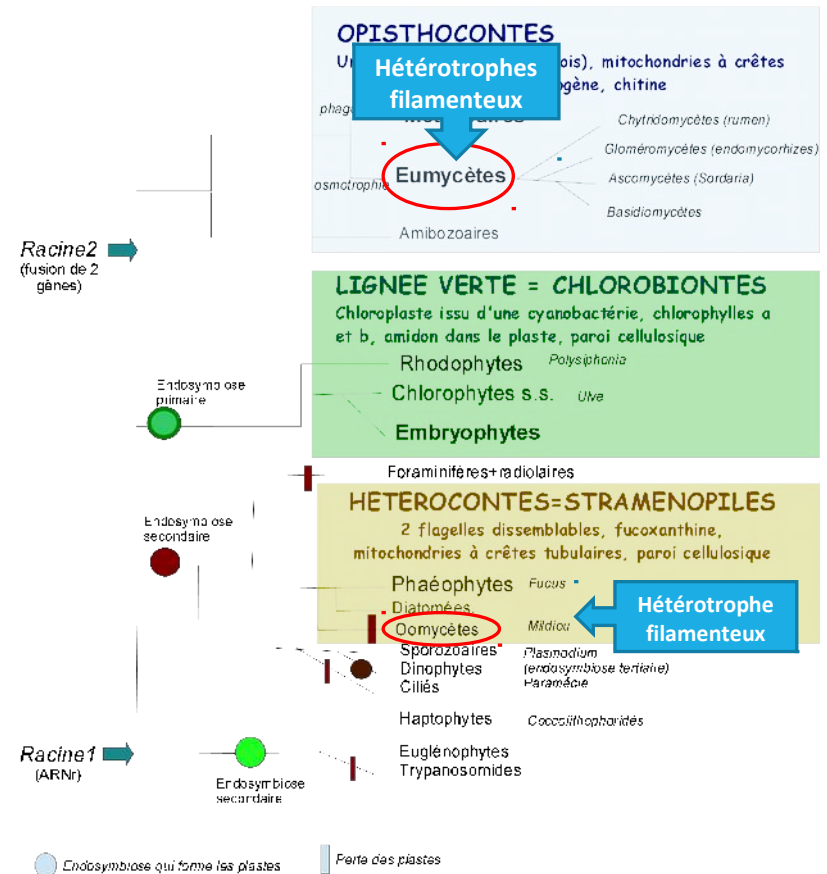


22.1. Les « champignons » illustrent la convergence (biphylétisme)

Les « champignons » sont définis de façon écologique comme étant des hétérotrophes filamenteux, qui se nourrissent par absorbtrophie. Cela correspond à 2 clades.



Arbre simplifié des Eucaryotes



22.2. L'arbre des Eucaryotes illustre l'évolution régressive

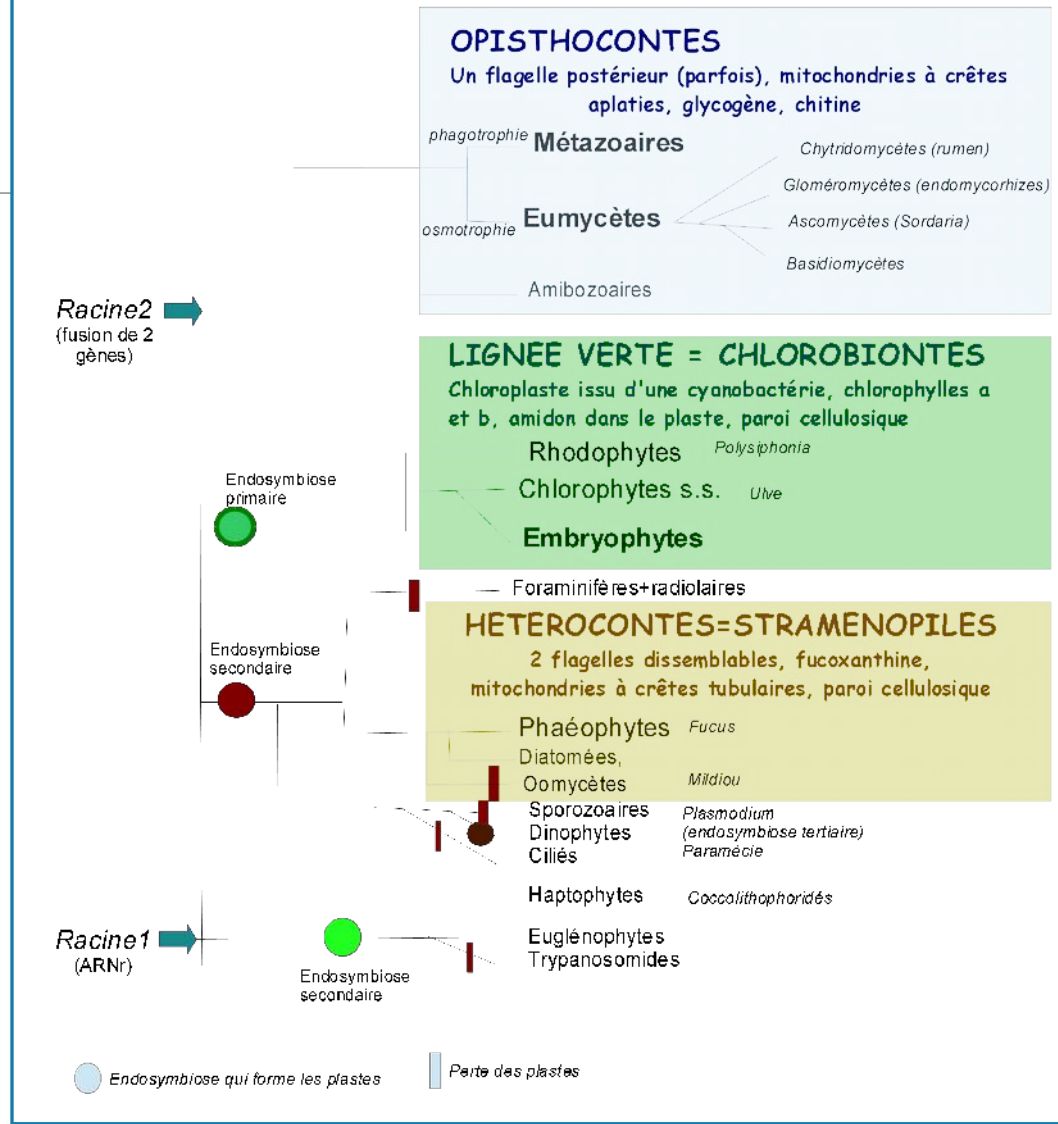
L'évolution ne complexifie pas toujours!



Identifiez les réversions qui ont amené à une perte de l'autotrophie vis-à-vis du carbone

Si on avait regroupé les espèces par métabolisme, quel type de classification aurait-on construit?
Pourquoi cela ne peut pas retracer la parenté?

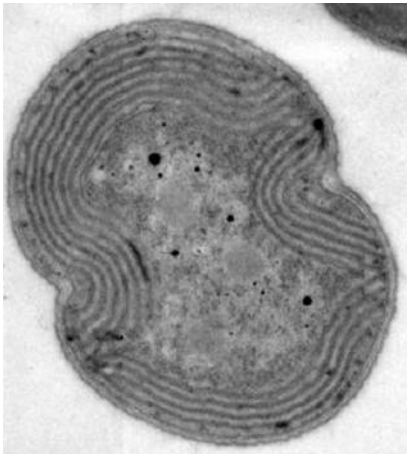
Arbre simplifié des Eucaryotes



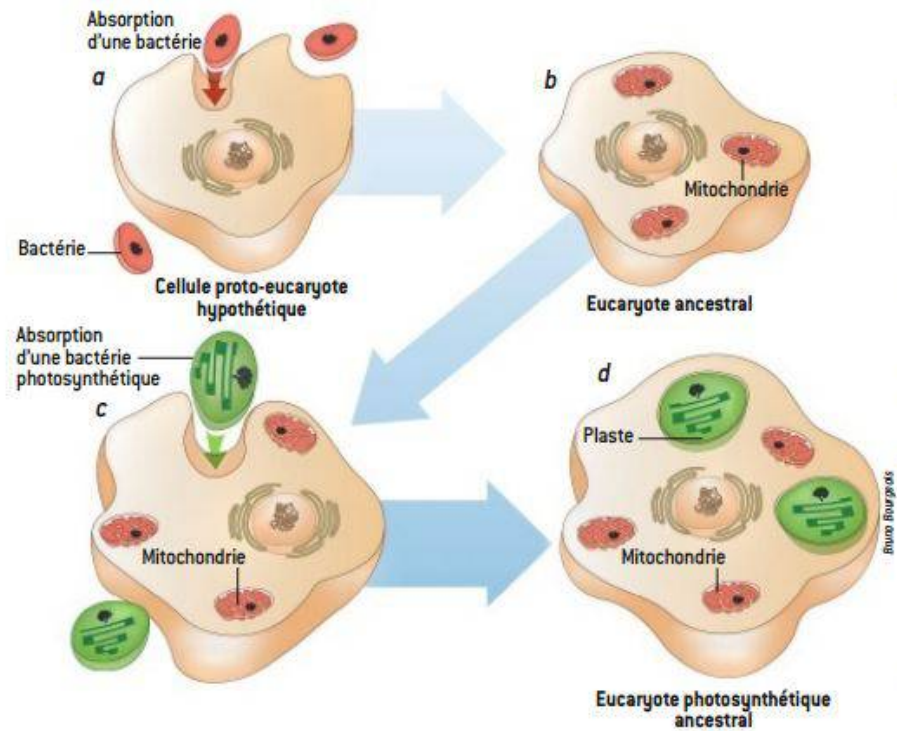
2.3. Les lignées photosynthétiques montrent que l'acquisition des plastes est polyphylétique

Arguments en faveur de l'endosymbiose primaire :

- ADN circulaire et petits ribosomes
- Thylakoïdes similaires à ceux des cyanobactéries
- Membrane interne à lipides et transporteurs bactériens
- Membrane externe eucaryote

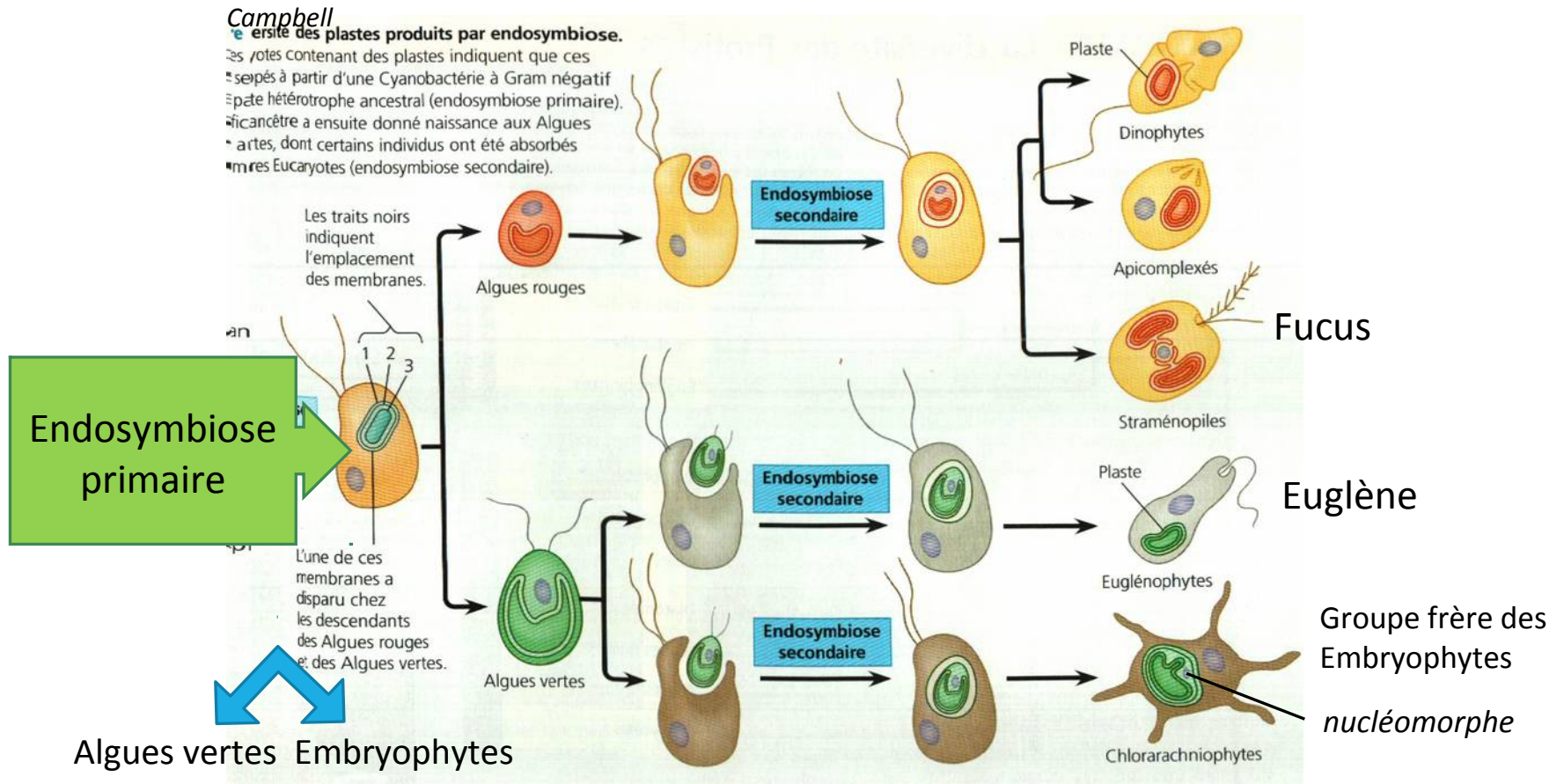


cyanobactérie



Pour La Science

Les endosymbioses secondaires créent des plastes à plus de 2 membranes



Homoplasie sur la présence de plastes :

des acquisitions indépendantes ou quand l'évolution bégaie

Algues:

- vertes Chlorophytes (Ulve)
- rouges (Polysiphonia)
- Brunes (Fucus)



Comment qualifieriez-vous ce groupe?

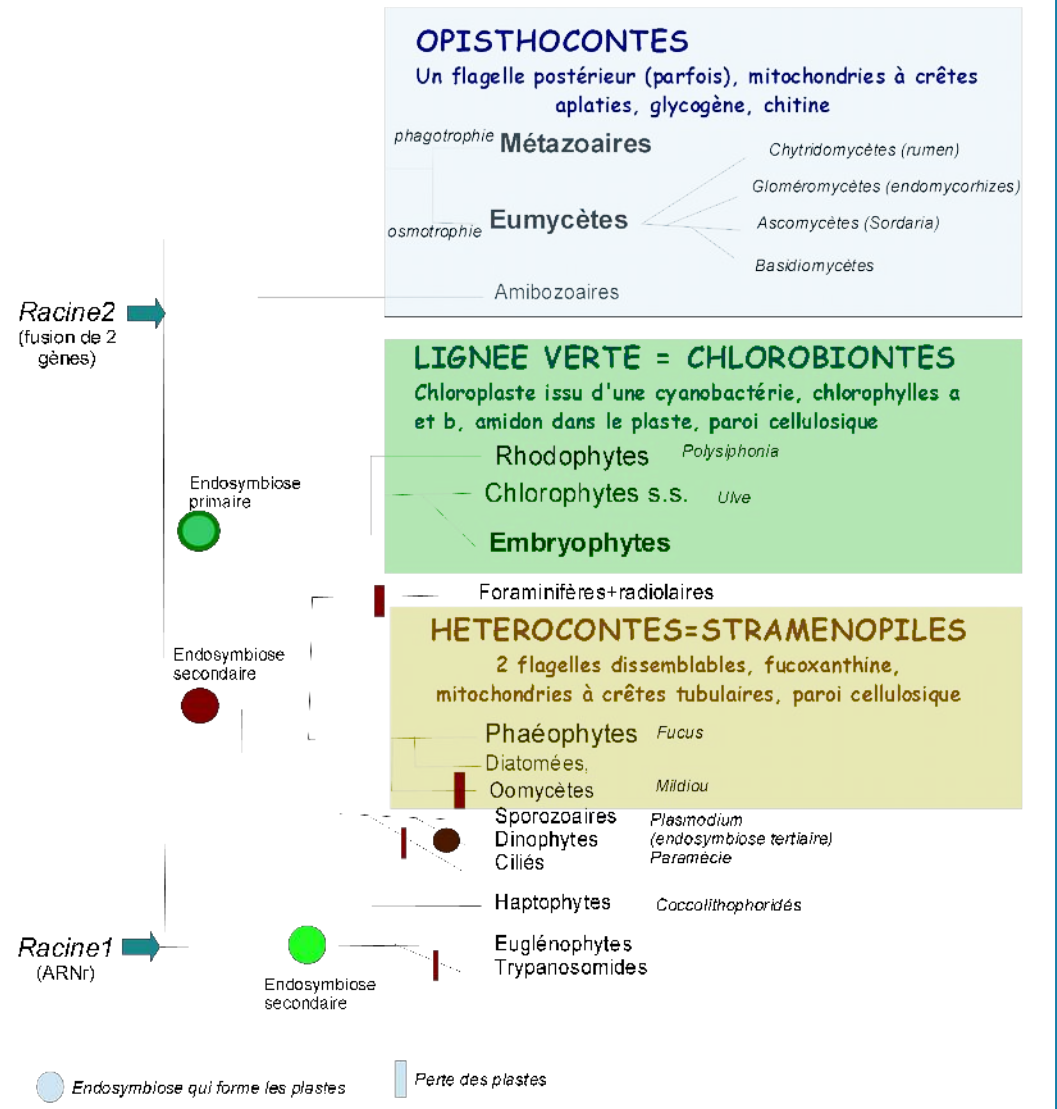
Évolution régressive :

Perte des plastes :

- Plasmodium,
- paramécie,
- Oomycètes

-> l'évolution ne complexifie pas toujours!

Arbre simplifié des Eucaryotes

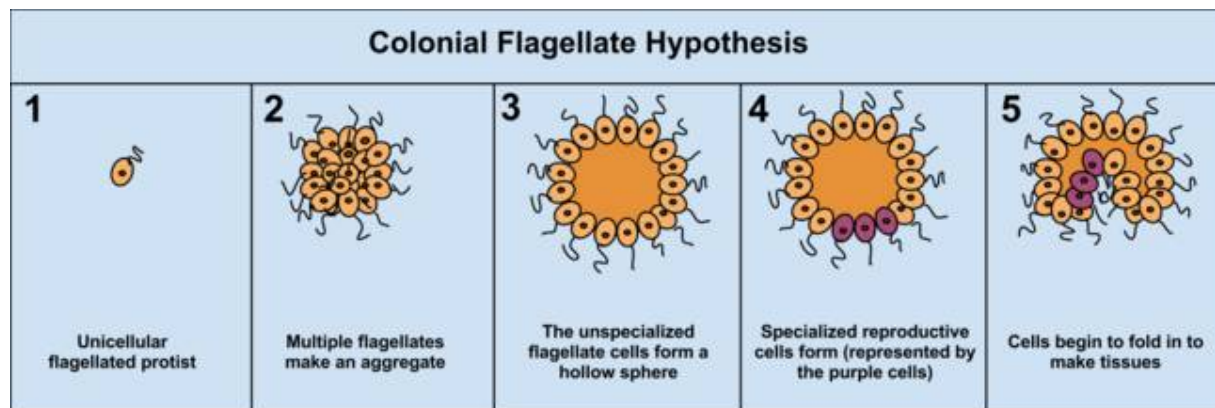


2.4. La pluricellularité est apparue plusieurs fois indépendamment... et a été parfois perdue

24.1. La pluricellularité est une coopération intraspécifique

Exemple : coopération intercellulaire entre cellules de la feuille et de la racine des Angiospermes -> nutrition

Hypothèse de la colonie = symbiose entre cellules de même espèce
Séparation incomplète après division (adhérence, plasmodesmes des Embryophytes)



24.2. La pluricellularité est un état dérivé

Apparition dans la faune d'Édiacara (Australie) (-635 à -541 Ma), la dernière période géologique avant le primaire

3Ga après apparition des premières cellules!

Diversification eucaryotes -800Ma, quand diminution des sulfites (S²⁻) dans l'eau (H₂S par ex)

Fonctions nécessaires :

- Molécules adhérentes (préexistent chez des diatomées, intégrines chez Flagellés unicell)
- Communication intercellulaire (corrélation pluri cell et récepteurs kinases)
- Développement = programme, Différenciation cellulaire, Mort cellulaire programmée. Diversification des facteurs de transcription chez pluricell.
- Avantage contre prédateurs unicellulaires



Charnia, un des premiers pluricellulaire, Ediacara

24.3. La pluricellularité est apparue plusieurs fois indépendamment (convergence)

5 apparitions indépendantes

Devt : en commun aux et veg gènes homéotiques

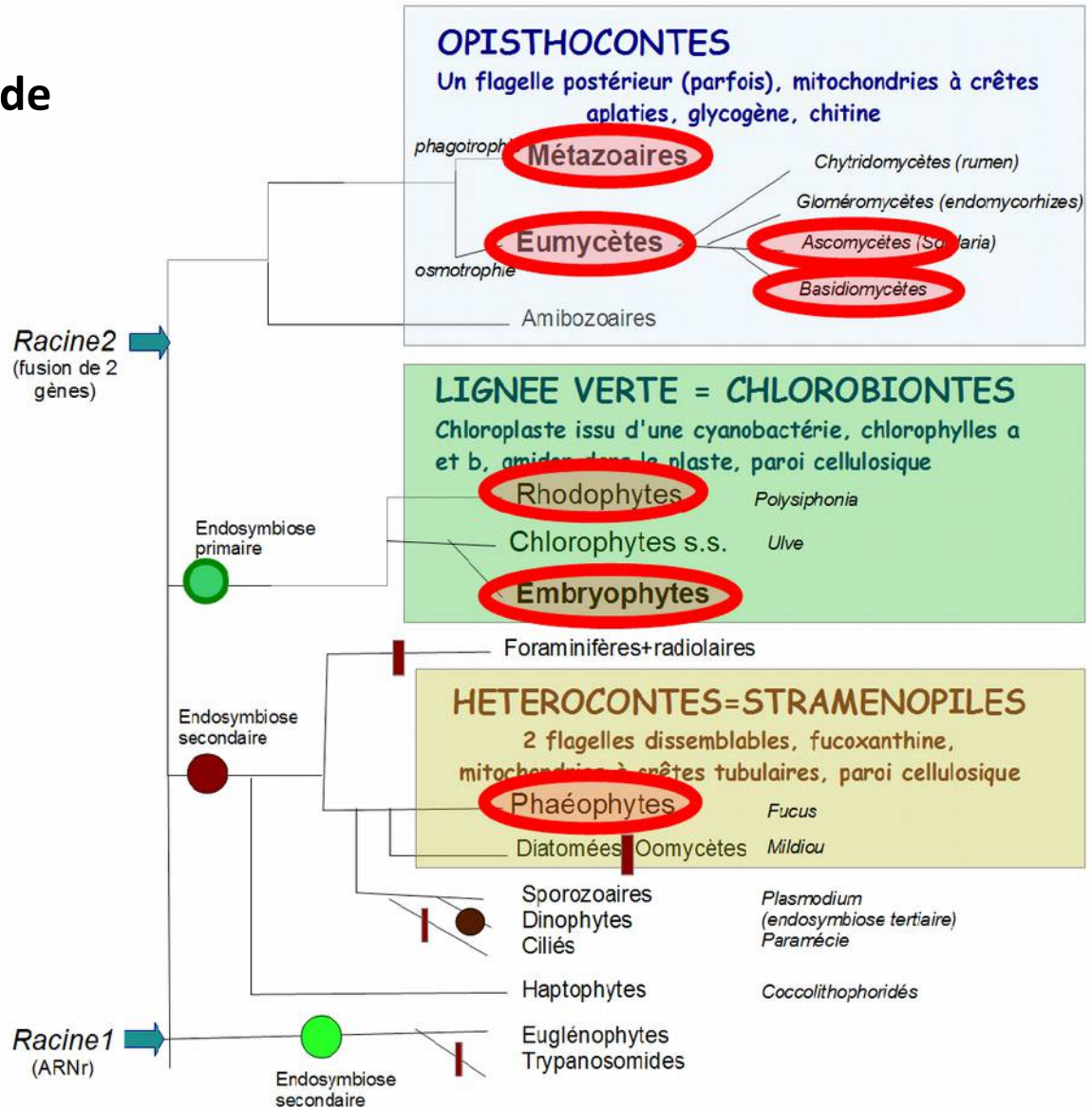
Devt : animal = gènes Notch, devt veg gènes mads, mais les deux ont des gènes avec des boîtes notch et mad pour des fonctions autres que devt → co-optation = « bricolage »

Reproduit en labo avec pression de sélection par prédateur (?)

Arbre simplifié des Eucaryotes

5 apparitions indépendantes de la pluricellularité

Évolution régressive :
 Perte de la pluricellularité :
 Saccharomyccès
 cerevisiae, ascomycète
 unicellulaire





Conclusion : bilan

1) Méthode de classement

- Diverses modalités de classement des êtres vivants se sont succédées reposant sur des méthodes et des approches différentes de la notion de ressemblance. On distingue classifications phénétique, biologique et phylogénétique selon la méthode de traitement des caractères utilisés.
- Dans la méthode phylogénétique, la construction d'un arbre permet de révéler a posteriori des apomorphies, notamment morpho-anatomiques.
- La vraisemblance des arbres possibles peut être testée par différentes méthodes.



Conclusion : bilan

2) Résultat du classement

- L'arbre du vivant comporte trois branches et n'est pas raciné.
- L'arbre des Eucaryotes illustre la divergence évolutive, l'homoplasie (convergence et réversion) et la possibilité d'évolution régressive. Sa racine est encore sujette à discussion.
- Les lignées photosynthétiques démontrent le polyphylétisme de l'acquisition des plastes.
- La pluricellularité, exemple de coopération intraspécifique, est apparue à plusieurs reprises.
- Plaste et pluricellularité ont parfois été perdus, ce qui suggère que l'évolution ne complexifie pas toujours.



Conclusion : bilan

2) Résultat du classement

- L'arbre du vivant comporte trois branches et n'est pas raciné.
- L'arbre des Eucaryotes illustre la divergence évolutive, l'homoplasie (convergence et réversion) et la possibilité d'évolution régressive. Sa racine est encore sujette à discussion.
- Les lignées photosynthétiques démontrent le polyphylétisme de l'acquisition des plastes.
- La pluricellularité, exemple de coopération intraspécifique, est apparue à plusieurs reprises.
- Plaste et pluricellularité ont parfois été perdus, ce qui suggère que l'évolution ne complexifie pas toujours.

Conclusion : idée forte



La classification phylogénétique fournit des scénarios évolutifs. En retour, les connaissances de la génétique et des mécanismes de l'évolution alimentent les algorithmes de calcul de maximum de vraisemblance qui permettent de trier les arbres.



Pour aller plus loin



<http://www.tolweb.org/tree/>

Envie de vous spécialiser dans les maths/info appliquées à la phylogénie? Un aperçu ici :

http://en.wikipedia.org/wiki/Computational_phylogenetics