

FLUORESCIENCES

Biologie

Bio

Élise Lelièvre

Julie Denoeud

Jonathan Roques

Élise Hamard-Péron

Mickael Airaud

DUNOD

Conception graphique de la couverture : Hokus Pokus Créations
Création graphique de la maquette intérieure : Marse
Les illustrations de cet ouvrage ont été mises en forme par Bernadette Coléno.



Pour aller plus loin et mettre toutes les chances de votre côté,
des ressources complémentaires sont disponibles sur le site
www.dunod.com.

Connectez-vous à la page de l'ouvrage (grâce aux menus déroulants, ou en saisissant le titre, l'auteur ou l'ISBN dans le champ de recherche de la page d'accueil).
Sur la page de l'ouvrage, sous la couverture, cliquez sur le lien « LES + EN LIGNE ».

Table des matières

Les selfies des auteurs	VI
Avant-propos	1

PARTIE 1

LA CLASSIFICATION DU VIVANT

CHAPITRE

1

HISTOIRE DES CLASSIFICATIONS : VERS LA CLASSIFICATION ACTUELLE	4
1 Pourquoi classer ?	6
2 Les premières classifications	6
3 Remises en cause des dogmes et nouvelles théories	10
4 Darwin : origine des espèces et théorie de l'évolution	14
5 Vers la classification phylogénétique moderne	18
6 Frise bilan	23

CHAPITRE

2

LES ARBRES PHYLOGÉNÉTIQUES : MÉTHODOLOGIE	26
1 Qu'est-ce qu'un arbre phylogénétique ?	28
2 Analyse des cladogrammes	33
3 La construction d'un cladogramme	41
4 Les phénogrammes	45

CHAPITRE

3

PRÉSENTATION GÉNÉRALE DU VIVANT	50
1 Qu'est-ce qu'un être vivant ?	52
2 Les trois domaines du vivant	57
3 La notion d'animal et de végétal au sein des Eucaryotes	63
4 Les champignons et leur place dans le monde vivant	66

PARTIE 2

LES MOLÉCULES DU VIVANT

CHAPITRE

4

LES ACIDES AMINÉS ET LES PROTÉINES	74
1 Présentation générale des protéines	76
2 Les acides aminés	77
3 Formation des chaînes polypeptidiques et propriétés des acides aminés protéinogènes	81
4 Le repliement des protéines	87

CHAPITRE

5

LES LIPIDES	96
1 Les bases moléculaires	98
2 Les fonctions des lipides majoritaires	104
3 Les fonctions des lipides accessoires	113
4 Schéma bilan	117

LES GLUCIDES	120
1 Les oses	122
2 Les osides	128
3 Les hétérosides	136

LES NUCLÉOTIDES ET LES ACIDES NUCLÉIQUES	140
1 Les nucléotides : structure, fonctions et propriétés	142
2 Les acides nucléiques	150

BIOLOGIE CELLULAIRE

ORGANISATION CELLULAIRE ET CYTOSQUELETTE	168
1 Méthodes d'observations des cellules	170
2 Organisation des cellules bactériennes	174
3 Organisation interne des cellules Eucaryotes	178
4 Le cytosquelette	186
5 Structures d'adhérence et matrices extracellulaires dans les tissus Eucaryotes	190

MEMBRANES BIOLOGIQUES ET ÉCHANGES DE MATIÈRE ENTRE LES COMPARTIMENTS	196
1 Les membranes biologiques	198
2 Les flux de matière au travers des membranes	205

INTRODUCTION AU MÉTABOLISME CHEZ LES EUCARYOTES	224
1 Généralités sur les voies métaboliques au sein d'une cellule	226
2 Les différentes voies métaboliques	230

BASES DE GÉNÉTIQUE ET BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

GÉNÉTIQUE MENDÉLIENNE ET MÉIOSE	248
1 Les lois de Mendel	250
2 Applications des lois de Mendel	259
3 Le rôle des chromosomes et des gènes dans l'hérédité	263
4 Mécanismes chromosomiques à l'origine de la ségrégation des allèles et de leur combinaison	267

STRUCTURE ET FONCTIONS DES GÉNOMES EUCARYOTES ET PROCARYOTES	274
1 Organisation et contenu des génomes eucaryotes et des procaryotes	276
2 Du génotype au phénotype	286
3 Dynamique du génome au cours du cycle cellulaire	289

STABILITÉ ET VARIABILITÉ DE L'INFORMATION GÉNÉTIQUE	296
1 Mécanismes moléculaires de la transmission conforme de l'information génétique	298
2 Mutations de l'ADN : origines, conséquences et mécanismes de réparation	313

L'EXPRESSION DE L'INFORMATION GÉNÉTIQUE ET SA RÉGULATION

1	Principes généraux de l'expression génétique	322
2	La transcription des ARN	324
3	La maturation des ARN chez les Eucaryotes	330
4	La synthèse de protéines fonctionnelles	334
5	La régulation de l'expression génétique	337

BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALE

MÉTAZOAIRES : DÉVELOPPEMENT ET PRINCIPAUX PHYLUMS

1	Reproduction et développement des Métazoaires	350
2	Caractéristiques des principaux phylums métazoaires	358

LES PRINCIPAUX TISSUS DES VERTÉBRÉS

1	Les techniques histologiques	374
2	Les quatre grands types de tissus des Vertébrés	376
3	Exemples d'organisation des tissus au sein des organes	389

INTRODUCTION À LA PHYSIOLOGIE ANIMALE DES VERTÉBRÉS MAMMIFÈRES

1	Composition, voies de circulation et mise en mouvement du milieu intérieur	398
2	Les surfaces d'échange chez les Mammifères	406
3	L'homéostasie du milieu intérieur	413

BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

DIVERSITÉ ET REPRODUCTION DES VÉGÉTAUX

1	À la découverte des algues de l'estran	422
2	À la découverte des plantes terrestres	430

LES PRINCIPAUX TISSUS DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF DES ANGIOSPERMES

1	Les techniques histologiques	448
2	Les grands types de tissus végétaux	449
3	Histologie des organes végétaux	460

INTRODUCTION À LA PHYSIOLOGIE DES ANGIOSPERMES

1	Croissance et développement	472
2	Nutrition et métabolisme	479

	Corrigés	494
--	----------	-----

	Bibliographie	522
--	---------------	-----

	Index	524
--	-------	-----

	Remerciements	531
--	---------------	-----

	Crédits iconographiques	532
--	-------------------------	-----

Les selfies des auteurs

Élise Lelièvre



Je suis professeure agrégée des Sciences de la Vie et de la Terre à l'IUT Grand Ouest Normandie (Université de Caen-Normandie) au sein du département Génie Biologique. J'enseigne la biologie et la physiologie animale, l'histologie, la biodiversité animale aux étudiants de 1^{re} année du Bachelor Universitaire Technologique (BUT). J'ai également en charge des enseignements d'écotoxicologie, de biologie moléculaire et d'histologie appliquée en 2^e année du BUT. Dans mes enseignements, je cherche à faire le lien entre les enseignements du lycée et ceux du supérieur pour faciliter les apprentissages. Je suis toujours à la recherche de nouvelles méthodes pédagogiques. Je suis également intervenue plusieurs années dans les formations de préparation aux concours de l'enseignement en SVT.

Julie Denoeud



J'enseigne à l'IUT Génie Biologique à Villeneuve d'Ascq (Université de Lille). En tant qu'agrégée, je touche un peu à tous les enseignements de la biologie : j'enseigne aussi bien en physiologie animale, humaine, anatomopathologie qu'en physiologie végétale. Intervenant en IUT, je passe l'essentiel de mon temps dans les salles de TP, observant ou manipulant le vivant. Enfin, j'ai participé à la correction du concours Agro-véto et suis interrogatrice en classes préparatoires BCPST et TB.

Jonathan Roques



Je suis enseignant-chercheur actuellement en poste à l'université de Göteborg, en Suède. J'ai obtenu mon doctorat en Biologie animale en 2013 à l'université Radboud de Nimègue, aux Pays Bas, avant de continuer mes travaux de recherches au CUFR de Mayotte en 2014. J'ai par la suite enseigné la biologie animale, la phylogénie et la génétique à l'université de Poitiers (2015-2016). Dans mes travaux de recherche, je m'intéresse à l'impact des activités humaines sur la physiologie, le comportement et le bien-être animal de différents organismes dans un contexte d'exploitation raisonnée des ressources, notamment le développement de l'aquaculture durable.

Élise Hamard-Péron



Je suis professeure agrégée des Sciences de la Vie et de la Terre à l'IUT de Brest (Université de Bretagne Occidentale) au sein du département Génie Biologique. J'enseigne la microbiologie, la physiologie animale et végétale et les biotechnologies aux étudiants de 1^{re} année ainsi que la virologie, la culture cellulaire et l'hydrobiologie en 2^e année du BUT. Je suis membre du jury du concours d'entrée à l'École Normale Supérieure de Lyon depuis plusieurs années. J'ai également enseigné à la préparation au concours de l'agrégation de SV-STU de l'ENS de Lyon pendant mon contrat doctoral.

Mickael Airaud



Je suis professeur agrégé des Sciences de la Vie et de la Terre à l'université de La Rochelle au sein du département biologie. J'enseigne la biologie végétale, la physiologie végétale, la biologie cellulaire aux étudiants de 1^{re} année ainsi que la culture cellulaire, l'immunologie, l'écologie végétale et la biologie de la reproduction aux étudiants de licence de 2^e et 3^e année. J'ai contribué à des travaux de recherche en écologie virale en cultivant des systèmes diatomées/virus afin d'étudier in vitro les interactions entre les microalgues et leurs virus. Passionné par la biologie et la botanique, je suis actuellement responsable pédagogique du master Métiers de l'Enseignement, de l'Éducation et de la Formation, parcours SVT.

Avant-propos

La biologie du grec *bios*, « vie » et *logos*, « discours, raison » est l'une des disciplines des sciences naturelles qui étudie les composantes et les mécanismes du monde vivant. La biologie influence la vie de chaque citoyen au quotidien comme au long terme. Il est indéniable que nos sociétés actuelles (et celles de demain) sont (et seront) influencées par la biologie. Elle peut contribuer à guider les futurs citoyens à préparer une société responsable en ce début de siècle où la crise environnementale (érosion de la biodiversité, changement climatique, effets des pollutions sur les organismes) et la montée de certains obscurantismes (créationnismes divers, discours complotistes sur des sujets de santé comme la vaccination renforcées par les crises sanitaires comme celle de la Covid-19, la nutrition...) conduisent à une perte de repères.

Ce manuel développe les concepts fondamentaux de la biologie aux différentes échelles qui la composent. Les chapitres ont été construits en tenant compte des acquis antérieurs du lycée et des programmes d'étude des premières années à l'université. Chaque université ayant son programme, nous avons dû faire des choix pour les chapitres et leur niveau d'approfondissement. Ce livre couvre donc essentiellement le programme de 1^{er} année de licence. Dans la partie 1, les lecteurs peuvent découvrir la façon de classer le monde vivant et les caractéristiques générales des êtres vivants. La partie 2 se focalise sur les molécules qui constituent et structurent le vivant. La partie 3 apporte les grands concepts sur les composants et le fonctionnement des cellules. La partie 4 permet de rappeler les fondements historiques de la génétique et de développer les concepts actuels de biologie moléculaire. Enfin les deux dernières parties apportent une introduction à la biologie et de la physiologie des organismes, la partie 5 étant réservée au monde animal, et la dernière partie au monde végétal.

Ce livre est conçu pour vous guider dans vos apprentissages (illustrations en couleurs, définitions, encart en marge, portrait historique). Des focus permettent tantôt de préciser les concepts abordés dans les chapitres, tantôt de soulever un enjeu actuel ou d'avenir. D'autres encarts méthodologiques présentent les différentes techniques utilisées pour l'étude du vivant en biologie (qui est avant tout une science expérimentale) tout en vous apportant une aide méthodologique pour la réalisation de travaux pratiques. Chaque partie permet de s'autoévaluer à partir d'exercices variés. Enfin des compléments web sont accessibles sur le site dunod.com afin d'aller plus loin et d'ouvrir sur des thèmes scientifiques complémentaires.

Pour faciliter la lecture des taxons dans la classification du vivant, nous avons établi la nomenclature suivante : seuls les groupes monophylétiques ayant une véritable signification évolutive dans les classifications phylogénétiques portent une majuscule (ex. : Eucaryote). Si ce n'est pas le cas, les noms des taxons prennent une minuscule (ex. : procaryote).

De par notre passion et notre expérience, et surtout notre plaisir d'enseigner, nous espérons que ce livre sera un véritable compagnon de route pour réussir votre entrée dans le monde universitaire, et forger des bases solides en biologie dans le but de poursuivre dans cette filière.

Les extraordinaires capacités du caméléon (camouflage, vision, prédation) cristallisent les tensions entre la théorie darwinienne et l'idée d'une création intelligente du monde.



Depuis près de 3,7 milliards d'années, les formes de vies terrestres n'ont cessé de se diversifier, de nouvelles espèces sont apparues, certaines ont disparu, pour aboutir à la biodiversité actuelle. Depuis l'Antiquité, l'Homme a cherché à classer les espèces vivantes qui l'entourent, à comprendre l'origine de la vie et de son évolution. Actuellement, les mécanismes de base de l'évolution biologique, énoncés par Darwin et Wallace au milieu du XIX^e siècle, ont été enrichis par plus d'un siècle de recherches pour constituer une théorie robuste, « la théorie moderne de l'évolution » admise par la communauté scientifique. Cependant, certaines croyances attribuant à toute manifestation vivante une origine divine refont surface de nos jours. C'est par exemple le cas du mouvement baptisé *intelligent design* (« dessein intelligent » en français), pour qui seule une intelligence supérieure (extra-terrestre, divine ?) permettrait d'expliquer la complexité de la vie. Mais pour valider une théorie de façon scientifique, celle-ci doit être démontrable et réfutable, c'est-à-dire que l'on peut reproduire les expériences, observer les faits qui ont servi à sa construction... Avec le dessein intelligent rien de tout cela n'est possible. C'est là toute la différence entre science et croyance.

La classification du vivant

CHAPITRE

1

Histoire des classifications : vers la classification actuelle ____ 4

CHAPITRE

2

Les arbres phylogénétiques : méthodologie _____ 26

CHAPITRE

3

Présentation générale du vivant _____ 50

Histoire des classifications : vers la classification actuelle

Pour bien démarrer

Plusieurs réponses peuvent être correctes.

1. **Au cours du temps :**
 - ☐ a. les espèces sont figées, immuables et ne peuvent pas évoluer ;
 - ☐ b. les espèces peuvent évoluer et léguer leurs caractères héréditaires à leur descendance.
2. **Laquelle de ces propositions se rapporte à la théorie de la sélection naturelle ?**
 - ☐ a. L'apparition au cours du temps de nouveaux allèles avantageux pour faire face aux pressions de l'environnement.
 - ☐ b. La transmission des allèles les plus avantageux à la descendance.
3. **Des organes homologues ont :**
 - ☐ a. une forme semblable ;
 - ☐ b. une même fonction ;
 - ☐ c. une organisation commune.
4. **Comment écririez-vous le nom latin (genre-espèce) de la souris commune ?**
 - ☐ a. *Mus musculus*.
 - ☐ b. *Mus Musculus*.
 - ☐ c. *Mus musculus*.

Corrigés page 494

Objectifs de ce chapitre

- Comprendre les enjeux de la systématique : classer pour comprendre.
- Prendre conscience de l'évolution des idées qui ont mené à la classification actuelle et les remettre dans leur contexte.
- Découvrir les grands naturalistes qui ont contribué à l'évolution de cette science.

CHAPITRE

1



Dans ce chapitre, nous allons aborder l'évolution de la systématique au cours du temps afin de comprendre le cheminement scientifique qui a abouti à la classification actuelle du vivant. Nous allons étudier les théories et cahiers des charges mis en place par les scientifiques des différentes époques, en les replaçant dans leur contexte historique. Par exemple, les différences de tailles et de formes observées chez les espèces de pinsons des Galápagos inspirèrent a posteriori Charles Darwin pour l'élaboration de sa théorie de l'évolution par la sélection naturelle, théorie qui reste de nos jours un des piliers de la classification moderne.

1 Pourquoi classer ?

La **systématique** est la science pure de la classification qui organise les groupements d'êtres vivants (**taxons**). Depuis l'Antiquité, les Hommes ont cherché à classer les espèces vivantes. À l'origine, l'objectif de la classification était avant tout utilitaire (différencier les plantes médicinales, les organismes comestibles) ou purement philosophique : « classer pour classer ». Au-delà de ces motifs, la systématique permet surtout de classer pour comprendre. Comprendre l'histoire de la vie sur Terre et l'évolution des êtres vivants à l'origine de la biodiversité actuelle. La systématique est une discipline capitale pour la préservation de cette biodiversité ; cette dernière ne peut être correctement étudiée et protégée que s'il existe de bonnes connaissances taxonomiques des organismes qui la composent. Cette science est à présent le résultat de plusieurs (r)évolutions dans les connaissances des processus biologiques, dans l'avancée des techniques ainsi que dans les croyances, les codes et les coutumes qui ont influencé le travail des naturalistes selon les époques. Cette science est en perpétuel mouvement, les groupes, en aucun cas fixés, se font et se défont au gré des nouvelles avancées technologiques et connaissances acquises.

Définitions

La **taxonomie** est la science qui décrit et permet le regroupement d'êtres vivants en taxons. Un **taxon** est composé d'un ensemble d'organismes regroupés en tant qu'unité formelle.

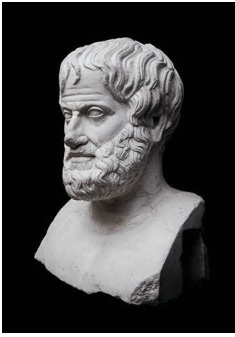
En systématique, un **taxon** désigne un regroupement d'individus possédant un certain nombre de **caractères communs** (ex. : squelette osseux, quatre membres locomoteurs...).

La **systématique** désigne la science qui organise le classement des taxons et leurs relations. Elle utilise des **méthodes logiques** ou « cahier des charges » qui permettent de **dénombrer**, **décrire** et **organiser** les différents groupes d'êtres vivants. La taxonomie et la systématique sont deux sciences complémentaires.

2 Les premières classifications

2.1 L'Antiquité : entre plaisir de classer et utilitarisme

Le souci de classer le monde du vivant se manifeste très tôt, dès l'Antiquité. C'est le philosophe grec Platon (v. 427-348/347 av. J.-C.) qui propose une des premières classifications répertoriées. Dans son ouvrage *Le Politique* (360 av. J.-C.), Platon propose de faire un **tri** entre les animaux. « Parmi ces animaux, on trouve par exemple les oies, les grues, les chevaux et... les Hommes, animaux parmi tous les autres ! » Pour Platon, « l'Homme est un bipède sans cornes et sans plumes ». Ce à quoi le philosophe Diogène de Sinope (413-327 av. J.-C.), adepte du cynisme, répondra en lui tendant un poulet sans plumes et sans ergots : « Voici l'Homme selon Platon. ». Son disciple, Aristote (384-322 av. J.-C.), s'emploie à proposer une classification naturelle et plus générale du **monde animal**. Dans ses œuvres *Histoire des*



■ *Philosophe et disciple de Platon à l'Académie, Aristote (384-322 av. J.-C.) est l'auteur de nombreux traités sur le monde animal, notamment Histoire des animaux et Parties des animaux, dans lesquels il propose une première classification des animaux en fonction de leurs organes et de leurs milieux de vie.*

Animaux (343 av. J.-C.) et *Parties des Animaux* (v. 350 av. J.-C.), il se base sur l'observation des organes ainsi que sur leur milieu de vie pour ranger les quelques 500 espèces d'animaux connues à son époque. Ainsi il sépare le monde animal en deux principaux groupes, les animaux « sanguins », parmi lesquels il range les poissons, les Cétacés, les Oiseaux, les quadrupèdes et l'Homme, et les animaux « non sanguins », comprenant Insectes, Mollusques et Annélides. Cette classification se trouve doublée d'un « **rangement** » des êtres vivants selon un degré de plus ou moins grande perfection, connue également sous le nom d'« **échelle des êtres** ». Cette doctrine attribuée à chaque être vivant plus de « pouvoirs » qu'à ceux situés en dessous, en plaçant l'Homme, « créature parfaite », au sommet. Cette échelle des êtres est particulièrement en vogue pendant les deux millénaires suivants, relayée par plusieurs savants. Ainsi au XVIII^e siècle, le naturaliste genevois Charles Bonnet (1720-1793) réactualise cette échelle (Figure 1.1), en y introduisant notamment à sa base les quatre éléments (l'eau, l'air, la terre et le feu).

L'élève d'Aristote, Théophraste (371-287 av. J.-C.), considéré comme le fondateur de la botanique, s'intéresse quant à lui à la **classification du monde végétal**. Dans son ouvrage majeur, *Historia plantarum* (histoire des plantes), en 10 volumes, paru au cours des IV^e et III^e siècles av. J.-C., il s'efforce d'effectuer un inventaire raisonné des plantes, qu'il classe en quatre catégories : herbacées, sous-arbrisseaux, arbrisseaux et arbres. Tout en cherchant à comprendre l'influence de leur milieu sur leur développement et leur reproduction, il décrit aussi leur utilité et les différentes utilisations potentielles pour l'Homme.

Cette classification à **but utilitaire** est reprise plus tard et élaborée par le médecin, pharmacologue et botaniste gréco-romain Dioscoride (v. 25-90) dans son œuvre *De materia medica* (cinq volumes parus entre 50-70), « Des plantes médicinales ». Dans cet ouvrage, il classe quelques 600 plantes suivant leurs vertus thérapeutiques connues : aromatiques, alimentaires, médicinales, vineuses ou vénéneuses.

Dans les classifications gradistes, les êtres vivants sont rangés les uns par rapport aux autres en fonction de leurs « grades évolutifs », ou degré de complexité apparent.

Figure 1.1 ▶
« L'échelle des êtres »
de Charles Bonnet
(1745).

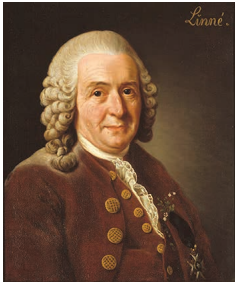
IDE'E D'UNE ECHELLE
DES ETRES NATURELS.

COQUILLAGES		
L'HOMME.	Vers à tuyau.	PIERRES.
Orans-Outang.	Teignes.	Pierres figurées.
Singe.	INSECTES.	Cryfthallifions.
QUADRUPEDES.	Gallinées.	SELS.
Ecureuil volant.	Tenia, ou Solitaire.	Vitriols.
Chauvefour.	Polypes.	METAUX.
Autruche.	Orties de Mer.	DEMI-METAUX.
OISEAUX.	Sensitive.	SOUFRES.
Oifeaux aquatiques.	PLANTES.	Bitumes.
Oifeaux amphibies.	Lychens.	TERRES.
Poiffons volans.	Mouffures.	Terre pure.
POISSONS.	Champignons, Agarics.	EAU.
Poiffons rampans.	Truffes.	AIR.
Anguilles.	Coraux & Coralloides.	FEU.
Serpens d'eau.	Lithophytes.	Matières plus fubtiles.
SERPENS.	Amianthe.	
Limaces.	Itals, Gyps, Sélénites.	
Limacoins.	Ardoises.	

Un exemple de classification gradiste en vogue jusqu'au XVIII^e siècle.

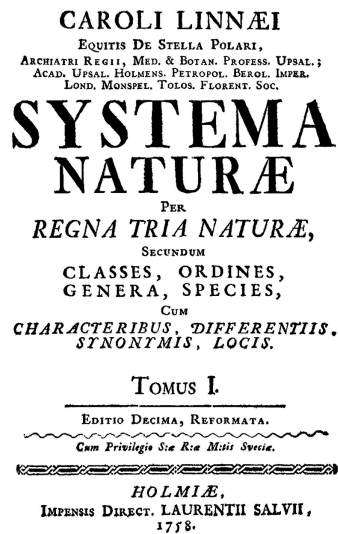
Célèbre pour sa description de l'éruption du Vésuve qui lui coûta la vie et détruisit Pompéi en 79, le naturaliste romain Pline l'Ancien (23-79) est l'auteur d'une immense *Histoire naturelle* de 37 volumes (1749). Il y traite de sujets aussi divers que la géographie, l'anthropologie, la médecine, la géologie, la zoologie et la botanique. Il donne sur chaque plante des informations de nature botanique mais précise aussi leurs utilisations agricoles, alimentaires, pharmaceutiques ou magiques. Son œuvre influence nombre de scientifiques du Moyen Âge et de la Renaissance, y compris le comte de Buffon (1707-1788) qui s'en inspire pour son œuvre majeure l'*Histoire naturelle générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roy* (1749-1804).

2.2 La Renaissance et le siècle des Lumières : une science divine



■ Naturaliste suédois, **Carl von Linné** (1707-1778) a démocratisé l'utilisation du système de nomenclature binomiale. Il est célèbre pour ses ouvrages *Systema Naturae* et *Species Plantarum*, dans lesquels il décrit plus de 10 000 espèces.

À partir de la Renaissance, les classificateurs essayent de comprendre et de retranscrire l'**ordre** régissant la **Nature**, au-delà du simple but utilitaire. La science et la religion sont alors étroitement liées : toute manifestation vivante est, en effet, interprétée comme le résultat de l'œuvre du « Créateur ». La systématique est considérée comme une « **science divine** », devant refléter l'ordre divin. En se basant sur des critères anatomiques ou morphologiques plus concrets, des **protocoles d'identification** apparaissent. Les classificateurs observent, décrivent et comparent les organismes. De nombreux critères de discrimination vont ainsi être expérimentés, et grand nombre de classifications obtenues sont très **subjectives**.



16 REGNE ANIMAL

Des **INSTIGATEURS** ont aussi été établis par la Nature pour le prompt accomplissement des devoirs :

La *Volupté* flatteuse appelle & excite à la propagation.

La *Faim* avare sollicite & presse à la conservation.

La *Douleur* impitoyable avance & repousse la destruction.

Ils ne feroient point, si Dieu n'existoit pas.

La **DIVISION** naturelle des animaux est indiquée par leur conformation interne :

Cœur biloculaire, à deux oreillettes ;	$\left\{ \begin{array}{l} \text{dans les vi-} \\ \text{vipares.} \\ \text{dans les ovi-} \\ \text{pares.} \end{array} \right.$	Les animaux à mamelles.
Sang chaud, rouge.		Les oiseaux.

Cœur uniloculaire, à une oreillette,	$\left\{ \begin{array}{l} \text{poumon res-} \\ \text{pirant au gré de} \\ \text{l'animal.} \\ \text{branchies ex-} \\ \text{térieures.} \\ \text{(des ouies)} \end{array} \right.$	Les Amphibiens.
Sang froid, rouge.		Les Poissons.

Cœur uniloculaire, sans oreillettes,	$\left\{ \begin{array}{l} \text{des antennes.} \\ \text{des tentacules.} \end{array} \right.$	Les Insectes.
Sang froide, blanchâtre.		Les Vers.

Figure 1.2

Extrait du *Systema Naturae* de Carl von Linné.

Page d'ouverture de la 10^e édition originale de 1760 (gauche) et traduction française de la 13^e édition, *Système de la nature* (1793) par Joseph Van der Stegen de Putte.



■ Avant l'invention de la **nomenclature binomiale**, une même espèce pouvait avoir plusieurs noms régionaux, comme la pensée sauvage *Viola tricolor*. À l'inverse, plusieurs espèces pouvaient avoir des noms similaires. La nomenclature de Linné, facile d'utilisation, permet d'uniformiser la classification. Elle est toujours employée de nos jours.

C'est dans ce contexte que le naturaliste suédois Carl von Linné (1707-1778) réalise une des premières classifications marquantes du monde scientifique. En accord avec son idéalisme, il se fixe pour objectif d'établir une classification reflétant le plan d'organisation divin. Il introduit l'idée d'une classification par **regroupement** d'espèces en fonction de critères de similarité. Cette idée s'oppose à l'autre grande méthode de cette époque, dite **divisive**, qui consiste à séparer de manière **dichotomique** les groupes en fonction d'attributs présents ou absents. Il propose ainsi une échelle des êtres **gradiste**, dans laquelle les espèces sont regroupées et classées au sein de trois grands règnes : minéral, végétal et animal. Cette logique implique également l'idée que des espèces sont plus adaptées et complexes que d'autres. Ainsi, les minéraux sont grossiers et peu changeants ; les végétaux sont fixes et vivent au gré des saisons ; et les animaux sont des êtres sensibles capables d'exprimer des comportements élaborés. L'Homme est considéré comme un animal à part, il est doté de sagesse et se dresse comme la « créature parfaite ». Les autres espèces sont donc classées en comparaison avec l'Homme, les espèces ayant le moins d'attributs communs étant considérées comme les plus éloignées. Dans sa conception du monde, les espèces sont créées telles quelles lors de la genèse, par Dieu, et ne peuvent pas évoluer. Il s'agit d'une vision **fixiste** du monde. Bien que les principes scientifiques sous-jacents à cette classification aient été discrédités, certains concepts de cette classification linnéenne persistent encore de nos jours. Ainsi, certains groupes tels que les poissons et les reptiles ne sont plus considérés aujourd'hui comme pertinents, tandis que d'autres tels que les Oiseaux, les Amphibiens et les Mammifères ont été validés ultérieurement. Outre cet héritage, Linné introduira plusieurs concepts clés comme la **nomenclature binomiale** et les **rangs formels**, toujours utilisés aujourd'hui.

FOCUS

Systema Naturae de Carl von Linné

La première édition, parue en 1735 ne comporte que 11 pages, alors que la 13^e édition (1770) atteint les 3 000 pages. Dans cet ouvrage, Carl von Linné propose une nouvelle classification des **trois grands règnes** reconnus à son époque. À l'instar du naturaliste anglais John Ray (1627-1705) dans son ouvrage *Historia plantarum* (1686-1704), les organismes décrits dans *Sytema Naturae* sont classés en fonction de **ressemblances** ou **différences** observées par Linné et ses collaborateurs. Le système dichotomique basé sur la présence ou l'absence de caractères pour classer les espèces est abandonné. Les espèces sont classées en fonction de leurs **attributs** (systèmes circulatoire, respiratoire, dentaire...). Cette classification est révolutionnaire en son temps ; bien que créature divine et parfaite, l'Homme est cependant classé pour la première fois parmi les Primates, au même titre que les singes, les makis et les chauves-souris. D'importantes modifications apparaissent entre les différentes éditions, notamment la reconnaissance des Cétacés et des chauves-souris comme Mammifères dans la 10^e édition (1758) (Figure 1.2).

Définition

La **nomenclature binomiale** correspond à un mode de désignation scientifique des espèces vivantes animales et végétales imaginé par Linné. Elle consiste à désigner chaque espèce par un nom double ; le **genre**, connu aussi sous le terme de « nom générique » suivi par l'épithète spécifique, qui désigne l'**espèce** au sein de ce genre. Par exemple, *Mus musculus* pour la souris commune.

FOCUS



La classification de Linné par les rangs formels

Linné pose les bases de la systématique en fixant durablement le vocabulaire scientifique pour décrire le monde qui l'entoure. Ainsi il propose initialement cinq rangs formels pour classer les organismes : la **classe**, l'**ordre**, la **famille**, le **genre** et l'**espèce**, qui sont par la suite complétés par le **règne** et l'**embranchement**. Le nom binomial est latinisé, toujours écrit en italique. La première lettre du nom de genre sera en majuscule, tout le reste en minuscules. Cette hiérarchie est encore utilisée aujourd'hui par **tradition**, mais se trouve cependant dépassée pour certains groupes. En effet, pour certains taxons, il existe bien plus de niveaux d'emboîtement, ce qui a entraîné la création de rangs secondaires et intercalaires tels que « sous-classe » ou « super-ordre » par exemple, tandis que pour d'autres groupes les niveaux d'emboîtements existants sont trop nombreux.

Prenons l'exemple du chat sauvage d'Europe :

Règne :	Animal
Embranchement :	Chordés
Classe :	Mammifères
Ordre :	Carnivores
Famille :	Félidés
Genre :	<i>Felix</i>
Espèce :	<i>sylvestris</i>

Un moyen mnémotechnique pour vous souvenir de l'ordre des rangs formels : **RECOFGE** (**r**ang-**e**mbranchement-**c**lasse-**o**rdre-**f**amille-**g**enre-**e**spèce).

3 Remises en cause des dogmes et nouvelles théories

C'est à la fin du XVIII^e siècle et avec la remise en cause de certains dogmes religieux, tels que la théorie de la **génération spontanée** ou encore la remise en cause de l'**âge de la Terre**, que certains scientifiques proposent une autre vision du monde, plus détachée d'une entité divine.

FOCUS



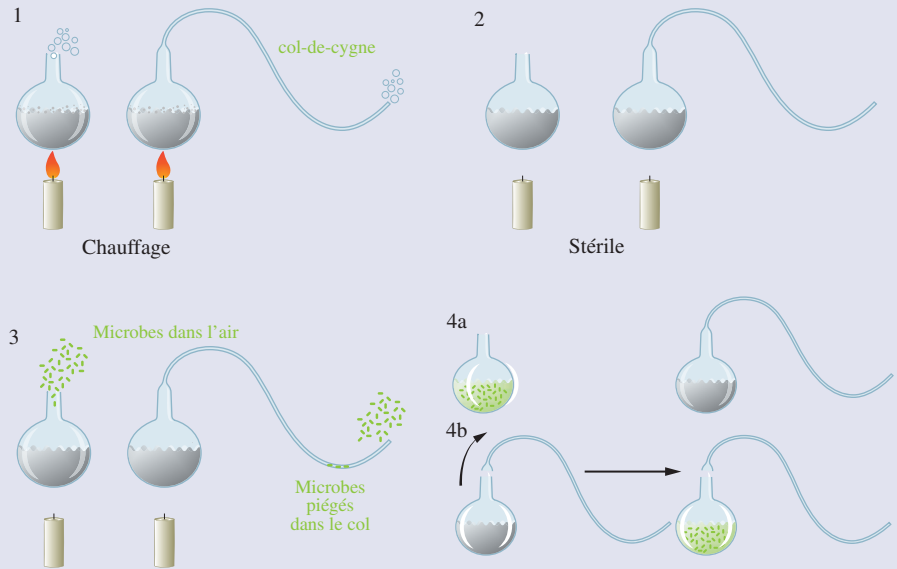
La théorie de la génération spontanée

Croyance populaire depuis l'Antiquité, puis adoptée par l'Église, elle attribue l'**apparition** d'un être vivant **sans ascendant**, de nulle part, et indépendamment de la matière animée. C'est ainsi que pendant longtemps elle expliqua certains phénomènes comme l'apparition de moisissures sur les aliments, de mites ou même de souris dans des tas de linge.

L'adhésion de nombreux scientifiques à cette doctrine empêcha pendant longtemps la structuration d'un principe évolutif. Cette théorie est remise en cause une première fois par le biologiste italien Francesco Redi (1626-1671) qui démontre que l'apparition des vers dans les cadavres n'est pas due au phénomène de génération spontanée mais plutôt à l'éclosion d'œufs de mouche. Lazzaro Spallanzani (1729-1799), un autre biologiste italien, réfute à son tour cette théorie avec ses expériences d'ébullition prolongée, qui stérilisent une solution isolée contenant des microbes. Il en conclut que les microbes présents au préalable dans sa solution provenaient nécessairement de microbes préexistants dans l'air. Cette théorie est finalement définitivement invalidée par Louis Pasteur (1822-1895) lors de son expérience avec des ballons à col-de-cygne (Figure 1.3) et la découverte de la pasteurisation.

Figure 1.3

Les expériences de Pasteur pour réfuter la théorie de la génération spontanée.



1. Stérilisation des bouillons par chauffage. 2. Bouillons stérilisés. 3. Contamination du bouillon contenu dans le ballon sans col-de-cygne par les micro-organismes contenus dans l'air. Les micro-organismes provenant de l'air restent piégés dans la courbure inférieure. 4. Les micro-organismes se développent dans le ballon sans col-de-cygne, tandis que celui muni du col reste stérile (4a). Si le col est enlevé ou cassé, les micro-organismes de l'air envahissent le bouillon et s'y développent (4b).



■ **Jean-Baptiste de Lamarck** (1744-1829) est un naturaliste français qui remet en question le principe de la fixité des espèces et développa sa théorie du transformisme. Il est aussi célèbre pour avoir inventé le terme « biologie » pour désigner la science qui étudie les êtres vivants.

3.1 Lamarck et le transformisme

À partir de la seconde moitié du XVIII^e siècle, les scientifiques commencent à remettre en cause l'idée que les espèces, créées par Dieu, sont immuables. C'est à cette époque qu'émerge une nouvelle vision de la classification, dite **transformiste**. Cette vision est structurée par le naturaliste français Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) dans son ouvrage *Philosophie zoologique* (1809). Cette nouvelle vision nie les principes de la fixité des espèces et soutient l'idée que les espèces peuvent se transformer au cours du temps. Cette théorie se base sur deux principes fondamentaux :

1. Une tendance à la **complexification** des êtres vivants. En effet, l'organisation des êtres vivants se complexifie de manière croissante au cours du temps, sous l'effet de la dynamique interne propre à leur métabolisme.
2. Une **adaptation** des êtres vivants à leur environnement. La diversification et la spéciation des êtres vivants s'expliquent par des séries de modifications (« adaptations ») de leur organisme ou de leur comportement à leur environnement.

Cependant, lorsqu'il établit les principes de sa théorie, Lamarck ne sait pas encore quelle est la force qui dirige cette adaptation à leur milieu de vie. Cette théorie sera vivement critiquée par une partie de la communauté scientifique, dont Georges Cuvier (1769-1832), partisan du fixisme et fondateur de la théorie du **catastrophisme**.



■ **Georges Cuvier** (1769-1832) est un anatomiste et paléontologue français. Il est le promoteur de l'anatomie comparée moderne. Fervent opposant au transformisme et fixiste convaincu, il soutient la création divine des espèces, et attribue leur disparition à des catastrophes.

3.2 Cuvier et le catastrophisme

C'est à partir de la découverte et de l'observation de fossiles que Cuvier développa sa théorie du catastrophisme. Devant les différences anatomiques très prononcées entre les **fossiles** et les animaux connus à son époque, il conclut que les fossiles sont la preuve d'un **ancien monde**, antérieur au sien. Il attribua la disparition de ces animaux à des **catastrophes** quelconques. Fixiste convaincu et fervent opposant de Lamarck, il resta persuadé que Dieu est à l'origine de créations **instantanées** de nouvelles espèces après chaque catastrophe. Fondateur de l'anatomie comparée, Cuvier fut le premier scientifique à utiliser les **plans d'organisation** en systématique.

Définition

Un **plan d'organisation** correspond à la description des **axes de polarité** d'un organisme et de l'**agencement** des différents **organes entre eux** et par rapport aux **axes de polarité** (voir chapitre 15).

Cuvier proposa alors un principe de **subordination des organes** et de **corrélation des formes** dans sa classification. Il postula que les organes d'un animal ne sont pas simplement juxtaposés mais plutôt qu'ils sont organisés de manière à interagir les uns avec les autres et ainsi coopérer à une action commune pour l'organisme. Traditionnellement, les plans d'organisation ont été utilisés pour définir les embranchements (par exemple les Chordés, les Mollusques...). En étudiant l'organisation interne des animaux, Cuvier proposa sa vision du monde animal. Il utilisa en premier lieu l'agencement du système nerveux, l'organe principal d'un animal sous la dépendance duquel sont placés tous les autres organes, pour découper le monde animal en quatre embranchements : Mollusques, Radiaires, Articulés, et Vertébrés. Il utilisa par la suite les autres systèmes placés sous la dépendance du système nerveux toujours selon l'idée qu'il existe une hiérarchie entre eux (système circulatoire, système respiratoire, appareil digestif...) pour établir la classe, l'ordre et ainsi de suite. Aujourd'hui, le nombre de plans d'organisation décrits s'élève à 40.

FOCUS



Le principe de subordination des caractères

Pour établir leurs classifications des espèces animales, Lamarck, Cuvier et leurs contemporains utilisèrent le principe de subordination des caractères. Ce principe avait été précédemment développé et utilisé en botanique par Bernard de Jussieu (1699-1777) et son neveu Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836). Ils se rendirent compte que, pour déterminer un taxon donné, il était judicieux de disposer d'un (ou de plusieurs) caractère constant à l'intérieur de ce taxon, et variable dans toutes les autres. Un type de caractère pouvait donc être utilisé à un niveau précis de la classification, certains au niveau de la classe (comme les glandes lactéales des Mammifères), de l'ordre (comme les dents carnassières des Carnivores) (Figure 1.4), d'autres au niveau du genre... Les caractères utilisés étaient donc « subordonnés ». D'autres critères ne sont quant à eux pas pertinents en phylogénie comme par exemple la couleur des poils. Il fut alors possible d'effectuer un tri parmi les caractères issus de descriptions détaillées, afin de faire resurgir ceux qui étaient pertinents d'un point de vue taxonomique, en les hiérarchisant. Lamarck appliqua ce principe principalement chez les invertébrés, Cuvier chez les Vertébrés et plus généralement pour l'ensemble des animaux.

Figure 1.4 ▶

Certains caractères anatomiques permettent de déterminer un taxon (voir ci-contre) tandis que d'autres ne sont pas pertinents en phylogénie.



Glandes lactéales (Mammifères)



Dents carnassières (Carnivores)

3.3 Le concept d'homologie

À partir de ses travaux en embryologie, le naturaliste français Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) développe le concept d'**homologie primaire** pour des organes. Il utilisera alors le terme trompeur « d'analogie », le terme d'homologie en tant que tel ne sera utilisé que bien plus tard par le biologiste britannique Richard Owen (1804-1892) dans son ouvrage *On the nature of limbs* (1849). Deux organes sont considérés homologues s'ils ont la **même situation** dans un **plan d'organisation**.

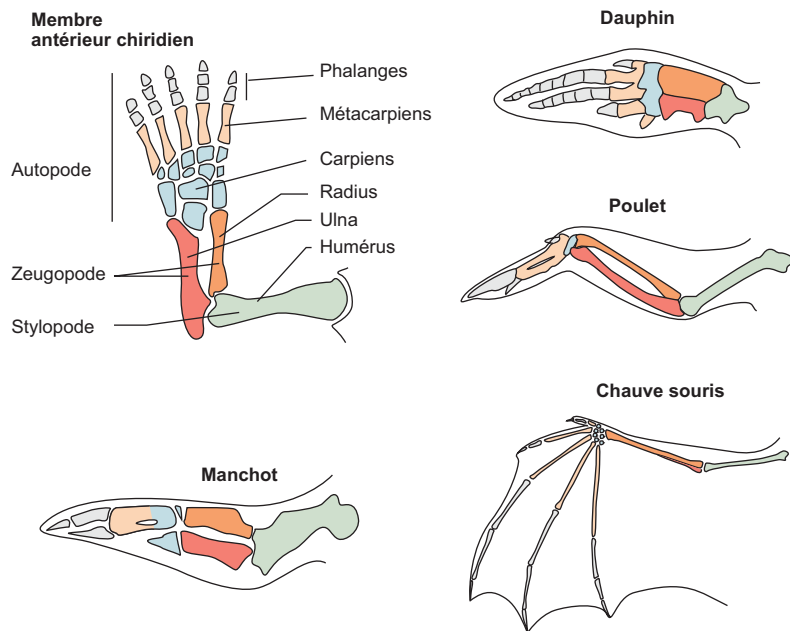


Figure 1.5 ▶

Homologie entre les membres antérieurs des Vertébrés Tétrapodes (en vert : l'humérus).

Cette notion s'oppose au critère de similitude globale employé en systématique linnéenne. Ainsi jusqu'ici, on regroupait au sein d'un même taxon des organismes qui se ressemblent globalement. Dès lors, ce nouveau concept d'homologie peut mener au regroupement d'organismes au sein d'un même taxon s'ils partagent cette homologie plus subtile. Cette notion sera complétée plus tard par le biologiste germano-balte Karl Ernst von Baer (1792-1876) qui stipulera que la comparaison

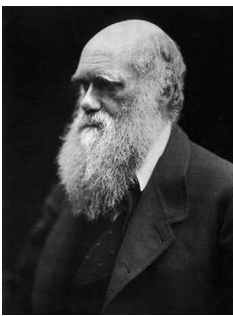
doit se faire entre les **embryons** et non au stade adulte. Ce nouveau concept va ébranler la notion de similitude globale qui faisait foi à l'époque. À présent, deux organes peuvent être homologues sans avoir ni la même taille, ni la même forme, ni encore la même fonction (ce qui correspondrait à la véritable analogie, une similarité entre deux caractères remplissant une même fonction biologique chez deux espèces différentes). Les membres antérieurs des Mammifères en sont un parfait exemple : la patte du cheval, l'aile de la chauve-souris et la nageoire pectorale du dauphin. Dès lors, ce nouveau critère d'homologie entre les organes de différentes espèces va être utilisé pour classer les êtres vivants.

Exemple

Il existe une analogie entre les ailes d'un Oiseau et celles d'un Lépidoptère. Dans les deux cas, elles permettent à l'animal de voler, mais n'ont pas la même origine évolutive. Les deux organes sont dits **hétérologues**. L'aile de l'Oiseau dérive du membre antérieur des vertébrés, alors que chez le Lépidoptère, un Insecte, il s'agit d'une expansion tégumentaire de l'exosquelette. Ainsi, ces deux organes, absents chez leur ancêtre commun, sont **apparus indépendamment** chez ces deux taxons. Il s'agit d'une analogie par convergence évolutive, ou encore appelée **homoplasie**.



4 Darwin : origine des espèces et théorie de l'évolution



■ **Charles Darwin** (1809-1882), naturaliste et géologue anglais, est célèbre pour sa théorie de l'évolution, publiée dans son ouvrage *De l'origine des espèces* (1859). Cette théorie reste aujourd'hui un des fondamentaux de la biologie.

Tout comme Lamarck, Charles Darwin (1809-1882), développeur de la **théorie de l'évolution**, affirme que les espèces ne sont pas fixes. Pour lui, il s'agit aussi de **réfuter l'origine divine** des espèces soutenues par les doctrines en vogue à son époque. Il développa sa théorie autour de ses observations réalisées au cours d'un voyage autour du globe à bord du vaisseau anglais le *Beagle* (1831-1836). Il travailla de nombreuses années à forger sa théorie, s'assurant de pouvoir réfuter toute parade de ses potentiels détracteurs. Néanmoins il publia des extraits de son ouvrage plus tôt que prévu, en 1859, suite à la publication des travaux d'Alfred Russel Wallace (1823-1913), qui proposa, indépendamment des travaux de Darwin, une théorie similaire. C'est suite à ses travaux que l'image de l'arbre commencera à supplanter celle de l'échelle des êtres. Ne disposant pas du terme « phylogénie » lors de la rédaction de ces travaux, il employa le terme « généalogie ». Le terme « phylogénie » fut forgé quelques années plus tard, en 1866, par l'entomologiste allemand Ernst Haeckel (1834-1919).

Définition

La **spéciation** est le **processus évolutif** qui conduit à l'apparition de **nouvelles espèces** vivantes. Ce processus est le résultat de la **sélection naturelle** et/ou de la **dérive génétique**, qui sont les deux forces motrices de l'**évolution**.

La théorie de Darwin, selon laquelle les espèces se transforment et évoluent au cours du temps pour s'adapter à leur environnement, repose sur trois principes :

- Le **principe de variation** : il existe une grande **variabilité interindividuelle** entre les organismes d'une même espèce. Les variations morphologiques entre

FOCUS

La théorie de l'évolution au temps de Darwin

Bien que relativement bien acceptée en son temps, la **théorie de l'évolution** de Charles Darwin donna lieu à de nombreux **débats** et **controverses**, comme en témoigne cette caricature de 1871. Celle-ci met en scène un gorille se plaignant de Darwin, se prétendant son descendant, au fondateur de la société américaine pour la prévention envers les animaux, Thomas Bergh. Le plus célèbre débat eut lieu en 1860 à l'université d'Oxford, entre l'évêque d'Oxford Samuel Wilberforce (1805-1873) et le biologiste Thomas Henry Huxley (1825-1895). Ce débat fut un événement clé pour l'acceptation de la théorie de l'évolution de Darwin. Le dévouement et l'ardeur d'Huxley à défendre les théories de son ami lui valurent le surnom de « bouledogue de Darwin ».



Voir chapitre 13
pour les allèles.

deux individus de la même espèce sont (en partie) dues aux différences propres à leur patrimoine génétique. Un gène peut avoir différentes versions (allèles) qui peuvent conduire à des phénotypes différents ;

- Le **principe d'hérédité** : les variations acquises peuvent se **transmettre** à la descendance lors de la reproduction sexuée. Bien que la compréhension des mécanismes de l'hérédité et de la transmission des gènes soit récente, ce principe a été mis en pratique très tôt dans les domaines de l'élevage et de l'agriculture avec la sélection artificielle d'espèces.
- Le **principe d'adaptation** : les individus les plus adaptés à leur environnement vont survivre et se reproduire davantage, ainsi les espèces vont évoluer et s'adapter en permanence. Darwin utilisa le terme de « **sélection naturelle** » pour décrire ce concept de sélection des individus les mieux adaptés.

Voir chapitre 11
pour les travaux
de Mendel.

Ces principes furent complétés plus tard notamment par les travaux de Mendel, qui apporteront la base (gène) au principe d'hérédité et d'addition du hasard (dérive) comme moteur de l'évolution pour aboutir à la **théorie synthétique de l'évolution** (voir la section suivante).

Darwin considère que la représentation des affinités entre êtres vivants sous la forme d'un **arbre** est très judicieuse (Figure 1.7). Les jeunes rameaux verts et bourgeonnants représentent les **espèces actuelles**, tandis que les branches produites lors des années précédentes correspondent à la longue succession des **espèces disparues**. De la même manière que les espèces sont en compétition permanente, à chaque nouvelle période de croissance, les branches de l'arbre essayent de pousser de tous les côtés, au détriment des autres branches.

Les pinsons de Darwin

Darwin forgea ses théories sur l'évolution et la sélection naturelle *a posteriori* à partir de ses observations lors de son tour du monde. Il remarqua que les espèces de **pinsons**, habitant sur les îles Galápagos et Cocos, présentaient des **différences morphologiques** importantes. En identifiant l'origine géographique de chaque espèce, il se rendit compte que chaque espèce identifiée occupait une île différente. Il en conclut que l'isolement géographique peut être à l'origine de l'apparition de nouvelles espèces (phénomène de **spéciation allopatrique**). Il établira par la suite des relations entre la taille et la forme des becs et leur régime alimentaire. Les travaux contemporains des époux Peter et Rosemary Grant (nés en 1936) confirment les théories de Darwin, en démontrant des changements de population au sein des espèces en fonction des contraintes environnementales.

Par exemple, dans les années 1970, l'île Daphne Major était principalement occupée par une espèce de pinsons à bec moyen, *Geospiza fortis* (2 ci-dessous). Des différences morphologiques importantes existaient au sein de cette espèce (variabilité individuelle). Deux phénotypes principaux ressortaient : des individus pourvus d'un petit bec se nourrissant de graines de plantes herbacées (majoritaires), et des individus au bec plus gros et plus puissant, leur permettant de se nourrir de graines plus dures produites par un arbuste dominant sur cette île (minoritaires). Trois évènements affectèrent les populations de pinsons de cette île :

1. Une forte sécheresse (1977) affecta la production de petites graines. Faute de pouvoir se nourrir, les individus à petit bec disparurent en masse. Ils laissèrent alors des niches écologiques libres pour les individus à gros bec, capables eux de se nourrir de graines plus dures. Ainsi les individus à gros bec devinrent majoritaires. On parle alors de « sélection naturelle », un « tri » parmi l'existant.
2. De fortes précipitations dans les années qui suivirent favorisèrent la production de petites graines ; les pinsons à petit bec furent à nouveau avantagés et redevinrent majoritaires.
3. Une nouvelle sécheresse frappa l'île en 2004. Cependant, cette fois-ci, à cause de l'arrivée récente d'une nouvelle espèce de pinson sur l'île, *Geospiza magnirostris* (1 ci-contre), plus gros et puissant, les individus *Geospiza fortis* à gros bec ont été contre-sélectionnés, ne pouvant lutter contre cette nouvelle espèce s'accaparant les ressources en graines dures.

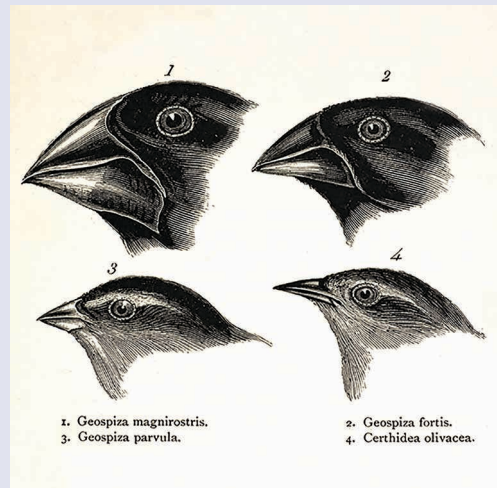


Figure 1.6 ▲

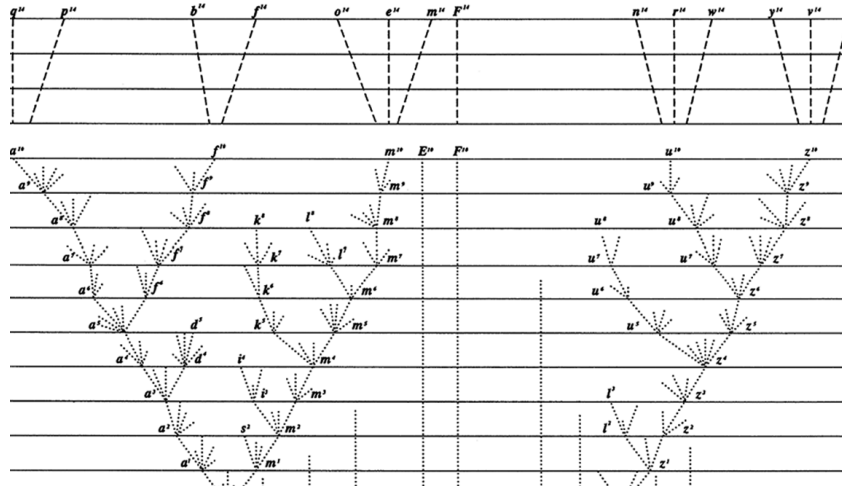
Quelques espèces de pinsons des Galápagos dont les phénotypes inspireront Darwin dans l'écriture de sa théorie de l'évolution.

Des branches périssent et tombent au cours du temps, représentant les espèces n'ayant pas pu **s'adapter** et ne laissant derrière elles que des vestiges sous formes de **fossiles**. D'autres branches, toutes fines et isolées correspondent à des espèces qui ont miraculeusement survécu grâce à un habitat protégé. Enfin, d'autres bourgeons sont toujours actifs et productifs, surpassant pour l'instant d'autres branches plus faibles, ce sont les espèces les mieux adaptées.

Cette première représentation de l'arbre par Darwin sera complétée par Haeckel dans son livre *Generelle Morphologie der Organismen* (1866) où il présenta pour la première fois un arbre du vivant avec un seul ancêtre commun (Figure 1.8). L'arbre de Haeckel décrit trois grands règnes : les végétaux (*Plantae*), les animaux

Figure 1.7

L'arbre de la vie, seule illustration du livre de Darwin, *De l'origine des espèces* (1859).



Voir chapitre 2 pour la définition de polyphylétique.

(Animalia) et celui des protistes (*Protista*). Ce dernier regroupe des organismes unicellulaires, découverts quelques siècles plus tôt avec l'invention du microscope optique, qui ne correspondaient selon lui ni à des animaux, ni à des végétaux. Ce taxon **polyphylétique** regroupant des organismes unicellulaires très variés (protozoaires, Bactéries, algues unicellulaires, Myxomycètes...) allait perdurer pendant plus d'un siècle, avant d'être invalidé. Haeckel est aussi à l'origine de la théorie de la « loi biogénétique fondamentale », aujourd'hui controversée.

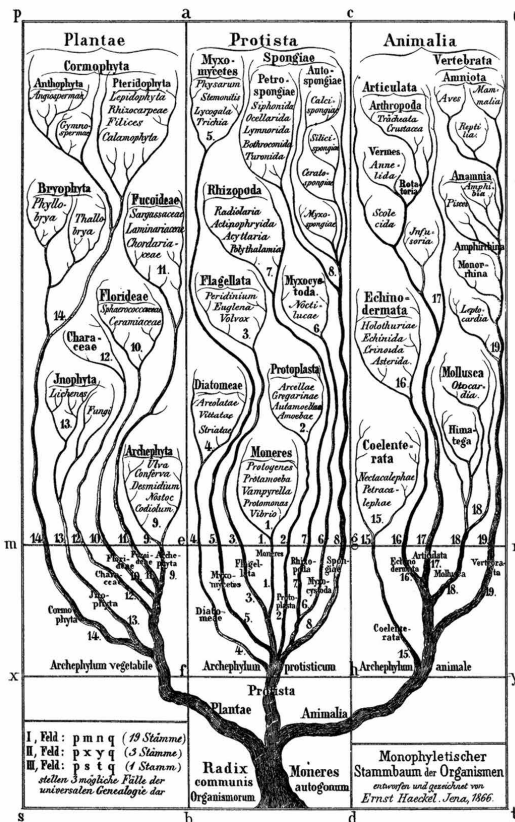


Figure 1.8

L'arbre phylogénétique d'Haeckel tiré de *Generelle Morphologie der Organismen* (1866).

Cette représentation est la première à proposer un ancêtre commun aux trois règnes décrits à cette époque : les végétaux (*Plantae*), les protistes (*Protista*) et les animaux (*Animalia*).

FOCUS



La « loi biogénétique fondamentale » de Haeckel

Cette loi de Haeckel stipulait que « la série des formes par lesquelles passe l'organisme individuel à partir de la cellule primordiale jusqu'à son plein développement n'est qu'une répétition en miniature de la longue série des transformations subies par les ancêtres du même organisme, depuis les temps les plus reculés jusqu'à nos jours ». Ainsi d'après Haeckel, un organisme parcourait au cours de son **développement embryonnaire** tous les stades de l'évolution, du stade de l'œuf jusqu'à celui d'adulte. Cette théorie fut remise en cause par plusieurs scientifiques, parmi eux le botaniste allemand Karl Goebel (1855-1932). D'autres scientifiques, comme le paléontologue américain Stephen Jay Gould (1941-2002), considèrent cette théorie comme possible dans certains cas, mais pas assez fréquente pour constituer une loi.

Un exemple célèbre réfutant l'universalité de cette théorie est sans doute celui de l'**axolotl**, *Ambystoma mexicanum* (ci-contre). Cet Urodèle a la capacité de passer toute sa vie à l'état larvaire, comme le montrent notamment ses branchies externes, sans jamais se métamorphoser en l'état adulte. Ce phénomène est appelé **néoténie**. L'axolotl est ainsi capable de se reproduire, bien qu'étant à l'état larvaire. De par son aspect, les scientifiques ont longtemps cru qu'il s'agissait de la forme larvaire d'une espèce proche, la salamandre tigrée, *Ambystoma tigrinum*. Ainsi, le **développement progressif** (c'est-à-dire l'ontogénie) de l'axolotl ne récapitule pas toutes les étapes de l'évolution menant à cette espèce.

5 Vers la classification phylogénétique moderne

5.1 Découverte de la génétique et des sources de variations

Le support de l'hérédité n'était pas connu lorsque Darwin publia ses travaux. À la même époque (1866), le moine et botaniste austro-hongrois Gregor Mendel (1822-1884) publia ses lois de la transmission de l'hérédité, connues sous le nom de « **lois de Mendel** ». Bien qu'ayant eu connaissance des travaux de son contemporain, Darwin ne leur accorda pas d'importance. La théorie de l'évolution et la génétique coexistèrent pendant de nombreuses années. Ce n'est qu'au début du xx^e siècle, avec la redécouverte des travaux de Mendel, que les scientifiques firent le lien entre ces deux disciplines qui allaient à présent se compléter et s'enrichir mutuellement. Ainsi la variabilité interindividuelle pouvait être conçue comme une variation des allèles d'un gène codant un caractère. La sélection naturelle favorise la transmission de cet allèle à la descendance.

5.2 Théorie synthétique de l'évolution et néodarwinisme

À la veille de la Seconde Guerre mondiale, un groupe de scientifiques va rassembler plusieurs théories biologiques du xix^e siècle, sous le nom de **théorie synthétique de l'évolution**. Cette théorie incorpore notamment les lois de Mendel, la génétique des populations et les travaux de Darwin sur la sélection naturelle. Aussi connu sous le nom de théorie néodarwinienne de l'évolution, ce paradigme est resté dominant dans la communauté scientifique dans la seconde moitié du xx^e siècle.

Voir chapitre 11 pour les lois de Mendel

Parmi ces développeurs, on compte le généticien et embryologiste russo-américain Theodosius Dobzhansky (1900-1975), auteur de la célèbre phrase « Rien n'a de sens si ce n'est à la lumière de l'évolution ».

5.2.1 Les principes de la théorie synthétique de l'évolution

- Les populations naturelles sont d'une extrême **variabilité**. C'est la variabilité des allèles des gènes qui est responsable de la variabilité des espèces observées à l'échelle phénotypique.
- L'évolution se déroule dans des populations qui sont **isolées géographiquement**.
- L'évolution procède par des **modifications graduelles** des populations : les mutations vont s'additionner au cours du temps.
- L'un des moteurs de l'évolution est la **sélection naturelle**, à l'origine des changements dans les populations (les allèles sélectionnés sont ceux qui sont le plus transmis à la descendance). Le hasard (**dérive génétique**) est dorénavant aussi pris en compte dans les modèles évolutifs : de nombreux allèles ne confèrent pas obligatoirement d'avantages ou de désavantages et ne sont donc pas ou peu soumis à la sélection.
- L'apparition des espèces, ou **macroévolution** n'est que le résultat de ces processus (microévolutions) qui s'effectuent sur des **millions d'années**.
- L'évolution n'a **aucune finalité**.

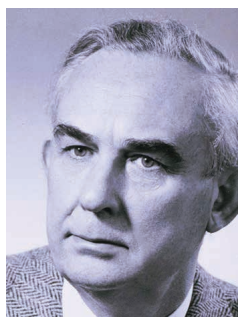
5.2.2 Les différentes théories néodarwinistes

Les successeurs néodarwinistes suggèrent par la suite que la plupart des mutations responsables des changements de séquences au niveau du génome seraient en fait **neutres**, apportant ainsi ni avantage, ni désavantage du point de vue de la sélection naturelle. C'est le biologiste japonais Motoo Kimura (1924-1994) qui introduisit le principe de **théorie neutraliste** de l'évolution dans son article « *The neutral theory of molecular evolution* » (1968). Cette théorie part du principe que de nombreux allèles ne sont ni avantageux, ni désavantageux, et donc ne sont pas soumis à la sélection naturelle. Leur devenir ne dépend que du taux de mutation et de la dérive génétique. Sa compatriote et disciple Tomoko Ohta (1933-) établit plus tard un nouveau modèle légèrement différent, dans lequel elle introduit des intermédiaires entre les changements neutres et avantageux ainsi que neutres et délétères : la **théorie quasi-neutraliste**. En 1972, les paléontologues américains Stephen Jay Gould et Niles Eldredge (1943-) proposèrent une nouvelle vision néodarwiniste avec leur **théorie des équilibres ponctués**, refusant le gradualisme de la théorie synthétique de l'évolution. Leur théorie, basée sur l'existence de nombreux « chaînons manquants », soutient que l'évolution des espèces est en « veille » pendant de grands laps de temps, mais que cette lente évolution est parfois accélérée (« ponctuée ») par l'extinction et l'apparition conjointes d'espèces.

5.3 Incorporation de la biologie moléculaire

À partir du milieu du xx^e siècle, la montée en puissance de la biologie moléculaire et l'amélioration des techniques de séquençage permirent d'approfondir les théories néo-darwinistes et d'affiner les classifications.

Voir chapitre 3
pour l'arbre du
vivant.



■ **Emil Hans Willi Hennig** (1913-1976) est un entomologiste allemand célèbre pour avoir posé les bases de la systématique moderne. Ses travaux vont révolutionner les études sur les relations de parenté entre les êtres vivants, et sont encore utilisés par les systématiciens modernes. Il défendra l'idée que les organismes doivent être regroupés selon des caractères hérités d'un ancêtre commun.

En 1962, le biochimiste américain Linus Pauling (1901-1994) et le biologiste austro-américain Emile Zuckerkandl (1922-2013) proposèrent une hypothèse selon laquelle les mutations génétiques au sein des espèces s'accumulent à un rythme constant au cours du temps. C'est l'**hypothèse de l'horloge moléculaire** qui permet de calculer le moment où deux espèces ont divergé. Dès lors, l'utilisation des données génétiques va introduire une nouvelle manière de classer ; les scientifiques vont dorénavant se baser sur une méthode de **similitude globale à l'échelle génétique**. Les classifications vont une nouvelle fois être chamboulées et s'affiner. D'abord grâce aux études du zoologiste et biologiste marin français Édouard Chatton (1883-1947) qui proposa dès 1937 de classer les organismes vivants en deux groupes majeurs, suivant leur type d'organisation cellulaire (**procaryotes** et **Eucaryotes**). Les procaryotes (du grec *pro*, « avant » et *karyon*, « noyau ») sont des êtres unicellulaires, dépourvus de noyau et bordés d'une membrane. Les cellules des Eucaryotes (du grec *eu*, « propre ») sont de plus grande taille, bordées d'une membrane et avec un noyau délimité par une enveloppe. Plus tard, l'écologue et botaniste américain Robert Harding Whittaker (1920-1980) sera le premier en 1969 à proposer de regrouper les champignons jusqu'ici considérés comme des végétaux (ou parfois même protistes), dans un règne à part. Il classera le monde du vivant en cinq groupes ; les Monères (Bactéries), les Protistes (unicellulaires), les champignons, les végétaux et les animaux. En 1977, le microbiologiste américain Carl Richard Woese (1928-2012) développa une technique d'analyse phylogénétique de la séquence de l'ARN ribosomique 16S qui lui permit de découvrir un nouveau domaine : les **Archées**, micro-organismes unicellulaires procaryotes, qui, à l'instar des Bactéries, ne possèdent pas d'organites. À partir de ces découvertes, il regroupa les êtres vivants selon les trois domaines actuels, les **Archées**, les **Bactéries** et les **Eucaryotes**.

5.4 Classification phylogénétique moderne : une science toujours en mouvement

De nouvelles approches théoriques et expérimentales ont permis la récente explosion des recherches sur l'évolution et la classification, pour aboutir à la classification que nous connaissons aujourd'hui sous le nom de **classification phylogénétique**. Cette classification permet de montrer les liens de parentés entre les taxons comme par exemple au sein des Eucaryotes, organismes possédant des cellules avec vrai noyau (Figure 1.9). Cette classification, dont les bases ont été posées par l'entomologiste allemand Willi Hennig (1913-1976) repose sur le principe du regroupement des organismes qui dérivent d'un **même ancêtre commun** selon les caractères qu'ils partagent plutôt que selon l'absence de caractères comme le faisaient les scientifiques gradistes. Dès lors, on ne considère plus les fossiles comme des ancêtres communs que l'on plaça pendant longtemps aux nœuds des branches des arbres. Ce qui intéresse à présent, c'est surtout de savoir si les groupes étudiés sont des **groupes frères**, peu importe qui est l'ancêtre. Conformément à l'idée initiale de Darwin, la classification reflète à présent le déroulement de l'évolution. Ainsi, la phylogénie actuelle s'attelle à répondre à la question « **qui est plus proche de qui ?** », et non pas « qui descend de qui ». Comme il est impossible de remonter le temps, il est impossible de savoir « de qui » les espèces actuelles descendent parmi les

fossiles à notre disposition. Ainsi, dans cette nouvelle approche de la classification phylogénétique, les fossiles se retrouvent classés comme les êtres vivants actuels, au bout des branches et en fonction de leurs innovations évolutives propres.

Définitions

Un **clade** est un groupe **monophylétique** d'organismes vivants ou ayant vécu, comprenant un organisme particulier et tous ses descendants. Le clade constitue l'unité de base de la classification phylogénétique.

Voir chapitre 2
pour plus de
détails.

FOCUS



Le poids de l'histoire

De nos jours, les nouvelles théories des systématiciens et les avancées technologiques ont permis d'aboutir à des classifications phylogénétiques modernes très précises. Ces dernières ne valident uniquement que les regroupements d'organismes sur la base de caractères dérivés propres (voir chapitre 2). Cependant, certains termes, hérités des classifications antérieures et erronées se retrouvent encore aujourd'hui dans notre langage courant. Dans cet ouvrage, les groupes monophylétiques sont écrits avec une majuscule et les groupes paraphylétiques avec une minuscule.

Ainsi certains termes comme « **poissons** » ou « **reptiles** » (des groupes paraphylétiques) sont invalidés scientifiquement depuis plusieurs décennies mais sont encore employés aujourd'hui.

Le terme « poisson » regroupe, à tort, des organismes Crâniates, Vertébrés et agnathes (sans mâchoires) ; les myxines et les lamproies, des Vertébrés Gnathostomes (à mâchoire) à squelette cartilagineux (les Chondrichthyens : requins, raies et chimères), des Gnathostomes à squelette osseux (les Actinoptérygiens, tels que les truites, thons...), des Gnathostomes à squelette osseux Sarcoptérygiens (les Actinistiens, représentés aujourd'hui par les seuls coelacanthes), et des Sarcoptérygiens possédant des poumons alvéolés (les Rhipidistiens ou Dipneustes). Ainsi, certains « poissons » tels que les Dipneustes sont en fait plus proches parents de Vertébrés Tétrapodes terrestres que d'autres « poissons » tels les requins ou les raies. Il en est de même pour le groupe des « reptiles », qui regroupait les tortues, les lézards et les crocodiles. Ces derniers sont en fait beaucoup plus proches des Oiseaux actuels, avec lesquels ils partagent une ouverture sur leur mâchoire antérieure (fenêtre mandibulaire). En fait, il a été démontré que les dinosaures (Théropodes) présentaient plus d'affinité avec les Oiseaux actuels que d'autres « reptiles ». Ainsi, ces derniers sont regroupés avec les Oiseaux et les crocodiles actuels dans le groupe des Archosauriens. En biologie végétale, il est de même pour le terme « algue », qui regroupe à la fois des bactéries et des Eucaryotes ; il s'agit donc plus d'une définition écologique et opérationnelle.

A contrario certains groupes, forgés dans la classification gradiste de Linné perdurent encore de nos jours, après avoir été justifiés scientifiquement *a posteriori*. C'est par exemple le cas des Oiseaux, Archosauriens à plumes ou encore des Mammifères, Tétrapodes terrestres à poils et à mamelles.