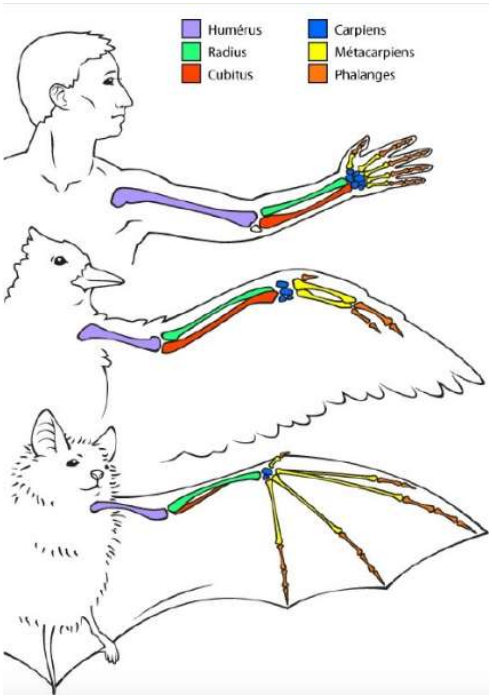
Analyses phylogénétiques

Les analyses phylogénétiques se bases sur des principes différents selon le type de caractère considéré et la méthode utilisée. L'analyse la plus commune consiste à faire **l'hypothèse de la parcimonie** : c'est **l'analyse cladistique**. Selon celle-ci, un caractère doit être apparu indépendamment un minimum de fois. Par exemple, si un poisson et un oiseau ont un squelette interne, la méthode de la parcimonie prédit que ces deux taxons sont regroupés dans le même clade dont la synapomorphie est « squelette interne » car il est peu probable qu'ils aient développé cette caractéristique chacun de leur côté. L'arbre est composé de façon à ce que le nombre de fois où ce de ce caractère apparait soit minimum. Ce clade est celui des vertébrés dont l'ancêtre commun à tous ses représentants est le seul à avoir développé l'innovation « squelette interne », caractère qu'il a ensuite transmis à ses descendants. Un tel caractère est dit « **homologue** » car hérité d'un ancêtre commun. Cependant, on peu commettre des erreurs en utilisant la méthode de la parcimonie. Ainsi, les échinodermes (étoiles de mer, oursins) et les arthropodes (insectes, crustacés) possèdent un squelette externe. Cependant, ils ne forment pas un clade monophylétique dont la synapomorphie serait « squelette externe ». Ils ont développés indépendamment cette innovation évolutive. Un tel caractère est qualifié de « **homoplasie** » car il n'est pas hérité d'un ancêtre commun aux arthropodes et aux étoiles de mer. C'est pour évité ce type d'erreur que la reconnaissance d'un caractère comme homologue nécessite deux étapes. La première est la formulation de l'hypothèse d'homologie primaire. Il s'agit là d'appliquer le principe de connexion selon lequel il faut montrer que les structures supposée homologues entretiennent les mêmes connexions avec les structures voisines dans les organismes étudiés. Pour pouvoir faire cette analyse, ceux-ci doivent avoir un plan d'organisation similaire. La cladistique est donc soutenue par **les analyses d'anatomie comparée**.



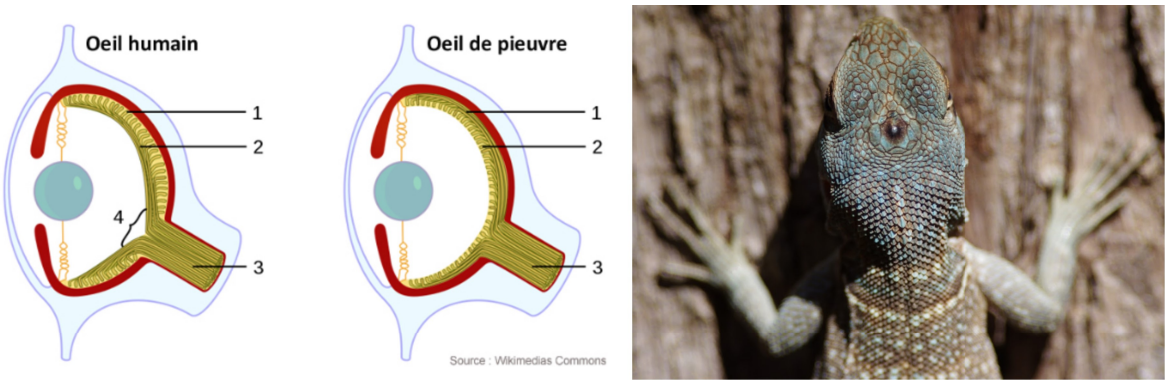
^ Membre antérieur de mammifères (homme en haut et chauve-souris en bas) et d'un oiseau (au milieu). Les os du membre antérieur chez les tétrapodes sont homologues et constituent une synapomorphie du groupe. Cette homologie secondaire montre comment l'anatomie comparée permet de soutenir les hypothèses cladistiques.

Par exemple, on formule l'hypothèse d'homologie suivante : le radius des mammifères et des oiseaux est homologue. Ces deux organismes ont une organisation similaire avec des bras en 3 parties : le stylopode, le zeugopode et l'autopode. Le radius se trouve en connexion distale avec la main (autopode) et proximale avec l'humérus (stylopode) ; il est en connexion avec le cubitus au sein du zeugopode.

Une fois cette hypothèse d'homologie primaire énoncée, on peut la vérifiée en observant les arbres phylogénétiques composé sur la base de plusieurs caractères (voir plus bas). S'il s'avère que les deux espèces étudiées sont proches parentes, on peut alors déclarer qu'il s'agit d'une homologie secondaire ou de descendance car celle-ci est héritée d'un ancêtre commun : c'est une synapomorphie. A l'inverse, si les espèces étudiées sont distantes dans l'arbre et que des taxons plus proches ne présentent pas l'homologie décrite, on parle d'homoplasie ou homologie de ressemblance non héritée depuis un ancêtre commun. A noter que ce principe s'applique aussi à l'ADN : on compare la séquence des gènes mais également leur position dans le génome. Enfin, l'ontogenèse ou l'étude de la mise en place des organes au cours du développement embryonnaire peut permettre de soutenir une hypothèse d'homologie.

Dans le cas du squelette externe des échinodermes et des arthropodes précédemment cité, ils diffèrent par leur composition et par la position des organes internes par rapport à celui-ci. Ils ne rentrent donc pas dans le cadre de l'hypothèse d'homologie primaire : se sont des homoplasies.

Le fait de compiler plusieurs caractères dans les analyses phylogénétiques peut donc permettre de remarquer les homoplasies. Il existe alors deux cas possibles. Il peut s'agir d'une **convergence évolutive**, les organismes possédant ce caractères ayant été soumis aux mêmes conditions environnementales les poussant à développer des structures similaires. Ainsi, les yeux complexes avec pupille et cristallin sont apparus indépendamment chez les céphalopodes et les vertébrés car ceux-ci leurs permet de repérer proies et prédateurs dans leur environnement. La nécessité d'avoir une vue de qualité les a poussés à développer des yeux semblables car remplissant la même fonction. La seconde possibilité est la **réversion** d'un caractère. Par exemple, c'est le cas de l'œil pinéal. Il s'agit d'une structure présente sur le dessus du crâne de certains vertébrés leur permettant de réguler leur métabolisme en fonction de la luminosité. Les amphibiens et de nombreux lézards en sont pourvus alors que les oiseux et les mammifères l'ont perdus. Pourtant, les lézards sont plus proches des oiseaux et des mammifères que des amphibiens. En effet, il s'agit de pertes secondaires, tous les tétrapodes possédant ancestralement cet organe.



^ Deux cas d'homoplasies. L'œil des céphalopodes et des vertébrés (à gauche) est très similaire car il remplit la même fonction. Il s'agit là d'une convergence évolutive. Les amphibiens et de nombreux lézards possèdent un œil pinéal au sommet de leur crâne (à droite : au centre du crâne du lézard). Cependant, les mammifères et les oiseaux en sont dépourvus : il s'agit d'une réversion qui n'apparente pas plus les lézards aux amphibiens qu'a ces deux groupes.

Les arbres phylogénétiques

Les arbres phylogénétiques sont une représentation des relations de parentés entre les organismes. C'est donc la production finale d'une analyse phylogénétique. La compilation de matrices rassemblant de nombreux caractères nécessite l'appui de programmes informatiques qui vont tester toutes les possibilités d'arbres pour ne sélectionner que le plus parcimonieux. De telles analyses cladistiques nécessitent l'ajout d'un taxon « out group » situé hors du clade étudié afin d'avoir une référence extérieure. Il faut également définir les caractères compilés et l 'état de ceux-ci chez les espèces étudiées. Cette étape est cruciale car c'est le choix de ces caractères qui vat permettre de produire l'arbre. Or, certains caractères ne doivent pas être intégrés dans la matrice car ils sont dits « non-informatifs ». Il s'agirait par exemple d'un caractère absent chez toutes les espèces de l'analyse (y compris de l'out-group), d'un caractère présents chez toutes les espèces de l'in-group et/ou de l'out-group, ou encore d'un caractère présent chez une seule espèce de l'analyse. Les caractères informatifs sont ceux qui sont partagés par plusieurs espèces de l'in-group et absent de l'out-group.

	Flétan	Coelacanthe	Homme	Tétras	*Carnotaurus*	*Cynthiacetus*	Limule
Symétrie bilatérale	x	x	x	x	x	x	x
Squelette osseux interne avec des vertèbres	x	x	x	x	x	x	
Membres pairs terminés par des doigts			x	x	x	x	
Membre antérieur monobasal		x	x	x	x	x	
Mandibule percée d'une fenêtre				x	x		
Plusieurs types de dents			x			x	

^ Tableau compilant une matrice de caractères associée à des espèces dans le cadre de la phylogénie des vertébrés (voir arbre plus bas). L'in-group comprend donc des vertébrés. L'out-group est quant à lui représenté par la limule car il ne s'agit pas d'un vertébré. Ici, le caractère « symétrie bilatérale » est non-informatif car partagé par toutes les espèces de l'analyse, y compris par l'out-group. Le caractère « squelette osseux interne avec vertèbres » est également non informatif car, par définition, il est partagé par tous les vertébrés et donc par toutes les espèces de l'in-group. Les autres caractères sont informatifs car absents de l'out-group et partagés par au moins 2 espèces de l'in-group.

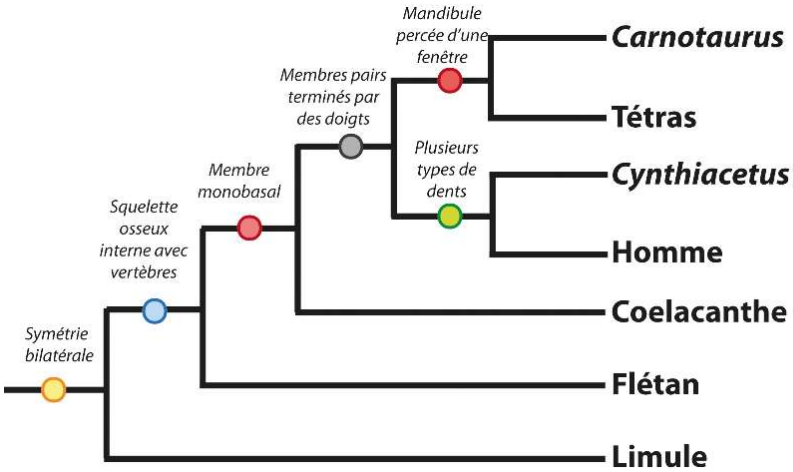
Après avoir choisit les caractères, il faut leur donner leur importance. Même si cette étape semble arbitraire, elle repose sur des observations. En effet, la variabilité d'un caractère dépend de sont importance dans la survie de l'organisme. Par exemple, les yeux sont importants pour la plus part des mammifères car il s'agit d'un de leurs sens principaux sans lequel leur survie serait compromise. Ainsi, les yeux présentent peu de variabilité au sein du groupe. Cette variabilité peut aussi être mise en évidence par l'analyse des séquences d'ADN. En effet, les yeux nécessitent la production de protéines produites à partir du code génétique tel les opsines. Les gènes codant les opsines des tarsiers présentent une variabilité très faible car la vision est vitale pour ces primates nocturnes. Une mutation désavantageuse sur celles-ci serait catastrophique. A l'inverse, les gènes codant les opsines des rat-taupe nus sont très variables car, vivant dans des souterrains, leurs yeux ne joue aucun rôle dans leur survie.



^ La variabilité des gènes codant les opsines (protéines impliquée dans la vision) du tarsier est faible comparé à celle des gènes des opsines du rat-taupe nu. En effet, une bonne vue est vitale pour ce petit primate qui vit essentiellement la nuit (à gauche). Une mutation réduisant son acquitté visuel compromet sa survie, d'où la stabilité des gènes des opsines chez celui-ci. Le rongeur quant à lui vit sous terre où ses yeux inutiles ne jouent aucun rôle dans sa survie (à droite). Les mutations pouvant nuire à sa visions ne sont donc pas désavantageuses pour lui et les gènes des opsines peuvent les accumulées sans incidence sur la survie des individus.

Une catégorie caractère peu susceptible de présenter une homoplasie est le transposon. Les transposons sont de petites séquences d'ADN libres qui se sont implantées dans le génomes aléatoirement. La probabilité de trouver le même transposon au même endroit dans le génome de deux espèces non apparentées est très faible. Par conséquent, plus on trouve de transposons communs à tous les taxons d'un clade, plus ce dernier est probablement monophylétique. D'une manière générale, l'analyse de l'ADN et de l'ARN présente de nombreux avantages comme la compilation de données monumentales (plusieurs centaines de milliers de gènes par espèce) et la faible probabilité d'homoplasie (outre les transferts inter-espèces d'ADN). Ainsi, si les yeux des céphalopodes et des vertébrés sont morphologiquement proches, les gènes qui permettent de les mettre en place sont bien différents témoignant d'une convergence évolutive, ces deux structures ayant été acquises indépendamment l'une de l'autre au cours de l'évolution.

Enfin, pour représenter les relations de parentés entre les différents taxons au sein des clades, la phylogénie peut utiliser les fameux arbres phylogénétiques. Les nœuds (le point de départ de deux branches) représente le dernier ancêtre entre les taxons se trouvant au bout de ces deux branches. Chaque nœud est le point de départ d'un clade et doit être soutenu par des caractères dérivés propres des synapomorphies. Ces innovations évolutives doivent êtres nombreuses pour que l'hypothèse selon laquelle le clade considéré est monophylétique soit la plus solide possible. Encore une fois, les analyses moléculaires capables de fournir la comparaison de milliers de gènes sont massivement utilisées afin de soutenir la monophylie des clades. Il faut bien comprendre que chaque ancêtre commun présent aux nœuds est hypothétique : on sait qu'il a existé mais aucun fossile ne peu être désigné comme tel. Ainsi, un arbre qui intègre des espèces fossiles les présentent au bout de branches et non au niveau des nœuds.



< Exemple d'un arbre phylogénétique : la classification des vertébrés. Dans cet arbre, la limule (un arthropode) représente l'« out group » car il ne s'agit pas d'un vertébré. Dans l'« in group », chaque nœud de couleur représente un ancêtre commun à un clade soutenu par des caractères. Par exemple, les tétrapodes (en gris) sont soutenus par le caractère « membres pairs terminés par des doigts ». A noter que cet arbre intègre des fossiles : Carnotaurus (un dinosaure théropode) et Cynthiacetus (un mammifère cétacé).