

# L'évolution de la classification du monde vivant : méthodes et résultats saisissants

Marc-André SELOSSE\*

## Résumé

Ces trois dernières décennies ont profondément révolutionné notre vision de la classification du vivant, à la suite de deux changements méthodologiques. Le premier consiste en l'utilisation de séquences d'ADN pour comparer les organismes, un type de caractère universel qui permet de comparer des organismes même très dissemblables morphologiquement ou métaboliquement. Le second est une méthode de regroupement des espèces qui définit des groupes contenant tous les descendants d'un ancêtre commun – en groupes dits monophylétiques : la classification phylogénétique qui en résulte tient compte de l'évolution, et va au-delà de la simple ressemblance. Le résultat de cette révolution est... saisissant. Nous l'envisagerons ici pour les organismes à cellules dotées de noyaux, en excluant donc les bactéries. Et c'est une grande leçon d'évolution.

Mots-clés : arbre phylogénétique, évolution, ressemblances, champignons, algues.

\* Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris  
Département Systématique et Evolution, UMR 7205 OSEB - ma.selosse@wanadoo.fr

## Introduction

Notre génération a de la chance : il y a eu ces dernières années plus de changements et de remises en question dans les classifications du monde vivant qu'il n'y en avait eu auparavant ! Bien sûr, la classification a toujours évolué : au XVIII<sup>e</sup> siècle déjà, le botaniste viennois CRANTZ (1766, *Institutiones Rei Herbariae*) fustigeait la prolifération des systèmes de classification et « *la ruine (innée ou acquise, je ne sais) de notre esprit exubérant qui, ne supportant pas de limite dans les sciences et s'efforçant de suppléer ce que refusent tant l'observation que l'intelligence, brûle aussitôt d'envie de jeter dans une nouvelle création les choses qu'il vient de rejeter* » (= créer de nouveaux systèmes). Mais si les changements résultants sont difficiles à suivre, ils sont la marque d'une science qui avance. Ces dernières années ont marqué un paroxysme de ces changements, car nos méthodes ont subi de profondes mutations. C'est un aspect intellectuellement stimulant, qui nécessite tout d'abord une mise au point méthodologique.

## Questions de méthodes...

Classer les organismes vivants, c'est tenter de mettre ensemble ceux qui se ressemblent. Mais le problème de la ressemblance est complexe et se décline de différentes façons.

La ressemblance « brute » utilise juste l'identité de deux caractères. C'est le principe adopté par Linné dans sa classification sexuelle du monde végétal, dans laquelle il distingue les plantes qui présentent une reproduction visible (les Publiques, soit 23 classes) des plantes à reproduction non visible (les Clandestines, rassemblées dans la 24<sup>e</sup> classe qui comprend les cryptogames : Ptéridophytes, Bryophytes et Thallophytes). Le premier groupe est lui-même divisé en plantes à étamines et ovaires sur le même thalamus (monoclines, 20 classes) et plantes dont ces organes sont portés par des thalamus distincts (diclines, 3 classes), etc. (figure 1). Au sein des indifférenciées, c'est le nombre d'étamines qui établit les subdivisions (figure 1). On aboutit ainsi à une classification dite *phénétique*, basée sur la ressemblance globale – ici, de la fleur (figure 2).

FLEURS

\*PUBLIQUES (*publicae* dans le texte original : chaque fleur est visible)

\*\*MONOCLINES

Androcée et gynécée portés sur un même thalamus.

\*\*\*DEFINIES

Aucune partie des anthères n'est connée avec une autre.

INDIFFERENCIÉES

Il est impossible de distinguer par sa taille une étamine d'une autre.

1. Monandrie (1 étamine)
2. Diandrie (2 étamines)
3. Triandrie (3 étamines)
4. Tétrandrie (4 étamines)
5. Pentandrie (5 étamines)
6. Hexandrie (6 étamines)
7. Heptandrie (7 étamines)
8. Octandrie (8 étamines)
9. Enneandrie (9 étamines)
10. Décandrie (10 étamines)
11. Dodécandrie (de 12 à 20 étamines)
12. Icosandrie (étamines soudées au calice et non pas au réceptacle)
13. Polyandrie (de 20 à 1000 étamines insérées sur l'axe)

SUBORDONNÉES

Deux étamines sont toujours plus petites.

14. Didynamie (4 étamines dont deux plus petites)

15. Tétradynamie (6 étamines dont deux plus petites)

\*\*\*AFFINES (étamines soudées entre elles)

16. Monadelphie (filaments des étamines en un seul corps coalescent)

17. Diadelphie (filaments des étamines en deux corps coalescents)

18. Polyadelphie (filaments des étamines en trois ou plusieurs corps coalescents)

19. Syngénèse (étamines connées par leurs anthères)

20. Gynandrie (androcée et gynécée soudés ensemble)

\*\*DICLINES

Androcée et gynécée portés sur des thalamus distincts.

21. Monoïques

22. Dioïques

23. Polygames

\*CLANDESTINES (*clandestinae* dans le texte original : les fleurs sont invisibles)

24. Cryptogames (inclus les Ptéridophytes, les Bryophytes et les Thallophytes)

La classification *évolutive* qui prend en compte des faits évolutifs permet de distinguer deux types de ressemblance. Le premier type relève d'un phénomène de convergence (*homoplasie*), c'est-à-dire de caractères semblables apparus indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution dans des ancêtres différents (par exemple les ailes des oiseaux et de la chauve-souris). Ces homoplasies caractérisent les groupes dits *polyphylétiques* tels que l'association lichénique, les algues, les champignons, le groupe des apétales parmi les Angiospermes... (figure 2). Le second type de ressemblance est l'*homologie*, lorsque le caractère commun est issu d'un ancêtre commun. Pour une classification évolutive, il est de toute évidence préférable de se baser sur l'homologie, qui s'appuie sur l'histoire et regroupe les animaux descendant d'un ancêtre commun où est apparue l'homologie. C'est le cas des poissons qui partagent la nageoire, par exemple (figure 3).

Figure 1. La classification sexuelle du monde végétal de Linné (*Systema Naturae*, 1764), un exemple de classification phénétique.

Tableau synoptique modifié de L. Bray, 2000, Plantes à fleurs d'Europe Occidentale (Diderot éd.).

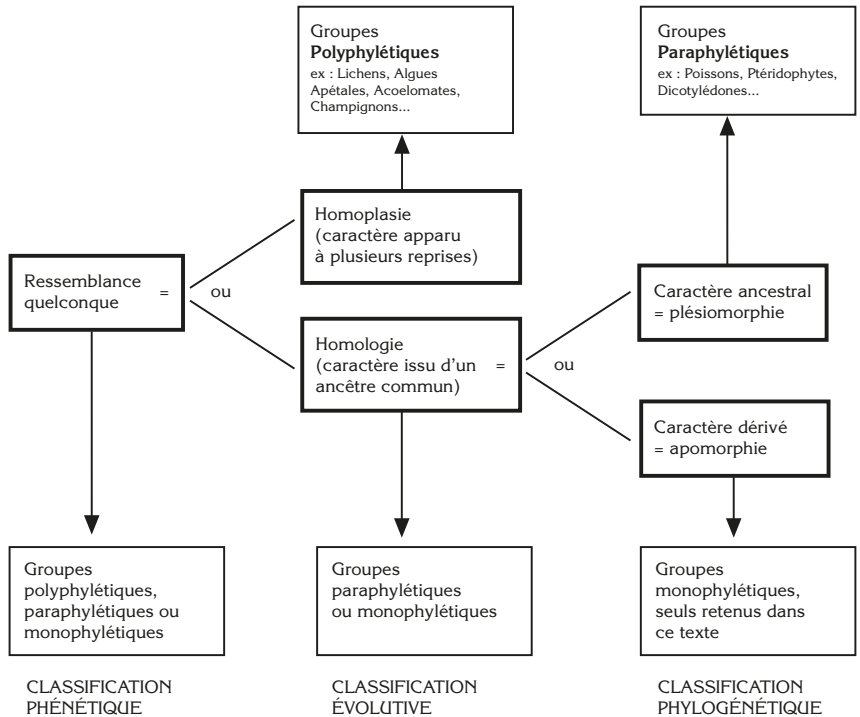
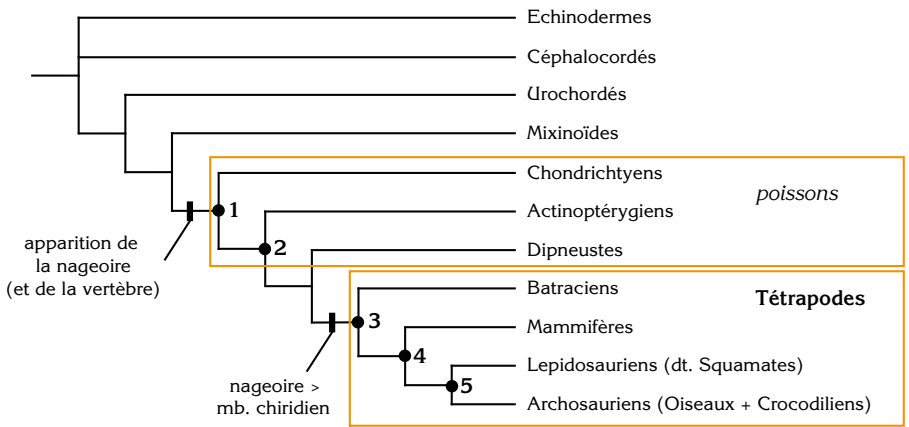


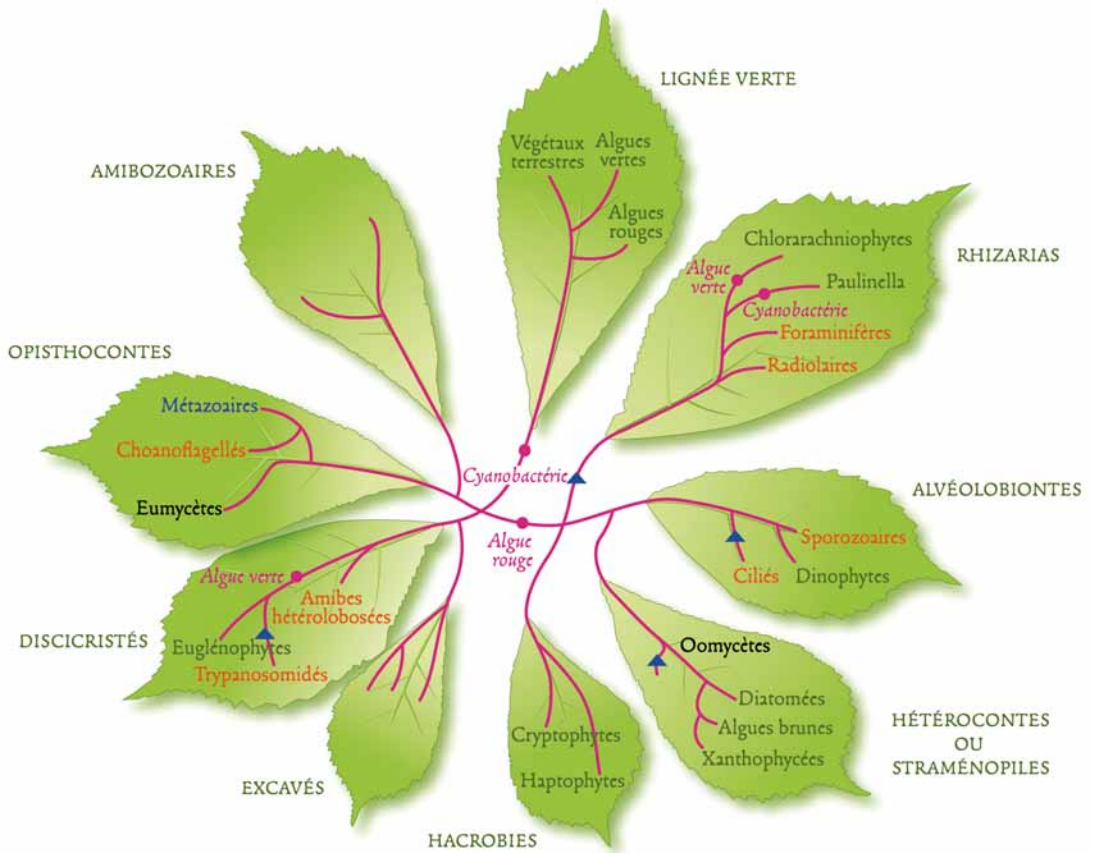
Figure 2. Les divers types de ressemblance et les regroupements systématiques qu'ils autorisent : classification phénétique, évolutive ou phylogénétique.

Mais même l'homologie recèle deux types distincts. Parmi les Vertébrés, le groupe des Tétrapodes se caractérise par des membres paires locomoteurs (dits membres chiridiens), qu'ils ont hérité d'un ancêtre commun (figure 3). Ce groupe ne soulève pas de problème interprétatif majeur : tous les descendants de cet ancêtre sont des Tétrapodes. Mais si l'on considère le groupe des poissons, il n'en est pas de même : bien sûr la nageoire provient d'un ancêtre commun, mais... tous les descendants de cet ancêtre ne sont pas des poissons. Certains (dont les nageoires ont formé les membres chiridiens) sont des Tétrapodes (figure 3). Cet exemple permet de distinguer un caractère ancestral (*plésiomorphe*) représenté ici par les nageoires, d'un caractère dérivé (*apomorphe*) représenté par les membres chiridiens : ils diffèrent par une priorité temporelle. Cette distinction permet de séparer les groupes *paraphylétiques* basés sur une ou plusieurs plésiomorphie(s) (figure 2), et de ne pas les retenir dans l'élaboration d'une *classification phylogénétique*. Celle-ci est basée sur la prise en compte des seuls groupes *monophylétiques*, fondée sur une ou plusieurs apomorphie(s). Ceci présente un avantage : regardons la figure 3. Chaque groupe monophylétique comme les Tétrapodes est constitué d'un ancêtre commun, et contient tout l'ensemble de ses descendants. Un groupe paraphylétique comme les poissons est constitué d'un ancêtre commun, et comprend une partie seulement de l'ensemble de ses descendants. Il recouvre une certaine parenté, mais... observez les Dipneustes : plus proches évolutivement des Batraciens que de n'importe quel groupe de poissons (ancêtre commun plus récent avec les Batraciens), les Dipneustes en sont néanmoins séparés !



**Figure 3.** Un arbre phylogénétique des Chordés, incluant quelques groupes externes. Les noms indiqués en caractères droits correspondent à des groupes monophylétiques : nœud 1, Vertébrés ; 2, Ostéichthyens ; 3, Tétrapodes (encadrés en orange) ; 4, Amniotes ; 5, Sauropsidés (les Chéloniens, ou Tortues, n'ont pas été représentés). Les poissons constituent un groupe paraphylétique et pour cette raison, ne reçoivent pas de majuscule (arbre modifié de LE GUYADER & LECOINTRE, 2001).

Indépendamment de cet aspect de méthode, mais à peu près en même temps, de nouveaux caractères sont apparus. L'utilisation des gènes (des séquences d'ADN, plus particulièrement) pour comparer les organismes a été une révolution, permettant des comparaisons au-delà de toute ressemblance morphologique ou biochimique, de la parémie au baobab en passant par l'homme. Les changements de classification introduits présentent l'intérêt de pouvoir être fortement soutenus, étant donné la taille des génomes et la quantité d'informations de parenté qu'ils contiennent, mais les caractères de référence (apomorphies) ont le désavantage de ne pas être visibles. Le résultat des classifications phylogénétiques (figure 2) est donc parfois surprenant... mais ne manque pourtant pas de porter des leçons biologiques, révélant au passage convergences et plésiomorphies. Examinons par exemple la classification actuelle des Eucaryotes, les organismes dont l'ADN cellulaire est emballé dans un noyau (figure 4).



**Figure 4.** Cet arbre phylogénétique des Eucaryotes montre les neuf grands groupes reconnus aujourd'hui (les Hacrobies restent discutés). Il est « sans racine », c'est-à-dire qu'on ignore sur quelle branche a commencé l'évolution des Eucaryotes. On constate que les termes végétaux, champignons et animaux ne correspondent pas à des groupes monophylétiques (un ancêtre et tous ses descendants). Ainsi, six des neuf groupes comportent des lignées qui ont « adopté » la photosynthèse (*en gris-vert*), par suite d'endosymbiose (*ronds roses*, le nom indique l'origine des plastides, les organites cellulaires qui contiennent la chlorophylle). Certaines lignées sont issues de la perte d'un plaste (*triangles bleus*). Les champignons (*en noir*) sont constitués de deux lignées éloignées. Enfin, les animaux, qui regroupaient traditionnellement les métazoaires (*en bleu*) et les protozoaires (*en orange*), sont éparpillés dans l'arbre.

### Des parentés surprises

La phylogénie des organismes eucaryotes, basée sur la comparaison de séquences d'ADN, a permis d'établir une vision actuelle comportant neuf groupes distincts (figurés par neuf feuilles sur l'arbre phylogénétique des eucaryotes de la figure 4). Cet arbre est sans racine, parce qu'on ignore sur quelle branche a commencé l'évolution des eucaryotes ; il montre par ailleurs des parentés surprenantes.

Prenons l'exemple des **Alvéolobiontes** : il regroupe les Ciliés (par exemple les paramécies), les Dinophytes (algues unicellulaires planctoniques), les Sporozoaires (des parasites, comme le *Plasmodium*, agent du paludisme). Ce sont tous des organismes unicellulaires (mais l'essentiel du monde vivant est constitué par des unicellulaires !), et, hormis des petits alvéoles sous-membranaires qui leurs valent leur nom, les seules ressemblances qui subsistent entre les composants de ce groupe ne peuvent être trouvées qu'au niveau de l'ADN. Chacun de ces groupes, très anciens, a subi, depuis l'ancêtre commun, une longue évolution marquée par une forte diversification morphologique et écologique.

## A la recherche des champignons

La majeure partie des champignons est représentée par les Eumycètes qui regroupent les Basidiomycètes et les Ascomycètes notamment. Le champignon de Paris est constitué d'une fructification (ou carpophore) qui produit des spores lesquelles germent pour former un mycélium ramifié et cloisonné. Les filaments de ce mycélium sont entourés par une paroi qui ne facilite pas la prise de nourriture, puisque seules les petites molécules peuvent la traverser. En fait, la digestion des grosses molécules s'effectue à l'extérieur, grâce à l'action d'enzymes sécrétées par le champignon (figure 5).

L'analyse de l'ADN a montré qu'il existe des apomorphies entre les animaux et les Eumycètes dont une est morphologique (au moins, chez certaines espèces d'eumycètes aquatiques) : des cellules mobiles uniflagellées, dont l'unique flagelle, postérieur, « pousse » la cellule. Ce caractère définit les **Opisthocoques** (de *opistho-*, postérieur), seul groupe eucaryote à posséder des cellules mobiles pourvues d'un flagelle propulsif. C'est la seule ressemblance qui subsiste entre le monde animal et les Eumycètes, qui sont phylogénétiquement nos proches parents – et sont moins proches des plantes ou des algues !

Le groupe des Oomycètes, dont fait partie *Plasmopara viticola* (agent du mildiou de la vigne), est fait d'espèces ayant une morphologie mycélienne, une alimentation par le biais d'enzymes excrétés - et globalement une écologie – semblable aux Eumycètes. Autrefois classés près d'eux, les Oomycètes sont aujourd'hui classés dans le groupe des **Hétérocoques** (figure 4), groupe caractérisé par l'existence de spores mobiles pourvues de deux flagelles (un long qui « remorque » la cellule et un second qui fait office de gouvernail postérieur).

Opisthocoques et Hétérocoques sont apparus indépendamment au cours de l'évolution. Le terme champignon est parfois appliqué aux Eumycètes seulement. Mais quant à moi, j'aime garder ce mot pour désigner le regroupement des Eumycètes et des Oomycètes : certes issu d'une convergence (d'ailleurs, des transferts de gènes ont eu lieu depuis les Eumycètes vers les Oomycètes qui ont facilité l'apparition de cette convergence) ce groupe a une certaine homogénéité. Il est commode d'emploi, tout comme on parle de plante grasse ou de plante calcicole, d'avoir un nom pour regrouper des organismes semblables – même s'ils ne forment pas un groupe monophylétique.

## A la recherche des algues

Les organismes autrefois regroupés sous le terme d'algues se trouvent maintenant dispersés dans quatre des neuf groupes d'Eucaryotes (figure 4). La **Lignée Verte** comprend les végétaux terrestres, les algues rouges et de nombreux groupes d'algues vertes. Tous ces organismes sont rendus photosynthétiques par la présence de plastides contenant des pigments verts, bleus ou rouges, et limités par une double membrane (figure 6A). Ces organites contiennent également une molécule d'ADN circulaire très proche structurellement et génétiquement de celui des Cyanobactéries, des bactéries photosynthétiques. Les plastides proviennent en fait d'une *endosymbiose primaire* réalisée par une cellule ancestrale ayant inclus une cyanobactérie. La double membrane du plaste correspond à la membrane propre de la cyanobactérie, entourée par la membrane de phagocytose issue de la cellule lors de la phagocytose originelle – bref, cette Lignée Verte et les algues qu'elle contient descendent d'un ancêtre ayant établi une symbiose héréditaire avec une cyanobactérie.

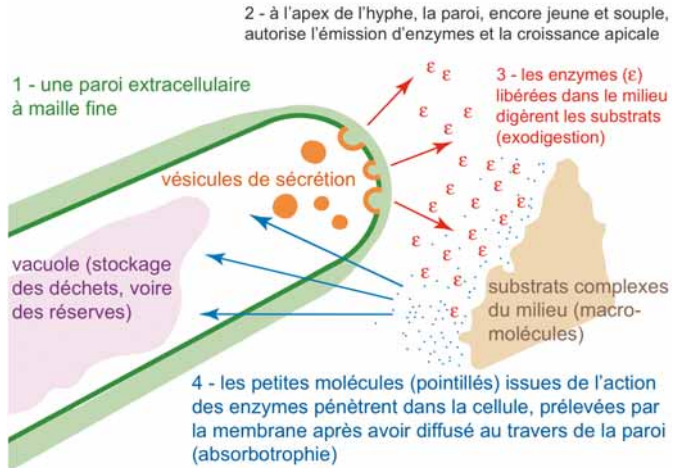
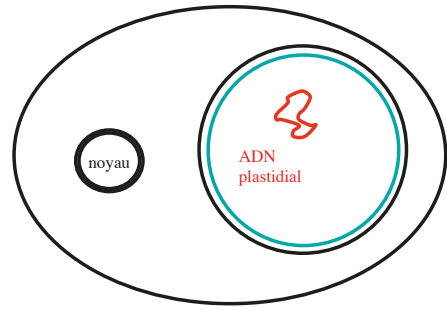
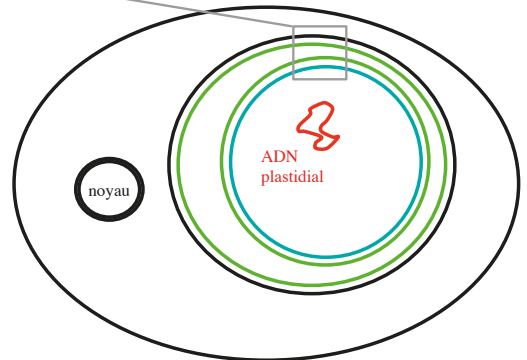


Figure 5. Schéma récapitulant la logique fonctionnelle des champignons, un groupe comprenant les Oomycètes et les Eumycètes, sur une extrémité de mycélium avec paroi extracellulaire, enzymes libérées dans le milieu extérieur à l'apex de l'hyphe, et absorption des petites molécules issues de l'action des enzymes.

**A - Le plaste à deux membranes**  
(Lignée Verte) : une cyanobactérie (membrane en bleu), internalisée (par une membrane de phagocytose, en noir) : endosymbiose primaire



**B - Le plaste à quatre membranes**  
(certains Hétérocontes par ex., détail des membranes en insert) : une algue unicellulaire (membranes en vert), internalisée (par une membrane de phagocytose, en noir) : endosymbiose secondaire



**Figure 6.** Schéma de plastes (A) limité par une double membrane (Lignée verte) et (B) limité par 4 membranes (Hétérocontes, par exemple).

Chez des Hétérocontes comme les Diatomées (des unicellulaires à paroi siliceuse) ou les Laminaires et les Fucus (de grandes algues brunes fixées et parfois pourvues de flotteurs), on constate que les plastes sont entourés par quatre membranes (figure 6B). Ceci résulte d'une *endosymbiose secondaire*, c'est-à-dire de l'incorporation d'un organisme unicellulaire de la Lignée Verte possédant déjà un plaste (sans doute une algue rouge). Aux deux membranes du plaste initial s'ajoutent la membrane de l'unicellulaire ingéré, et la membrane d'endosymbiose secondaire. Diatomées et algues brunes possèdent aussi des cellules mobiles à deux flagelles, et sont classées dans le groupe des **Hétérocontes**, à côté des Oomycètes – des Oomycètes qui descendent en fait d'algues ayant perdu leur plaste !

Cet exemple d'*évolution convergente* par acquisition d'un organisme unicellulaire de la Lignée Verte possédant déjà un plaste, se retrouve aussi chez les Euglènes (un groupe des **Discicristés**) ou les Chlororachniophytes (**Rhizarias**), qui ont « avalé » une algue verte unicellulaire.

Ces endosymbioses n'ont pu se réaliser que chez les organismes dépourvus de paroi : les ancêtres des différentes lignées d'algues se nourrissaient probablement par phagocytose, ce qui leur a permis d'internaliser une cellule photosynthétique et d'en faire un plaste. Une fois le plaste acquis, celui-ci nourrit la cellule et rend toute phagocytose inutile. La *paroi* peut alors être sélectionnée, car elle protège la cellule contre les prédateurs, les stress mécaniques et osmotiques, etc. Cette sélection d'une paroi de nature glucidique a été réalisée chez tous les groupes photosynthétiques, dont les plantes. Mais le prix à payer pour son acquisition est la mise en place simultanée d'une vacuole pour stocker les déchets cellulaires, qui ne peuvent plus être expulsés au travers de la paroi. Ainsi, l'acquisition du plaste a donc permis, en cascade, celle de la paroi et de la vacuole, ces trois traits découlant d'un unique événement, la symbiose. Ce sont des convergences cellulaires, qui, à côté d'une écologie semblable, avait autrefois poussé à rassembler les algues en un seul groupe : celui-ci est évidemment polyphylétique.

Gardant cela en tête, on peut néanmoins conserver ce mot d'algue (comme celui de champignon, plus haut) pour désigner commodément non pas un groupe taxonomique mais un groupe homogène cytologiquement et écologiquement.

## Conclusion : les leçons de l'évolution

L'arbre phylogénétique du vivant fait l'objet de recherches actuelles ; et c'est une bonne nouvelle puisque c'est l'occasion d'un regain d'intérêt massif pour l'étude des différents groupes d'organismes vivants. On le voit, l'ADN et la biologie moléculaire peuvent être mis à la disposition de la description de la biodiversité, et aider à lui donner un sens évolutif. Il ne faut pas opposer naturalistes et molécularistes !

L'évolution du monde eucaryote s'est traduite par une extraordinaire *diversification*. Au-delà d'une occasion de revisiter la diversité des Eucaryotes, la nouvelle classification phylogénétique nous parle des mécanismes de cette évolution. D'abord, la diversification du vivant rend progressivement très dissemblables des organismes pourtant parents (comme les Eumycètes et les animaux). Ensuite, des phénomènes d'*évolution convergente* amènent parfois des organismes d'origines différentes à se ressembler secondairement, souvent par adaptation à des niches écologiques semblables. Des *transferts génétiques* contribuent d'ailleurs à l'évolution convergente, impliquant des gènes isolés (comme dans l'apparition des Oomycètes, qui ont convergé avec les champignons Eumycètes) ou des génomes entiers, comme lors de l'acquisition de plastides par *endosymbiose*, qui a permis à plusieurs groupes eucaryotes de devenir indépendamment des algues photosynthétiques. On y voit enfin des organismes plus complexes apparaître mais aussi, parfois, par des *régressions* comme des pertes de plastides, ce qui nous rappelle que l'évolution a lieu... sans aucune direction privilégiée.

## Remerciements

L'auteur remercie chaleureusement Jean VALLADE qui a transcrit une base pour cet article à partir de l'enregistrement vidéo de la conférence donnée le 15 novembre 2013, et qui a sélectionné une suggestion d'illustrations dans le support visuel. Merci également à Aline RAYNAL-ROCQUE pour la formalisation de la figure 5.

## Références complémentaires

- ADL S.M., SIMPSON A.G.B., LANE C.E., LUKES J., BASS D., BOWSER S.S., BROWN M.W., BURKI F., DUNTHORN M., HAMPL V., HEISS A., HOPPENRATH M., LARA E., LE GALL L., LYNN D.H., MCMANUS H., MITCHELL E.A.D., MOZLEY-STANRIDGE S.E., PARFREY L.W., PAWLOWSKI J., RUECKERT S., SHADWICK L., SCHOCH C.L., SMIRNOV A. & SPIEGEL F.W. 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. *Eukaryotic Microbiology* 59 : 429-493.
- LECOINTRE G. & LE GUVADER H. 2007. Classification phylogénétique du vivant. 3<sup>e</sup> édition, Belin.
- SELOSSE M.-A. 2000. La symbiose, structures et fonctions, rôles écologiques et évolutifs. Vuibert, Paris.
- SELOSSE M.-A. 2012. Les végétaux existent-ils encore ? Dossier Pour la Science « Les végétaux insolites » 77: 8-13.
- SELOSSE M.-A. & DURRIEU G. 2004. Une classification mycologique phylogénétique francophone (en 2003). *Acta Botanica Gallica* 151: 73-102.



Vous pouvez retrouver cette communication en vidéo sur le site internet [bourgogne-nature.fr](http://bourgogne-nature.fr)  
> Médiathèque > Vidéothèque