

Exposé scientifique :

Les grandes étapes de l'évolution des vertébrés

[Il est nécessaire de bien délimiter ce sujet pour ne traiter que de l'essentiel, qui dépend en partie du temps imparti pour votre présentation orale. En effet, le sujet est très vaste, et définir des étapes évolutives plus importantes que les autres n'est pas une tâche facile].

[Dans l'introduction il est indispensable de bien définir ce que l'on appelle un vertébré].

Les Vertébrés forment un embranchement relativement récent (en regard d'autres embranchements, tels que les organismes d'Ediacaria qui apparaissent dès 620 Ma) car le vertébré le plus ancien connu, *Sacabambaspis janvieri*, provient de l'Ordovicien moyen de Bolivie vers -466 Ma (certains restes plus énigmatiques sont connus dans le Cambrien inférieur de Chine et il n'y a pas de consensus quant à leur statut taxonomique).

Les Vertébrés sont définis comme étant des organismes pluricellulaires présentant au moins des vertèbres, en plus d'une boîte crânienne protégeant l'encéphale¹. Les vertèbres sont « des pièces squelettiques (qui) entourent la corde et se succèdent antéro-postérieurement » (Lecointre et Le Guyader, 2001, p.336). Il existe de nombreux autres caractères dérivés comme la présence de deux canaux semi-circulaires dans l'oreille interne, une régulation nerveuse du cœur, etc. Il est bien évident que sur des fossiles, l'élément le plus visible est bien sûr la présence d'un squelette.

Afin de définir les grandes étapes de l'évolution des vertébrés, nous allons commencer par étudier l'arbre phylétique des vertébrés. Puis nous nous intéresserons à ces étapes en particulier et nous mettrons en évidence les changements antomo-fonctionnels qu'ils ont engendrés et les avantages évolutifs qu'ils ont entraîné. Nous déterminerons aussi des quand ces grandes étapes ont eu lieu.

I. L'arbre phylétique des Vertébrés

L'arbre phylogénétique des Deutérostomiens (Figure 1) [*Si vous avez le temps, recopiez ces deux arbres en un seul en le faisant commencer avec les Crâniates. Cela vous évitera des questions oiseuses sur les Deutérostomiens et ses groupes basaux que vous ne dominez pas nécessairement. Notez au tableau les différentes étapes évolutives importantes que vous dégager de cet arbre*] il montre que :

- les Vertébrés se divisent en deux groupes monophylétiques : les Pétromyzontides (essentiellement les lamproies actuelles) et les Gnathostomes [*Présentez au moins des images pour montrer qu'il existe des Vertébrés sans mâchoires et d'autres avec*]. Les Gnathostomes sont caractérisés par la présence de mâchoires (apomorphie) alors que les Pétromyzontides² n'en possèdent pas (il y a un orifice buccal, mais pas de mâchoire). Le taxon formé par les Gnathostomes est largement dominant aujourd'hui sur les formes agnathes (le terme, sans majuscule, est pris ici dans son sens « absence de mâchoires » sans connotation phylétique) et l'arbre montre que le premier groupe est issu d'une forme sans mâchoire. Ainsi, l'apparition des mâchoires peut être

¹ La différenciation d'un crâne et d'un encéphale issu de la dilatation antérieure du tube nerveux dorsal, n'est pas une apomorphie des Vertébrés mais des Crâniates. Le taxon des Crâniates comprend les vertébrés ET les Myxinoïdes (Lecointre et Le Guyader, 2001). Cette distinction est récente, donc mettez la en avant, afin de montrer que vous êtes au « top ».

² Les Myxinoïdes et les Pétromyzontides étaient regroupés auparavant dans le taxon des Agnathes (c'est-à-dire sans mâchoire), encore nommé Cyclostomes. Ce terme est à exclure aujourd'hui, car il forme un groupe paraphylétique du point de vue cladistique.

considérée comme une étape majeure dans l'évolution des Vertébrés. [La présence de mâchoires entraîne certains avantages évidents : plus grands choix alimentaires, défense, saisie, etc.].

- Les Gnathostomes se scindent ensuite en deux groupes : les Chondrichthyens et les Ostéichthyens. Le premier contient des formes uniquement aquatiques et caractérisées par un squelette cartilagineux. Au contraire, les Ostéichthyens sont caractérisés par la présence d'un squelette osseux (avec des os d'origine dermique et des os d'origine enchondrale) [Le développement d'un squelette osseux, surtout l'ossification enchondrale, permet la formation d'un squelette rigide, indispensable pour la sortie des eaux] et contient aussi bien des taxons aériens qu'aquatiques.
- Le nœud suivant en relation avec un événement important correspond aux Tétrapodes. En effet, cette étape correspond à la sortie des eaux chez les Vertébrés [Projetez une ou deux diapositives de Tétrapodes actuels non aquatiques]. Il y a mise en place de structures adaptées à la vie hors de l'eau, dont les plus apparentes sont les membres chirodiens.
- Le dernier nœud fondamental correspond aux Amniotes. Ce groupe est caractérisé, entre autre, par l'apparition de l'amnios, qui est une membrane entourant l'embryon et formant ainsi un sac contenant un liquide où se développe l'embryon. Ce nœud donne naissance à deux groupes : les Mammifères d'un côté et les Sauropsides (anciennement les Reptiles et les Oiseaux) de l'autre.

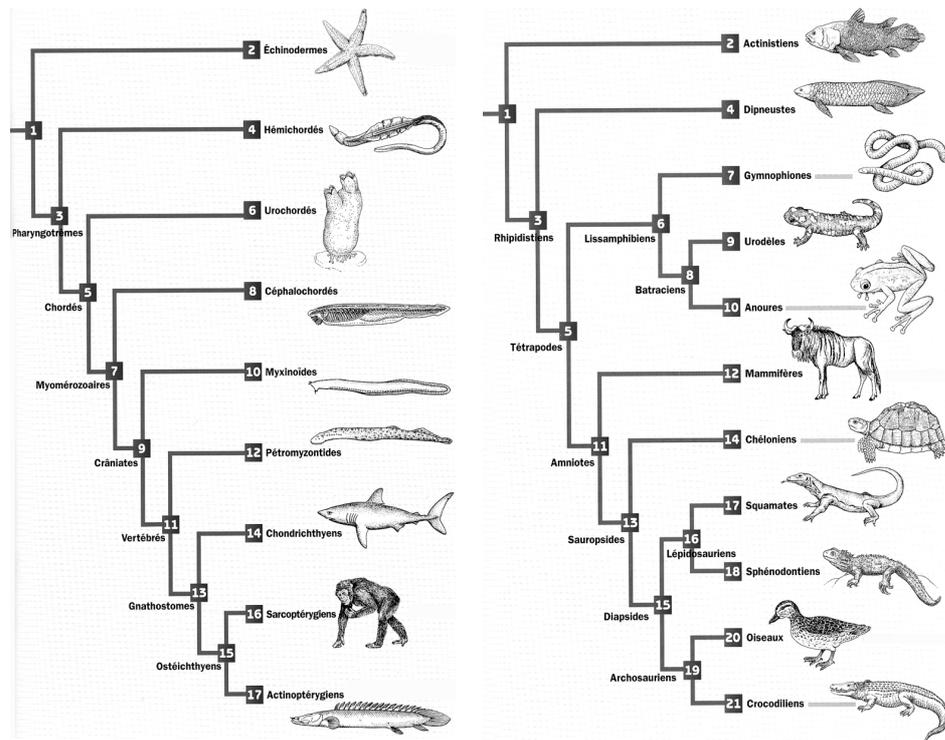


Figure 1 : Arbre phylogénétique des Deutérostomiens (à droite) et des Sarcoptérygiens (à gauche) (Lecointre et Le Guyader, 2001)

Ces grandes étapes de l'évolution des Vertébrés étant définies, nous allons voir quels sont les changements que cela a entraîné au sein des faunes de ces époques. Nous regrouperons dans une première partie les deux grandes étapes évolutives qui ont eu lieu avant la sortie des eaux et dans la suivante les modifications propres à la sortie des eaux.

II. L'acquisition de la mâchoire et des os

Le vertébré le plus ancien, *Sacabambaspis janvieri*³, provient de l'Ordovicien moyen de Bolivie vers -466 Ma. Ce dernier, comme les différents taxons qui vont le succéder, sont des formes agnathes. De nombreux groupes sans mâchoires fossiles sont bien connus aujourd'hui. Il est à noter que les formes fossiles de Lamproies (*Hardistiella montanensis*) ne sont connues indubitablement qu'à partir du Carbonifère supérieur, soit bien après l'apparition des premiers Gnathostomes.

II.1. Les Gnathostomes

L'apparition des premiers Vertébrés à mâchoire date d'environ -455 Ma [Attention, dans la « Classification phylogénétique du vivant » de Lecointre et Leguyander, du moins dans l'édition 2001, est donnée à -410 Ma, ce qui est beaucoup trop récent], soit dans l'Ordovicien moyen. En d'autres termes, les formes agnathes ont été les seuls Vertébrés présents sur Terre pendant plus de 10 Ma.

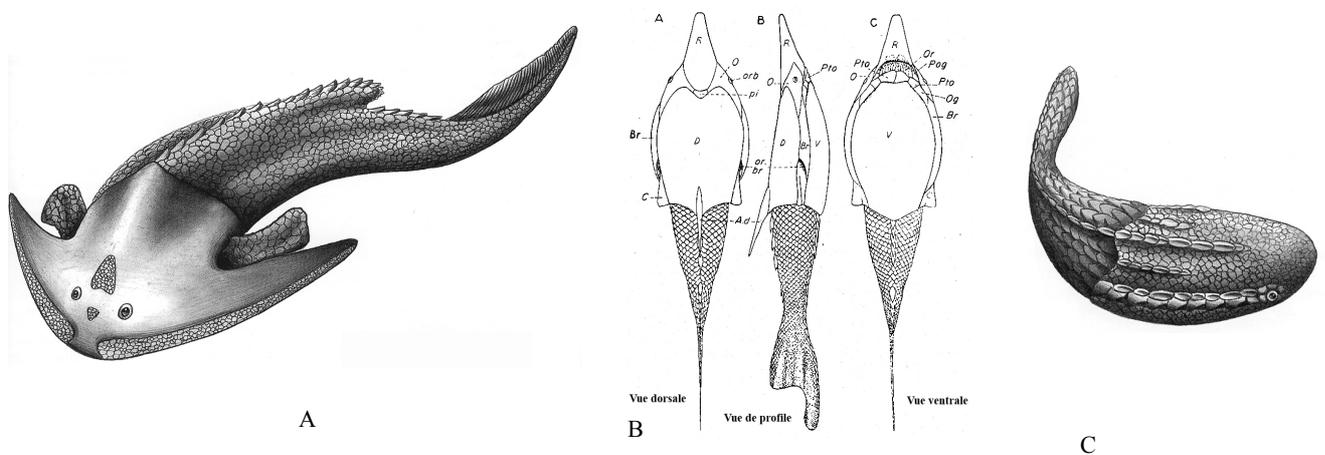


Figure 2 : Vertébrés agnathes; **A :** Ostéostracé du Dévonien, *Parameteroraspis* ; **B & C :** Hétérostracés, avec **B,** *Pteraspis*, fin Silurien début Dévonien, et **C,** *Astraspis*, Ordovicien (l'un des plus anciens Vertébrés connus). (A & C d'après Buffetaut et Le Lœuff, 1998 ; B d'après Piveteau *et al.* 1978)

Durant cette période de 10 Ma, et même bien après, de nombreux groupes d'agnathes vont se succéder avec des taxons comme les Hétérostracés (parmi les vertébrés les plus anciens), les Anapsidés, les Ostéostracés (ces derniers présentaient un bouclier céphalique, c'est-à-dire que la tête était recouverte par une structure « osseuse ») (Figure 2). Les Vertébrés agnathes vont connaître une grande différenciation, et ce n'est qu'à partir du Dévonien qu'ils seront largement dominés par les Gnathostomes, en particulier par les Placodermes.

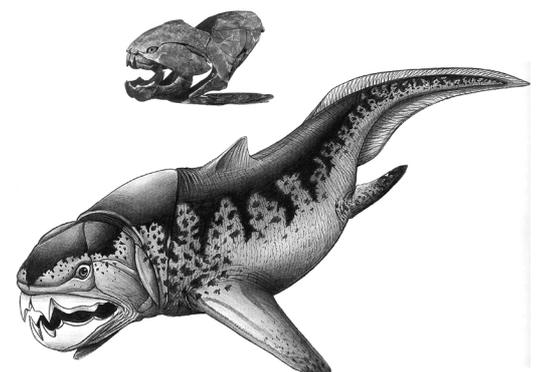


Figure 3 : *Dunkleosteus* (haut : plaques osseuses recouvrant la tête ; bas : reconstitution), d'après Buffetaut et le Lœuff, 1998)

³ Les conodontes, petites pièces en phosphate de calcium connues entre le Cambrien et le Trias, sont de bons fossiles stratigraphiques. Jusqu'à très récemment on ne connaissait pas les organismes associés. Depuis peu des individus ont été découverts. Ces espèces présentent des liens de parentés avec les Crâniates ou voir avec les vertébrés agnathes. Avant cette découverte, les conodontes ont été attribués à des taxons très divers, comme des restes de vers de type annélides.

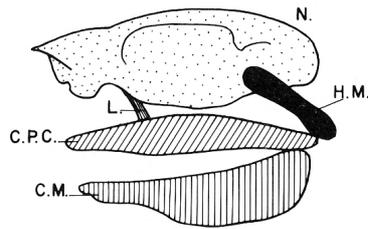


Figure 4 : La mandibule et son articulation chez le requin (C.M. : Cartilage de Meckel, C.P.C. : Cartilage Ptérygocarré, H.M. : Hyo-mandibulaire, L : Ligaments, N. : Neurocrâne). D'après Beaumon et Cassier, 1987).

La majorité des formes agnathes devait être microphage, et pour certaines espèces, être ectoparasites à l'image de certaines Lamproie actuelles. L'apparition des Gnathostomes a limité le développement des agnates. En effet, ces derniers avec leurs mâchoires, sont des macrophages et ont ainsi eu accès à un plus grand éventail de supports alimentaires et certains se sont spécialisés dans la prédation. L'apparition de prédateurs au sein de populations qui n'en avaient jamais connues, a eu un impact direct sur le développement des Vertébrés agnathes et leur quasi extinction aujourd'hui. Les premiers Gnathostomes ont connu une radiation rapide avec la différenciation des deux grands groupes : Chondrichthyens et Ostéichthyens. Même si les Chondrichthyens ont toujours été un

taxon comportant de très nombreux prédateurs⁴, au début de l'histoire des Gnathostomes les plus gros prédateurs étaient des Ostéichthyens avec des espèces comme *Dunkleostus*⁵ (Figure 3). Ce dernier est un Placoderme, c'est-à-dire un poisson cuirassé. Ces derniers présentaient une cuirasse osseuse dermique qui recouvrait toute la tête. [Il n'est pas nécessaire de connaître toutes les espèces présentées sur les figures, mais en connaître un ou deux ne fait pas de mal]. Il ne faut pas les confondre avec les Ostéotraccés qui présentaient aussi un bouclier céphalique, mais qui étaient des Vertébrés agnathes.

L'apparition de la mâchoire semble s'être fait à partir de l'arc branchial le plus antérieur qui se serait modifié. La fente branchiale associée produit juste derrière le spiracle ou l'évent. Cette première mâchoire est simple et composée de deux parties : le cartilage ptérygocarré (mâchoire supérieure) et celui de Meckel (mâchoire inférieure). Cette configuration se retrouve, notamment, chez les Sélaciens actuels (Figure 4)⁶.

Avec l'apparition des mâchoires il y a aussi développement des nageoires paires, structures qui sont absentes chez les formes agnathes. Les nageoires paires ont un rôle fondamental dans l'orientation et la stabilité de l'individu (le déplacement est assuré par des ondulation du corps qui sont transmises à la queue qui prend appuie sur l'eau). Cette acquisition a donné une mobilité supérieure aux Gnathostomes par rapport aux Vertébrés agnathes, ce qui est un autre argument expliquant pourquoi les Gnathostomes ont supplanté les formes agnathes. Par ailleurs, le développement des nageoires est fondamental, car c'est de ces dernières que le membre chiridien va se développer, comme nous le verrons plus loin.

II.2. Les Ostéichthyens

Au sein des Gnathostomes, la dichotomie Chondrichthyen / Ostéichthyen a permis l'émergence des poissons dits osseux, qui ont donné naissance, notamment, aux Placodermes. Le caractère important des Ostéichthyens est l'apparition d'une ossification enchondral⁷. C'est-à-dire une structure osseuse se mettant en place à partir de la charpente cartilagineuse initiale

⁴ Les Sélaciens sont des requins récents puisque les premiers sont apparus au Trias inférieur, mais ils ont eu un représentant gigantesque dans les mers du Tertiaire avec *Carcharocles megalodon* qui mesurait environ 13 mètres contre 7 pour le requin blanc actuel.

⁵ Il y a un magnifique moulage grandeur nature du bouclier céphalique d'un *Dunkleostus* à la galerie de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris. Cependant, les premiers Gnathostomes n'étaient pas des Placodermes mais des Acanthodiens.

⁶ Au cours de l'évolution la mandibule a beaucoup changé et la nôtre, constituée de l'os mandibulaire pour la mâchoire inférieure, n'a rien à voir avec le cartilage de Meckel.

⁷ L'ossification dermique existe au moins depuis les Ostéotraccés car ils présentent un bouclier céphalique osseux. Cette ossification est très différente de l'ossification enchondrale car elle ne nécessite pas la présence d'un « patron » cartilagineux et elle n'affecte jamais les os longs.

qui est ensuite définitivement éliminée. Au contraire chez les Chondrichthyens⁸, la structure cartilagineuse initiale n'est jamais remplacée.

L'ossification enchondrale chez les Tétrapodes est responsable de la formation des os longs, donc du membre chiridien (nous reviendrons sur cette structure dans le paragraphe suivant). Cette ossification permet de développer des organes de soutien bien plus rigides que ceux constitués de cartilage, ce qui autorisera la sortie des eaux. Au contraire, les structures « souples » comme le cartilage ne sont pas inadaptées aux milieux aquatiques comme le montre le développement important des Chondrichthyens à la fois dans le temps et dans l'espace. Par ailleurs, le cartilage des taxons uniquement cartilagineux est toujours fortement minéralisé, ce qui mécaniquement le rapproche des os.

Le premier poisson osseux, connu dans de nombreuses localités, est très fragmentaire et provient de terrains datés du Ludlow (Silurien supérieur).

Les Ostéichthyens se subdivisent en Sarcoptérygiens et Actinoptérygiens. Nous nous intéresserons aux Sarcoptérygiens car les Tétrapodes y sont inclus. En d'autres termes, le clade des actinoptérygiens ne présente pas d'étapes fondamentales du point de vue évolution des Vertébrés et nous n'en tiendrons pas compte. Cependant, il faut garder présent à l'esprit que ce groupe n'est pas négligeable car il contient près de la moitié des Vertébrés actuels ! C'est donc une réussite évolutive.

Les grandes étapes suivantes de l'évolution des Vertébrés concernent la conquête des continents. Comment et quand cette conquête a-t-elle eu lieu, et quelles ont été les modifications fondamentales des organismes ?

III. A la conquête du milieu aérien

III.1. Les Tétrapodes

Cette étape est essentielle car des organismes fondamentalement aquatiques sont devenus totalement adaptés à vivre hors de l'eau. Cela a nécessité des changements importants, tel que la mise en place de poumon (les poumons alvéolés se sont mis en place avec le nœud des Rhipidistiens, nœud donnant d'un côté les Tétrapodes et de l'autre les Dipneustes). Les Dipneustes étant peu nombreux dans la nature actuelle, ne pas tenir compte des Rhipidistiens n'est pas très grave.

Vivre hors de l'eau nécessite bien plus que l'acquisition de poumons fonctionnels. En

effet, il faut limiter les pertes d'eau par évaporation, les yeux doivent rester humides et présenter des courbures du cristallin adaptées à l'air libre (donc différentes de celle des espèces vivant en milieu aquatique), supporter des variations thermiques importantes et brutales, ... Une des modifications les plus importantes, mais aussi la plus visible sur les fossiles est la présence ou non de membres chiridiens.

Le membre chiridien est constitué de trois parties [*Demandez des membres inférieurs ou supérieurs de Tétrapodes, en évitant les taxons trop spécialisés, donc ayant perdu l'aspect originel*] : Stylopode, zeugopode et autopode (Figure 5), le dernier se subdivisant en basipode, métapode et acropode. Grâce à sa structure, le membre chiridien permet de supporter le poids du corps et le déplacement de l'individu hors de l'eau.

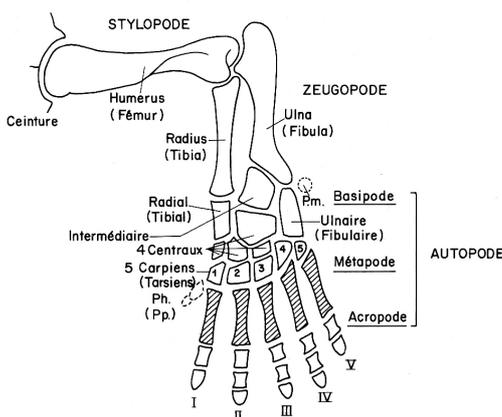


Figure 5 : Membre chiridien (d'après Beaumont et Cassier, 1987)

⁸ Attention, au sein des Ostéichthyens, il y a les Chondrostéens (Esturgeons, ...) qui sont des poissons cartilagineux, mais chez ces derniers, il y a une perte secondaire de la structure osseuse.

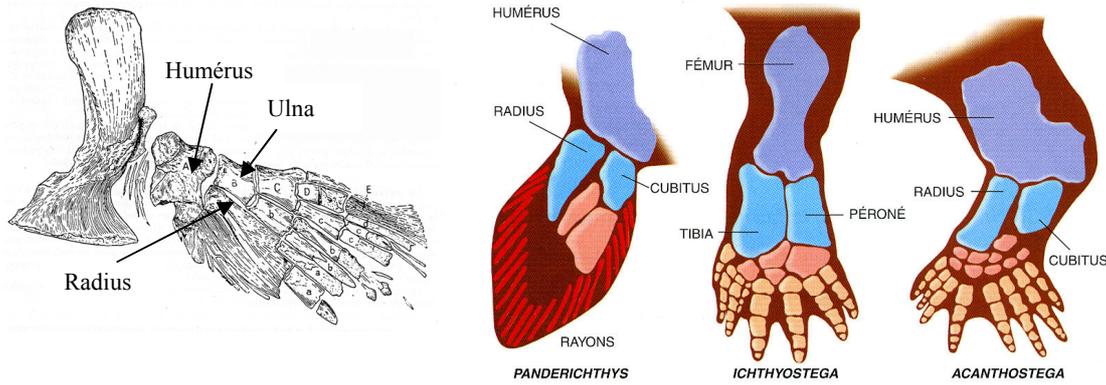


Figure 7 : À gauche, nageoire et ceinture pectorale de *Sauripterus* (D'après Devillers & Clairambault, 1976) ; à droite les structures homologues dans les membres de Sarcoptérygiens aquatiques et de deux premiers Tétrapodes (Steyer, 2000).

Mais comment faire pour arriver à ce membre chiridien à partir de poissons à nageoires charnues⁹ [*remontez l'arbre de Lecointre et le Guyader*] ?

Les fossiles découverts récemment montrent que les « pattes » sont apparues dans l'eau comme organes locomoteurs. En effet, des fossiles comme *Acanthostega* (Dévonien supérieur) montrent des êtres présentant à la fois des poumons et des branchies. Par ailleurs, dépourvus de chevilles, les membres d'*Acanthostega* ressemblaient plus à des pagaies qu'à des pattes. De nombreux autres caractères, telle qu'une queue aplatie latéralement et soutenue en haut et en bas par des rayons (lépidotriches), confirment que cette espèce était totalement inféodée au milieu aquatique. Les pattes devaient lui servir à progresser dans des enchevêtrements de bois morts¹⁰ et de végétations diverses où le mode de déplacement usuel des Gnathostomes aquatiques (anciennement nommés poissons) n'était plus aussi efficace. En outre, cette accumulation d'organismes en décomposition devait entraîner une diminution considérable de la quantité d'oxygène présente dans l'eau. Ce qui explique le développement des poumons. Parmi les poissons à nageoires charnues, certaines espèces fossiles (tel que *Sauripterus*¹¹) présentent des nageoires avec un article basal (c'est l'un des caractères dérivés essentiels des Sarcoptérygiens), homologue de l'humérus ou du fémur, qui possède un condyle articulé dans la cavité glénoïde de la ceinture. Cet article basal

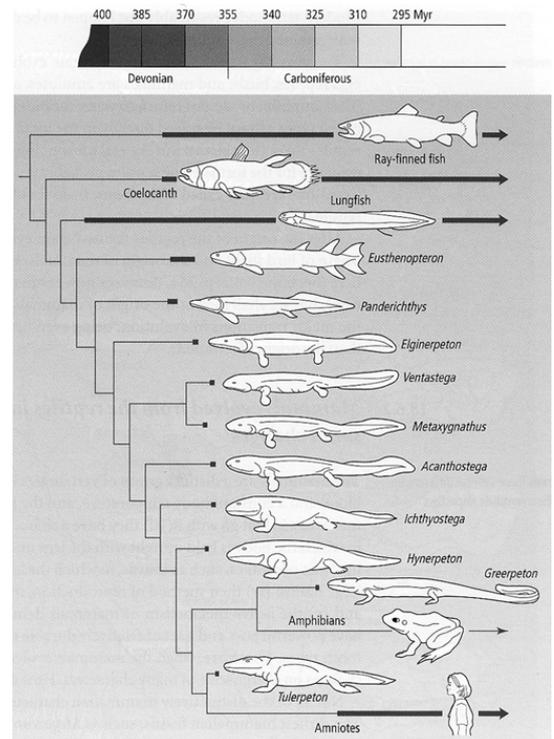


Figure 6 : Phylogénie des premiers Tétrapodes, Lungfish : Dipneuste, Ray-finned fish : poissons à nageoires rayonnées ou Actinoptérygiens (d'après Ridley, 2004)

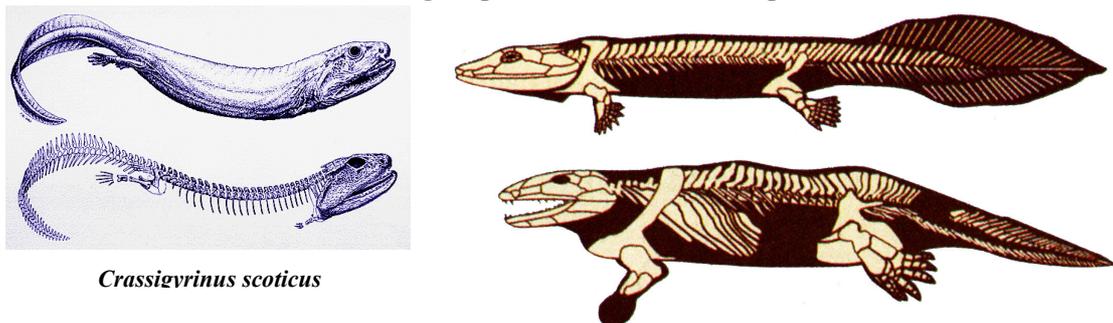
⁹ Actuellement un consensus existe pour dire que les Coelacanthes sont plus éloignés des Tétrapodes que les Dipneustes. Ce consensus est basé sur une cladistique moléculaire qui s'oppose à nombres d'arbres réalisés à partir des caractères anatomiques. En d'autres termes évitez de préciser de qui est le groupe frère de qui et si on vous le demande, tenez-vous en à l'ouvrage de Lecointre et le Guyader.

¹⁰ Au Dévonien, la flore continentale était déjà luxuriante et différentes espèces avaient des développements aussi importants que nos arbres actuels.

¹¹ *Sauripterus* est datée du Dévonien supérieur et depuis la découverte des nageoires pectorales en 1840, aucun reste plus complet n'a été mis à jour.

porte à son extrémité distale un radius (tibia) et un ulna (fibula) différenciés sur lesquels se disposent en éventails des rayons osseux puis des lépidotriches (Figure 7). Ainsi, au sein des Sarcoptérygiens des espèces ont commencé à différencier un stylopode et un zeugopode. L'évolution a continué et l'autopode s'est alors différencié par néoformation. La phylogénie des Vertébrés lors de l'acquisition des membres chiridiens et de la sortie des eaux est, dans ses grandes lignes, connue (Figure 6), même si il existe encore de nombreuses zones d'ombres¹².

Ainsi, les membres des Tétrapodes, issus de nageoires, étaient avant tout destinés aux déplacements dans des milieux aquatiques encombrés d'accumulation de restes de végétaux et non aux déplacements sur la terre ferme (Figure 8). C'est un exemple parfait d'exaptation. Les premiers vrais Tétrapodes sont des Amphibiens, différents des Anoures et Urodèles¹³ actuels, dont les plus connus, sont *Ichthyostega*, *Eryops*, [*Cette étape est bien sûr importante dans l'histoire des Vertébrés, mais vous ne devez pas vous appesantir trop dessus non plus, car il y a encore, au moins une étape que vous devez discuter*]. Ils sont regroupés en deux groupes : les Stégocéphales, qui regroupent la majeure partie des amphibiens fossiles, et les Lépospondyles, qui regroupent quelques fossiles de petite taille. Les Stégocéphales (Ils ont aussi été nommés Labyrinthodontes à cause de l'aspect particulier de la dentine de leurs dents) forment alors un groupe paraphylétique, tous comme les Lépospondyles. Cependant, ces deux termes peuvent être pris sous l'aspect phylogénétique. Dans ce cas Stégocéphales regroupe tous les vertébrés présentant des membres chiridiens, et même certains « poissons » plus anciens. En d'autres termes, Stégocéphales inclus les Tétrapodes.



Crassigyrinus scoticus

Figure 8 : Quelques stégocéphales, à gauche *Crassigyrinus scoticus* (Carbonifère), d'après <http://tolweb.org/> ; à droite en haut *Acanthostega* et en bas *Ichthyostega* (tous deux du Dévonien), d'après Pour la Science (2006)

Les amphibiens, s'ils sont bien sortis des eaux, n'en sont pas moins très dépendants car leur développement se fait en milieu aquatique. L'étape suivante va permettre aux Tétrapodes de s'affranchir totalement du milieu aquatique et ainsi terminer leur conquête du milieu aérien.

III.2. L'amnios

Cette étape est caractérisée, notamment, par l'apparition de l'amnios [*Attention, cette partie entraînera presque certainement des questions sur les annexes embryonnaires*] qui consiste en une poche qui entoure l'embryon qui baigne ainsi dans le liquide amniotique. Ainsi, grâce à l'amnios le milieu aquatique est recréé, soit dans un œuf (Sauropsidés), soit dans l'utérus de la mère (Mammifères) [*Montrez sur un schéma l'amnios, ou au moins une image, et montrez une photographie présentant un fœtus dans l'amnios. Comparez un œuf amniotique avec un œuf non amniotique*]. Le développement de l'embryon dans une poche

¹² Comme nous nous basons sur l'arbre présenté dans l'ouvrage de Lecointre et Le Guyader (2001), nous ne précisons pas que les Tétrapodes sont monophylétiques. Cependant, au cours des années 1970 la théorie diphyllétique des Tétrapodes était défendue par certains auteurs.

¹³ Les Lissamphibiens (Anoures, Urodèles et Gymnophiones) apparaissent tardivement ; les restes les plus anciens datent du Trias inférieur.

spécialisée qui l'isole du reste du monde, nécessite qu'il ait accès à des réserves nutritives importantes (d'où la présence d'une quantité importante de vitellus dans les œufs) ou alors par apport de la mère via une annexe embryonnaire particulière : le placenta¹⁴.

Les restes les plus anciens attribués à un Amniote (*Westlothania lizziae*) proviennent du Viséen (Carbonifère inférieur, environ -340 Ma) et l'œuf amniotique le plus ancien connu provient de terrains Permien (-280 Ma). Les Amniotes ont donné d'un côté la lignée des Mammifères qui se sont différenciés définitivement à partir de 200 Ma (Trias) et de l'autre côté les Sauropsidés qui ont donné, notamment, les Dinosaures et les Oiseaux.

IV. Conclusion

L'histoire des Vertébrés est longue et complexe et nous est encore mal connue. Cependant, des étapes importantes peuvent être dégagées car elles ont permis soit d'augmenter le nombre de niches écologiques occupées avec le développement des mâchoires, soit d'investir des milieux inhospitaliers (poumons et membres chirodiens) voir « inaccessibles » comme le milieu aérien avec l'apparition de l'amnios.

Les fossiles et les cladogrammes ont toujours un aspect buissonnant, phénomène qui est caractéristique de l'évolution. Par ailleurs, certaines étapes montrent que les organes peuvent avoir une fonction aujourd'hui qui n'était pas la leur initialement. Le cas du membre chirodien en est un exemple classique. En effet, ce dernier est d'abord apparu pour la locomotion aquatique, avant de subir des transformations lui permettant de supporter le poids du corps à l'air libre. C'est le principe de l'exaptation.

Il faut garder présent à l'esprit que l'évolution des Vertébrés n'a été possible que par l'évolution concomitante d'autres taxons. Par exemple, la respiration aérienne des Vertébrés n'a été possible que par la sortie antérieure des végétaux chlorophylliens.

Bibliographie

La bibliographie présentée ci-dessous n'est pas exhaustive et il existe beaucoup de bons ouvrages, notamment en anglais. Les livres précédés d'une * sont à la liste du CAPES (*très peu fourni en ce qui concerne la paléontologie ; il est donc nécessaire d'avoir déjà pas mal de connaissances pour réussir correctement ce type de leçon*)

***Beaumont A. & Cassier P.** : 2000, *Biologie animale : les cordés, anatomie comparée des Vertébrés*. 8^{ème} édition, Dunod.

Buffetaut E., le Lœuff J. : 1998, *les mondes disparus, atlas de la dérive des continents*, Berg International Editeurs, Paris.

Chaline J. : 1987, *Paléontologie des Vertébrés*, Dunod, Paris (bien qu'ancien, il est encore intéressant, notamment parce qu'il utilise la cladistique).

***Clack, J.** : 2006, Le premier pied à terre, *Pour la Science* n°340, 30-36.

***Lecointre G., le Guyader, H.** : 2001, *La classification Phylogénétique du vivant*, Belin, Paris.

***Martini, F.** : 2000, Les Myxines, charognards océaniques, *Pour la Science* n°273 p. 76-82.

***Ridley M.** : 2004, *Evolution*, 3^{ème} édition, Blackwell Science, Malden (USA) (au CAPES, vous avez accès à une version traduite et plus ancienne).

***Steyer, J.S.** : 2000, Les pattes des amphibiens, entre bricolages et innovation, *Pour la Science*, Dossier hors série n°28.

Site web de l'université d'Arizona (en anglais, mais il y a peu de texte) : <http://tolweb.org>

¹⁴ Les mammifères pratiquent la viviparité placentaire ainsi que certains Reptiles, Léopards et Serpents. Cependant de nombreux organismes pratiquent une viviparité aplacentaire. Dans ce dernier cas il n'y a pas création d'une annexe embryonnaire assurant les échanges mère-embryon. Ce type de viviparité se rencontre chez la plupart des Sélaciens (sauf les Raies et les Roussettes), de nombreux Téléostéens et chez quelques Amphibiens et Léopards. La nutrition de l'embryon est assurée soit par l'absorption d'un lait utérin, soit par l'ingestion d'œufs non fécondés ou abortifs, soit par l'ingestion d'embryons frères abortifs ou non. Cette remarque montre aussi que la présence du placenta n'est pas caractéristique de la vie aérienne contrairement à la présence de l'amnios.