

Exposé scientifique :

La sortie de l'eau

[Par l'expression « La sortie des eaux » on entend, le plus souvent, la sortie de l'eau des Tétrapodes, mais il faudra quand même discuter des autres sorties des eaux]

Aujourd'hui, il existe des êtres vivants aussi bien sur les continents et dans les airs que dans les océans. Les archives paléontologiques montrent que la vie s'est développée dans les océans depuis 3,5 milliard d'années, et que les premiers êtres pluricellulaires apparaissent au alentour de 600 Ma. Les premiers restes macroscopiques d'organismes multicellulaires terrestres sont connus depuis le Silurien supérieur. Des organismes ont donc quitté le milieu marin pour coloniser le milieu aérien.

Nous étudierons tous d'abord un exemple précis de sortie de l'eau : les Vertébrés et nous montrerons qu'elle a nécessité des transformations bien particulières, mais qu'elles résultent, en partie d'exaptations¹ et en partie d'adaptation. Ensuite, nous verrons que d'autres taxons sont aussi sortis de l'eau, et ce de façon indépendante, et nous verrons qu'elles ont été les adaptations « choisies » par ces organismes.

I.) Une sortie de l'eau : les Vertébrés

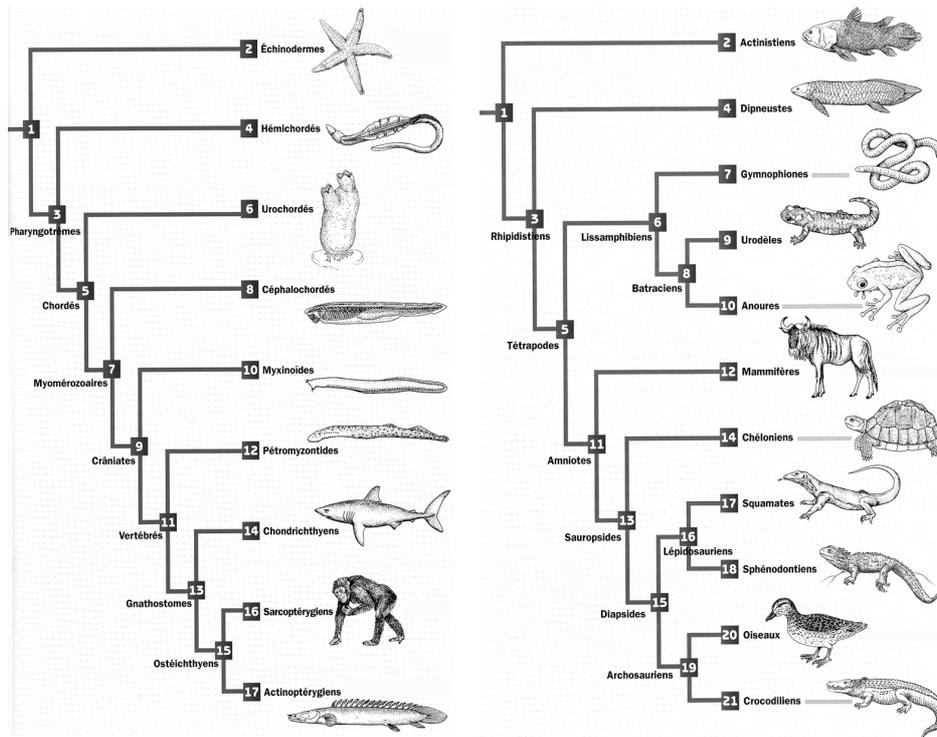


Figure 1 : Arbre phylogénétique des Deutérostomiens et des Sarcoptérygiens (Lecointre et Le Guyader, 2001)

L'arbre établi sur les vertébrés actuels (Figure 1), montre qu'à partir du nœud Tétrapodes, les vertébrés ne comprennent plus que des taxons fondamentalement terrestres [Montrez bien ces deux arbres, en les ayant auparavant recopiés en un seul. Cela vous évitera des questions oiseuses sur les groupes frères des Vertébrés et rendra plus évident la démonstration de la sortie des eaux de la part des Vertébrés]. Ainsi, le groupe frère des

¹ Une exaptation est une adaptation dans laquelle la fonction actuellement remplie par l'adaptation n'était pas celle remplie initialement, avant que n'intervienne la pression de la sélection naturelle. Exaptation s'oppose à adaptation. En effet, adaptation signifie la modification de la fonction pour permettre des usages différents, l'exaptation signifie que de nouveaux usages, non prévus à l'origine, sont trouvés pour une fonction donnée.

Tétrapodes est un taxon aquatique [*attention, il ne faut plus utiliser le mot poisson*] (les Dipneustes) ce qui laisse penser que les Tétrapodes sont issus de Vertébrés aquatiques. Notons que les Tétrapodes forment un clade monophylétique. En d'autres termes, tous les Tétrapodes possèdent un même ancêtre commun².

Les plus anciens fossiles de Vertébrés datent de l'Ordovicien, avec *Sacabambaspis janvieri*³. Ces premiers vertébrés sont des organismes aquatiques agnathes. Les premiers Vertébrés présentant des adaptations à la vie terrestre, ou plus exactement présentant de nombreux caractères de Tétrapodes, date d'environ 368 Ma (Fin Dévonien) avec *Eleginerpeton pancheni*. Ainsi, l'évolution des Vertébrés a commencé dans les eaux puis s'est poursuivie aussi bien dans les eaux, avec notamment le développement des Actinoptérygiens (qui représentent la moitié des Vertébrés actuels), que dans le milieu aérien avec les Tétrapodes. Il y a donc eu sortie de l'eau chez les Vertébrés et ce dès la fin du Dévonien.

Après avoir vu que les Tétrapodes sont issus d'une longue histoire de Vertébrés aquatiques et que certains sont sortis de l'eau, nous allons voir quelles sont les grandes adaptations que les Vertébrés ont dû supporter.

II.) Les adaptations associées à la sortie de l'eau chez les Vertébrés

Le milieu aquatique est très différent du milieu aérien et le passage de l'un à l'autre nécessite des adaptations importantes. En effet, le système branchial ne fonctionne pas en milieu aérien et il faut le développement de poumons. Il faut limiter les pertes en eau par évaporation, les yeux doivent rester humides et présenter des courbures du cristallin adapté à l'air libre (donc différente 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 chirodiens. En effet, une fois sur Terre, la poussée d'Archimède est très faible et il est nécessaire de développer des organes de soutien important.

Cependant, il ne faut pas oublier que le milieu aérien ne présente pas que des désavantages par rapport au milieu aquatique. En effet, la quantité d'oxygène présente dans l'air est nettement supérieure à celle présente dans l'eau et ne dépend pas de la température. Par ailleurs, la faible viscosité de l'air permet une diffusion plus rapide de l'oxygène, mais aussi une moindre résistance aux déplacements. Ainsi, certaines caractéristiques du milieu aérien déterminent des contraintes importantes, mais d'autres sont certainement à l'origine d'avantages sélectifs.

Toutes les modifications liées à la sortie de l'eau ne seront pas abordées. Nous nous intéresserons uniquement aux modifications majeures.

II.1. Les Rhipidistiens et l'apparition d'un organe de respiration aérien : le poumon

Avec l'apparition des Sarcoptérygiens, il y a développement d'un nouveau type d'organe respiratoire : le poumon. Ce dernier est alvéolé, au moins à partir des Rhipidistiens⁴. L'origine des poumons est toujours discutée, notamment en tant que structure homologue ou

² Dans les années 1970, certains auteurs proposaient une origine diphyllétique des Tétrapodes avec les Urodèles et les Lepospondyles (groupe fossile) issus des Porolépiformes, et les autres amphibiens, avec le reste des Tétrapodes, issus des Ostéolépiformes. Porolépiformes et Ostéolépiformes sont deux groupes de « poissons » Sarcoptérygiens.

³ Il existe des fossiles considérés par certains auteurs comme des Vertébrés dès le Cambrien, mais cela reste discuté.

⁴ Les Actinistiens possèdent un poumon et ne sont représentés aujourd'hui que par le Cœlacanthe (*Latimeria chalumnae*). Chez ce dernier le poumon est rempli de graisse, ce qui n'était certainement pas le cas chez toutes les espèces fossiles. En effet, *Latimeria* vit en eau profonde et donc un poumon comme organe respiratoire n'a plus d'utilité. Chez les formes fossiles la structure du poumon est inconnue.

distincte de la vessie. Toutes deux naissent de l'œsophage post-pharyngien et parfois la vessie devient un organe respiratoire irrigué à partir des arcs aortiques. Cependant, le poumon est d'origine paire et ventrale (mais s'il peut être dorsal chez l'adulte, comme chez les Dipneustes). Au contraire la vessie provient d'une ébauche dorsale et le débouché du canal pneumatique est toujours dorsal. Cette jonction peut reculer jusqu'à la région stomacale ce qui n'arrive jamais au débouché trachéen. Bien que vessie et poumon ne coexistent jamais dans un même individu, il est plus sur de considérer ces deux structures comme distinctes.

L'apparition des poumons induit la mise en place d'une double circulation : la circulation pulmonaire et la circulation générale (Figure 2). L'existence de la double circulation entraîne des transformations du cœur. En effet, ce dernier n'est plus un cœur uniquement veineux, mais il reçoit à la fois du sang désoxygéné et du sang oxygéné. Ainsi, on observe un premier cloisonnement du cœur aussi bien chez Dipneustes que chez les amphibiens. Dans ces deux groupes, l'atrium présente une cloison qui le scinde en deux oreillettes. Le ventricule reste indivis⁵ (Figure 2). Chez les Rhipidistiens fossiles, tous comme les Dipneustes actuels, les circulations pulmonaire et branchiale associées ont existé comme le montre *Acanthostega* (Dévonien supérieur) un des premiers Tétrapodes, qui possédait une respiration pulmonaire, mais aussi branchiale. L'appareil respiratoire aérien s'est mis en place bien avant la sortie des eaux. Or le développement des Tétrapodes est associé à un développement continental important de végétation arborescente (Calamites, ...) dont les débris s'accumulaient dans les étendues d'eaux plus ou moins stagnantes, entraînant ainsi des diminutions de la quantité d'oxygène dissous dans l'eau et qui alors était en quantité insuffisante pour des organismes de grande taille. Nous verrons que ces accumulations de débris végétaux auront aussi un impact sur le développement du membre chiridien.

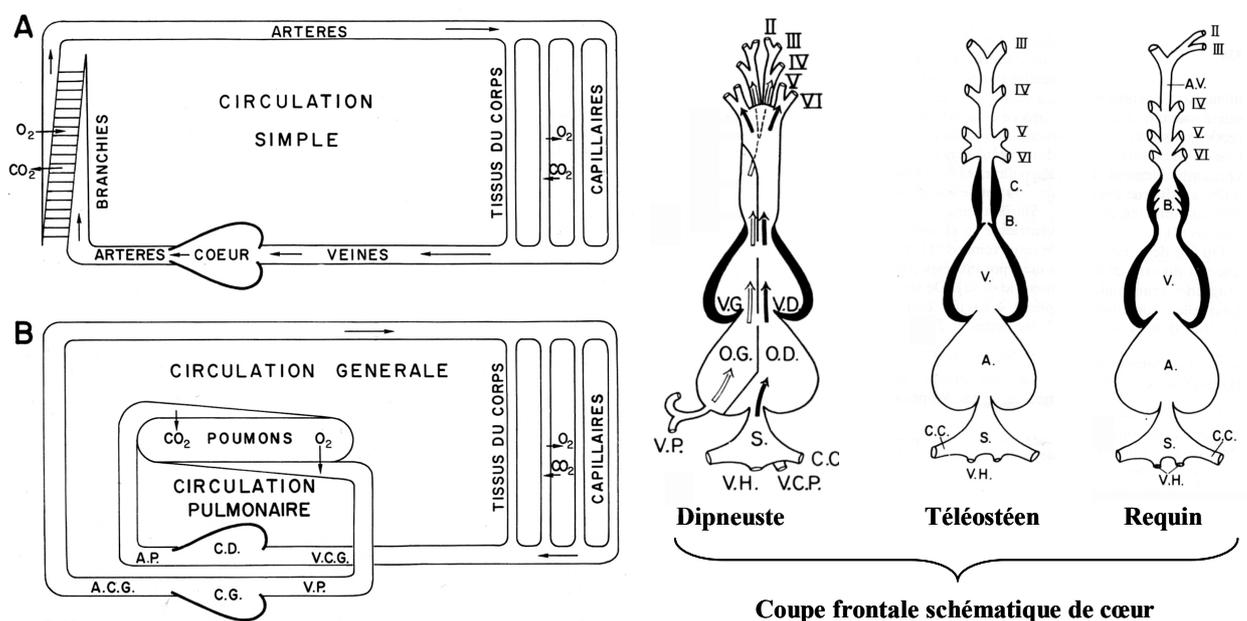


Figure 2 : A gauche : schéma de l'organisation générale de l'appareil circulatoire d'un vertébré à circulation simple (A) et double (B). A droite schéma de cœur de "poissons". A : Atrium ; B : Bulbe cardiaque ; C : Bulbe artériel ; O.G. : Oreillette gauche ; O.D. : Oreillette droite ; V : ventricule ; V.G. : Ventricule gauche ; V.D. : Ventricule droit ; S : sinus veineux. (Beaumont et Cassier, 1987)

⁵ Le cœur subit d'autres transformations, qui sur le plan fonctionnel ne sont guère importantes, mais qui transforme la morphologie du muscle cardiaque de façon considérable [Des questions sur ces transformations ne sont pas impossibles]

II.2. L'origine des membres et de la colonne vertébrale

L'adaptation à la gravité se traduit par des changements importants dans la structure des vertèbres⁶. En effet, chez les « poissons » (Ostéichtyens aquatiques) la colonne vertébrale est constituée de deux parties : une région antérieure (troncale) où les vertèbres portent des côtes et une région postérieure (caudale) sans côtes. Le passage des vertèbres troncales aux

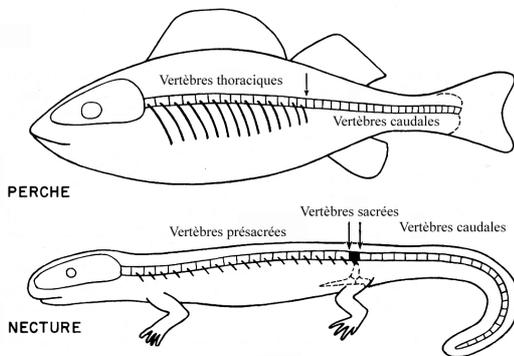


Figure 3 : La localisation des différents types de vertèbres (Beaumont et Cassier, 1987)

vertèbres caudales est progressif (Figure 3). Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre entraîne la liaison de la ceinture pelvienne à la colonne vertébrale au niveau d'au moins une vertèbre, le plus souvent plusieurs, la, ou les, vertèbres sacrées. Cette, ou ces dernières, correspondent aux dernières vertèbres troncales, dont les apophyses transverses se soudent aux côtes courtes formant ainsi le sacrum (Figure 4) qui entretient en rapport avec l'ilion de la ceinture pelvienne pour former l'anneau osseux pelvien ou bassin. Ainsi, trois types de vertèbres se différencient : les vertèbres troncales, sacrées et caudales. Nous verrons ensuite qu'avec les amniotes la différenciation des vertèbres va se poursuivre.

La sortie des eaux nécessite une transformation des membres (notez cependant que des « poissons », les Periophtalmes, de la famille des Gobies se déplacent hors de l'eau sur le sol, voir grimpent aux arbres grâce à leurs nageoires pectorales). En effet, l'air ne permet pas une poussée d'Archimède importante et l'effet de la gravité est nettement supérieur à celle que l'on ressent dans l'eau.

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*] : Stylo-pode, zeugopode et autopode, 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.

Les fossiles découverts récemment montrent que les « pattes » sont apparues dans l'eau comme organes locomoteurs. En effet, des fossiles comme *Acanthostega* présente des caractéristiques traduisant qu'il était encore inféodé au milieu aquatique. En effet, *Acanthostega* possédait à la fois des poumons ainsi que des branchies et, dépourvu de chevilles, ses membres 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 osseux (lépidotriches), une ligne latérale, etc. vont dans ce sens. Les pattes devaient lui servir à progresser dans des enchevêtrements de bois morts⁷ et de végétations diverses où le mode de déplacement usuel des Gnathostomes aquatiques

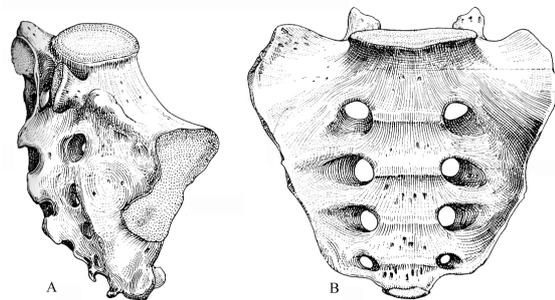


Figure 4 : Sacrum humain. A : vue latéro-dorsale droite ; B : vue ventrale (Grassé, 1967)

⁶ La morphologie des vertèbres est complexe et présente de nombreuses variations liées non seulement à des caractéristiques intrinsèques aux taxons mais aussi à des adaptations locomotrices. Ces « détails » ne sont pas à savoir.

⁷ Au Dévonien, la flore continentale était déjà luxuriante et différentes espèces avaient des développements aussi importants que nos arbres actuels.

(anciennement nommés poissons) n'était plus aussi efficace (voir image n°8 p.7 de la leçon « grandes étapes de l'évolution des Vertébrés » pour un squelette). Parmi les poissons à nageoires charnues, certaines espèces fossiles (tel que *Sauripterus*⁸) 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 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 5). Ainsi, au sein des premiers 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.

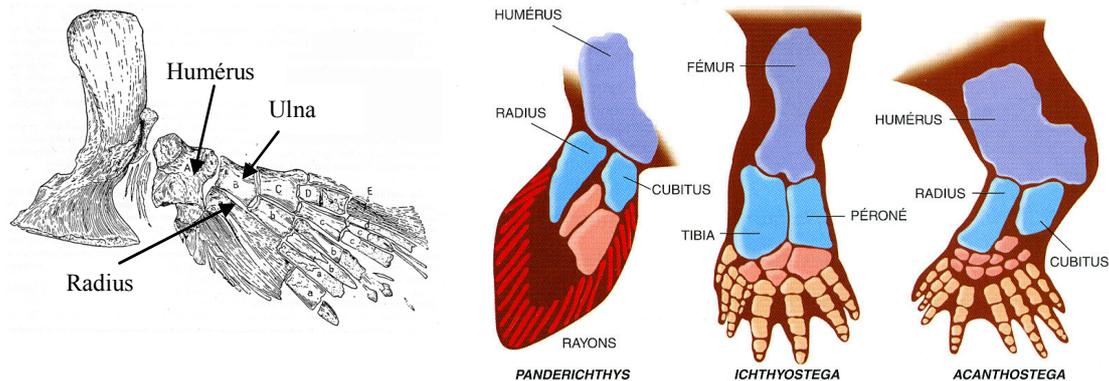


Figure 5 : À gauche, nageoire et ceinture pectorale de *Sauripterus* (D'après Devillers & Clairambault, 1976) ; à droite les structures homologues dans les membres de Sarcoptérygiens aquatiques et de deux premiers Tétrapodes (Steyer, 2000).

Les premiers vrais Tétrapodes sont des Amphibiens, différents des Anoures et Urodèles⁹ actuels, dont les plus connus, sont *Ichthyostega*, *Eryops*, 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.

Ainsi, l'apparition du membre chiridien et son utilisation chez la plupart des Tétrapodes résulte d'une exaptation. En effet, le membre chiridien était initialement destiné aux déplacements dans des eaux encombrées de débris végétaux avant d'être utilisé pour le déplacement sur les continents.

II.3. L'amnios et l'affranchissement complet du milieu aquatique

L'amnios est une annexe embryonnaire, donc elle ne laisse pas de trace sur le squelette. Cependant, les amniotes forment un groupe monophylétique et ainsi partagent d'autres apomorphies [*Reprenez le cladogramme de Lecointre et Le Guyader pour montrer la monophylie du groupe et citez quelques caractères dérivés, dont la désolidarisation de la ceinture scapulaire de la tête ce qui entraîne l'apparition du cou et la différenciation des vertèbres troncales en vertèbres cervicales et dorsales*]. L'amnios [*Attention, cette partie*

⁸ *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.

⁹ Les Lissamphibiens (Anoures, Urodèles et Gymnophiones) apparaissent tardivement ; les restes les plus anciens datent du Trias inférieur.

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 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 placenta¹⁰.

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.

Dans cette partie nous venons de voir les contraintes associées à la sortie des eaux. Ce passage a été réalisé grâce à des adaptations (mise en place des poumons par exemple) ainsi qu'à des exaptations (membre chiridien). Cependant, pour que les Vertébrés sortent de l'eau, des conditions de milieux bien particulières ont été nécessaires, et notamment la présence d'oxygène en quantité suffisante dans l'atmosphère.

III.) D'autres sorties de l'eau

Actuellement, de nombreux organismes, autres que les Vertébrés vivent hors de l'eau. Il y a donc eu d'autres sorties des eaux. Quelles sont-elles ? Pour que les métazoaires puissent vivre dans le milieu aérien, il est nécessaire que l'atmosphère contienne suffisamment d'oxygène. Les végétaux chlorophylliens doivent donc être sortis¹¹ avant les métazoaires.

III.1. La lignée verte

La flore continentale la plus ancienne a été découverte en Australie dans la région de Victoria en 1976 et constitue la « flore à *Baragwanathia* », du nom du genre le plus représenté dans ces restes. Elle a été trouvée dans des dépôts allant du Silurien supérieur au Dévonien inférieur.

Les *Baragwanathia* (Figure 6) peuvent être associées aux Lycopodes. Associé aux *Baragwanathia*, d'autres « Ptéridophytes »¹² existait tel que *Asteroxylon mackiei* qui présente toutes les caractéristiques des Lycopodes actuels (Figure 6). Dans la flore de Rhynie (Dévonien inférieur), de nombreuses formes appartenant à des Lycopodes sont présentes, mais la flore est constituée aussi de très nombreuses formes simples sans feuille : les *Rhynia*. Ces plantes ont été longtemps rapportées aux Psilophytes suite à une morphologie très proche. Cependant, la disposition des sporanges est très différente entre les Psilophytes et les *Rhynia*. Des travaux actuels tendent à rapprocher les Psilophytes des Filicophytes. La morphologie

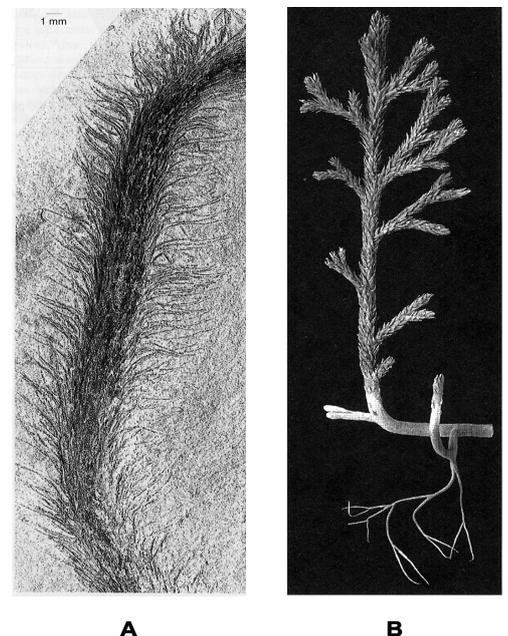


Figure 6 : A : *Baragwanathia longifolia* (Barale & Lemoigne, 2000) ; B : Reconstruction de *Asteroxylon mackiei* (10 cm) (Kenrick & Davis, 2004)

¹⁰ Voir note n°14 dans la leçon « Les grandes étapes de l'évolution des Vertébrés »

¹¹ La sortie des eaux chez les végétaux se nomme la « transmigration continentale ».

¹² Le mot Ptéridophyte correspond à un clade paraphylétique. Il est donc normalement non valide.

primitive des premières serait due à une régression morphologique suite à une association de type endomycorhize.

Cependant, des spores sont connues dès l'Ordovicien moyen (-470 Ma) mais les premières restes d'organismes végétaux ne sont vraiment connus qu'à partir du Silurien moyen (-428 Ma) soit plus de 40 Ma après avec le genre *Cooksonia* (Figure 7). Ces organismes rappellent les Bryophytes actuels et présentent, notamment des stomates. Ces derniers traduisent déjà une relative indépendance par rapport au milieu aquatique car ces structures permettent les échanges gazeux de l'organisme en limitant les pertes en eau. La présence de stomates signifie aussi la présence de structure sur l'épiderme limitant l'évaporation, telle qu'une cuticule par exemple [*Demandez des photos et des schémas de Cooksonia*].

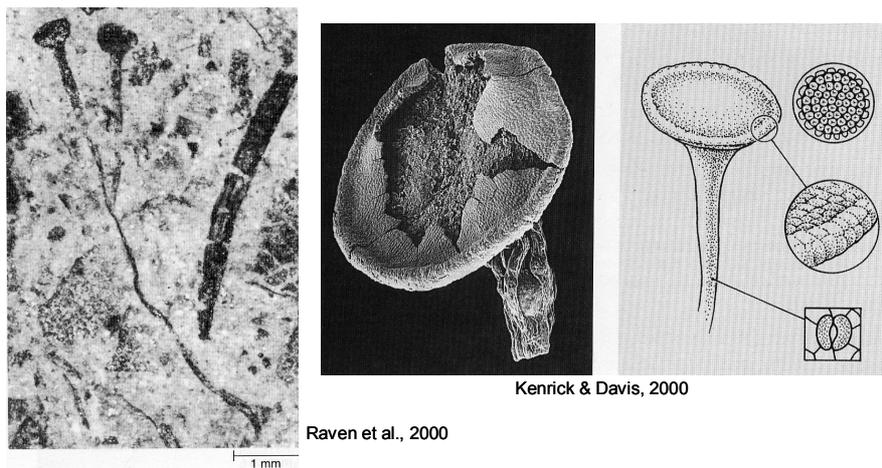


Figure 7 : *Cooksonia* ; L'une des premières plantes vasculaires connues. Le "bouton" est un sporange, et le schéma de droite montre les caractères observables sur ces structures, à savoir des stomates, des cellules épidermiques et des spores.

A partir du moment où les végétaux développent des structures de soutiens suffisamment importantes, comme la mise en place de lignine dans la paroi cellulaire, les ports dressés de grande taille ont pu se développer. Le port arborescent permet notamment d'augmenter la surface de réception de la lumière. Ainsi, au Dévonien et au Carbonifères des Lycopodiophytes et des Filicophytes arborescentes ont pu voir le jour. C'est l'accumulation de leur débris dans les eaux qui favorisa le développement du membre chirodien.

Comme chez les Tétrapodes, la sortie des eaux s'est poursuivie avec le développement d'une reproduction qui n'est plus tributaire de la présence de l'eau. C'est le cas des Gymnospermes, apparus dès le Carbonifère, et des Angiospermes apparus dès la base du Crétacé.

Les végétaux chlorophylliens et les Tétrapodes ne sont pas les seuls organismes présents dans le milieu aériens. Nous allons voir que de nombreux autres organismes pluricellulaires sont aussi sortis des eaux.

III.2. D'autres Métazoaires

L'arbre des Protostomiens présente des taxons qui possèdent, pour certains, des représentants vivants dans le milieu aérien (bien entendu, la grande majorité vit en milieu aquatique) [*Montrez l'arbre des Protostomiens et indiquez les groupes où il y a eu des sorties des eaux. On voit ainsi qu'elles sont nombreuses et indépendantes*]. C'est le cas des Mollusques, avec les Gastéropodes « pulmonés » qui vivent fondamentalement en milieu aérien. Nous retrouvons aussi des représentants aériens chez les annélides (avec les oligochètes) et bien sûr chez les Panarthropodes où de nombreuses sorties des eaux ont eu lieu indépendamment, en particulier chez les Euarthropodes.

Nous verrons comment deux taxons très différents (Insectes et Gastéropodes) se sont adaptés aux contraintes du milieu aérien.

Protection contre les pertes d'eau

Chez les arthropodes, tout le corps est recouvert d'une cuticule, dont l'épicuticule interdit les mouvements d'eau vers l'extérieur grâce à sa composition riche en composé hydrophobe. Chez les Vertébrés l'imperméabilité est assurée par les téguments, en particulier par la couche cornée de l'épiderme. Chez les Gastéropodes, il n'y a pas d'épiderme imperméable. Ainsi, la protection contre les pertes en eau est essentiellement comportementales (cela est efficace car il existe des escargots même en plein désert).

La respiration

En milieu aérien, des organes respiratoires externes, telles que les branchies, ne sont pas utilisables car elles se compactent et entraînerait de grande perte en eau. Ainsi, deux solutions ont été retenues : les poumons chez les vertébrés et les gastéropodes ainsi que le système trachéen chez les insectes [*Des questions sur ces différentes structures sont inévitables*]. Ces deux structures¹³ très différentes permettent une respiration aérienne associée à une faible perte en eau.

La reproduction

Aussi bien chez les Tétrapodes que chez les Insectes et les Gastéropodes, il existe des annexes embryonnaires qui ont des fonctions similaires, en particulier : une structure externe protectrice et une structure équivalente de l'annios (chez les œufs d'insectes, un épithélium s'épaissit et forme la séreuse qui a un rôle similaire à l'annios).

IV.) Conclusion

La sortie des eaux a eu lieu de façon indépendante chez de nombreux taxons. Chez les Vertébrés, la conquête du milieu aérien est bien documentée, contrairement à d'autres Métazoaires où de nombreux travaux reste à faire.

Quelque soit le taxon, la sortie des eaux nécessite de développer des structures limitant les pertes en eaux, des structures de soutien afin de s'opposer à la gravité et développer des adaptations afin que la reproduction soit elle aussi non tributaire de la présence d'eau.

La sortie des eaux a été permise grâce à des adaptations comme à des exaptations.

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 fournis en ce qui concerne la paléontologie ; il est donc nécessaire d'avoir déjà pas mal de connaissances pour réussir correctement ce type de leçon*)

***Dossier Pour la Science n°28** : 2000, la Valse des espèces.

***Babin** : 1991, Principes de paléontologie, Armand Colin

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

***Chapron, C.** : 1999, Principe de zoologie, Dunod, Paris.

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

***Gall, J.C.** : 1998, Paléoécologie, Masson, Paris.

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

¹³ N'oubliez pas que les poumons des Vertébrés ne sont en rien homologues à celui des Gastéropodes