



**HAL**  
open science

**LE CLADISME, TRENTE ANS APRÈS  
PHYLOGENETIC SYSTEMATICS; QUELQUES  
REMARQUES À PROPOS DE DÉBATS RÉCENTS**  
**Cladistics, thirty years after Phylogenetic Systematics :  
some récent conflicts**

Pascal Tassy

► **To cite this version:**

Pascal Tassy. LE CLADISME, TRENTE ANS APRÈS PHYLOGENETIC SYSTEMATICS; QUELQUES REMARQUES À PROPOS DE DÉBATS RÉCENTS Cladistics, thirty years after Phylogenetic Systematics : some récent conflicts. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1996, pp.115-123. hal-03100602

**HAL Id: hal-03100602**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03100602v1>**

Submitted on 6 Jan 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# LE CLADISME, TRENTE ANS APRÈS *PHYLOGENETIC SYSTEMATICS*; QUELQUES REMARQUES À PROPOS DE DÉBATS RÉCENTS

*Cladistics, thirty years after Phylogenetic Systematics : some recent conflicts*

**Pascal TASSY**

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, U.A. CNRS 12, Université P. & M. Curie, 4 place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05, France

*J'ai comme un remords de vieille analyse,  
Dont pour la comprendre il faut que je lise  
Les termes précis dans un vieux bouquin :  
N'écrivez donc pas, c'est bien plus malin*

Edouard Cumenge,  
Géologie et généalogie

CLADISME  
PHYLOGÉNIE  
PARCIMONIE  
PHÉNÉTIQUE  
HENNIG

**RÉSUMÉ.** – Des points de vue très contrastés existent toujours parmi les systématiciens sur la qualité de l'approche cladistique, trente ans après la publication de *Phylogenetic Systematics* de Willi Hennig. On discute dans cet article de quelques critiques récentes pour faire la part de ce qui témoigne d'une méconnaissance de la nature profonde de l'analyse cladistique et de ce qui s'applique effectivement aux limitations des approches de parcimonie.

CLADISTICS  
PHYLOGENY  
PARSIMONY  
PHENETICS  
HENNIG

**ABSTRACT.** – Very different viewpoints on the virtues of cladistics can be found among taxonomists, thirty years after the issue of Willi Hennig's *Phylogenetic Systematics*. In this paper some recent critiques are discussed. These critiques are separated in two kinds, those which are a consequence of a misunderstanding of the basic nature of cladistic analysis, and those which apply to the limits of parsimony procedures.

Il y a vingt ans disparaissait Willi Hennig, inventeur de la systématique phylogénétique. Pour certains, dont je suis, la lecture de *Phylogenetic Systematics* (Hennig, 1966) fut une expérience comparable à celle de *l'Origine des espèces* de Darwin. Pour d'autres, la systématique phylogénétique, ou cladisme si l'on préfère, n'est qu'une approche parmi d'autres, pas plus attractive ni plus nécessaire que les autres.

Faut-il rappeler le but poursuivi par Hennig ? Brièvement, selon ce dernier, la classification des êtres organisés ne devait être que l'expression formalisée de la phylogénie. Ce faisant, Hennig proposa un corpus méthodologique de reconstruction phylogénétique. L'œuvre de Hennig est fondée sur un constat en apparence banal : la simple ressemblance globale ne donne pas la filiation, celle-ci n'est indiquée que par l'homologie à son niveau de synapomorphie à l'issue d'une analyse

des caractères pris individuellement. Les mots-clefs du « hennigisme » sont : apomorphie, plésiomorphie, monophylie, paraphylie, groupes frères. La systématique phylogénétique permet 1) de reconnaître les taxons ayant une dimension phylogénétique – les clades ou groupes monophylétiques –, 2) de les définir d'un point de vue diagnostique (grâce au concept de synapomorphie), et 3) de les nommer au moyen de règles nomenclaturales.

Des points de vue très contrastés existent quant à l'appréciation de l'œuvre de Hennig et de la pratique actuelle de la cladistique. Il y a peu, on pouvait lire dans les colonnes d'une revue de référence, *Systematic Biology*, qu'en matière de méthodes de reconstruction phylogénétique, la cladistique était la plus utilisée, notamment par le biais de son application informatisée, dite méthode de parcimonie (Sanderson *et al.*, 1993). Par ailleurs, Allard (1993) remarquait, à l'occasion d'une

revue d'un important volume collectif consacré aux phylogénies moléculaires (Miyamoto & Crawford eds., 1991), que les articles reposant sur une analyse de caractères étaient plus nombreux que ceux reposant sur une analyse de distance, ce qui était interprété comme un signe de la prééminence des analyses de parcimonie.

Dans le même temps, deux constats sans appel qualifiaient l'analyse cladistique de méthode de peu d'intérêt, voire nulle et non avenue : « The real weakness of the parsimony approach is that it does not contain a testable scientific hypothesis. Its use does not follow the standard scientific procedure of setting up a model that can be tested empirically, and rejected or modified if necessary » (Cavalli-Sforza *et al.*, 1994 : 34); et aussi : « Hennigian cladistics, however, is a side issue that has not proven its value » (Sneath 1995 : 281). Est-ce à dire que les praticiens font erreur depuis tant d'années ? Que le succès des analyses hennigiennes puis des logiciels dits de parcimonie tels que PAUP (Swofford 1990) ou Hennig86 (Farris, 1988) n'est dû qu'à la cécité des utilisateurs ? En réalité, il faut bien saisir d'où viennent ces commentaires négatifs : de la sphère de la taxinomie numérique (ou phénétiqque si l'on préfère cette dénomination), une autre pratique de la systématique, qui, à la manière du cladisme, a vocation à l'universel. En effet, les deux approches se sont présentées, chacune en son temps, comme le système de référence général. De fait, on peut lire aujourd'hui les mêmes appréciations peu flatteuses à l'égard de la taxinomie numérique. Par exemple Nelson (1994 : 11) considère aujourd'hui que « tout l'épisode phénétiqque de la systématique confirme le point de vue ancien de Ross (1964 : 108) selon lequel la phénétiqque est une « excursion dans la futilité ». Comme on le voit, il reste quelque chose de la vivacité des débats du passé. Un mot sur le poids des mots : j'écris « phénétiqque » comme autre qualificatif de la « taxinomie numérique » mais ce terme, fort usuel dans la littérature francophone (mais pas seulement, voir Forey *et al.*, 1992) est critiqué. L'expression « méthode statistique » est parfois revendiquée aujourd'hui pour qualifier la phénétiqque (Sidow, 1994; Hugues, 1994), la noblesse scientifique de l'adjectif « statistique » paraissant manifestement un argument de poids pour convaincre de la valeur de la méthode. La statistique est-elle pour autant l'apanage de cette systématique-là, plutôt que des autres ? Rien n'est moins sûr comme il a été montré dans un récent forum (Stewart, 1994).

En dernier lieu, un débat figurant dans la rubrique « technical comments » de la revue *Science* – le dernier en date, à l'heure où j'écris – résume assez bien la nature plurielle des arguments. A la suite de comparaisons des performances respectives des différentes méthodes concurrentes dont les conclusions étaient plutôt favorables aux pro-

cédures de parcimonie (Hillis *et al.*, 1994), étaient publiées deux réactions argumentées en forme de dénégations contradictoires (Edwards, 1995; Nei *et al.*, 1995). Ce débat là est exemplaire et j'y reviendrai.

Que des auteurs aussi considérables que Cavalli-Sforza et Sneath rejettent sans ménagement la cladistique aux oubliettes de la systématique ou bien que d'autres auteurs, tout aussi considérables, tels Edwards et Nei, se sentent tenus de « monter au créneau » afin de minorer des conclusions favorables à la meilleure efficacité des procédures de parcimonie ne peut qu'influencer, d'une manière ou d'une autre, les systématiciens. Il me paraît donc nécessaire de réfléchir un temps sur ces positions. A mon sens, au-delà de la discussion sur les limites du cladisme (car les limites des autres méthodes sont tout aussi péremptoires), ces jugements sur l'analyse cladistique témoignent à la fois d'une stratégie de persuasion et d'une méconnaissance de la nature profonde du cladisme. J'essayerai de montrer dans cet article que loin d'assister à l'extinction du cladisme, nous n'en voyons au contraire que les prémisses. L'amélioration des méthodes de reconstruction phylogénétique que les systématiciens appellent de leurs vœux sera d'abord l'amélioration de la procédure cladistique et non son rejet.

### Stratégie de persuasion

La rhétorique n'est jamais absente des démonstrations scientifiques, notamment s'il s'agit de convaincre de la supériorité d'une méthode sur une autre. On peut s'attendre à ce que des auteurs qui ont jeté, dans les années soixante, les bases de la phénétiqque, tels Cavalli-Sforza et Sneath, ne reviennent pas aisément sur leurs positions, d'autant qu'effectivement un nombre considérable de travaux se réclamant de la phénétiqque ont vu le jour depuis, et continuent à être publiés. Plus encore, l'utilisation des données moléculaires a donné un second souffle – voire un tout autre sens – à la taxinomie numérique. Si le succès populaire est un critère d'efficacité il n'y a, à n'en pas douter, aucune raison de pratiquer une quelconque autocritique, bien au contraire. Selon Sneath (1995 : 281) la taxinomie numérique est « the greatest advance in systematics since Darwin or perhaps since Linnaeus ». Quant à Cavalli-Sforza *et al.* (1994), après que l'analyse de parcimonie ait encouru le reproche de ne pas être une entreprise scientifique selon les termes cités plus haut, le choix de la méthode utilisée dans leur travail, l'UPGMA de Rohlf et Sokal, se résumait à une seule raison : cette méthode est la plus populaire.

D'autres, pourtant, ont suivi un chemin différent. Issus de la sphère de la taxinomie numérique,

ils se sont peu à peu orientés vers des approches ressortissant à l'analyse cladistique. Deux auteurs sont représentatifs, à bien des égards, de cet itinéraire et l'ont expliqué eux-mêmes dans deux articles remarquables : Farris (1977) et Fitch (1984). Le premier a conçu au début des années soixante-dix des stratégies de construction d'arbres au moyen de distances, c'est-à-dire relevant de la taxinomie numérique (Farris, 1972) tout en publiant, par ailleurs, l'algorithme de parcimonie dit de Wagner (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970). Le second préconisa une méthode de distance (Fitch & Margoliash, 1967) qui eut un impact si considérable sur les pratiques phylogénétiques qu'elle fut communément nommée méthode de Fitch-Margoliash et pendant longtemps fut la plus utilisée parmi les méthodes phénétiques. Dans le même temps, néanmoins, Fitch mettait également au point un algorithme de parcimonie (Fitch 1970).

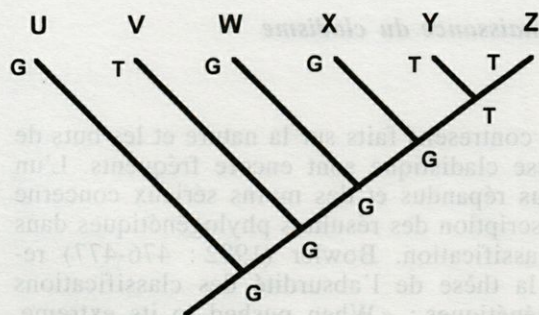
On rencontre ainsi des itinéraires opposés chez de brillants esprits. C'est donc au-delà des professions de foi qu'il faut essayer de comprendre les raisons de ces points de vue aussi nets que contradictoires. Les théoriciens n'échappent pas à leur pratique : revendiquer, à vingt ans d'écart (Sneath & Sokal, 1973; Cavalli-Sforza *et al.*, 1994), l'UPGMA comme *la* méthode de référence en matière de construction phylogénétique n'est compréhensible que si l'on tient compte des objets étudiés : les Bactéries pour Sneath, les populations humaines pour Cavalli-Sforza. Les Bactéries présentent un défi pour les systématiciens évolutionnistes, depuis la notion d'espèce jusqu'à celle d'arbre phylogénétique. De la sorte, l'obtention de clusters phénétiques est déjà un résultat appréciable, sans qu'il soit nécessaire de travestir ces clusters du nom de clade. L'histoire des populations au travers de l'analyse des fréquences géniques, qui est l'objet de l'étude de Cavalli-Sforza et de ses collaborateurs, est aux limites de l'applicabilité de l'analyse cladistique, qu'il s'agisse de la question des fréquences, ou bien de la pertinence de la notion de phylogénie appliquée à des populations. Le vivant est ce qu'il est, les méthodes sont ce qu'elles sont : à la diversité du vivant répond la diversité des méthodes. Certaines données peuvent être analysées de façon cladistique, d'autres non. Ce constat serait très banal et guère propice à entretenir des débats si la nature de ces données ne posait pas en réalité le problème de la signification profonde de la construction phylogénétique. Quelle est la spécificité des relations phylogénétiques vis-à-vis de tout autre type de relations ? Qu'est-ce qui fait qu'un arbre puisse être qualifié de phylogénétique ? Qu'est-ce qui permet d'identifier un clade ? C'est pourquoi bien des critiques faites aujourd'hui à l'analyse cladistique relèvent plus de l'incompréhension que de la proclamation triomphante.

### Méconnaissance du cladisme

Des contresens faits sur la nature et les buts de l'analyse cladistique sont encore fréquents. L'un des plus répandus et des moins sérieux concerne la transcription des résultats phylogénétiques dans une classification. Bowler (1992 : 476-477) reprend la thèse de l'absurdité des classifications phylogénétiques : « When pushed to its extreme, cladism implies that – since the birds and other Reptiles share a common ancestor – then birds are reptiles and should not be designated as a separate class. » Vis-à-vis de la phylogénie, c'est bien le statut des Reptiles qui pose problème (et implicitement celui des Crocodiles) et non le rang accordé aux Oiseaux dans la classification. Les Reptiles ont un sens évolutif, ils forment un grade, mais ne sont tout simplement pas une entité à contenu phylogénétique – un clade – comme on le sait depuis le fameux dialogue entre Mayr (1974) et Hennig (1974) et comme Goodrich, en 1916, l'avait déjà montré dans les mêmes termes.

S'il fallait résumer par un seul mot l'apport de Hennig à la systématique, je choisirais, avec Nelson (1994), celui de « paraphylie ». Dans une perspective évolutionniste, ce concept permet, mieux que tout autre, d'opposer grades et clades et de faire la part de ce qui a une dimension phylogénétique, les clades, de ce qui n'en a pas. Il est piquant de relire sous la plume de Sneath (1995 : 287) un vieil argument selon lequel « the problem of paraphyletic groups is not easily disposed of by Hennigian cladistics », alors que la compréhension même de la paraphylie ne peut se concevoir que dans le cadre de la problématique cladistique. On le sait : est un groupe paraphylétique celui dont les membres ne partagent que des caractères plésiomorphes. Une telle définition implique qu'un groupe paraphylétique ne peut être reconnu comme tel qu'à l'intérieur d'un système fondé sur la partition des caractères entre apomorphes et plésiomorphes. C'est pourquoi les analyses de similitude globale (ou de distance, comme on voudra), qui ne font aucune distinction entre les classes de similitude, sont incapables de faire la distinction entre regroupements dûs à l'apomorphie ou à la plésiomorphie. La méthode UPGMA est notoirement connue pour regrouper les taxons sur la base de la plésiomorphie, c'est-à-dire construire des clusters qui peuvent correspondre, en analyse cladistique, à des groupes paraphylétiques. En l'occurrence, le seul problème (il est de taille) des méthodes de distance est qu'elles ne permettent pas de savoir quand un cluster phénétique correspond, dans une perspective évolutionniste, à un grade (éventuellement un groupe paraphylétique) ou bien à un clade.

Il convient de rappeler que les méthodes phénétiques ont d'abord été conçues pour construire



66

U G

V T

W G

X G

Y T

Z T

Fig. 1. - Synapomorphie et homoplasie : distribution des états d'un caractère (site 66) sur un cladogramme (U-Z = taxons terminaux; G = guanine, T = thymine).

*Synapomorphy and homoplasy : character state distribution of site 66 on a cladogram (U-Z = terminal taxa; G = guanine, T = thymine).*

des classifications étrangères à la sphère des idées évolutionnistes (Sneath & Sokal, 1973). L'un des principaux arguments était que la phylogénie était inconnaissable et que la recherche des homologies ressortissait à un raisonnement circulaire : il fallait connaître l'histoire de l'évolution afin d'identifier les homologies et, en même temps, ces dernières servaient à identifier l'histoire de l'évolution. De la sorte, seule la ressemblance pouvait être mesurée en toute certitude. On le sait, la circularité invoquée ne repose que sur la présentation partielle du concept d'homologie. D'autre part, dans une perspective évolutionniste, le traitement de la ressemblance globale ne suffit pas à construire un arbre phylogénétique. La partition apomorphie / plésiomorphie est compliquée par la partition homologie / homoplasie. C'est pourquoi, en taxinomie numérique même, des méthodes de distances furent avancées qui cherchaient à réduire les risques de regrouper les taxons sur la base de la plésiomorphie, à l'instar de la méthode de Fitch & Margoliash (1967). Restait la gestion de l'homoplasie, qui ne pose un réel problème que dans le cadre de la reconstruction phylogénétique puisque le concept est lié à la théorie de l'évolution. Qu'on le veuille ou non, seuls les algorithmes dits de parcimonie font cette partition et localisent homologies et homoplasies sur l'arbre. L'itinéraire d'un évolutionniste tel que Ernst Mayr vis-à-vis de la phénétique et de la cladistique est révélateur à cet égard (Mayr, 1974, 1986; Mayr & Ashlock, 1991). Qu'une telle entreprise soit légitime ou bien efficiente en termes informatiques est un autre problème. La légitimité réside dans les nécessités de la systématique : l'identification des homologies; l'efficience est un problème technique sur lequel je reviendrai plus loin.

L'analyse cladistique traite les caractères discontinus. On ne s'étonnera pas que les défenseurs des méthodes de distance se retrouvent chez les utilisateurs de caractères continus, comme les fréquences géniques. Il existe d'ailleurs des moyens de coder des caractères continus sous forme de caractères discrets, un procédé fort discuté (voir

notamment Thiele, 1993). On peut aussi concevoir les choses autrement. En analyse cladistique une transformation de caractère est assimilée à un événement évolutif. Peut-on en revanche assimiler *a priori* les variations des fréquences géniques à des événements historiques? Faute d'un consensus autour de cette question, il est patent que ce type de données est le plus souvent traité par des méthodes de distances.

A mes yeux, et à ceux des cladistes en général (Nelson, 1994), ce qui singularise fondamentalement la méthode cladistique (ou de parcimonie) est sa nature phylogénétique parce que fondée sur le principe de l'homologie au sens évolutionniste du terme : l'homologie due à l'ascendance commune (Darwin, 1872 : 517). Il est inutile d'avancer 1) que l'analyse de parcimonie peut donner des résultats erronés, 2) que l'on n'est jamais sûr qu'un caractère dit homologue est bien homologue et 3) qu'un cladogramme n'est pas plus près de la vérité qu'un quelconque dendrogramme non cladistique, si l'on n'a pas, au préalable, reconnu que l'analyse cladistique est la seule procédure opérationnelle d'optimisation des homologies au sens évolutionniste du terme, c'est-à-dire des homologies qui permettent d'identifier des clades. Ces homologies là sont les «homogénies» de Lankester (1870), les synapomorphies de Hennig (1966) ou bien encore les «homologies secondaires» de De Pinna (1991). Ce sont celles qui sont situées sur un nœud précis de l'arbre et qui, par là-même, définissent un clade, ou bien qui se situent sur plusieurs nœuds d'un arbre (homoplasie) et qui définissent alors plusieurs clades. Or nombre d'auteurs ne retiennent sous le vocable «homologie» que l'«homologie primaire» des cladistes, c'est-à-dire la simple ressemblance, ou font la confusion entre homologies primaire et secondaire. On me permettra d'avancer que les biologistes des molécules ont entretenu la confusion à tel point que certains d'entre eux ont tiré un signal d'alarme afin que le terme d'homologie garde celui qu'il avait acquis lors de l'émergence de la théorie de l'évolution (Reeck *et al.*, 1987).

Toutes les méthodes de construction d'arbres partent d'une matrice de données : caractères x taxons. L'analyse cladistique traite les caractères discrets. L'homologie primaire concerne l'identification d'un caractère. S'il s'agit d'un caractère moléculaire (Fig. 1) ce peut être, par exemple, la position n° 66 dans un gène, occupée par une guanine ou une thymine. En cladistique, la transformation  $G \rightarrow T$  – ou l'inverse – est assimilée à un événement évolutif. L'homologie secondaire est la présence sur un nœud précis de l'arbre d'une thymine (homologie secondaire = synapomorphie : apomorphie du groupe (Y,Z)) ou bien la présence multiple de la thymine (homoplasie qui se résout en synapomorphies multiples de V, d'une part, et d'autre part de (Y,Z)). Cette procédure d'optimisation des états du caractère 66 sur l'arbre construit à partir de tous les caractères est le fait de l'analyse dite de parcimonie qu'on pourrait dénommer, pour plus de clarté, analyse d'optimisation des homologies (Tassy & Barriel 1996). Aucune comparaison de taxons pris deux à deux avec constitution d'une matrice de distance ne fait cela : les indices de similitude ne sont pas assimilables à des événements évolutifs. Ce qui, dans l'analyse cladistique, attire les systématiciens évolutionnistes n'est donc rien d'autre que la gestion de l'homologie et, par voie de conséquence, de l'homoplasie. Dans un gène, la présence d'une thymine en position 66 chez différents taxons (V, Y et Z de la figure 1) ne dit rien ou si peu (d'un point de vue adaptatif ou biomécanique), sur la signification biologique de ce trait. Pour cette raison on a oublié, à tort, que le caractère individuel reste à la fois le lieu et le signal de l'évolution et donc le moyen de retracer la phylogénie, que le caractère soit morphologique ou moléculaire.

Un systématicien peu soupçonnable de minorer l'apport de la biologie moléculaire à la recherche phylogénétique a remarqué que les morphologistes ont largement abandonné l'usage de méthodes phénétiques, qu'elles soient de type UPGMA ou de *Neighbor Joining*, et non les biologistes des molécules (Lecointre 1994). On peut trouver différentes raisons.

L'une d'entre elles réside dans le problème de l'homologie primaire. Les morphologistes, depuis longtemps, discutent de la qualité de l'observation d'où dépend l'hypothèse d'homologie primaire. Dans bien des cas le consensus sur les caractères fait que l'homologie primaire est tenue, à tort, pour un fait d'observation. En tout état de cause les efforts principaux sont faits au niveau de l'identification des caractères. En biologie moléculaire, l'hypothèse d'homologie primaire est la conséquence de l'alignement. Comme il n'existe pas de solution optimale pour l'alignement simultané de nombreuses séquences, l'homologie primaire moléculaire, même qualifiée de statistique

(Patterson, 1988), reste éminemment fragile. Un exemple est fourni par deux séquences du pseudogène éta-globine du Chimpanzé nain (*Pan paniscus*), publiées par Bailey *et al.* (1992) et par Barriel (1994a). La partie commune aux deux séquences (4919 pb), une fois alignée avec 13 séquences de Primates, présente (outre 3 nucléotides différents dans la séquence elle-même) 22 zones différentes, conséquence directe des 2 alignements effectués par Bailey *et al.* et par Barriel. Pour ces 22 zones, l'homologie primaire n'est donc pas la même et, par voie de conséquence, les homologies secondaires (synapomorphies) qui y sont liées sont distinctes (en nature et en nombre), même si l'arbre est le même.

Une autre explication tient aux simulations destinées à éprouver les méthodes de reconstruction phylogénétique, très prisées, de longue date, par les biologistes des molécules. Ces simulations ont pour but de tester l'efficacité d'une méthode par rapport à un « arbre vrai » choisi comme référence. La règle générale de ce genre d'approche est qu'une méthode a d'autant plus de chances de découvrir l'arbre vrai qu'elle incorpore les paramètres utilisés dans la simulation. De la sorte, il est facile de montrer qu'une méthode de distances peut effectivement fournir l'arbre vrai, indépendamment de la recherche des homologies. En revanche, le morphologiste est plutôt agnostique vis-à-vis d'un arbre préalable. Sa foi se porte sur la force du message donné par la seule congruence des caractères.

L'usage que l'on fait du cladogramme fournit une autre raison. Les morphologistes essaient d'identifier les caractères diagnostiques des clades afin d'émettre, dans une seconde étape, des hypothèses sur les conditions dans lesquelles sont apparus ces caractères assimilés à des événements évolutifs, autrement dit l'édification de scénarios (Deleporte, 1993). Les biologistes des molécules ne se préoccupent pas de la même manière de scénarios évolutifs et, de ce fait, ne se préoccupent guère de l'homologie secondaire ni de ce qui permet de la déceler : le cladogramme.

Les critiques de l'analyse cladistique qui ignorent la spécificité des algorithmes de parcimonie – construire un arbre en optimisant l'homologie par le traitement simultané des caractères pris individuellement – se trompent de cible. Le vrai problème des constructions d'arbres parcimonieux est le défi posé en termes de complexité algorithmique. On sait qu'au-delà de vingt-cinq taxons environ l'usage d'algorithmes heuristiques est le seul possible. Pour ceux qui souhaitent une solution exacte (ou optimale en termes d'informatique) l'approche de parcimonie souffre donc d'une faiblesse intrinsèque. Restent alors les méthodes de distance : au moyen des corrections des distances liées aux modélisations de processus évolutifs on admet alors que les clusters obtenus ont

quelque lien avec les clades issus de l'approche cladistique. Ce n'est toutefois jamais certain, même dans le cas de situations simples. On est ramené au débat sur le choix entre clusters exacts et clades heuristiques.

### Vers de meilleures méthodes

Il reste la critique de Cavalli-Sforza *et al.* (1994) énoncée au début de cet article : la méthode de parcimonie n'est pas testable et n'est pas scientifique. Ce qui est visé, semble-t-il, au travers de ce jugement sans nuance est la revendication de nombreux cladistes selon laquelle la méthode de parcimonie n'est inféodée à aucun modèle évolutif. Il serait plus exact de dire que le modèle évolutif lié à l'application de la parcimonie est un modèle minimaliste, qui veut que, entre le début et la fin d'une branche, c'est-à-dire du nœud interne jusqu'au taxon terminal, la probabilité de changement d'un caractère dérivé partagé soit nulle (Darlu, 1994 ; Goujet & Tassy, 1994) ; par exemple, le partage de la thymine par les taxons Y et Z de la figure 1. C'est effectivement à cette condition que l'observation des états de caractères a une signification phylogénétique. Cela étant posé, on peut envisager nombre de situations évolutives où la parcimonie fournit une solution erronée. Mais, de la même façon, on peut envisager autant de situations où toutes les méthodes connues fournissent une solution erronée. Un exemple très simple peut être trouvé dans Darlu & Tassy (1993 : 126) avec une matrice de caractères binaires où le seul piège réside dans les quantités d'évolutions très différentes entre groupes frères. En réalité, la procédure de parcimonie n'est ni plus ni moins testable que tout autre méthode.

Pourtant ce type de critique est fréquent en biologie moléculaire. Des modèles évolutifs différents peuvent être envisagés à partir de différents cas de substitution des nucléotides. De la sorte, en phénétique, les distances sont corrigées en fonction de ces différentes situations qui peuvent être modélisées *a priori* ou bien déduites de la lecture de la matrice de données : transitions plus fréquentes que les transversions, substitutions G→C plus fréquentes etc. Ces corrections rendraient les méthodes phénétiques plus efficaces que les méthodes de parcimonie. Cette question est au cœur d'un récent débat à propos des performances et des limites de la méthode de parcimonie (Stewart, 1993, 1994 ; Sidow, 1994). C'est oublier que ces corrections sont intégrables dans les analyses de parcimonie, et, pour certaines d'entre elles (rapport transition/transversion) sont traitées automatiquement par les logiciels les plus utilisés (notamment PAUP). Cette correction qui revient à pondérer les transformations est même

rendue possible par le biais d'un recodage des données ce qui permet l'usage de logiciels qui n'intègrent pas de telles options, comme Hennig86 conçu d'abord pour les données morphologiques (Wheeler & Nixon 1994). C'est d'ailleurs sur ce plan que l'on peut opposer morphologie et molécules. Modéliser les probabilités de transformations des données morphologiques n'a guère de sens. Un exemple simple à propos de l'origine de l'Homme : quel est, en soi, la probabilité de la transformation du sacrum, depuis un sacrum étroit et haut vers un sacrum bas et large ? Le partage par *Homo sapiens* et par *Australopithecus afarensis* du dernier état cité fait de ce trait, *in fine*, une synapomorphie : c'est admettre qu'à partir de l'ancêtre commun (nœud interne) il n'y a pas eu changement sur les branches terminales. C'est, en termes de processus, un modèle qui à partir de la souche commune n'implique pas de retour vers l'état plésiomorphe suivi d'une nouvelle transformation vers l'état apomorphe. Autrement dit, de l'observation du même état chez les deux Hominiés est directement tirée une hypothèse phylogénétique sans événements cachés. Nous ne savons rien des probabilités de transformation de ce genre de caractères et un tel modèle minimaliste ne choque pas les paléontologues puisque, avant tout, il faut être pragmatique. C'est ce que veulent dire Penny *et al.* (1994 : 218) lorsqu'ils affirment : «If we «don't know anything» then parsimony (minimizing changes to the data) is the best we can do for selecting the tree». Si l'on sait autre chose, c'est-à-dire, par exemple, que les transitions sont plus fréquentes que les transversions et, par conséquent, sont susceptibles d'entraîner des homoplasies, il est alors légitime de pondérer ces transformations. Il n'est pas nécessaire pour autant de passer par des méthodes de distances. Il est vrai qu'en matière d'automatisation, face à la multiplicité des modèles évolutifs envisageables, il reste des progrès à faire (Penny *et al.* 1994). Mais, une fois encore, ces problèmes opérationnels ne sont pas étrangers à la sphère de l'analyse cladistique. Récemment, des comparaisons de situations empiriques et de simulations ont parfaitement montré dans quelles situations les méthodes cladistiques pondérées ou non pondérées donnaient de bons ou de moins bons résultats (Huelsenbeck & Hillis, 1993 ; Huelsenbeck, 1995) ; ce faisant, l'approche de parcimonie se révélait particulièrement testable, et la critique de Cavalli-Sforza *et al.* (1994) se voit réfutée.

Cependant, et très précisément, les travaux de Huelsenbeck et de Hillis que je viens de citer font écho, de façon plus détaillée, à l'article de Hillis *et al.* (1994) invoqué au début de cet article et qui a entraîné les réactions de Edwards (1995) et de Nei *et al.* (1995). Je conseille fortement la lecture des différentes facettes de ce débat et naturellement celle de la réponse de Hillis &

Huelsenbeck (1995). Qu'on me permette de faire ici succinctement de la sociologie des sciences. Le point de vue de Nei et de ses collaborateurs s'apparente à celui de Sneath et de Cavalli-Sforza : il ne peut être de meilleures méthodes que les méthodes de distances, notamment le *NJ* conçu par Nei (Saitou & Nei, 1987). De fait, le commentaire de Nei *et al.* (1995 : 253) débute par l'énoncé de la conclusion tirée par Hillis et Huelsenbeck et à laquelle Nei *et al.* ne sauraient souscrire : «when realistic conditions are considered, the maximum parsimony method is generally superior to other methods such as the neighbor joining (NJ) method and UPGMA in the recovery of a true phylogeny». Afin de réfuter cette assertion, Nei *et al.* donnent différentes situations où la parcimonie est mise en échec. De son côté, Edwards (1995) critique globalement la sphère dans laquelle est mené ce type de recherche : les simulations numériques. Selon Edwards, le problème n'est pas tant de montrer l'adéquation d'une méthode particulière à un processus particulier que d'admettre qu'il n'est pas possible de simuler des constructions phylogénétiques sans modèle probabiliste. Dans ce cas, s'impose alors l'usage d'une méthode probabiliste, la méthode de maximum de vraisemblance, approche ni phénétique, ni cladistique. N'oublions pas que Edwards, avec Cavalli-Sforza, a introduit dans le domaine de la biologie cette méthode probabiliste tirée des travaux de Fisher (Edwards & Cavalli-Sforza, 1964). La méthode est-elle riche de promesses ? Elle cherche l'arbre le plus vraisemblable compte tenu d'un modèle évolutif donné (voir notamment Felsenstein, 1973, 1981 ; une présentation en français est donnée par Darlu & Tassy, 1993) et, naturellement, plus que les autres, elle s'approche au mieux de l'arbre vrai dans les modélisations et simulations dès lors que le modèle correspond à la réalité (Huelsenbeck, 1994). Mais la restriction actuelle de son emploi réside dans son coût en termes de temps de calcul et, de façon liée, sa limitation en termes de nombre d'espèces étudiées simultanément. C'est ce qu'ont souligné Hillis & Huelsenbeck (1995) en ajoutant que les modèles évolutifs implémentés dans les procédures de maximum de vraisemblance sont de surcroît très simples et certainement éloignés de ce qui peut se passer dans la réalité. On peut cependant espérer que dans un avenir proche l'application de la méthode du maximum de vraisemblance aux problèmes phylogénétiques permettra de construire des arbres en donnant, en termes de probabilités, les états aux nœuds : c'est-à-dire optimiser les homologies et les homoplasies. Je parie néanmoins que les modèles probabilistes les plus fréquemment utilisés seront ceux qui correspondent aujourd'hui à la parcimonie, notamment la parcimonie pondérée.

Nelson (1994) a qualifié modestement le cladisme comme une simple critique de la systéma-

tique, c'est-à-dire une critique de certaines façons de pratiquer la systématique. Même si la version informatisée de la systématique phylogénétique est un progrès considérable, il reste beaucoup à faire, y compris dans des domaines de base comme celui de l'homologie primaire. Le codage des caractères à états multiples reste une question ayant suscité différentes réponses, qu'il s'agisse de caractères morphologiques (Mickey & Lipscomb 1991 ; Lipscomb, 1993 ; Barriel & Tassy, 1993) ou moléculaires avec notamment le problème de la gestion des insertions/délétions pour lequel une solution élégante a été récemment proposée (Barriel, 1994b). Il n'est pas question d'affirmer que les méthodes cladistiques, en l'état actuel, ne sont pas perfectibles et correspondent d'ores et déjà à l'aboutissement de la recherche phylogénétique.

Je n'ai abordé dans cet article que quelques-uns des points tournant autour du choix d'une méthode phylogénétique, en l'occurrence la méthode cladistique. L'attrait de la notion d'homologie reste le garant de la longévité des méthodes de parcimonie. C'est pourquoi rien n'annonce l'extinction du cladisme. Je me suis déjà attaché à montrer que le cladogramme est la réalisation actuelle des buts poursuivis par la systématique évolutive depuis Darwin (Tassy, 1991). Mais loin de considérer que les méthodes ont acquis leur optimum, force est de constater que des progrès restent à faire. Ces progrès seront d'autant plus fructueux qu'ils n'évacueront pas la notion d'homologie. Il est vrai que les statisticiens constructeurs d'arbres n'aiment pas ce concept d'homologie, concept apparemment plus intuitif que statistique. C'est précisément pourquoi certains d'entre eux, à la fin des années cinquante s'étaient attachés à concevoir des méthodes automatiques non phylogénétiques. Après tout, la phylogénie est une histoire, le fruit de la contingence. Il ne faut pas s'étonner que la plupart des tests statistiques en matière de robustesse d'arbres (*bootstrap* et autre *jackknife*) ont des résultats particulièrement sévères : peu de clades se révèlent statistiquement robustes. Je n'aborderai pas ici la question du lien entre l'arbre de *bootstrap* et l'arbre phylogénétique. On peut se poser une question, en manière de provocation : est-on sûr qu'un événement évolutif – définissant nécessairement un clade – qui a eu lieu à un quelconque moment dans le passé puisse, à tout coup, se révéler robuste au moyen de méthodes statistiques, même s'il se trouve là, quelque part dans la matrice de données ? L'exemple cité plus haut (Darlu & Tassy, 1993 : 126, 131) d'une matrice simple mettant en échec les différentes méthodes de reconstruction phylogénétique fournit une belle illustration de ce paradoxe. L'arbre de *bootstrap* (*majority rule consensus*) obtenu par parcimonie après cent ré-échantillonnages fournit 10 des 11 « vrais » clades mais 5 de ces clades ont des valeurs inférieures à 80 de telle sorte que



l'on devrait en déduire qu'ils sont statistiquement non fondés. Tel est le casse-tête de la construction phylogénétique. Tout est de l'ordre de l'hypothèse, fragile, depuis l'homologie primaire jusqu'à l'établissement de l'arbre et l'identification des clades et de leurs traits associés; au moins pouvons-nous, aujourd'hui, mesurer cette fragilité. Hennig (1966 : 94) d'ailleurs n'a jamais rien dit d'autre dans sa définition de l'homologie («in determining homologies we are limited to erecting hypotheses»).

En guise de conclusion, je répéterai un mot de Claude Bernard que j'ai déjà cité il y a 14 ans à propos de cladisme, avant d'avoir jamais manipulé un quelconque logiciel de parcimonie, mais qui s'applique toujours merveilleusement à la recherche phylogénétique : «Quand nous faisons une théorie générale dans nos sciences, la seule chose dont nous soyons certains, c'est que toutes ces théories sont fausses absolument parlant. Elles ne sont que des vérités partielles et provisoires qui nous sont nécessaires (...) pour avancer l'investigation» (Bernard 1865 : 63).

REMERCIEMENTS – L'aide de Véronique Barriel et de Pierre Darlu, comme toujours, m'a été extrêmement profitable. Merci également à Guillaume Lecointre pour ses commentaires et suggestions, notamment à propos des «arbres vrais». Néanmoins, selon la formule consacrée, j'assume la responsabilité des erreurs dues à mes partis pris.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLARD M.W., 1993. Nuances of nucleotids. *Cladistics* **9** : 115-119.
- BAILEY J., K. HAYASAKA, C.G. SKINNER, S. KEHOE, L. C. SIEU, J.L. SLIGHTGOM & M. GOODMAN, 1992. Reexamination of the African hominoid trichotomy with additional sequences from the primates beta-globin gene cluster. *Mol. Phyl. Evol.* **1** : 97-135.
- BARRIEL V., 1994a. Les relations de parenté au sein des Hominoidea et la place de *Pan paniscus* : comparaison et analyse méthodologique des phylogénies morphologique et moléculaire. Thèse Doct. Univ. Paris 6-Pierre-et-Marie-Curie, n° 9401, Paris.
- BARRIEL V., 1994b. Phylogénies moléculaires et insertions-délétions de nucléotides. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sc. Vie* **317** : 693-701.
- BARRIEL V. & P. TASSY, 1993. Characters, observations and steps : comment on Lipscomb's «parsimony, homology and the analysis of multistate characters». *Cladistics* **9** : 223-232.
- BERNARD C. 1865. Introduction à l'étude de la médecine expérimentale. Baillière et fils, Paris (réédition : Culture et Civilisation, Bruxelles, 1965).
- BOWLER P.J., 1992. Environmental Sciences. Fontana Press, London.
- CAVALLI-SFORZA L.L., P. MENOZZI & A. PIAZZA, 1994. The history and geography of human genes. Princeton University Press.
- DARLU P., 1994. Le poids des hypothèses évolutives dans la reconstruction phylogénétique. In : P.Tassy & H. Lelièvre (coords.) Systématique et phylogénie, *Biosystema* **11**, Société Française de Systématique, Paris : 29-41.
- DARLU P. & P. TASSY, 1993. La reconstruction phylogénétique; concepts et méthodes. Masson, Paris.
- DARWIN C. 1872. L'origine des espèces. Traduction sur la 6<sup>e</sup> édition par E. Barbier. Reinwald, Paris.
- DELEPORTE P., 1993. Characters, attributes and tests of evolutionary scenarios. *Cladistics* **9** : 427-432.
- DE PINNA M.C.C., 199. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7** : 367-394.
- EDWARDS A.W.F., 1995. Assessing molecular phylogenies. *Science* **267** : 253.
- EDWARDS A.W.F. et L.L. CAVALLI-SFORZA, 1964. Reconstruction of evolutionary trees. In : Phenetic and phylogenetic classification, V. Heywood et J. McNeill (eds.), Systematics Association Publication n° 6, New York, 67-76.
- FARRIS J.S., 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* **19** : 83-92.
- FARRIS J.S., 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Am. Nat.* **106** : 645-668.
- FARRIS J.S., 1977. On the phenetic approach to vertebrate classification. In : M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht (eds.), Major patterns in vertebrate evolution, Plenum Press, New York, 823-850.
- FARRIS J.S., 1988. Hennig86 version 1.5. Port Jefferson Station, New York. Publié par l'auteur.
- FELSENSTEIN J., 1973. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *Am. J. Hum. Genetics* **25** : 471-492.
- FELSENSTEIN J., 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biol. J. Linn. Soc.* **16** : 183-196.
- FITCH W., 1970. Toward defining the course of evolution : minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* **20** : 406-416.
- FITCH W.M., 1984. Cladistics and other methods : problems, pitfalls, and potentials. In : Cladistics : perspectives on the reconstruction of evolutionary history, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, New York, 221-252.
- FITCH W.M. & E. MARGOLIASH, 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* **155** : 279-284.
- FOREY P.L., C.J. HUMPHRIES, I.J. KITCHING, R.W. SCOTLAND, D.J. SIEBERT & D.M. WILLIAMS, 1992. Cladistics; a practical course in systematics. Clarendon Press, Oxford.
- GOUJET D. & P. TASSY, 1994. Analyse cladistique et/ou analyse de parcimonie. In : P. Tassy & H. Lelièvre (coords.) Systématique et phylogénie. *Biosystema* **11**, Société Française de Systématique, Paris : 43-52.
- HENNIG W., 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.

- HENNIG W., 1974. Kritische Bemerkungen zur Frage «cladistic analysis or cladistic classification». *Zeitschr. f. zoolog. Syst. u. Evolutionforsch.* **12** : 279-294.
- HILLIS D.M. & J.P. HUELSENBECK, 1995. Assessing molecular phylogenies, response. *Science* **267** : 255-256.
- HILLIS D.M., J.P. HUELSENBECK & C.W. CUNNINGHAM, 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* **264** : 671-674.
- HUELSENBECK J.P., 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Syst. Biol.* **44** : 7-48.
- HUELSENBECK J.P. & D.M. HILLIS, 1993. Success of phylogenetic methods in the four-taxon case. *Syst. Biol.* **42** : 247-264.
- HUGUES A.L., 1994. Book reviews : La reconstruction phylogénétique by P. Darlu & P. Tassy, *Mol. Phyl. Evol.* **3** : 280.
- KLUGE A. & J.S. FARRIS, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* **18** : 1-32.
- LANKESTER R., 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Ann. Mag. Na. Hist.* **4** : 34-43.
- LECOINTRE G., 1994. Limites et précautions méthodologiques des phylogénies moléculaires. *Bull. Soc. Fr. Syst.* **13** : 11-17.
- LIPSCOMB D., 1992. Parsimony, homology, and the analysis of multistate characters. *Cladistics* **8** : 45-65.
- MAYR E., 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschr. f. zoolog. Syst. u. Evolutionforsch.* **12** : 94-128.
- MAYR E., 1986. La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification. In : P. Tassy (coord.), *l'Ordre et la diversité du vivant*, Fayard-Fondation Diderot, Paris, 143-160.
- MAYR E. & P.D. ASHLOCK, 1991. Principles of systematic zoology. McGraw Hill, New York.
- MICKEVICH M. & D. LIPSCOMB, 1991. Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics* **7** : 111-139.
- MIYAMATO M.M. & J. CRACRAFT (eds.), 1991. Phylogenetic analysis of DNA sequences, Oxford University Press, New York.
- NEI M., N. TAKESAKI & T. SITNIKOVA, 1995. Assessing molecular phylogenies. *Science* **267** : 253-255.
- NELSON G., 1994. La systématique et l'homologie. In : P. Tassy & H. Lelièvre (coords.) *Systématique et phylogénie*. *Biosystema* **11**, Société Française de Systématique, Paris, 5-41.
- PATTERSON C., 1988. Homology in classical and molecular biology. *Mol. Biol. Evol.* **5** : 603-625.
- PENNY D., P.J. LOCKHART, M.A. STEEL & M.D. HENDY, 1994. The role of models in reconstructing evolutionary trees. In R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.) *Models in phylogeny reconstruction*, Systematics Association Spec. Vol. 52, Clarendon Press, Oxford : 211-230.
- REECK G.R., C. DE HAEN, D.C. TELLER, R.F. DOOLITTLE, W.M. FITCH, R.E. DICKERSON, P. CHAMBON, A.D. MCLACHLAN, E. MARGOLIASH, T.H. JUKES & E. ZUCKERKANDL, 1987. «Homology» in proteins and nucleic acids : a terminology muddle and a way out of it. *Cell* **50** : 667.
- ROSS H.L., 1964. Principles of numerical taxonomy. *Syst. Zool.* **13** : 106-108.
- SANDERSON M.J., B.G. BALDWIN, G. BHARTHAN, C.S. CAMPBELL, C. VON DOHLEN, D. FERGUSON, J.M. PORTER, M.F. WOJCIECHOWSKI & M.J. DONOGHUE, 1993. The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic data base. *Syst. Biol.* **42** : 562-568.
- SIDOW A., 1994. Parsimony or statistics? *Nature* **367** : 26.
- SNEATH P.H.A., 1995. Thirty years of numerical taxonomy. *Syst. Biol.* **44** : 281-298.
- SNEATH P.H.A. et R.R. SOKAL, 1973. *Numerical Taxonomy*, W. H. Freeman, San Francisco.
- STEWART C.B., 1993. The powers and pitfalls of parsimony. *Nature* **361** : 603-607.
- STEWART C.B., 1994. Parsimony or statistics? – reply. *Nature* **367** : 26-27.
- SWOFFORD D., 1990. PAUP version 3.0. Illinois Natural History Survey, Champaign
- TASSY P., 1991. *L'arbre à remonter le temps*. Christian Bourgois, Paris.
- TASSY P. & V. BARRIEL, 1996. L'homologie, l'arbre généalogique et le cladogramme : un apologue. *Bull. Soc. Zool. France* **120** (1995) : 361-378.
- THIELE K., 1993. The holy grail of the perfect character : the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* **9** : 275-304.
- WHEELER W.C. & K. NIXON, 1994. A novel method for economical diagnosis of cladograms under Sankoff optimization. *Cladistics* **10** : 207-213.

Reçu le 15 janvier 1996; received January 15, 1996  
 Accepté le 8 mars 1996; accepted March 8, 1996