

**Revue Internationale de**

ISSN 0980-1472

**systemique**

NUMÉRO SPÉCIAL  
« BIOLOGIE ET SYSTÉMIQUE »

Vol. 2, N° **4**, 1988

**afcet**

**Dunod**

**AFSCET**

**Revue Internationale de**  
**systemique**

**Revue**  
**Internationale**  
**de Sytémique**

volume 02, numéro 4, pages 351 - 398, 1988

La flèche du temps en phylogénie

Yves Bouligand

[Numérisation Afscet, janvier 2016.](#)



Creative Commons

gie Théorique, témoigne de l'aptitude qu'avait cet auteur à aborder avec fruit les problèmes les plus divers, grâce à une conception de la biologie qui nous paraît maintenant proche de l'esprit systémique. Enfin, les deux responsables de ce numéro spécial ont essayé, soit de préciser un certain nombre de modes de penser qui, malgré la généralité de leurs conclusions (sélection, dégénérescence...), ne sont jamais isolés de leur contexte expérimental ; soit d'exposer un type de thérapeutique que l'on peut qualifier de systémique, à savoir les modalités exactes d'un traitement bipolaire dans une certaine catégorie de tumeurs cérébrales malignes.

Ainsi la R.I.S., semble rester fidèle à ses objectifs, montrer d'abord l'intérêt d'une perspective systémique pour progresser dans les champs les plus variés de la connaissance et de l'action, permettre ensuite la transposition des résultats méthodologiques obtenus dans tel ou tel champ, vers d'autres disciplines.

E. BERNARD-WEIL

J.C. TABARY

## LA FLECHE DU TEMPS EN PHYLOGENIE

Yves BOULIGAND

Ecole Pratique des Hautes Etudes,  
Laboratoire d'Histophysique et de Cytophysique <sup>1</sup>

### Résumé

Les géologues furent les premiers à reconnaître les situations dans les sédiments et les roches qui indiquent clairement, pour deux événements d'un passé lointain, lequel précède l'autre. Les biologistes du développement observent directement les transformations de l'embryon et l'ordre selon lequel elles se déroulent. Au contraire, en biologie évolutive, les problèmes ne manquent pas pour déterminer la flèche du temps dans une série d'événements. Les critères disponibles viennent de la paléontologie, de considérations sur la complexité et la différenciation, ainsi que de comparaisons entre ontogénie et phylogénie, notamment le concept de priorité des organes, qui recoupe certaines données sur les hiérarchies observées dans les inductions embryonnaires et l'expression des gènes impliqués dans le développement. Pourtant, ces critères paraissent moins sûrs que ceux des géologues dans leur propre domaine. Néanmoins, en matière d'évolution, les scientifiques parviennent à s'entendre en raison principalement du caractère connexe des arbres qu'ils construisent pour classer les espèces. Ces graphes de longueur minimale reproduisent, avec plus ou moins d'exactitude, la généalogie des espèces, et la connaissance de la flèche de l'évolution en un point de l'arbre suffit souvent à en orienter une grande partie.

### Abstract

Geologists were the first to recognize situations in sediments and

1. CNRS, 67, rue M.-Günsbourg, 94200 Ivry-sur-Seine (F.).

in rocks, clearly indicating for two events from a remote past which one preceded the other one. Developmental biologists have a direct evidence of the embryo transformations and their order in time. On the contrary, evolutionary biologists are faced to difficult problems to get such evidence about the time arrow. The available criteria come from paleontology, from considerations about complexity and differentiation and, from comparisons between ontogeny and phylogeny, namely the concept of organ priority, which is related to hierarchies observed between embryonic inductions and between the expression of genes involved in development. However, these criteria are not as sure as those used by geologists, in their own field. It is shown that the agreement between scientists in evolutionary biology comes mainly from the connected character of the trees they build to classify species. These minimal graphs reproduce the species genealogies, with more or less accuracy, and the knowledge of the evolution arrow at one point of the tree often suffices to orientate a large part of it.

### Introduction

Constater l'évolution des êtres vivants est une constante de l'activité de nombreux biologistes, mais il est souvent difficile de déterminer dans quel sens elle est intervenue. Des recherches décisives en ce domaine sont dues à Hennig, fondateur des conceptions cladistes que nous évoquerons plus loin. Certains caractères au sein d'une famille d'espèces sont réalisés sous plusieurs formes et, parfois, il est possible de reconnaître que l'une de ces formes est dérivée de l'autre. On appelle *critère de polarité* toute information susceptible de nous renseigner sur la flèche du temps en évolution, question essentielle dans la reconstitution de la généalogie des espèces. Une autre contribution à l'étude de ce problème fut apportée par Grandjean, mais bien que très affinée, elle demeure plutôt méconnue. La confrontation des idées de Hennig et de Grandjean devrait permettre selon nous des progrès en théorie de l'évolution (1).

Parmi les textes efficaces à consulter pour une vision générale du domaine où nous nous aventurons, il convient de citer Génemont (1980) et Calow (1983) (2). Pour une connaissance directe de Hennig, on se reportera aux éditions anglaises de son livre (1966, 1979), ainsi qu'à l'analyse historique de ses idées et de leur lente pénétration dans la communauté scientifique (Dupuis, 1979). Les conceptions de Grandjean en biologie évolutive sont présentées dans quelques exposés géné-

raux de leur auteur (1939, 1942, 1943, 1957) et dans la réédition de ses œuvres complètes en biologie (1972-76). Plusieurs aspects des conceptions évolutives de Grandjean furent présentés par Coineau (1974, 1976) et nous-même (1988).

L'introduction la plus naturelle des concepts que nous allons discuter est de remonter à leurs origines historiques, mais nous le ferons selon un itinéraire personnel, visant à montrer que doivent exister des moyens précis d'étudier les rapports entre le développement d'un individu et l'évolution qui a conduit à son espèce. Ces moyens ne nous paraissent pas avoir été mis en œuvre jusqu'ici et nous souhaitons en donner l'évidence. Nous essayons ainsi de traduire un sentiment d'insatisfaction qui nous était apparu de manière encore floue, lors d'un travail sur la systématique et la biologie d'une famille de Crustacés parasites, réalisé il y a déjà de nombreuses années (Bouligand, 1959-1966). Nous avons ensuite centré notre recherche sur l'étude du tégument des Crustacés et d'autres Arthropodes, en observant le rôle de certains états intermédiaires de la matière en morphogenèse (Bouligand, 1978). Avec le recul, nous cernons mieux les difficultés rencontrées et, de ces réflexions, nous tentons d'extraire quelques idées générales pour l'étude des systèmes en évolution.

### Transformations au sein des systèmes naturels

La notion de système s'est imposée avec les premiers examens célestes, distinguant les étoiles et le système solaire. La régularité des phénomènes et la constance des périodicités ont d'abord privilégié l'idée d'un créateur imposant ses lois immuables. De même, la conception initiale, inspirée de l'observation des animaux et des végétaux, est que la vie se transmet au travers de formes permanentes, c'est-à-dire les espèces conçues pour se maintenir avec quelques variations autour de types moyens fixes. Les espèces animales et végétales viennent se ranger dans un ensemble impressionnant, dont la première description faisant autorité fut le *Systema Naturae* de Linné, englobant de surcroît les choses de la minéralogie, de la pétrographie et de la géologie.

La nomenclature binominale adoptée par Linné pour les espèces vivantes se prêtait aux remaniements ultérieurs découlant du progrès des connaissances. Ce système présentait de manière comparée et relativement ordonnée les divers groupes d'espèces, c'est-à-dire une vision globale de l'œuvre de vie du créateur. Le principe même d'une classification soulignait des liens étroits entre certaines espèces ou, au contraire, lointains pour d'autres.

Linné était fixiste, mais la synthèse qu'il proposait, au terme des travaux de nombreux naturalistes et des siens propres, contenait un ferment nouveau, générateur de concepts dynamiques dans le système des espèces. L'un des élèves de Linné fut Goethe, l'illustre écrivain, naturaliste et morphologiste, qui fut l'un des précurseurs du transformisme. Au lieu d'être fixes, les espèces évoluent et se différencient à partir de parents communs. L'idée d'une lente transformation des espèces au cours des âges n'était pas nouvelle. Elle fut considérée à maintes reprises depuis l'antiquité, de manière intuitive ou fondée sur des arguments précis. C'est seulement au dix-neuvième siècle que son évidence a cessé d'être refusée. Les tenants du fixisme sont devenus rares dans le monde universitaire du vingtième siècle.

Avec l'idée d'une évolution du monde vivant, liée à l'histoire de la Terre, est apparu le besoin d'établir des chronologies. Les géologues furent les premiers à introduire des méthodes rigoureuses de datation. Dans les roches sédimentaires, dont les couches n'ont pas été bouleversées par les mouvements tectoniques, deux fossiles situés au même niveau dans les strates sont considérés comme contemporains et, de deux fossiles observés dans une même série sédimentaire, le plus récent occupe la strate la plus élevée (fig. 1). Les ensembles sédimentaires sont souvent plissés ou disloqués, mais on continue à appliquer ce principe, si l'on sait raccorder l'ordre de dépôt des couches à celui observé dans un terrain voisin, non dérangé par de telles déformations. L'érosion entame en profondeur les bancs de roches sédimentaires et il arrive à certains d'entre eux d'être recouverts d'une nouvelle série de strates (fig. 2). La manière de se recouper des couches en présence constitue en général un bon critère de polarité. Les terrains sont aussi affectés de failles avec des recoupements complexes et certains d'entre eux permettent de distinguer des accidents anciens et d'autres plus récents (fig. 3).

Des situations analogues permettent aussi de comparer les âges d'événements comme la mise en place de roches magmatiques, le métamorphisme qu'elles déterminent au contact des formations sédimentaires ou encore les filons éruptifs, les coulées volcaniques et les dépôts des cendres qui peuvent les accompagner. Ces observations nous renseignent seulement sur l'âge relatif des roches, des fossiles ou des événements tectoniques. Il existe aussi des méthodes permettant en principe d'accéder aux âges absolus, grâce aux vestiges de périodicités annuelles, sous forme de sédiments différenciés selon les saisons. Les bois fossiles offrent également des modulations pluriannuelles des couches ligneuses, reconnaissables d'arbre en arbre, et cela permet une chronologie absolue au sein des strates qui les contiennent. Le même principe est applicable

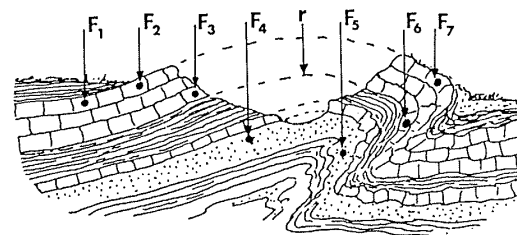


Figure 1. Coupe schématique d'une série sédimentaire, avec des couches superposées d'argiles, de calcaires, de sables, etc. Les couches sont subhorizontales à gauche et déformées selon un pli à droite. Divers fossiles (F1 à F7) sont représentés par de petits cercles. F1, F2 et F7 sont contemporains, postérieurs à F3 et F6, de même âge, mais plus récents que F4 et F5. Les couches ont été érodées par le creusement d'une vallée, mais il est légitime de les raccorder selon les contours présumés r.

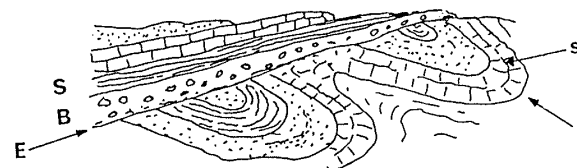


Figure 2. Discordance de stratification entre des couches sédimentaires plissées et des couches qui ne le sont pas. Les strates les plus anciennes s sont antérieures à l'apparition des plis p et à l'érosion qui les a attachées jusqu'à un niveau E. Ultérieurement, le plan d'abrasion E a servi de support à une nouvelle sédimentation intervenue par exemple à l'occasion d'une transgression marine. A la base de cette nouvelle série sédimentaire S, on observe souvent une brèche ou conglomérat de base B et les strates ultérieures. Chronologiquement on a la série : s, p, E, B, S.

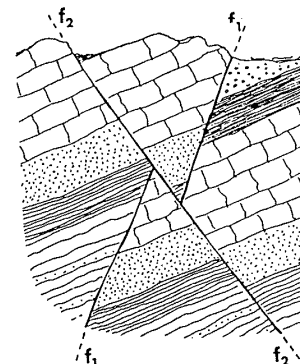


Figure 3. Deux failles successives f1 et f2 ont affecté un même terrain sédimentaire, l'effet des failles étant de translater des strates sans en modifier fondamentalement l'orientation. La faille séparée en deux parties est évidemment la plus ancienne.

aux stries d'accroissement de coquilles et à d'autres restes squelettiques, témoignant de variations de l'environnement. Rappelons enfin que l'on a mis au point de nombreuses techniques basées sur les proportions de certains isotopes radioactifs dans les roches ou les fossiles.

Une attention critique élevée est requise dans la mise en œuvre de ces méthodes. Ainsi, dans la datation relative des couches sédimentaires, des lacunes stratigraphiques combinées à certains jeux de l'érosion peuvent donner l'illusion que certaines strates sont plus anciennes que d'autres, alors qu'elles sont de dépôt plus récent. Les chercheurs développent leur perspicacité en déjouant les pièges souvent élaborés que la nature a introduits de manière pourtant involontaire.

Les géologues et les paléontologistes travaillent sur le même terrain et leur préoccupation de dater les événements devait conduire à des influences mutuelles. Il y a des exemples d'évolution pratiquement continue d'espèces fossiles, observées tout au long d'importantes séries sédimentaires, elles-mêmes pratiquement continues. Il est alors légitime de penser que les ancêtres occupent les strates les plus anciennes et profondes. Les différences morphologiques constatées entre fossiles d'âges différents nous renseignent alors de manière directe sur le sens de l'évolution. En dehors de ces exemples rares, on a recours à des critères de polarité, basés sur le raisonnement, et alors qu'ils furent très tôt définis en géologie, ils sont demeurés assez flous en évolution. Les travaux de Hennig et de Grandjean ont conduit aux premières considérations précises sur l'âge relatif des diverses formes que peut revêtir un même caractère. La biologie moléculaire a introduit le principe de datations absolues en évolution (Voir Petit et Zückerkandl, 1976), mais ce sont surtout les relations d'ordre entre les événements d'une même lignée, qui alimentent les discussions sur l'évolution. Le débat est loin d'être clos sur l'aspect récapitulatif du développement embryonnaire, retraçant les principales étapes évolutives de la lignée des ancêtres. Des faits nombreux, et non des exceptions, invalident ce principe dû à Haeckel, qui recouvre probablement une part de vérité encore mal dégagée (Bibliographie dans Gould, 1977).

### Systématique et évolution

On doit à Cuvier la définition moderne de l'espèce ou « collection des individus nés les uns des autres ou issus de parents communs et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux » (Cf. R. Perrier, 1921). Il s'agit de communautés de reproduction, l'interfécondité et la ressemblance allant de pair, dans le cadre des

variations observées au sein de l'espèce. Notons cependant le cas des espèces jumelles, rencontrées dans le même milieu et que rien ne permet de distinguer morphologiquement ou même biochimiquement. Elles ne diffèrent que par certains remaniements chromosomiques, empêchant toute interfécondité. Dans ce cas, des dissemblances bien cachées se trouvent avoir des conséquences énormes sur la reproduction et cette situation pourrait être à l'origine de certains processus de spéciation. Dans l'esprit des généticiens, les espèces jumelles sont des espèces à part entière, tandis que dans celui des naturalistes praticiens, on préfère en général conserver un seul nom d'espèce, l'examen de l'interfécondité ou celui des détails du génome étant en général un luxe difficilement accessible. Pour les généticiens, le critère de distinction des espèces est l'absence d'interfécondité des communautés de reproduction, alors que pour les naturalistes, il s'agit de différences morphologiques et parfois biochimiques (Bibliographie dans Mayr, 1974 ; Petit et Zückerkandl, 1976).

L'accord sur la définition des espèces est donc souvent difficile, mais il serait erroné de croire que leur détermination soit un domaine particulièrement confus. Si les espèces ont été l'objet de descriptions minutieuses, leur reconnaissance à partir des individus est largement facilitée. Les espèces une fois définies sont regroupées selon leurs ressemblances, ce qui aboutit à des classifications hiérarchisées, objet d'une science appelée *systématique* ou *taxinomie*. Les espèces se répartissent en genres, eux-mêmes regroupés en familles ou en groupes plus importants : les ordres, les classes et les embranchements. On appelle *taxons* ces sous-ensembles de rangs différents.

L'accumulation des connaissances ne cesse de montrer que les espèces sont issues les unes des autres au cours des temps géologiques par transformation et diversification et qu'il existe un arbre généalogique du monde vivant, englobant les espèces actuelles et fossiles. Il est donc naturel d'attendre des études systématiques approfondies qu'elles conduisent à des classifications rendant compte des parentés liées à la *phylogénie*, c'est-à-dire à la généalogie des espèces. Les recherches en systématique reposent principalement sur des caractères morphologiques, mais les travaux plus récents, où la biochimie est prise en compte, ne conduisent pas à des remaniements profonds des classifications antérieures. Les critères biochimiques apportent des précisions et sont utiles dans les groupes où l'information morphologique est pauvre. Notre connaissance de la phylogénie vient principalement des données de la Zoologie et de la Botanique des espèces actuelles. Ceci n'altère en rien l'intérêt de la Paléontologie animale ou végétale, mais

il faut garder présent à l'esprit que les recherches sur l'évolution concernent en général les espèces actuelles et moins souvent les espèces fossiles. Nous connaissons de l'arbre généalogique sa seule intersection avec l'époque actuelle, une très mince tranche de temps, si on la compare aux centaines de millions d'années de l'histoire de la vie. Nous avons également accès à des points isolés de cet arbre, correspondant à des reliquats altérés et incomplets, provenant de temps reculés. La Paléontologie n'en est pas moins passionnante et essentielle dans les recherches sur l'évolution. La définition de l'espèce en Paléontologie repose fondamentalement sur des données morphologiques, précisées par des statistiques, quand c'est possible, mais certains critères comme celui de l'interfécondité ne peuvent être pris en compte.

On distingue deux courants principaux dans la manière d'aborder les problèmes de classification à notre époque : la *systématique phylogénétique* ou *cladistique* et la *taxinomie numérique* ou *phénétiqque*. Le premier courant a généralement la préférence des zoologistes et botanistes traditionnels, alors que le second, qui prétend à davantage d'objectivité et met en œuvre les méthodes de l'analyse des données, est mieux considéré par les jeunes générations. En fait, les deux tendances, trop souvent considérées comme antagonistes, peuvent conduire à des analyses convergentes et à d'intéressantes discussions sur le plan théorique.

### L'archaïque et le moderne

Tout spécialiste ayant acquis une sérieuse expérience dans l'étude des espèces d'un groupe ne manque pas de reconnaître que certains caractères sont particulièrement essentiels dans leur détermination, et qu'ils se présentent sous des états différenciés, que l'on apprécie comme plus ou moins archaïques ou modernes. En effet, il arrive souvent qu'un caractère A revête une forme ancestrale A0 ou une forme dérivée A1, se révélant elle-même primitive par rapport à un état A2 etc. Des deux états d'un même caractère, celui apparu le premier au cours de l'évolution est dit primitif (ou plésiomorphe) et l'autre secondaire (ou apomorphe). D'autres caractères B, C, D, E, ... peuvent se présenter également sous plusieurs états liés entre eux par une relation d'ordre, permettant de dire que B0 a précédé B1 par exemple. A priori, il peut sembler difficile de déterminer l'ordre selon lequel sont apparues plusieurs configurations d'un même caractère au cours de l'évolution. Pourtant, lorsque les spécialistes discutent entre eux, les désaccords ne sont pas exclus, mais ils sont relativement rares sur cet aspect des

choses et on peut le comprendre rapidement en rappelant certains des exemples parmi les plus classiques.

Les Serpents sont des Vertébrés, si l'on en juge par leur squelette et la structure des vertèbres ; il s'agit plus particulièrement de Reptiles ; il s'agit plus particulièrement de Reptiles ; il s'agit plus particulièrement de Reptiles si l'on considère leur peau sèche et ses écailles, ainsi que l'organisation du squelette, notamment au niveau du crâne, et celle des appareils respiratoire, circulatoire, etc. Il existe donc un grand ensemble de caractères permettant d'assigner l'appartenance des Serpents à la classe des Reptiles. Toutefois, les Serpents n'ont pas de pattes, même si certains d'entre eux comme les Pythons en possèdent sous forme réduite à des crochets, au niveau où l'on s'attend à trouver les membres postérieurs chez les autres Vertébrés terrestres.

La question est donc de savoir si les Serpents descendent de Reptiles avec pattes ou l'inverse. Il est clair depuis longtemps dans l'esprit des zoologistes que l'absence de pattes est apparue secondairement à leur présence. On imaginerait mal que les autres Reptiles à quatre pattes proviennent de formes semblables aux Serpents. Ce sont plutôt les Serpents qui se sont écartés du plan d'organisation commun aux Vertébrés, notamment pour les pattes, au niveau desquelles ce plan témoigne d'une grande constance des Batraciens aux Mammifères (fig. 4), en dépit de quelques variations, notamment leur régression complète ou presque chez les Serpents et quelques autres groupes, les Orvets et les Amphibiens Apodes.

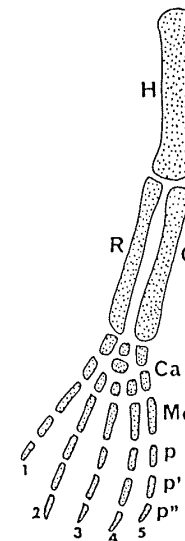


Figure 4 : Plan d'organisation du squelette du membre antérieur des Vertébrés. Tétrapodes (Batraciens, Reptiles, Mammifères).

H : humérus  
R : radius  
C : cubitus  
Ca : carpe  
Mc : métacarpe  
p : phalange  
p' : phalangine  
p'' : phalanguette

1 : pouce  
2, 3, 4, 5 : doigts suivants.

Un autre exemple permettant la distinction sans ambiguïté du primitif et du secondaire est celui des adaptations au vol avec formation d'ailes à partir des membres antérieurs. Ces transformations sont apparues dans plusieurs groupes de Vertébrés et ont déterminé des modifications secondaires du plan d'organisation général du membre (fig. 4). On a représenté de manière comparée le squelette de l'aile chez un Ptérodactyle, Reptile volant de l'ère secondaire (fig. 5), chez les Oiseaux (fig. 6) et chez les Chauves-souris (fig. 7).

Le plan d'organisation demeure dans les trois types d'aile, avec l'humérus, le cubitus, le radius et le carpe conservant leurs dispositions relatives. L'aile des Ptérodactyles est constituée d'un repli de la peau, tendu entre le corps et le petit doigt particulièrement développé chez ces Reptiles. Dans le cas des Oiseaux, l'équivalent du poignet et de la main de l'homme est transformé en une baguette relativement rigide et les plumes du vol sont insérées à ce niveau, ainsi qu'à celui des radius et cubitus. Les métacarpiens et les phalanges sont altérés avec régression ou disparition de certains doigts. Enfin, l'aile des Chauves-souris correspond au développement de la peau entre des doigts très allongés. Il est légitime de penser que le plan d'organisation commun au membre des Vertébrés Tétrapodes a précédé les modifications liées aux adaptations au vol, différentes et successives, apparues chez les Vertébrés.

L'existence d'architectures aussi spécifiques conduit à la notion d'*homologie*. En effet, les organes reçoivent des noms, qui ne prêtent à aucune ambiguïté entre des espèces parfois lointaines. L'humérus par exemple est reconnaissable dans l'organisation de la Grenouille comme dans celle de l'homme. De même, on définit des homologies entre les chromosomes des cellules d'un même organisme. Tel gène permettant la synthèse d'une enzyme déterminée est porté par un chromosome auquel est attribué un numéro, puisque les chromosomes présentent suffisamment de caractères permettant de les distinguer entre eux. Les chromosomes et les gènes peuvent être homologués de manière souvent précise chez des espèces plus ou moins lointaines.

Le travail de classification dans un système comportant une généalogie permet de reconnaître les caractères communs, reconnus comme homologues parmi les espèces d'une même branche et les modifications de certains de ces caractères, limitées à quelques rameaux. Ces modifications sont secondaires par rapport à l'instauration de caractères propres à l'ensemble de la branche. La taxinomie conduit donc à établir des polarités, c'est-à-dire à reconnaître ce qui est apparu d'abord ou après, au cours de l'évolution conduisant à une espèce déterminée.

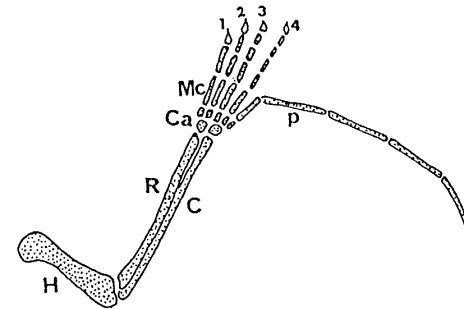


Figure 5. Squelette de l'aile des Ptérodactyles. Légendes comme dans la figure 4.

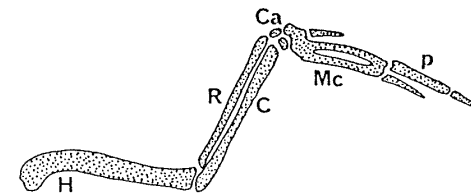


Figure 6. Squelette de l'aile des Oiseaux. Légendes comme dans la figure 4.

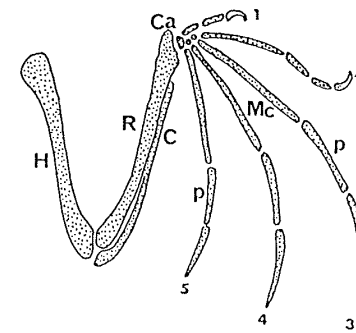


Figure 7. Squelette de l'aile des Chauves-souris. Légendes comme dans la figure 4.

Les coïncidences de structure intervenant à un niveau de détail élevé entre deux espèces ne sont pas le résultat de «jeux de la nature» et révèlent leur parenté. Ces similitudes sont trop subtiles pour être le fait du seul hasard. Il faudrait des suites inopinées d'événements se reproduisant de manière rigoureusement parallèle dans des lignées différentes et cela est parfaitement improbable. Les convergences entre espèces, quand elles sont examinées de près révèlent au contraire de nombreuses différences qui ne sont pas seulement des détails.

Nous venons de commenter des exemples d'évolution de grande envergure : celle présidant à la formation du groupe des Serpents et celles liées à l'adaptation au vol dans trois classes différentes de Vertébrés. Il s'agit de macroévolutions au sens fort. Hennig était spécialiste des Diptères, groupe riche en espèces, et il a particulièrement étudié la nervation des ailes à un niveau élevé de précision morphologique. Chaque fois que c'était possible, il a établi l'ordre relatif des modifications intervenues. La méthode du cladisme, dont Hennig fut le pionnier, consiste à repérer des caractères mettant en jeu une information considérable, avec de nombreuses homologies de structure établies entre les espèces. La présence de l'un de ces caractères est une *signature* témoignant de la parenté avec d'autres espèces offrant ce même caractère.

#### L'irréversible et le non-reproductible

Il existe de nombreux exemples de mutations réverses et peut-être d'autres remaniements réverses du génome, à condition qu'ils ne soient pas trop complexes. Les probabilités de ces événements sont petites et il en résulte que la probabilité pour que la suite des événements constituée par des mutations ou certains remaniements génétiques s'accomplisse ultérieurement selon l'ordre inverse est infime et même nulle. Les chances d'un tel retour en arrière sont comparables à celles de voir se regrouper les molécules d'un gaz occupant tout un récipient dans la seule moitié gauche de celui-ci. La modification d'un caractère à la suite de changements du patrimoine génétique est transmise à la descendance et est irréversible. Cette polarité de l'évolution est un fait constaté de longue date par les chercheurs.

Quelques exemples pourraient faire croire à une certaine réversibilité de l'évolution, mais un examen précis montre qu'il n'en est rien. Diverses lignées de Mammifères ont reconquis le milieu aquatique, comme les Dauphins par exemple, et retrouvent les formes des Poissons, dont faisaient partie leurs lointains aïeux. En fait, les Dauphins

conservent les caractéristiques les plus nombreuses des Mammifères et leurs nageoires furent reconstituées au cours de l'évolution d'une manière qui n'est pas le chemin inverse de celui adopté lors de la transformation des nageoires en membres dans l'évolution conduisant aux Batraciens.

De même que l'évolution est irréversible, elle ne se reproduit jamais de manière rigoureuse. Les mêmes explications conviennent et comme nous l'avons montré plus haut sur les figures 4 à 7, l'histoire des Vertébrés comporte trois adaptations au vol conduisant à des ailes différentes dans leur construction. Les insectes ont également constitué d'autres types d'aile. Les yeux sont apparus en des lignées évolutives fort différentes. L'œil des Céphalopodes par exemple, c'est-à-dire des Seiches ou des Poulpes, peut sembler très proche de celui des Vertébrés. Il l'est effectivement dans son principe, mais l'examen précis des tissus qui le composent montre des différences essentielles et il y a seulement convergence (3).

#### La recherche des généalogies

Hennig a introduit une méthode de restitution des arbres généalogiques des espèces reposant sur quelques principes simples. Il y a lieu pour chaque espèce de connaître l'état plus ou moins évolué du plus grand nombre de caractères de type «signature». Les généalogies seront alors constituées en respectant le principe selon lequel les modifications d'un caractère ne sont ni réversibles, ni reproductibles et on les appellera cladogrammes. Si deux caractères A et B sont connus chacun sous deux formes, la primitive indice 0 et la secondaire indicée 1, des trois combinaisons AOB1, A1B0 et A1B1, deux seulement existent. En effet, un arbre qui les réunirait toutes les trois reproduirait la même modification dans deux lignées différentes, ce qui est hautement improbable (fig. 8). Appelons a et b les passages de l'état primitif à l'état dérivé pour les deux caractères A et B respectivement. Dans les deux généalogies des espèces AOB1, A1B0 et A1B1, l'un des changements a ou b intervient nécessairement deux fois, ce qui est contraire aux principes du cladisme.

Si l'on devait trouver ces trois combinaisons dans trois espèces, cela démasquerait une erreur, concernant par exemple la polarité dans le temps de l'une des transformations, ou le fait que deux modifications distinctes aient été confondues en raison d'une convergence.

Le caractère non reproductible des modifications interdit l'existence de circuits fermés dans les graphes figurant les généalogies d'espèces



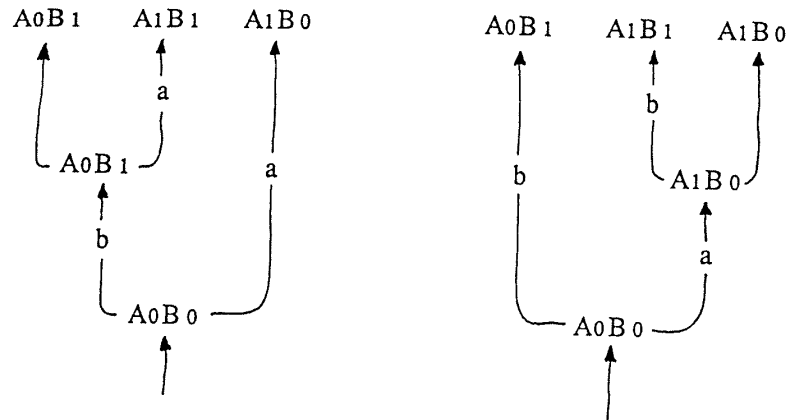


Figure 8. Exemples de phylogénies interdites

parce que, si deux branches venaient à se réunir après s'être séparées, cela exigerait la réalisation de changements identiques sur les deux lignées.

L'existence de combinaisons exclues distingue la spéciation, c'est-à-dire la différenciation d'espèces non interfécondes, de la formation de races ou de variétés interfécondes entre lesquelles l'hybridation génétique permet davantage de recombinaisons.

Un exemple emprunté à Générmont (1980) nous permettra d'indiquer le principe de construction des cladogrammes. Quatre espèces présentent des caractères A, B, C, D, E, connus sous un état primitif, indicé 0, et un état secondaire indicé 1. Elles se distinguent par les caractères suivants :

Espèce 1	A0 B0 C0 D0 E1
Espèce 2	A1 B1 C0 D0 E0
Espèce 3	A0 B1 C1 D1 E0
Espèce 4	A0 B1 C0 D1 E0

Nous remarquerons d'abord qu'il n'y a pas de combinaisons s'excluant mutuellement, comme dans l'exemple donné plus haut. La présence d'un indice 1 pour un même caractère dans deux espèces, ou plus généralement dans deux taxons de même rang conduit à regrouper ces unités systématiques dans une unité d'ordre immédiate-

ment supérieur. Ainsi, la réalisation d'un caractère sous un état secondaire (ou apomorphe) en deux rameaux distincts (synapomorphie) conduit à les réunir. La construction de l'arbre s'effectue en recherchant systématiquement les synapomorphies, ce qui peut s'accomplir sous forme automatisée. Cette méthode détermine la combinaison caractérisant les ancêtres communs des espèces directement apparentées et les ancêtres des ancêtres offrant aussi des caractéristiques communes. Dans le cladogramme obtenu (fig. 9), chaque modification de caractère est indiquée par une lettre minuscule correspondant à la majuscule symbolisant ce caractère.

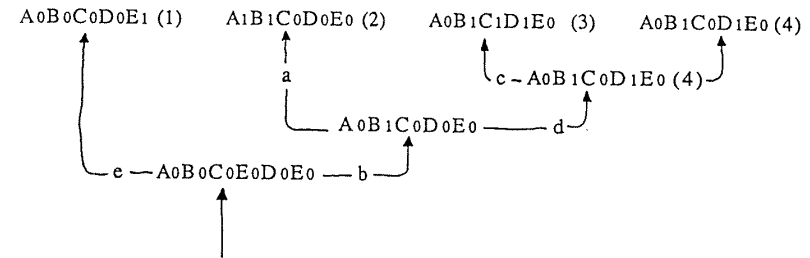


Figure 9. Exemple de construction d'un cladogramme

Les cladistes ont eu le souci d'apporter des datations absolues aux événements évolutifs mis en évidence et cela aboutit à la construction d'arbres généalogiques dont toutes les branches non éteintes s'arrêtent au même niveau horizontal, correspondant à l'époque actuelle. Ils ont cherché également à quantifier l'évolution et à définir des distances entre espèces, mais nous examinerons plus loin ce problème. Supposons déjà que nous disposions d'une méthode convenable pour apprécier ces distances et qu'il soit possible de les représenter par des longueurs verticales. La distance entre deux espèces situées aux extrémités de deux rameaux sera la somme des distances verticales qui les séparent de leur plus proche ancêtre commun. Chaque rameau est terminé par une lettre A si l'espèce est actuelle et E si elle est éteinte (fig. 10). Les transformations interviennent à des vitesses sensiblement différentes dans les différents rameaux et les espèces actuelles ne se situent pas sur une même horizontale. Cela distingue ce type de représentation généalogique des autres diagrammes phylétiques, où la dimension verticale correspond au temps.

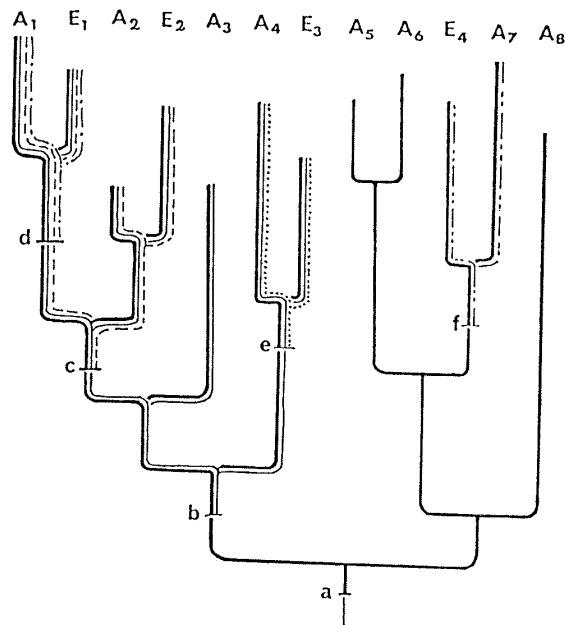


Figure 10. Arbre généalogique de 12 espèces actuelles (A) ou éteintes (E), où sont intervenues des modifications de caractères a, b... f. La présence du caractère sous sa forme dérivée est indiquée par une convention de tracé présentée dans la figure suivante. On suppose qu'une métrique de distances entre espèces a été adoptée.

Les cladogrammes rendent compte de filiations et de modifications intervenues dans les lignées évolutives. Les rapports temporels entre les modifications de six caractères passant chacun d'un état ancestral à un état dérivé sont également illustrés sur la figure 10, en soulignant dans les rameaux concernés la présence des états dérivés au moyen de représentations conventionnelles. Les situations permises par le cladisme se traduisent par des relations d'inclusion (fig. 11), comme on en utilise dans les exposés élémentaires de la théorie des ensembles, et les situations interdites indiquées plus haut correspondent à des intersections sans inclusion, comme cela est représenté sur la fig. 12. L'établissement d'un cladogramme permet de connaître l'ordre selon lequel sont apparus certains des changements évolutifs. Les transformations de caractères intervenues dans une phylogénie forment un ensemble partiellement ordonné (fig. 10). Nous pouvons dire que a

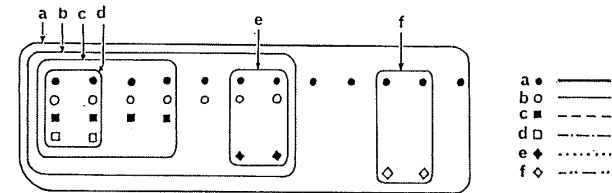


Figure 11. Les espèces où la modification a est intervenue forment un ensemble et sont représentées par un symbole indiqué à droite, ainsi que le tracé correspondant sur la figure 10. On distingue de même les ensembles où b est intervenu, c... f. Chaque espèce est représentée par une combinaison verticale d'événements choisis dans la série a, b, ..., f. Ces ensembles présentent entre eux des relations d'inclusion.

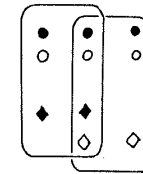


Figure 12. Exemple d'intersection sans inclusion de deux ensembles d'espèces, correspondant à une situation interdite en taxinomie cladistique.

précède b, qui précède c puis d, mais nous ne savons pas situer e et f par rapport à c et d. Il faudrait disposer de datations absolues, comme le proposent les méthodes moléculaires, ou de données stratigraphiques sur l'âge de certains fossiles. Si nous nous reportons à la fig. 9, on voit que b précède d qui, à son tour, précède c. Il apparaît aussi que b précède a. Cependant, on ne sait pas situer a par rapport à c et l'âge de e demeure complètement indéterminé.

Ainsi que nous l'avons mentionné, les caractères utilisés en systématique cladistique reposent sur une information élevée. Tout se passe comme si ces caractères étaient eux-mêmes des mosaïques de sous-caractères C1, C2, Cn ... bien spécifiés, éventuellement quantitatifs, constituant une sorte de spectre ayant valeur de signature. Cela est schématisé sur la figure 13, où plusieurs espèces E1, E2, ..., Ei, ... ont des spectres identiques, à de faibles variations près, en revêtant un état que nous dirons primitif pour le caractère global. Il se trouve que l'espèce Ej et quelques autres éventuellement se distinguent par une modification S, définie par son propre spectre caractéristique, dont la présence définit l'état secondaire ou dérivé du caractère global.

L'apparition de l'état dérivé d'un caractère est jugée d'autant plus

ancienne que cet état se trouve réalisé dans un plus grand nombre d'espèces (figs. 14 et 15). Cette apparition précède en effet toutes les dichotomies qui ont permis la différenciation de l'ensemble des espèces présentant le caractère dans sa forme dérivée. Cependant l'état primitif d'un caractère n'en est pas pour autant plus répandu, comme le montre aussi la figure 15. Par conséquent, si un caractère se trouve sous deux états, leurs fréquences relatives ne permettent nullement de déduire lequel des deux est primitif. La tentation est grande de considérer comme primitif l'état le plus répandu d'un caractère et on peut s'interroger pour savoir si ce n'est pas de cette manière que nous avons raisonné au sujet des Serpents ou à propos des adaptations au vol chez divers groupes de Vertébrés. En fait, nous avons utilisé des caractères de type signature montrant que les Serpents sont un sous-ensemble des Reptiles, eux-mêmes inclus dans un ensemble plus vaste, celui des Vertébrés, et cela sans considérer les proportions relatives des nombres d'espèces dans ces groupes. Nous avons fait de même pour les Vertébrés adaptés au vol.

La situation décrite sur la figure 15 illustre le risque des raisonnements basés sur les fréquences d'espèces. Ce cas de figure demeure assez exceptionnel et correspond à l'existence de rameaux isolés depuis des âges reculés, qui subsistent de nos jours avec des nombres réduits d'espèces. Ces lignées ont eu le temps de se différencier fortement du reste du groupe, mais ce n'est pas toujours le cas, l'évolution pouvant parfois se manifester de manière fort lente, en permettant la subsistance d'espèces dites «fossiles vivants».

### Critique du cladisme

Cette méthodologie fut l'objet de contestations parfois vigoureuses, touchant à la définition des caractères et de leurs états ancestraux ou dérivés. Il faut s'assurer que les caractères concernés se rapportent à des structures comparables. En effet la reconnaissance de deux états distincts d'un même caractère est une notion simple en théorie et moins évidente en pratique.

La méthode n'introduit pas de manière substantielle l'examen de critères permettant d'apprécier les plus ou moins grandes ressemblances entre espèces. En fait, le haut niveau d'information des caractères se prête mal aux mesures de distances. Par exemple, un caractère A de

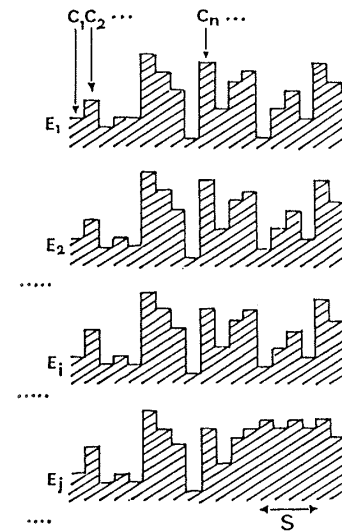


Figure 13. Spectres de caractères quantitatifs  $C_1, C_2, \dots, C_n, \dots$  ayant valeur de signature, observés chez les espèces  $E_1, E_2, \dots, E_i, \dots, E_j, \dots$ . Une modification  $S$  également caractéristique est apparue chez certaines espèces dont  $E_j$ .

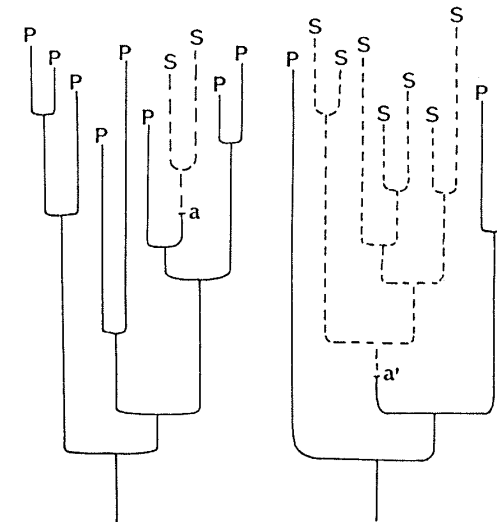


Figure 14. Généalogie où un caractère sous forme primitive  $P$  est plus répandu que sous sa forme secondaire  $S$ . La modification  $a$  correspondant au passage  $P \rightarrow S$  est récente.

Figure 15. Généalogie comparable à celle de la figure 14, où, cependant, la modification  $a'$  correspondant au passage  $P \rightarrow S$  est plus ancienne, au point de rendre  $S$  plus fréquent que  $P$ .

structure précise, telle que la disposition de certaines griffes aux extrémités des pattes, permet de révéler une dichotomie. Un autre caractère B reposant sur la morphologie dentaire est à l'origine d'une autre dichotomie. Il est difficile de quantifier dans les mêmes unités des caractères aussi différents qualitativement. Un autre écueil vient aussi du fait que les distances entre espèces doivent tenir compte d'autres variations apparues entre les dichotomies, notamment celles qui concernent tous les autres caractères dont on se sert moins en systématique, parce qu'ils sont peu spécifiques.

D'autres critiques des méthodes de Hennig touchent davantage à la forme et concernent le fait que chaque dichotomie, correspondant à la différenciation de deux espèces à partir d'une seule, ajoute un rang taxinomique. Il en résulte des difficultés pour assigner un rang aux divers taxons et, pour disposer d'une classification homogène, il faudrait que toutes les espèces soient le résultat d'un nombre égal de dichotomies liées à des spéciations, ce qui n'est probablement pas le cas en général, comme le suggère le schéma de la figure 9. De plus, les généalogies ne peuvent être que provisoires, en raison des espèces qui restent à découvrir ou de celles connues qui attendent de recevoir une bonne description et cela risque de souvent remettre en question la nomenclature des taxons. L'affinement des connaissances est en effet la source naturelle du remaniement des classifications, quel que soit leur objet.

Les questions de classification devraient être réglées par des conventions raisonnables pour le regroupement des espèces et elles sont possibles, quand on connaît l'allure générale d'un arbre généalogique. C'est un peu la voie que propose l'une des conceptions actuelles de la systématique, connue sous le nom de *taxinomie évolutive*. Elle retient les méthodes de Hennig pour établir les généalogies, mais elle propose de prendre en compte les distances plus ou moins grandes entre espèces. Si une espèce E' vient à s'éloigner considérablement d'une espèce sœur E et se diversifie en un nouvel ensemble d'espèces E'1, E'2, ... on dit qu'un *grade évolutif* a été franchi. Il est naturel de séparer l'espèce E' très modifiée du taxon de ses espèces sœurs et d'inclure dans le nouveau taxon celles issues de E', suffisamment proches de celle-ci. En étendant ce principe, on arrive à faire que les Oiseaux et les Mammifères, issus des Reptiles, constituent des classes séparées au même titre que les Reptiles. Cela permet plus facilement d'accéder à une classification, où les taxons de même rang sont d'importance comparable pour les nombres d'espèces qu'ils recouvrent et de telles classifications sont plus agréables à utiliser.

## La mesure des dissemblances

### 1. Distances euclidiennes

La question des distances entre espèces est essentielle et a été abordée principalement par les méthodes dites de taxinomie numérique. Supposons déjà que l'on sache reconnaître sans ambiguïté l'appartenance d'un individu à une espèce et c'est souvent le cas, parce qu'il existe des espèces fort distinctes. On considère les espèces E1, E2, E3, ... Ei, ... et plusieurs caractères quantitatifs C1, C2, C3, ... Cj, ... mesurables chez chaque espèce (fig. 16). Un individu de l'espèce Ei est représenté par un point dans un espace à n dimensions, dont les coordonnées sont les mesures Ci1, Ci2, Ci3, ... Cij, ... des divers caractères. A chaque espèce correspond un nuage de points plus ou moins étendu autour d'un centre de gravité Gi et on espère le moins de recouvrements possible entre les nuages. Les distances euclidiennes entre centres de gravité représenteront les distances entre espèces. Ces distances seront en principe assez grandes devant les composantes principales des nuages. L'écart entre les espèces E1 et E2 s'écrira :

$$d_{12} = d_{21} = [(G_{21} - G_{11})^2 + (G_{22} - G_{12})^2 + (G_{23} - G_{13})^2 + \dots]^{1/2}$$

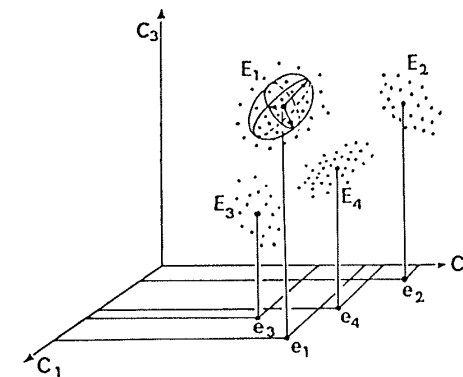


Figure 16. Quatre nuages de points sans recouvrement représentent des échantillons d'individus de quatre espèces E1, E2, E3, E4. Ils sont figurés dans l'espace des caractères C1, C2, C3 et chaque nuage est centré sur son centre de gravité. L'ellipsoïde d'inertie avec ses trois axes, c'est-à-dire ses trois composantes principales, est dessiné pour le nuage E1. La distribution des espèces est également indiquée dans le plan correspondant aux deux seuls caractères C1 et C2.

Si l'on ne sait pas reconnaître d'emblée l'appartenance des individus aux diverses espèces, on tentera de le faire à partir des données quantitatives recueillies. Le meilleur cas de figure est celui où les points forment des nuages séparés. Dans le cas inverse, on cherchera à reconnaître les pics de plus haute densité, s'ils existent. Soit  $p$  le nombre de ces pics, que nous supposons chacun représenter une espèce, en attendant une analyse plus fine. On attribuera à chaque individu  $I$  une espèce  $E$  en suivant la procédure suivante, parmi d'autres possibles. On se donne un ensemble de  $p$  points  $P_1, P_2, \dots, P_i, \dots, P_p$ , choisis aussi proches que possible des pics que nous venons de considérer (opération déjà assez complexe dans un espace à  $n$  dimensions). Tout point  $I$  représentatif d'un individu a généralement un premier voisin parmi les points  $P$ . On remplace alors chaque centre initial  $P$  par le centre de gravité des individus qui lui ont été affectés et on construit une nouvelle partition des individus selon leur plus proche voisin choisi parmi les  $p$  centres de gravité. On réitère ainsi jusqu'à stabilisation, ce qui s'obtient rapidement en général et, quand elle est totale ou jugée suffisante, l'espace des caractères est partagé en domaines correspondant à autant d'espèces. Le problème est que, les frontières entre deux domaines étant d'épaisseur nulle, la distance entre deux individus proches, situés de part et d'autre d'une frontière, peut être moindre que les distances moyennes entre individus au sein des espèces.

## 2. Indices de similitude

En morphologie comparée, divers paramètres témoignent de l'identité ou de la différence de forme d'un même organe squelettique dans deux espèces distinctes  $E_1$  et  $E_2$ . Par exemple, s'il s'agit de crabes, la première dimension sera la longueur moyenne du céphalothorax, mesurée dans le plan de symétrie. Cette longueur moyenne sera  $a_1$  pour la première espèce et  $b_1$  pour la seconde. De même, on pourra mesurer les valeurs moyennes  $a_2$  et  $b_2$  de la largeur maximum du céphalothorax; l'écartement des yeux fournira également des valeurs  $a_3$  et  $b_3$  et ainsi de suite. Si les vecteurs  $A$  de composantes  $a_1, a_2, a_3, \dots$  et  $B$  de composantes  $b_1, b_2, b_3, \dots$  sont colinéaires, il y a similitude de forme, les dimensions étant proportionnelles dans les deux espèces. Au contraire, la forme sera différente si les deux vecteurs font un angle non nul et l'indice de similitude pourra être choisi égal au cosinus de l'angle des vecteurs  $A$  et  $B$ . Ce cosinus est le quotient du produit scalaire des vecteurs par le produit de leurs longueurs et le coefficient de similitude s'écrit :

$$S = (a_1b_1 + a_2b_2 + a_3b_3 + \dots) \cdot (a_1^2 + a_2^2 + a_3^2 + \dots)^{-1/2} \cdot (b_1^2 + b_2^2 + b_3^2 + \dots)^{-1/2}$$

$S$  varie entre 0 et 1, puisque l'angle des vecteurs ne peut dépasser  $90^\circ$ , toutes les coordonnées étant positives. La valeur 1 correspond à une similitude parfaite et des valeurs petites ou nulles ne sont pas observées, faute de quoi on quitterait le domaine de la morphologie comparée. Bien d'autres caractères, hématologiques ou génétiques par exemple, permettent de définir de tels indices de similitude, qui se prêtent à des traitements visant à établir des hiérarchies à valeur taxinomique. Notons aussi que la proximité de deux morphologies peut être mesurée non pas par un cosinus, mais directement par l'angle des deux vecteurs, c'est-à-dire par la longueur d'un arc de grand cercle sur la sphère (ou l'hypersphère) de rayon 1, centrée à l'origine. Il s'agit ici de  $\cos^{-1}S$ . La métrique sphérique est proche de la métrique euclidienne, si elle est considérée à un niveau très local, c'est-à-dire quand les angles entre vecteurs sont faibles.

## 3. Distances basées sur des dénombrements

La systématique phylogénétique introduit des distances en dénombrant les points de branchement rencontrés sur le parcours minimum séparant deux espèces dans un cladogramme, c'est-à-dire dans un arbre généalogique construit au moyen de caractères de type signature. Ces distances sont donc définies a posteriori. Les séquences moléculaires ont également valeur de signature et c'est à leur sujet que la taxonomie par dénombrement d'évènements élémentaires a été développée.

De larges fragments de la séquence des acides aminés se retrouvent pratiquement inchangés dans des protéines de même type, étudiées chez diverses espèces de la série animale (les chaînes d'hémoglobine, le cytochrome  $c$ , etc.). On peut donc définir des fragments et même des sites homologues. La distance entre deux séquences est alors le nombre minimum d'opérations élémentaires pour passer d'une séquence d'une espèce à la séquence correspondante de l'autre espèce. Ces opérations élémentaires sont l'ajout, le retrait ou la substitution d'un acide aminé par un autre. Une séquence est dite ancestrale si elle permet de retrouver deux séquences actuelles homologues par le minimum d'opérations élémentaires. La recherche des séquences ancestrales peut comporter plusieurs solutions voisines équivalentes. Des travaux analogues se font évidemment sur les acides nucléiques et les séquences de paires de bases

qui fondent l'information génétique. Le code génétique les met en correspondance avec les séquences des acides aminés et c'est l'étude comparée des acides nucléiques et des protéines qui permet le plus grand raffinement dans la recherche des généalogies biochimiques.

Les différences entre chaînes actuelles homologues sont d'autant plus sensibles que les divergences sont plus anciennes. Ce principe permet, selon les spécialistes de l'évolution moléculaire, de remonter aux âges absolus séparant une séquence actuelle et les diverses séquences ancestrales qui l'ont précédée. Cependant, les taux de substitution des acides aminés conservés par la sélection varient selon les protéines. Les chercheurs s'accordent néanmoins pour reconnaître que la multiplication des données conduira à la mise au point d'une véritable horloge moléculaire donnant une estimation de l'âge absolu des principaux événements évolutifs du patrimoine génétique.

### Classifications basées sur les distances

#### 1. Phénogrammes

Les données quantitatives permettent de construire des hiérarchies, mais il faut être conscient de leur valeur relative. En effet, un seul caractère C peut prendre des valeurs suffisamment différentes entre espèces pour donner un histogramme à plusieurs pics et cela permet d'en déduire une hiérarchie comme l'indique la fig. 17, mais il serait vain de baser une taxinomie sur la mesure d'un seul caractère. Les nuages de points des espaces à n dimensions se prêtent aussi à la construction des hiérarchies selon diverses procédures et il suffira d'en analyser une seule.

Les régions correspondant à des pics de concentration des points sont enfermées par des surfaces de niveau (ou des hypersurfaces) limitant entre elles des zones où la densité est moindre et reste comprise entre des valeurs  $D_p$  et  $D_p + 1$ . En effet, l'espace peut être divisé en une série de domaines emboîtés, où la densité des points se situe entre des valeurs limites successives, formant une progression arithmétique, dont  $D_p$  et  $D_p + 1$  sont deux successeurs. Si deux pics sont assez voisins, ils seront rapidement inclus dans une même surface de niveau, exactement comme les pics de la figure 17 qui, reposant sur des bases de plus en plus larges, viennent à fusionner, quand diminuent les ordonnées. La construction de hiérarchies à partir de données statistiques se fait donc selon un principe d'inclusion illustré sur la figure 17, qui s'applique aussi aux données multidimensionnelles. Les autres procédures conduisant

à des graphes de proximité mettent en jeu des relations d'inclusion de même type.

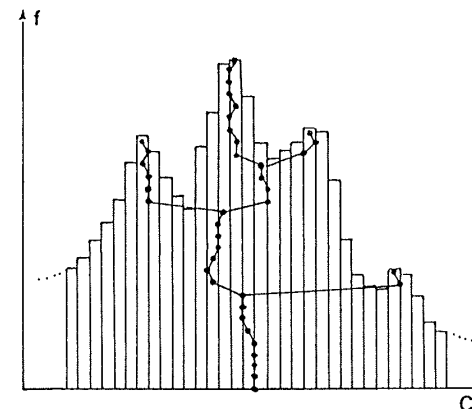


Figure 17. Principe de construction d'un arbre à partir d'une montagne. Plus précisément, un histogramme plurimodal donnant la fréquence  $f$  des valeurs d'un paramètre  $c$  permet de définir une hiérarchie entre les pics.

#### 2. Graphes de proximité des séquences moléculaires

Pour donner une idée de la construction des hiérarchies par la méthode moléculaire, nous allons construire un exemple simple. En effet, le travail sur les données moléculaires elles-mêmes nécessite de gros moyens de calcul. Les protéines sont constituées par l'enchaînement linéaire de sous-unités, les acides aminés, dont il existe vingt types différents. Les protéines sont comme des chaînes formées d'anneaux de vingt couleurs distinctes. Il y a donc 420 types différents d'opérations élémentaires dans l'évolution d'une séquence d'acides aminés (20 types d'ajout, 20 de retrait et  $380 = 20 \times 19$  types de substitution), sans ignorer que ces modifications n'ont pas des probabilités forcément égales et que d'autres remaniements sont possibles. Avec les acides nucléiques, la situation peut paraître plus réussie, car dans une même séquence, il n'y a que quatre types de sous-unités, c'est-à-dire de nucléotides ; les ajouts, les retraits et les substitutions se limitent donc à vingt opérations élémentaires. En fait, la complexité n'en est pas diminuée pour autant, parce que les nucléotides sont trois

fois plus nombreux que les acides aminés dont ils codent la séquence. Notre exemple plus simple sera celui d'une chaîne linéaire de sites :

$X_1, X_2, \dots, X_i, \dots,$

où chaque site prend soit la valeur zéro, soit la valeur 1. Considérons les trois séquences, A, B et C indiquées dans le tableau suivant :

i	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
A	1 0 0 1 0 0 1 1 1 1
B	0 1 1 0 1 0 0 1 0 1
C	1 0 0 1 1 1 0 1 1 0

On établit quelles sont les modifications apparues dans les chaînes pour passer de l'une à l'autre, en indiquant leurs sites :

AB : 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9.      AC : 5, 6, 7, 10.      BC : 1, 2, 3, 4, 6, 9, 10.

Les changements sont effectués à chaque site et une seule fois. Leur ordre est donc indifférent et s'il y a  $p$  changements, on dénombre  $p!$  chemins de même longueur minimale entre deux séquences données.

Les changements AB et AC ont en commun de porter sur les sites 5 et 7. Ces deux modifications en X5 et en X7 nous conduisent à la séquence

F : 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1

Maintenant, pour passer de F à B, il suffit d'effectuer des changements aux sites 1, 2, 3, 4, 9 et, pour passer de F à C, des modifications aux sites 6 et 10 suffisent. Nous en déduisons le graphe de proximité suivant :

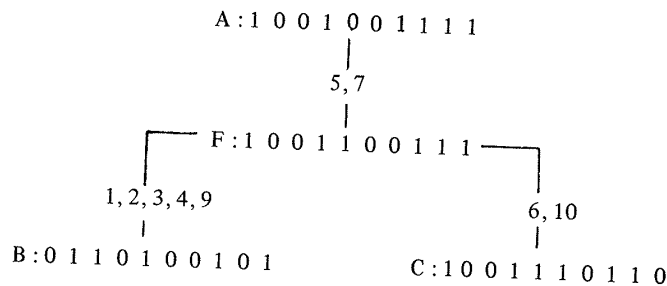


Figure 18. Exemple de construction d'une généalogie de séquences

Appelons distance entre deux séquences le nombre minimum de changements élémentaires pour passer de l'une à l'autre on a :

$$d_{AB} = d_{AF} + d_{FB}, \quad d_{BC} = d_{BF} + d_{FC} \quad \text{et} \quad d_{CA} = d_{CF} + d_{FA} \quad (1)$$

Ces relations entre F et deux des espèces A, B et C ne s'appliquent pas à A, B et C elles-mêmes. On peut seulement écrire :  $d_{AC} \leq d_{AB} + d_{BC}$ .

En effet, les parcours minima BA et BC comportent des modifications communes, qui sont inverses dans le trajet AB, BC. Celui-ci n'est pas minimum, en général et est donc supérieur ou égal à AC.

La même démarche s'applique en évolution moléculaire. Si trois séquences A, B et C sont apparentées, on cherche les chemins minima AB, AC et BC, puis la séquence F obtenue avec la modification AF regroupant tous les changements élémentaires communs à AB et AC. Dans ces conditions, il ne reste aucun changement élémentaire présent simultanément sur deux quelconques des trois voies minima reliant F à A, B et C. La séquence F minimise la somme de ses distances à A, B et C et, de plus, elle est unique. En effet, quelle que soit la séquence F' différente de F, il existe au moins une modification sur FF', en un certain site i, qui se retrouve au plus sur l'un des parcours minima liant F à A, B et C. Il y a donc au moins deux de ces parcours qui en sont dépourvus, FA et FB par exemple. Dans ce cas, F'A et F'B comportent chacun un changement au site i et le parcours AF'B n'est pas minimal. F' ne saurait donc correspondre à un minimum.

Les distances se réduisent à des nombres de modifications élémentaires, s'il est légitime de leur attribuer le même poids. Dans le cas contraire, des distances pondérées sont introduites et, à la limite, s'il n'est pas possible d'amalgamer certains changements élémentaires, jugés de nature trop différente, des distances vectorielles peuvent être envisagées, chaque composante correspondant au nombre minimum de modifications élémentaires d'un certain type. Les règles de composition vectorielle s'appliqueront en se basant sur les relations (1) pour chaque composante.

Considérons maintenant le cas de quatre espèces A, B, C, D dont nous connaissons les séquences :

i	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
A	1 0 0 1 1 0 0 1 1 1
B	0 1 1 0 1 1 0 1 1 0
C	1 1 1 0 1 0 1 1 0 1
D	0 1 1 0 0 0 1 1 1 0

Pour chacun des six parcours minima entre séquences, les sites des modifications nécessaires sont les suivants :

AB : 1, 2, 3, 4, 6, 10.      AC : 2, 3, 4, 7, 9.      AD : 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10  
 BC : 1, 6, 7, 9, 10.      BD : 5, 6, 7.      CD : 1, 5, 9, 10.

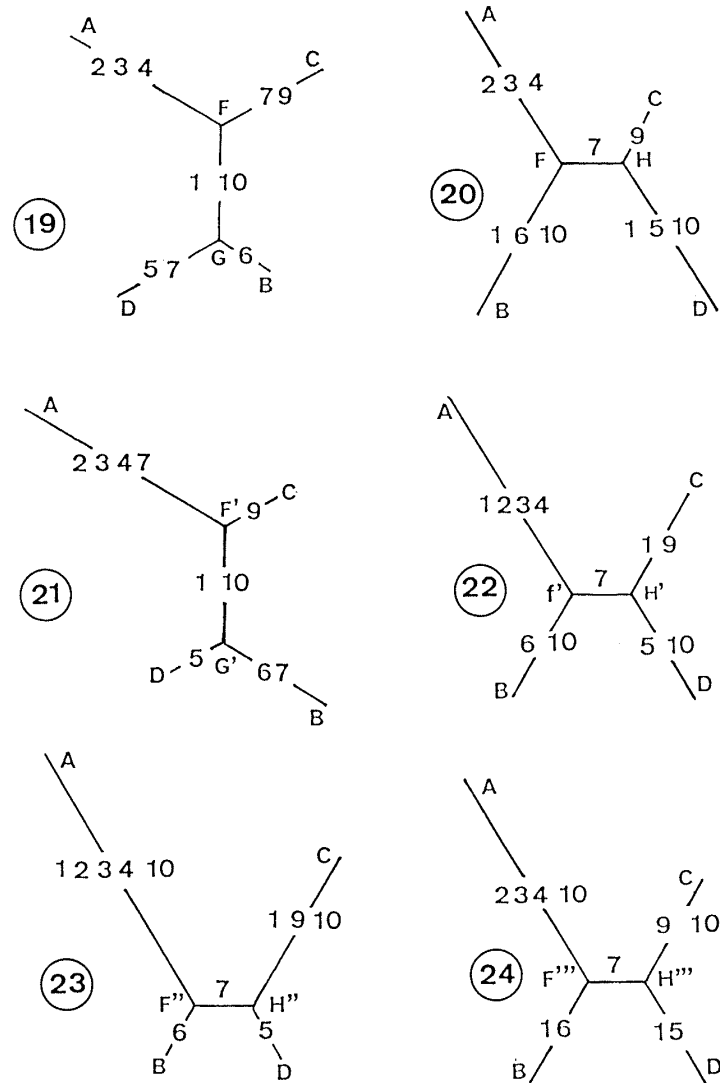
On observe que les trois trajets issus de A présentent séparément les modifications des sites 2, 3, 4. On définit alors la séquence F résultant de A après ce trajet commun 2, 3, 4 et nous avons alors à choisir : soit réunir les chemins vers B et D, sur un court segment 1, 10, aboutissant à une séquence G (fig. 19), soit réunir les chemins vers C et D sur un plus court segment 7 aboutissant à une séquence H (fig. 20). La solution G correspond au minimum minimorum, alors que la solution H n'est qu'un minimum relatif, comme le montrent les figures 19 et 24. De plus, dans la solution G, la modification 7 intervient deux fois et en sens inverse ; on peut donc, sans changer la somme des distances, placer 7 sur les segments FC et GD (fig. 19) ou sur les segments AF' et G'B (fig. 21). Les séquences F' et G' reçoivent des symboles différents de F et G en raison de l'introduction de 7 auprès de A. De même, la solution H peut présenter quatre solutions distinctes de longueur égale, indiquées dans les figures 20, 22, 23, 24. Les solutions sont en fait beaucoup plus nombreuses, si l'on tient compte de toutes les permutations possibles sur chaque segment, puisqu'elles correspondent à autant de solutions d'égale probabilité.

La même méthode est applicable à la construction des cladogrammes, l'ensemble X1, X2, ..., Xi, ... représentant dès lors les caractères signature, connus chacun sous deux états 0 ou 1, dont on ne préciserait pas toutefois lequel est ancestral et lequel est dérivé. On établit donc un graphe de proximité, ce qui ne pose aucun problème, s'il y a au plus trois espèces. Par contre, avec quatre espèces, on peut être confronté à des changements intervenant au même site i, sur des parcours distincts, comme le montrent les figures 19 à 24, et cela est interdit dans le cadre du cladisme. Ce genre de circonstance conduit normalement à s'interroger sur la valeur des descriptions des espèces considérées.

## Discussion des méthodes numériques

### 1. Critiques usuelles

La taxinomie phénétique a suscité des controverses sur l'utilisation de critères peu affinés ne décelant pas les convergences. Les caractères quantitatifs utilisés (mesures de longueurs, nombres d'organes d'un type déterminé, concentration de composés biochimiques, etc.) recouvrent souvent une information pauvre en comparaison des caractères «signature» de la méthode cladiste. Un autre défaut grave est d'attribuer des poids égaux aux divers caractères, en dépit souvent de



Figures 19 à 24. Ensemble des graphes de proximité correspondant à l'exemple de quatre séquences A, B, C, D, considérés dans le texte. Plusieurs séquences intermédiaires doivent être considérées : F, F', F'', F''', G, G', H, H', H'', H'''. Les nombres de 1 à 10 indiquent les sites où des changements doivent avoir lieu sur les segments qui relient les séquences.



corrélations non négligeables. Sneath et Sokal n'hésitent pas à avancer la règle suivante : « Numerical taxonomy gives each feature equal weight, when creating taxonomic groups. This is unorthodox... » (1973). Ces propos sont évidemment excessifs parce que, même si ces auteurs procèdent ainsi, rien n'empêche de mettre en œuvre en systématique des méthodes quantitatives tenant compte des liens entre caractères. De plus, les hiérarchies obtenues par ces méthodes dépendent du choix souvent arbitraire des caractères et il fut remarqué par exemple que la distance entre l'homme et la femme peut être rendue supérieure à celle qui sépare l'homme du chimpanzé de même sexe, si l'on construit cette singulière taxinomie en se référant à des caractères, dont une majorité est représentative de la différenciation sexuelle.

## 2. Pluralité des méthodes et convergence des résultats

Deux sortes de distance ont été considérées : les premières sont euclidiennes ou proches de l'être, au moins au niveau local dans certains espaces courbes, pour l'un des exemples présentés plus haut ; un second type de distance est basé sur des dénombrements et peut être introduit soit en cladistique, par le décompte des points de bifurcation rencontrés sur le parcours minimum joignant deux espèces, soit en évolution moléculaire, avec les modifications élémentaires à apporter à des polymères pour passer d'un enchaînement de sous-unités à un autre enchaînement.

L'étude d'un groupe d'espèces conduit à la construction d'arbres basés sur des principes différents. Il s'agit soit de *phénogrammes*, c'est-à-dire de hiérarchies obtenues à partir de distances euclidiennes ou proches, calculées à partir de données quantitatives concernant divers caractères du phénotype, soit de *cladogrammes*, où les filiations sont révélées par des caractères signature ou synapomorphies, soit de *graphes de proximité entre séquences moléculaires*. Ces approches donnent souvent des résultats comparables, mais ce n'est pas toujours le cas, ce qui justifie les critiques. On conçoit les raisons qui conduisent à la convergence de ces approches. Nous avons déjà vu avec la figure 13 comment certains spectres de caractères quantitatifs peuvent avoir valeur de signature et il en est de même des longues séquences étudiées par les méthodes moléculaires. Pourtant, certaines incompatibilités existent entre la méthode phénétique d'une part et les méthodes cladistique ou moléculaire d'autre part, et il ne faut pas les négliger.

## 3. Aspects topologiques et aspects métriques

Supposons disposer d'une métrique telle que la distance entre deux espèces soit proportionnelle au chemin minimum à parcourir sur un arbre pour joindre leurs deux points représentatifs et en ne prenant en compte que les distances verticales. Cette condition est pratiquement réalisée dans les graphes de proximité entre séquences moléculaires. Considérons alors les deux arbres des figures 25 et 26. Les branchements ont des positions relatives semblables, mais les longueurs qui séparent ces branchements diffèrent de manière marquée. Ces deux arbres sont *topologiquement équivalents et métriquement distincts*. En changeant progressivement les longueurs des segments de l'un des arbres, on peut le rendre identique à l'autre. Si ces arbres reproduisent authentiquement la généalogie, les cladogrammes devraient reproduire les mêmes branchements, alors que l'on peut en douter pour les phénogrammes. En effet, dans la figure 25, l'espèce 6 est proche de 5, qui est une espèce-sœur et est éloignée de 3 qui est une lointaine cousine. Le chemin de 6 à 5 comporte un seul point de dichotomie, alors que le passage de 6 à 3 en présente cinq. L'étude métrique des distances entre 3 et 6 va dans le même sens que l'éloignement souligné par le nombre de branchements révélés par la méthode cladiste. Au contraire, dans la figure 26, l'espèce 6 est beaucoup plus proche de 3, la lointaine cousine, que de 5, l'espèce-sœur. Le phénogramme révélera cette proximité avec une hiérarchie différente de celle du cladogramme. En termes plus généraux, rien ne s'oppose à ce que certaines espèces évoluent vite et que d'autres soient plus stables. Si c'est le cas de deux espèces-sœurs E et E', il peut arriver que E' évolue suffisamment loin pour être fort distante de E, alors que celle-ci se maintient plus proche d'autres espèces occupant des positions de lointaines cousines dans la généalogie.

## 4. Difficultés des métriques euclidiennes en systématique

Les métriques euclidiennes introduisent des difficultés en systématique, dont nous indiquons brièvement le principe. Si trois espèces sont représentées par trois centres de gravité, A, B, C non alignés, dans un espace euclidien à n dimensions, la distance séparant deux d'entre elles, A et B par exemple, est inférieure à la somme des distances AC et CB. Au contraire, en évolution moléculaire, la distance entre deux espèces est égale à la somme de leurs distances à leur plus proche ancêtre commun. Cette propriété permet de construire des arbres généalogiques où les longueurs des segments représentent des

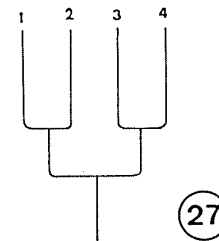
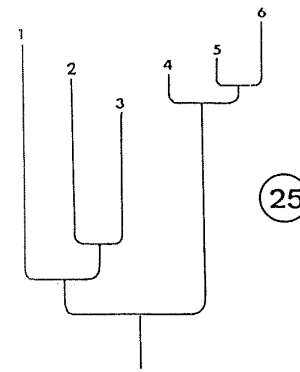
distances. C'est impossible avec les métriques euclidiennes ou apparentées, à partir du moment où les points représentatifs des espèces ne sont pas alignés, ce qui est le cas général. Ces métriques appliquées à la systématique conduisent à des situations paradoxales dont nous présentons quelques exemples.

#### a. Paradoxe du carré

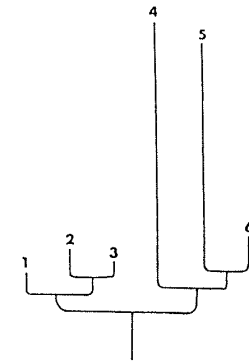
Supposons que nous connaissons quatre espèces ayant évolué comme l'indique la figure 27 : une espèce souche s'est différenciée en deux espèces qui, à leur tour, ont donné d'une part les espèces 1 et 2 et d'autre part les espèces 3 et 4. Rien ne s'oppose à ce que, dans certains cas particuliers, le diagramme soit parfaitement symétrique, notamment au point de vue des distances. Toutes les espèces sont au même niveau horizontal et leurs deux ancêtres les plus proches le sont également. Considérons alors les points représentatifs de ces espèces dans l'espace des caractères à métrique euclidienne, que nous prendrons à deux dimensions, pour faire simple (fig. 28). Les positions de deux espèces-sœurs déterminent celles des cousines. En effet, 1 et 2 étant donnés, 3 est équidistant de 1 et 2, comme le montre la phylogénèse, et se situe sur la médiatrice du segment 1,2. Il en est de même de 4 et le segment 3,4 ayant même longueur que 1,2, la figure est un carré. Les diagonales correspondent aux distances entre espèces-sœurs et les côtés du carré aux distances entre espèces cousines. On est ainsi conduit à un carré dont les diagonales sont plus courtes que les côtés ! On peut apparemment résoudre ce paradoxe en ajoutant un troisième caractère. Le carré peut-être alors remplacé par un tétraèdre et on peut s'arranger pour que les côtés du carré du plan  $C_1, C_2$  correspondent en projection à des arêtes plus longues que celles donnant les diagonales. En fait, l'introduction de nouveaux caractères, même si elle est hautement recommandable, ne résout pas pour autant les difficultés métriques, qui sont véritablement intrinsèques, comme nous l'avons vu plus haut. Voyons maintenant un autre problème lié à cette question.

#### b. Relations linéaires entre distances

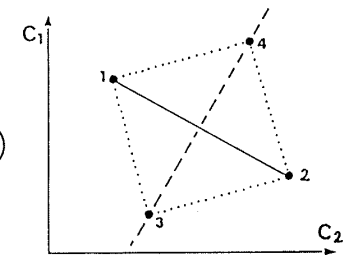
La phylogénie de trois espèces est représentée sur la figure 29. Les distances sont données directement par les longueurs des segments sans considérer uniquement les distances verticales. Le sens de l'évolution est précisé par les flèches, mais il est clair qu'il n'intervient pas dans la construction de nos graphes de proximité. Supprimons par la



(26)



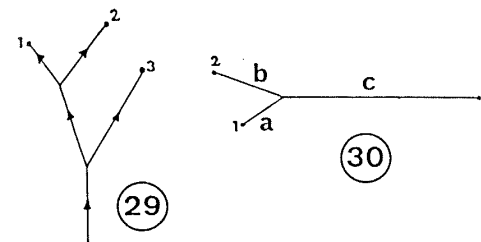
(28)



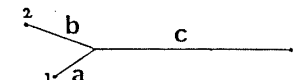
Figures 25 et 26. Généalogies d'espèces où les distances sont figurées verticalement. Ces deux arbres sont topologiquement équivalents et métriquement distincts. On s'attend avec ces deux phylogénies à construire des cladogrammes semblables et des phénogrammes distincts.

Figures 27 et 28. Paradoxe d'une généalogie symétrique pour les branchements et les distances. Un tel cas de figure donne dans un espace des caractères à deux dimensions un carré dont les côtés dépassent en longueur les diagonales.

pensée le tronc de l'arbre et gardons en ce qui reste, c'est-à-dire les branches en les dépliant (fig. 30). On obtient alors trois segments de



(30)



Figures 29 et 30. Remplacement d'une généalogie fléchée entre trois espèces 1,2 et 3, par un graphe de proximité qui ne l'est pas. Les longueurs a, b et c correspondent aux distances de ces trois espèces à l'espèce présumée, la plus proche.

longueurs  $a$ ,  $b$ ,  $c$  et notre problème est de déterminer leurs longueurs à partir des distances  $d_{12}$ ,  $d_{23}$  et  $d_{31}$ , ce qui se fait sans problème, puisque l'on a :

$$d_{12} = a + b,$$

$$d_{23} = b + c,$$

$$d_{31} = c + a$$

d'où l'on déduit :

$$2a = d_{12} + d_{31} - d_{23}$$

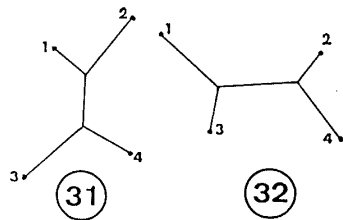
$$2b = d_{23} + d_{12} - d_{31}$$

$$2c = d_{31} + d_{23} - d_{12}$$

L'ancêtre commun de deux espèces-sœurs se situe sur le segment représentatif du parcours minimum qui les relie, mais reste indéterminé si l'on ne dispose pas d'autres espèces proches. La connaissance des distances à une troisième espèce lève l'indétermination, mais la position du tronc commun aux trois espèces demeure toujours indéterminée, sauf si une quatrième espèce est présente. L'insertion du tronc se situe sur l'un quelconque des trois segments, avec une probabilité plus élevée pour le plus long d'entre eux. Quand on considère quatre espèces, la forme du graphe dépourvu de tronc est unique, mais il y a deux positions possibles du segment médian, une extrémité correspondant soit à la bifurcation 1, 2, soit à la bifurcation 1, 3 (figs. 31 et 32). Les six distances euclidiennes entre les quatre espèces sont indépendantes, dès que l'on se situe dans un espace à trois dimensions. Cependant, on devrait avoir :

$$d_{13} + d_{24} = d_{14} + d_{23} \text{ dans le graphe de la figure 31 et}$$

$$d_{12} + d_{24} = d_{14} + d_{23} \text{ dans celui de la figure 32.}$$



Figures 31 et 32. Les deux configurations possibles d'un graphe de proximité de quatre espèces ou séquences. Des configurations plus simples existent si, par exemple, une séquence se trouve sur l'un des chemins minima entre deux autres.

Ces relations n'ont aucune raison d'être vérifiées dans les métriques euclidiennes. Par contre, elles le sont avec les distances résultant du dénombrement d'événements élémentaires, telles qu'on les pratique en évolution moléculaire et elles le sont par construction dans les figures 19 à 24. Il semble donc qu'il y ait incompatibilité profonde entre les hiérarchies constituées selon les deux méthodes. En fait, au fur et à mesure que l'on introduit des caractères précis, les vraies

dichotomies sont retrouvées en taxinomie phénétique, mais les distances demeurent différentes. Le point de vue du cladisme privilégie l'étude des dichotomies et est donc topologique. La phylogénie doit tenir compte à la fois des caractères métriques et topologiques, informations qui ne sont nullement contradictoires, mais de nature différente. La description d'un arbre ne peut être obtenue qu'en définissant des segments de longueur donnée et en précisant comment ils s'articulent. Il n'y a pas lieu d'opposer les deux méthodologies, cladiste et phénétique, puisqu'elles visent deux buts distincts et essentiels : découvrir des points de ramification dans la phylogénie et mesurer des distances entre espèces. Pour les distances, la méthode par dénombrement d'événements élémentaires paraît la mieux appropriée, mais elle s'applique surtout au niveau moléculaire. A un niveau d'organisation plus élevé, on ne dispose guère de la possibilité de tels dénombrements et le recours à d'autres distances s'impose, mais une discussion plus approfondie de leur choix doit être envisagée.

#### Connexité des graphes et polarité

Au fil des paragraphes, il apparaît que la construction des généalogies ne fait nullement appel à des hypothèses sur le sens de l'évolution. Nous sommes partis de considérations sur les états primitifs et dérivés des caractères, à propos des méthodes cladistes, en observant qu'elles correspondent à des relations d'inclusion au niveau des ensembles d'espèces. Toutefois, les hiérarchies d'espèces peuvent être constituées en disposant d'une série de caractères signature que l'on connaît chacun sous deux états, sans qu'il soit nécessaire de spécifier lequel précède l'autre. Nous l'avons constaté notamment en discutant les figures 19 à 25. Les méthodes moléculaires et phénétiques de construction des graphes de proximité s'appliquent elles aussi en dehors de toute hypothèse sur le sens de l'évolution. Nous avons montré que les méthodes phénétiques mettent en jeu des relations d'inclusion et cela se constate de même avec les méthodes moléculaires, jusqu'à un certain degré. *La propriété d'inclusion est donc liée au concept de hiérarchie et non à la flèche du temps.*

Les exemples de concordance de ces méthodes ne manquent pas et, dès lors, nous disposons de graphes généalogiques non orientés entre espèces apparentées, qui sont simplement connexes (fig. 33). Supposons que pour l'un d'eux nous connaissions deux événements  $a$  et  $b$  qui correspondent respectivement aux modifications de deux caractères  $A$  et  $B$ , connus chacun sous deux états  $A_p$  ou  $A_q$  et  $B_p$  ou

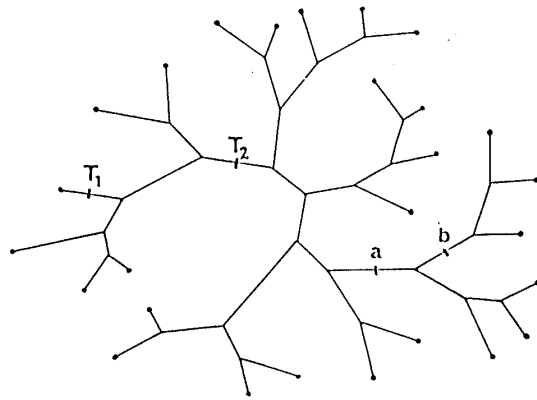


Figure 33. Graphe de proximité entre espèces ou séquences. La connaissance de l'antériorité d'un événement a par rapport à b détermine la flèche du temps dans la partie de l'arbre à droite de b et situe le tronc T dans la partie à gauche de b. La position T1 du tronc est relativement extrême, mais n'est pas exclue. On s'attend d'avantage à une position du tronc en T2

Bq, mais nous ignorons si Ap précède Aq ou l'inverse et de même pour B. Si, par la paléontologie ou d'autres informations, nous apprenons que a précède b, le sens de l'évolution se trouve déterminé *ipso facto* sur toute la partie du graphe située à droite de b. Si, au contraire, b précède a, c'est alors la partie à gauche de a qui se trouve globalement orientée. L'existence de critères de polarité entre quelques paires de points du graphe suffisent à le flécher entièrement et les informations à ce sujet sont souvent redondantes. Les mêmes règles d'orientation du graphe sont indépendantes de la distance de a et b. La position du tronc commun T est indéterminée tant que l'on ne dispose d'aucun repère d'orientation sur le graphe. Par contre, la connaissance de a qui précède b, par exemple, nous apprend que le tronc se situe sur la partie du graphe située à gauche de b. Indiquons aussi que le tronc commun a davantage de chances d'occuper une position telle que T2, plutôt que T1 sur un rameau isolé, mais cette dernière situation n'est pas exclue.

On comprend que les systématiciens ne se disputent pas trop sur les états primitifs ou dérivés des caractères. En effet, une simple erreur remettrait en cause le sens de l'évolution sur une grande partie du graphe en contestant la valeur d'autres critères de polarité qui avaient été patiemment élaborés. La *connexité des généalogies est à l'origine de la cohérence des raisonnements sur les filiations entre espèces.*

Les erreurs sur la topologie des branchements sont donc dangereuses et cela souligne la nécessité d'une grande vigilance à l'égard des classifications, surtout la taxinomie phénétique, quand elle repose sur des caractères peu étayés et en petit nombre.

#### Nature des principaux critères de polarité

Il reste donc à reconnaître les données accessibles sur le sens de l'évolution, ne serait-ce que de manière locale, puisque la connexité des graphes permet le passage à une orientation globale. Ils sont peu nombreux dans leur principe. Il y a les séries continues de fossiles observées dans des séries stratigraphiques également continues, à condition d'avoir su éviter certains pièges, ainsi que nous l'avons déjà indiqué. Il y a également des faits paléontologiques sous forme discontinue, mais parfaitement probants, comme la présence des Oiseaux seulement à partir de certaines strates du secondaire et pas avant, alors que les couches qui les précèdent contiennent des Poissons et de nombreux Vertébrés Tétrapodes. Cela démontre, s'il en était besoin, que les Oiseaux dérivent des Tétrapodes et non l'inverse, mais ce principe s'applique à d'autres cas de figure moins évidents. Un critère difficile à manier est celui de la complexité. Il semble naturel de faire dériver les êtres pluricellulaires de formes unicellulaires, plutôt que l'inverse. De même, la comparaison du système nerveux central entre divers groupes de Vertébrés conduit à des considérations sur la complexité croissante, liée au sens de l'évolution dans certaines lignées. Cependant, certaines adaptations vont dans le sens d'une simplification et notamment chez les parasites, comme certains Crustacés où le mâle est réduit à un petit sac, avec une organisation interne réduite à un testicule. La complexité demeure un concept encore mal appréhendé.

Un autre critère important est celui de la différenciation, dont nous examinons un exemple, celui de la segmentation du corps en sous-unités appelées métamères, bien définies chez certains Vers et chez les Arthropodes. Ces segments peuvent être semblables, notamment chez beaucoup de Vers marins et chez certaines larves d'Insectes, comme les Chenilles ou, au contraire, diversifiés par la forme, la présence de pattes plus ou moins développées et la différenciation d'ailes, chez de nombreux Insectes adultes. Que les segments soient semblables ou différenciés, ils présentent une structure complexe qui est une véritable signature. La différenciation des segments altère la structure du métamère, mais ne la rend pas méconnaissable en général. La signature «métamère» est conservée, mais on y ajoute une autre signature correspondant à une différenciation précise, celle des métamères «thoraci-

ques», les seuls à porter des pattes chez les Insectes. L'uniformité des métamères est brisée, à l'instar d'une faille initialement entière, séparée en deux parties par le jeu d'une faille plus récente (fig. 3). Il est souvent admis que le passage de l'uniforme au différencié constitue un critère de polarité, mais ce n'est pas toujours évident. Ainsi, nous avons déjà évoqué les Serpents, que nous savons dérivés de formes Tétrapodes, dont les parties du corps sont nettement différenciées. L'évolution conduisant aux Serpents s'est faite dans le sens d'une uniformisation très soulignée.

D'autres critères de polarité proviennent de l'embryogenèse et du développement des espèces. Haeckel et Müller avaient érigé en règle l'idée selon laquelle l'embryogenèse et bien des aspects du développement récapitulent certains faits évolutifs qui ont jalonné la lignée des ancêtres de l'espèce. Les faits qui infirment ce principe sont aussi nombreux que ceux qui pourraient le confirmer, si tant est qu'on puisse les dénombrer et arrêter en cette matière ce qui est une confirmation ou une infirmation. Il s'agit d'aspects des spéculations scientifiques qui se prêtent mal en l'état actuel à la réfutation, c'est-à-dire à la formulation d'hypothèses que l'on peut entreprendre de vérifier sur le terrain ou au laboratoire.

Ces difficultés rencontrées par la loi de Haeckel n'empêchent nullement des relations d'exister entre diverses données de la phylogenèse et d'autres de l'ontogenèse. Plusieurs d'entre elles furent établies à peu près simultanément par de Beer (1940) et Grandjean (1939-1957), sur des matériels différents. Il s'agit des premières considérations sur l'hétérochronie, soulignant que l'individu est une mosaïque de structures, dont quelques unes ont un développement précoce chez certaines espèces et retardé chez d'autres. Il suffit parfois de modifications génétiques infimes pour provoquer de tels décalages, dont les conséquences morphologiques sont considérables. Les exemples les plus étudiés sont liés à la précocité ou au retard de la maturité sexuelle et des caractères morphologiques qui l'accompagnent. Dans le cadre des recherches sur l'hétérochronie, des espèces différentes sont comparées au point de vue de leur développement et on peut en retirer des informations intéressantes sur l'évolution. Nous allons indiquer comment Grandjean y est parvenu à propos de ce qu'il a appelé les listes de priorité.

#### Priorité et polarité

La notion de priorité dérive d'un principe plus ancien, dit de *subordination des caractères*, qui est à la base de toute classification

et fut exprimé par Cuvier. La notion de priorité d'un organe sur un autre constitue également un utile critère de polarité, que nous présentons brièvement, parce que nous y avons consacré un travail récent, auquel on se reportera (Bouligand, 1989). Grandjean a étudié avec précision certains groupes d'Arthropodes du sol, notamment les Acariens Oribates. Chez ces espèces, certains poils sont aussi importants pour la classification que les dents chez les Mammifères. Il y a des poils différenciés qui se prêtent à des homologues et reçoivent des noms, exactement comme l'on sait dire que telle dent est la deuxième prémolaire de la mâchoire inférieure gauche. On peut reconnaître un poil déterminé et ses homologues à divers stades du développement, mais aussi entre espèces différentes, quand elles ne sont pas trop éloignées. Ces deux types d'homologie sont dites ontogénétiques ou phylogénétiques. Il existe aussi des homologues entre organes situés à droite ou à gauche et entre métamères successifs.

Certains poils homologues n'apparaissent qu'à partir d'un stade du développement. Le stade d'apparition le plus probable est celui à partir duquel le poil existe plus souvent qu'il ne manque. Si le poil manque chez un individu de ce stade ou d'un stade ultérieur, on dit qu'il y a écart par défaut. S'il existe avant ce stade, c'est un écart par excès. Ces variations sont de type tout ou rien. Un poil disparu à la suite d'un accident mécanique ne sera pas confondu avec l'absence authentique d'un poil, parce que l'insertion demeure visible.

Quatre méthodes distinctes permettent d'établir une relation d'ordre entre les organes susceptibles d'être homologues et de recevoir un nom. La force d'un organe correspond au rang qu'il occupe dans la liste ainsi établie, mais cette relation d'ordre est partielle, quand plusieurs organes occupent le même rang.

1 - *Comparaison des stades de développement*. Un organe est d'autant plus fort qu'il apparaît à un stade plus précoce.

2 - *Comparaisons des écarts individuels*. De deux organes apparaissent au même stade, le plus fort présente moins d'écarts par défauts à ce stade et aux suivants et davantage d'écarts par excès aux stades précédents.

3 - *Comparaison des métamères*. Si deux organes d'un métamère, pris au même stade, ont la même fréquence, on peut lever l'indétermination en comparant les organes qui leur sont homologues sur d'autres métamères. L'organe le plus fort est celui dont les homologues métamériques sont les plus forts. La comparaison doit être recherchée à chacun des stades.

4 - *Comparaison des espèces*. De deux organes, le plus fort est le plus commun dans le groupe comprenant l'espèce étudiée et les es-

pèces voisines. Ces comparaisons doivent porter sur des stades homologues.

Les résultats obtenus par ces méthodes appliquées indépendamment concordent et se complètent. Grandjean observa de très rares exceptions à cette concordance et elles étaient dues en fait à des imprécisions dans l'établissement des homologies.

Ainsi, au sein d'un petit groupe homogène d'espèces, un caractère est d'autant plus répandu parmi les espèces qu'il est plus précoce dans le développement. Mais, selon la conception de Hennig, l'état dérivé d'un caractère précède l'ensemble des dichotomies nécessaires aux spéciations et plus cet état dérivé est fréquent chez les espèces, plus il est ancien au point de vue évolutif (figs. 14 et 15). La confrontation des résultats de Grandjean et de Hennig conduirait donc à conclure que si une structure existe seulement chez certaines espèces, son apparition au cours de l'évolution serait d'autant plus ancienne qu'elle se manifeste de manière plus précoce dans le développement. Il n'en est rien et ce serait en effet une réhabilitation de la loi de Haeckel, au sujet de laquelle Grandjean a présenté de nombreux contre-exemples.

Cette fausse impression tient à ce que, d'entrée de jeu, Hennig précise entre les deux états d'un même caractère lequel est primitif et lequel est dérivé. Grandjean évite au contraire toute hypothèse sur le sens de l'évolution. Il procède à des classifications et leur représentation donnerait des graphes non orientés, comme celui de la figure 33. Les modifications de caractères correspondant aux événements a ou b, conduisent à des ensembles d'espèces présentant entre eux des relations d'inclusion, mais celles-ci ne permettent de déduire aucune relation temporelle entre a et b. C'est la seule position du tronc T qui détermine l'antériorité de a ou de b, ou encore l'impossibilité de conclure quand T se trouve entre a et b. La méthode de Hennig consiste à se donner au départ le sens de l'évolution en a et b, ce qui détermine la position de T. Les listes de priorité établissent un lien entre l'ordre d'apparition des caractères dans l'ontogenèse et l'importance de leurs fréquences de réalisation chez les espèces actuelles. Une relation d'ordre temporelle est mise ainsi en correspondance avec une autre relation d'ordre qui ne l'est pas, contrairement à la loi de Haeckel (4).

Sur l'origine des priorités, on peut formuler des hypothèses. La réalisation d'un organe peut être subordonnée à celle d'un autre qui le précède dans la liste de priorité. Si tel était le cas, nous dirions qu'il y a *priorité absolue*. Au contraire, il se peut que les réalisations de deux organes se fassent de manière indépendante, avec des probabilités distinctes. Dans ce cas, nous dirions qu'il y a *priorité statistique*. Grand-

jean a proposé une image pour distinguer ces deux hypothèses. La réalisation de chaque organe est comparée à la pénétration dans une chambre dans laquelle on entre par une seule porte, la largeur de la porte conditionnant la probabilité. En priorité absolue, les chambres sont en enfilade et, en priorité statistique, elles donnent sur le même palier. Grandjean a introduit des méthodes de calcul permettant de reconnaître les situations conformes au principe de priorité absolue ou à celui de priorité statistique (Grandjean, 1943).

Des situations de priorité absolue furent observées par Grandjean, notamment pour la segmentation du corps de l'un des sous-groupes importants d'Acariens. Les cinq premiers segments sont présents chez toutes les larves des espèces dont le développement a été étudié et occupent *ex aequo* la première place dans la liste de priorité. Pour les segments suivants, dont la réalisation est moins précoce, l'existence du segment d'ordre n est subordonnée à celle des segments d'ordre  $i < n$ . De même, des situations de priorité purement statistique furent mises en évidence au sein d'un ensemble de poils appartenant à un segment déterminé d'une même patte. Puisque les deux types de priorité coexistent, il faut s'attendre à un type intermédiaire de priorité entre certains organes. En reprenant l'image de la pénétration dans une chambre, on peut avoir le cas d'un appartement avec des séries de chambres en enfilade, et des chambres constituant des points de ramification, c'est-à-dire ouvrant sur plusieurs chambres en aval.

Les priorités absolues et statistiques sont à replacer dans le cadre des conceptions classiques de l'embryologie causale. De nombreux travaux, de Spemann (1938) à Sengel (1975) par exemple, ont démontré l'existence d'un graphe hiérarchisé d'inductions, ayant en première approximation la forme d'un arbre. Le centre organisateur est à l'origine de ce graphe. Un même tissu embryonnaire inducteur peut entraîner des déterminations différentes des divers tissus compétents à son contact, mais il existe aussi des inductions en cascade. On retrouve l'appartement avec des chambres en enfilade et des chambres donnant lieu à ramification. La priorité statistique intervient entre les divers organes résultant de la détermination par un même inducteur. Il y a priorité absolue entre deux organes, quand le tissu embryonnaire de l'un d'eux a servi d'inducteur aux tissus embryonnaires qui ont engendré l'autre organe. Les embryologistes, sans parler de liste de priorité, ont donc démontré expérimentalement la valeur de ce concept. Le mérite de Grandjean est d'avoir proposé des méthodes statistiques permettant d'accéder aux priorités d'organes à partir des seules données de la morphologie comparée, soit des espèces, soit des

stades de développement, et de construire le graphe hiérarchisé correspondant.

La notion de priorité est également illustrée de manière implicite par les résultats récents de la génétique moléculaire. Les gènes du complexe bithorax chez la *Drosophile* interviennent dans la morphogenèse des segments qui suivent le mésothorax, dont la morphologie de base est réalisée par la non-activation de tous les gènes de ce complexe. Une partie des gènes du complexe bithorax est activée dans le troisième segment thoracique, avec formation de balanciers et une structure différente des pattes. Dans le premier segment abdominal, de nouveaux gènes de ce complexe sont activés à leur tour et empêchent l'édification des pattes et des balanciers. La conception qui prévaut est qu'il en va ainsi jusqu'au dernier segment abdominal et la morphogenèse d'un segment met en jeu les gènes impliqués dans les segments précédents, à partir du mésothorax, en étant modulée par l'activation de nouveaux gènes du complexe (Lewis, 1978 ; Gehring, 1987). Ainsi, la réalisation d'un segment est-elle subordonnée à l'activation des gènes nécessaires à la différenciation des segments antérieurs. On est dans la situation des chambres en enfilade, c'est-à-dire celle de la priorité absolue. Il n'est pas téméraire de parier que les généticiens redécouvriront aussi le principe des priorités statistiques, lorsqu'ils analyseront le contrôle de la morphogenèse de certaines plages de poils bien homologués.

Ainsi apparaît un étroit parallélisme entre les mécanismes génétiques, les phénomènes d'induction embryonnaire et les listes ou même les «arbres» de priorité des organes observés en morphologie externe, c'est-à-dire au niveau cuticulaire. C'est un rapprochement fondamental entre génotype et phénotype.

### Questions en suspens

Au terme de cette exploration sur les critères de polarité en phylogenèse, nous distinguons des données *directes* venant de la paléontologie, dans certains cas favorables, et des données *indirectes*, permettant de déduire les filiations par raisonnement. Parmi les méthodes indirectes, certains critères que nous dirons *intrinsèques* reposent sur des processus biologiques fondamentaux, comme la complexité de l'organisation et certains rapports entre l'ontogenèse et la phylogenèse, bien différents d'une simple récapitulation. D'autres critères sont *extrinsèques* et proviennent de classifications, c'est-à-dire de graphes dont la connexité n'est pas un critère de polarité en soi, mais a le pouvoir de la propager à des ensembles systématiques importants.

L'un des problèmes est celui de la convergence des classifications avec des méthodes fort différentes. Reconnaître des caractères signature ou marques de fabrique renseigne sur les filiations et leur principe s'apparente à celui des enquêtes de romans policiers, où l'on recherche le détail oublié, susceptible de confondre le coupable. Les méthodes moléculaires apportent le même genre d'information spécifique, plus précise s'il le faut, puisqu'elles permettent la reconnaissance en paternité. La taxonomie numérique basée sur des distances euclidiennes ou apparentées, converge vers les mêmes classifications, si elle utilise suffisamment de caractères mesurés sur des structures authentiquement homologues, et cela malgré l'incompatibilité entre ce type de distance et la représentation par des graphes. On conçoit cette convergence vers les mêmes dichotomies de la classification, en introduisant l'idée de spectre signature de certains caractères quantitatifs, et en notant que les informations dont on dispose pour apparenter les espèces sont souvent redondantes. La question demeure cependant de comprendre pourquoi l'on retrouve la même topologie des branchements dans les graphes avec des métriques aussi différentes que des distances euclidiennes et des dénombrements d'événements. On remarquera l'analogie de ce problème avec celui du passage entre génotype et phénotype, mettant en correspondance une information linéaire semblable à une page d'écriture et une architecture tridimensionnelle, où les distances sont calculées au moyen du théorème de Pythagore.

Une autre question préoccupante est le contraste entre les critères de polarité assez rigoureux dans leur principe en géologie (figs. 1 à 3) et le flou de ceux utilisés en biologie évolutive. La complexité, la différenciation ou les parallélismes entre embryologie et évolution prêtent à discussion. Seuls, certains arguments paléontologiques paraissent déterminants et la connexité des graphes de classification permet de flécher le reste de l'évolution. La seule articulation que nous connaissions entre phylogénie et ontogénie est la possibilité d'établir des listes de priorité, reliant l'ordre des caractères apparus au cours du développement aux fréquences de leur réalisation chez les espèces. La question non résolue est de savoir si les hétérochronies et plus généralement les résultats de pressions de sélection, qui s'exercent à tous les stades du développement, ne masqueraient pas dans les phénotypes même embryonnaires une succession d'événements moins visibles, se situant au niveau de l'expression des gènes et des inductions embryonnaires, qui reproduirait l'ordre selon lequel ces mécanismes hiérarchisés se sont instaurés au cours de l'évolution au sein de la lignée des ancêtres. Une espèce qui évolue ne peut faire abstraction de son passé et Grandjean a montré que

les variations des jeunes et des embryons sont souvent beaucoup plus réduites que celles des adultes. On ne touche pas impunément aux premiers mécanismes mis en œuvre dans le développement. Les ajouts ne peuvent tout remettre en cause, mais l'enveloppe phénotypique offre tant de variations, qu'elle dérobe à notre vue l'identité de ces premiers mécanismes. Toutefois, il n'est pas possible de conclure sur un parallélisme entre embryogenèse et évolution au niveau des processus cellulaires, étant donné l'étendue des remaniements dont le génôme est le siège. La lumière viendra de la collaboration entre systématiciens et biologistes cellulaires.

## ANNEXE

### A propos d'un inédit de Pierre Delattre

L'idée d'évolution est présente dans les œuvres de Pierre Delattre (1971 a et b). Cependant, à propos du problème plus particulier de l'évolution des espèces, il n'existe qu'un seul travail inédit, dont la reproduction est présentée plus loin dans ce fascicule. Il s'agit seulement d'une ébauche, mais elle nous paraît essentielle. Cet essai a été déterminé à la suite de conversations avec l'un de ses proches, S. Tillier, sur la systématique et l'évolution de certains Gastéropodes Pulmonés (5).

Ce travail s'inspire à la fois des conceptions cladistes et des mécanismes impliqués au niveau moléculaire. Il étudie des événements irréversibles touchant au patrimoine héréditaire, c'est-à-dire des remaniements suffisamment complexes pour rendre impossible tout retour en arrière. Les mutations considérées par Delattre sont assez importantes pour s'exprimer de manière visible au niveau du phénotype, mais elles n'en sont pas moins des agrégats de ces modifications ponctuelles que mettent en évidence les méthodes de l'évolution moléculaire. Il s'agit donc de « mutations » dans leur sens originel, c'est-à-dire des modifications phénotypiques, relativement macroscopiques et d'emblée héréditaires.

La réversibilité n'est pas exclue dans les événements ponctuels étudiés par les molécularistes. Elle l'est au contraire au niveau où se situe Delattre, ce qui est conforme au cladisme. Par contre, il admet que se reproduise la même évolution dans des lignées différentes, si l'on se réfère par exemple à sa fig. 6. La réversibilité d'une séquence ponctuelle ou la répétition de la même séquence sont des événements aussi improbables l'un que l'autre. Si l'essai de Delattre se conformait exactement

au cladisme, il y aurait lieu d'en tenir compte, mais cela ne change pratiquement rien à l'esprit du travail, qui est la recherche des ancêtres communs et du dénombrement des événements permettant les parcours parmi les plus brefs, rendant compte d'une généalogie et de l'ensemble des cheminements possibles (6). Cela conduit à des considérations numériques portant sur les caractères phénotypiques des espèces proches de celles sur les séquences nucléiques ou peptidiques. Ce travail amorce donc dans son esprit le lien le plus précis qui soit entre les conceptions moléculaires de l'évolution et les méthodes cladistes des systématiciens.

Un deuxième aspect important de ce travail est son esprit thermodynamique, dans le sens de la théorie classique de Boltzmann. En effet, reprenons le résultat important de la formule (21 bis), en le considérant dans le cas des séquences de 0 et de 1. Supposons que le passage d'une espèce 1 à une espèce 2 nécessite C changements en autant de sites différents. Ces changements étant permutable, il y a C! chemins minima reliant 1 et 2. Si nous découvrons une espèce intermédiaire M sur l'un des chemins de 1 à 2, il y aura C1 changements élémentaires de 1 à M et C2 changements élémentaires de M à 2, les C1 changements étant tous différents des C2 autres, de sorte que l'on a :  $C = C1 + C2$ . Il y a C1! chemins de 1 à M et C2! chemins de M à 2. La proportion des chemins de 1 à 2, passant par M sera donc  $C1! C2! / C!$  (à comparer à la formule 21 bis, plus complexe, mais plus complète de Delattre). Plus C1 sera voisin de C, c'est-à-dire plus l sera proche de l'espèce 2, plus le rapport avoisinera 1. Dans ce cas, l'espèce intermédiaire apporte peu d'information supplémentaire sur le chemin choisi entre 1 et 2. Elle en apporte beaucoup plus, si elle se situe à des distances pratiquement égales de 1 et 2, parce que le nombre de chemins possibles C1! C2! est beaucoup plus réduit par rapport au nombre total C! de chemins entre 1 et 2.

Cette situation rappelle celle d'un gaz avec N molécules dont N1 sont présentes dans un compartiment et N2 dans un autre. On a  $N = N1 + N2$  et il y aura au total N! permutations possibles de l'ensemble des molécules, avec N1! permutations des molécules entre elles, dans le premier compartiment, et N2! dans le second. La probabilité de la complexion N1, N2, sera donc proportionnelle à  $N! / N1! N2!$ , la complexion la plus probable étant celle où  $N1 = N2$ .

Les deux quotients que nous avons examinés apparaissent sous des écritures inverses l'une de l'autre :  $C1! C2! / C!$  et  $N! / N1! N2!$ . En effet la complexion  $N1 = N2$  est la plus répandue et la spécifier apporte relativement peu d'information. Au contraire, le cas  $C1 = C2$  spécifie les chemins correspondant à l'une des complexions C1, C2



parmi les plus nombreuses et l'apport informatif est maximum. On montre que  $\log(N!/N1!.N2!)$  a la valeur d'une entropie. Nous pensons donc que  $(C1 !.C2 ! / C!)$  est l'analogie d'une néguentropie.

Le travail de Pierre Delattre est adapté à la situation réelle des systématiciens et il a été effectivement utilisé par S. Tillier. Il situe de manière très explicite la manipulation des données sur les espèces dans le contexte de la théorie de l'information.

### Notes

(1) Un inédit de Pierre Delattre est publié dans la présente livraison de la revue. Dans l'esprit de l'auteur, il s'agissait d'une esquisse, mais elle introduit de manière novatrice les formalismes à développer dans les questions de taxinomie évolutive.

(2) Un volume récemment paru de l'Encyclopédie Diderot, intitulé "l'Ordre et la Diversité du Vivant" rend assez bien le climat des débats en cours.

(3) L'exact retour en arrière et l'évolution parallèle rigoureuse dans deux lignées distinctes sont improbables. Retour et parallélisme sont-ils exclus s'ils interviennent sous forme approximative ? Les avis sont partagés. Des lignées voisines pourraient évoluer en parallèle en raison de modifications du milieu atteignant plusieurs lignées à la fois, ou parce que le hasard des mutations n'est pas celui que l'on prête aux molécules d'un gaz parfait. Les diverses mutations ont des probabilités différentes et ne se produisent pas en général à parts égales dans un sens et dans l'autre. L'évolution du patrimoine génétique n'est pas forcément imputable à la seule sélection naturelle.

(4) Quand le fléchage est réalisé sur un graphe, ne serait-ce que de manière locale, cette correspondance relie deux ordres dans le temps : celui de certaines étapes du développement et une série d'événements intervenus dans l'évolution des ascendants. Il peut s'agir d'un parallélisme entre les deux ordres ou, au contraire, d'une inversion, mais des relations plus complexes ne manquent pas (Grandjean, 1957).

(5) Pierre Delattre aurait certainement souhaité reprendre ce texte et lui ajouter une discussion avec une bibliographie situant son approche par rapport aux autres conceptions numériques. Dans l'état, ce travail apporte une réponse à des questions importantes en systématique, en introduisant une axiomatique conforme à la pratique des recherches sur la filiation des espèces.

(6) En prenant en compte certains parallélismes, cette étude s'aligne sur les conceptions de nombreux biologistes aujourd'hui, dont Tillier. Celui-ci propose notamment de considérer que "l'apparition d'un même état apomorphe dans deux taxons est d'autant plus probable qu'ils sont proches parents" (Tillier, 1985, 1986).

### Bibliographie

BERR G.R. de, *Embryologie et Evolution*, traduit par J. Rostand, Amédée Legrand, Paris (1933).

BEER G.R. de, *Embryos and Ancestors*, Clarendon Pr., Oxford (1940).

BOULIGAND Y., Sur l'organisation des Lamippides, Copépodes parasites des Octocoralliaires (Première note), *Vie et Milieu*, 11 : 335-380 (1960).

BOULIGAND Y., Notes sur la famille des Lamippidae, *Crustaceana*, 1 : 258-278 (1960) ; 2 : 40-52 (1961) ; 8 : 3-14 (1965).

BOULIGAND Y., Recherches récentes sur les Copépodes associés aux Anthozoaires, *The Cnidaria and their evolution*, W. J. Rees ed., Academic Press., *Symp. Zool. Soc., London*, 16 : 267-306 (1966).

BOULIGAND Y., Liquid crystalline order in biological materials. In : *Liquid Crystalline Order in Polymers* (ed. A. Blumstein), Chap. 8 : 261-297, Academic Press (1978). Article ultérieurement publié en russe.

BOULIGAND Y., La priorité des organes selon François Grandjean : une articulation précise entre ontogenèse et phylogenèse. *Ontogenèse et Evolution*. Dijon, Coll. International C.N.R.S. *Geobios*, sous presse (1989).

CALOW P., *Evolutionary Principles*, Blackie, Glasgow & London ; U.S.A. : Chapman & Hall, 1 vol., 108 p. (1983).

COINEAU Y., Eléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des *Caeculidae* (Acariens), *Mém. Muséum Nat. Hist. Nat.*, A. 81 : 1-299 (1974).

COINEAU Y., Introduction à l'étude des microarthropodes du sol et de ses annexes. Documents pour l'Enseignement Pratique de l'Ecologie 1 vol. Doin, Paris : 57-83 (1976).

DELATTRE P., *Systèmes, Structure, Fonction, Evolution. Essai d'Analyse Epistémologique. Recherche Interdisciplinaire*, Maloine, Paris, 1 vol. : 185 p. (1971).

DELATTRE P., *L'Evolution des Systèmes Moléculaires, Ibid.*, 1 vol. : 194 p. (1971).

DELATTRE P., Sur la recherche des filiations en phylogenèse, Inédit. (1982).

DUPUIS Cl., Permanence et actualité de la systématique : La «Systématique phylogénétique» de W. Hennig» (Historique, discussion, choix de références). *Cahiers des Naturalistes*, 34 : 1-72 (1978).

GEHRING W.J. Homeotic genes, the homeobox, and the spatial organization of the embryo. *The Harvey Lectures. Series*. 81 : 153-172 (1987).

GENERMONT J., Trois conceptions modernes en taxinomie : taxinomie cladistique, taxinomie évolutive et taxinomie phénétique. *L'Année Biologique*, 19 : 19-40 (1980).

- GOULD S.J., *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap (1977).
- GRANDJEAN F., La répartition asymétrique des organes aléatoires. *Comptes Rendus Acad. Sci.*, Paris, 208 : 861-864 (1939).
- GRANDJEAN F., Les méthodes pour établir les listes de priorité et la concordance de leurs résultats. *Comptes Rendus Acad. Sci.*, Paris, 214 : 729-733 (1942).
- GRANDJEAN F., Priorité absolue et statistique en biologie. *Comptes Rendus Séanc. Soc. Phys. Hist. Nat.* Genève, 60 : 135-139 (1943).
- GRANDJEAN F., L'Evolution selon l'âge, *Archive des Sciences*, Genève, 10 : 477-526 (1957).
- GRANDJEAN F., Complete Acarological Works, 7 Vol., L. van der Hammen éd., W. Junk B.V. Publ., La Hague (1972-1976).
- HENNIG W., *Phylogenetic Systematics*, 1 vol. 263 p., Illinois Univ. Pr., Urbana, Chicago, Londres (1966).
- LEWIS E.B. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature*, 276 : 565-570 (1978).
- MORET L., *Précis de Géologie*, 1 vol. : 637 p., Masson, Paris (1947).
- PERRIER P., *Cours Élémentaire de Zoologie*, 1 vol., 871 p., Masson, Paris, (1921).
- PETIT C. et ZUCKERKANDL E., *Génétique des Populations. Evolution Moléculaire*, Coll. Méthodes, Hermann, Paris, 1 vol. : 278 p. (1976).
- SENGEL P., Morphogenesis of Skin, Cambridge Univ. Pr. (1975).
- SPEMANN H., Embryonic Development and induction, New Haven, Yale Univ. Pr. (1938), réimprimé, Hafner, New-York (1938).
- TASSY P. (ouvrage sous la direction de), «L'Ordre et la Diversité du Vivant» Nouvelle Encyclopédie des Sciences et des Techniques, Fayard, Fondation Diderot, 1 vol. 289 p. (1986).
- TILLIER S. Relationships of Gymnomorph Gastropods. *Zool. J. Linnean Soc.*, 82 : 345-382 (1984).
- TILLIER S., Morphologie comparée, phylogénie et classification des Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores (Mollusca). *Thèse d'Etat, MNHN et Paris VI* : 236 p., 10 tableaux, 704 figures (1985).
- TILLIER S., Reconstruction des phylogénies et théories de l'évolution. Dans «L'ordre et la Diversité du Vivant», P. Tassy éd., Fayard : 207-213 (1986).

## LES THERAPEUTIQUES BIPOLAIRES (passé (?), présent et avenir de la médecine)

Elie BERNARD-WEIL

C.H.U. Pitié-Salpêtrière <sup>1</sup>

### Résumé

Dans le cadre de la systémique dite ago-antagoniste, des thérapies bipolaires ont été mises au point, associant deux hormones connues pour leurs actions de sens opposé. Cette pratique est légitimée, d'une part par les échecs de la thérapie avec une seule de ces hormones qui, d'après les expérimentations *in vitro* aurait dû être efficace, d'autre part par le recours à un type de rationalité oubliée plutôt que nouvelle, et qui peut, empiriquement et mathématiquement, montrer le bien-fondé de ces tentatives. L'exemple du traitement bipolaire (vasopressine, corticoïdes) des astrocytomes grade II est proposé. Ce type d'approche pourrait investir une grande partie du champ de la cancérologie, il est à supposer qu'elle intéresse aussi d'autres champs de la médecine et, d'une manière générale, les stratégies en sciences humaines susceptibles d'éviter les effets pervers de certaines stratégies unilatérales.

### Abstract

Within the agonistic antagonistic system theory, some bipolar therapies have been elaborated, using two agents known for their actions of opposite type. Such a *praxis* was justified, on one hand by the failure of therapies with one agent only (which should have been effective according to *in vitro* experiments), on the other hand by resorting to a kind of rationality, forgotten more than truly new, that could point out the well grounded of

1. CNEMATER, Clinique Neuro-Chirurgicale de l'Hôpital de la Pitié, 83, Bd. de l'Hôpital, 75013 Paris.