



Paléontologie générale, systématique et évolution (Analyse phylogénétique)

## Une histoire de géométrie et de finesse (ou : comment parler de phylogénétique ?)

*A story of geometry and finesse (or: do you speak phylogenetics?)*

Pascal Tassy

USM203/UMR7207 CR2P, département histoire de la Terre, Muséum national d'histoire naturelle, CP 38, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

### INFO ARTICLE

*Historique de l'article :*

Reçu le 2 mai 2011

Accepté après révision 10 mai 2011

Disponible sur internet le 28 juin 2011

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

*Mots clés :*

Phylogénie

Cladistique

Maximum de vraisemblance

Méthode bayésienne

Parcimonie

*Keywords:*

Phylogeny

Cladistics

Parsimony

Maximum likelihood

Bayesian method

### RÉSUMÉ

Le développement des méthodes phylogénétiques au début des années 1970 est évoqué au moyen de l'image pascalienne empruntée à Armand de Ricqlès et remontant à 1975 : le triomphe de l'esprit de géométrie sur l'esprit de finesse. L'émergence et la consolidation de la cladistique correspondent à l'esprit de géométrie (le principe de congruence de Hennig – images phylogénétiques congruentes – est emprunté à la géométrie même). Cependant, la finesse anatomique étant garante de la qualité d'une matrice de données taxons  $\times$  caractères, l'aspect qualitatif des arbres parcimonieux n'a jamais été absent. Les approches statistiques probabilistes, munies de mathématiques sophistiquées, se sont ensuite peu à peu imposées à la suite de débats où les polémiques n'étaient pas absentes. L'omniprésence actuelle des approches moléculaires probabilistes n'est pas sans ambiguïté et pose à nouveau la question de l'alternative : finesse ou géométrie des modèles évolutifs.

© 2011 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### ABSTRACT

The development of phylogenetic methods since the beginning of the 1970s is analyzed through Armand de Ricqlès' comment, in 1975, on the triumph of the spirit of geometry over the spirit of finesse. Cladistics was then compared to geometry (Hennig's congruence [i.e. congruent character-state trees]). However, the qualitative aspect of anatomy (spirit of finesse) warrants the quality of a taxon  $\times$  character matrix so that minimal length trees were never devoid of finesse. Statistical approaches, especially maximum likelihood and Bayesian methods, with sophisticated mathematics (more rigorous geometry?), have reached a wide acceptance after years of debates hindered by polemics. The molecular trees based on these approaches are now dominating the phylogenetic literature, although these trees too include some ambiguity so that one can wonder: do evolutionary models belong to geometry or finesse?

© 2011 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

### Abridged English version

In a review of the book "Interrelationships of Fishes" (Greenwood et al., 1973), Armand de Ricqlès qualified the raising of Hennig's phylogenetic method as the "triumph of the spirit of geometry upon the spirit of finesse" (Anonyme,

Adresse e-mail : [ptassy@mnhn.fr](mailto:ptassy@mnhn.fr)

1975), thereby quoting the French philosopher Pascal. Both spirits are contrasted in this evocation of the development of phylogenetics during the last 40 years.

Hennig based his schemes of phylogenetic argumentation (later called cladograms) on the principle of congruence among hypotheses of homology/synapomorphy, a geometric concept in essence (Hennig, 1966). Conversely, evolutionary trees (actual scenarios rather than trees), with their spirit of finesse, their relaxed logics, their subtle authoritative statements, were based on both intuitive approach of homology and direct reading in the stratigraphic dimension (Simpson, 1961). After the reference to congruence was promptly replaced by reference to parsimony (i.e. the same picture seen differently), cladistics seemed then to grow unconstrained, although critics never ceased.

Critics of cladistics were of various schools. On the one hand, some anatomists claimed that poor anatomy could not yield good phylogeny. Among them, dating from the period of triumphant cladistics, Jarvik's comment (Jarvik, 1981) on the cladistic study of dipnoans and tetrapods (Rosen et al., 1981) is used because it is particularly representative of such criticisms (in this study the taxon most closely related to tetrapods was not any extinct osteolepiform, as usually thought, but rather the dipnoans). Yet these criticisms mixed character analysis and methodology, and in that case, Jarvik's methodology was his own previous phylogenetic hypotheses doomed to be protected (an usual strategy found in debates of any time). Anyway, these criticisms demonstrate that cladists could not escape from the spirit of finesse since they were tied to delicate inspection of anatomical features.

On the other hand, statisticians criticized cladistics on the basis of its poor geometry: probabilistic approaches were presented as better choice for phylogeny reconstruction (Felsenstein, 1978; Harper, 1979). For 20 years a partial presentation of four-taxon-statement – ((AB)(CD)) – was supposed to summarize the basic problem of phylogeny reconstruction (Felsenstein, 1978). If the probability of changes  $P$  for taxa A and C is  $\gg$  the probability of changes  $p$  for taxa B and D, parsimony will give the tree ((AC)(BD)). The other alternative (the tree is ((AC)(BD)) and  $P$  for taxa A and C is  $\gg$   $p$  for taxa B and D) and its consequences were discussed only 20 years after (Siddall, 1998). In the meantime the conclusion was: parsimony is inconsistent (or, said more roughly, wrong). Yet, finally, the finesse of evolutionary models was used to indicate the limits of such probability methods (Kim and Sanderson, 2008; Siddall, 1998).

Possibly, a geometric approach inherited from both Hennig's congruence and pattern cladistics (Nelson and Platnick, 1991) is Three-item analysis (3ia), based on a hierarchical representation of hypotheses of homology, surprisingly still in infancy today (Zaragüeta-Bagils and Bourdon, 2006).

Besides loud critics of both parsimony and morphological data (Springer et al., 2005, 2007), an example is discussed to pinpoint some contemporary dead ends. The resurrection of the monophyly of Pisces through mitogenomes phylogeny exemplifies the limits of both mole-

cular characters and statistical methods (Arnason et al., 2004).

A moderate and perhaps sound attitude is to encourage future studies not only with Bayesian methods and AGCT but also with parsimony and morpho-anatomy, a pluralistic viewpoint that should not be so difficult to endorse.

## L'histoire

Pour aujourd'hui, l'histoire commencera en 1975, à l'occasion de la publication d'un compte rendu d'ouvrage dans *La Recherche* (Anonyme, 1975). Un compte rendu anonyme – comme c'était de règle à l'époque dans la revue – des actes d'un colloque intitulé « Interrelationships of Fishes » (Greenwood et al., 1973). De quoi s'agissait-il? D'un colloque où les systématiciens ichtyologistes et paléo-ichtyologistes appliquaient les principes hennigiens d'analyse phylogénétique. Cet ouvrage assumait, entre autres, la désintégration du taxon Pisces, taxon non monophylétique, ce qui, au demeurant, n'empêchait pas tout un chacun de parler de poissons dans le langage courant et dans les poissonneries.

À l'époque, alors que la systématique phylogénétique était née de l'entomologie, le taxon phare où s'exerçaient les travaux pratiques était celui des Vertébrata, en partie pour des raisons de sociologie universitaire, développées ailleurs (Tassy, 2004). Comme les premières différenciations des Vertébrata impliquent des formes aquatiques, c'est tout naturellement qu'ichtyologistes et paléo-ichtyologistes furent les pionniers de ce que l'on appellera très vite le cladisme ou la cladistique. C'est un colloque de la Fondation Nobel datant de 1967, qui fut l'agent catalyseur (Ørvig, 1968).

Dans les commentaires consacrés à « Interrelationships of Fishes », on pouvait notamment lire ces appréciations méthodologiques générales : « On ne peut manquer d'être frappé (...) de l'impact considérable des idées de Hennig » ; le renouveau incarné par la systématique phylogénétique revenait au « triomphe (...) de l'esprit de géométrie sur l'esprit de finesse » (Anonyme, 1975).

L'anonyme de service, on le sait désormais, était Armand de Ricqlès qui exerçait alors ses talents d'enseignant-chercheur à l'Université Paris 7 (future Université Denis-Diderot).

L'image est belle et judicieuse. D'un côté, la géométrie du principe, des raisonnements, des matrices hennigiennes, de l'autre la finesse des jugements phylogénétiques des systématiciens évolutionnistes. La superposition d'arbres de chaque caractère pour obtenir l'arbre qui synthétise tous les arbres est une opération géométrique qui s'apparente à la congruence. Le principe de la congruence (*congruence* en anglais, *Kongruenz* en allemand) est clairement affiché dans l'œuvre fondatrice (Hennig, 1966). Nous sommes donc bien dans l'esprit de géométrie.

Ce « triomphe » était encore à venir en 1973 et l'anonyme de *La Recherche* s'engageait sur le terrain de la prédiction, de l'anticipation. Il s'agissait bien d'un triomphe intellectuel mais, on le sait, le triomphe disciplinaire suivit et la phylogénétique a pu renaître juste après que la phénétique, bardée de mathématiques, eut contesté la systématique

évolutionniste et exhorté les systématiens à abandonner les idées phylogénétiques jugées totalement arbitraires, parce que non quantifiables.

Faut-il revenir sur l'épisode phénétique ? Le calcul de la ressemblance entre paires de taxons – la similitude globale – fut proposé pour remplacer la recherche des homologies. Était-ce là une approche géométrique ou bien « une excursion dans la futilité » (comme le déclara en 1964 Herbert Ross, futur président de l'influente Society of Systematic Zoology, et comme il le fut rappelé avec gourmandise quelques années plus tard) (Hull, 1988) ?

Il n'en reste pas moins vrai que la dureté géométrique des schémas hennigiens s'opposa à son tour à la finesse, voire la mollesse, des schémas évolutionnistes, fondés aussi bien sur une approche intuitive de l'homologie, que sur une lecture directe des archives stratigraphiques (Simpson, 1961).

Dans les années 1970, le biologiste Søren Løvtrup est allé assez loin dans la géométrie, en axiomatisant les principes hennigiens, notamment dans deux ouvrages. En 1974, il formalise le raisonnement cladistique en prémisses P1-P22, et conclusions C1-42 (Løvtrup, 1974). Trois ans après, il expose la logique de la phylogénétique en théorèmes T1-62, axiomes A1-12 et définitions D1-21 qui s'enchaînent logiquement (Løvtrup, 1977).

Cependant, le concept géométrique de congruence a été vite supplanté dans la vulgate des systématiens phylogénéticiens par celui de parcimonie, tout aussi géométrique, et pas seulement au sens figuré.

La superposition des images liées, chacune, à un caractère, laissa en effet la place à la distance Manhattan, celle qui permet de calculer (en termes de caractères individuels) la distance phylogénétique entre deux taxons, c'est-à-dire leur distance via leur ancêtre commun : l'angle droit (distance patristique) à la place de la diagonale (distance euclidienne). On est toujours dans la géométrie absolue. La popularité du principe de parcimonie sur celui de congruence doit beaucoup (sinon tout) au développement de l'informatique puis des ordinateurs portables, lorsque l'on s'est rendu compte que le cladogramme hennigien pouvait être assimilé à un arbre de longueur minimale (Farris et al., 1970).

Tout ne s'est pas fait sans mal, mais après quelques années de débats, souvent fort pittoresques (Hull, 1988 ; Thuillier, 1981), la cladistique informatisée – l'analyse de parcimonie – a longtemps représenté le nec plus ultra de la phylogénétique.

À cause du brio d'enseignants-chercheurs tels que Robert Hoffstetter à l'Université Paris 6 (future Université Pierre-et-Marie-Curie) et précisément Armand de Ricqlès, dont le métier est de faire du prosélytisme, la cladistique devint LA méthode, sans doute au-delà de leurs propres espérances. L'équation « Schéma d'argumentation phylogénétique = cladogramme = maximisation des synapomorphies = arbre de longueur minimale » fut assénée sur le crâne des évolutionnistes en herbe. Les paléontologues ne considéraient plus les caractères paléontologiques comme réduits à la succession stratigraphique, mais comme nécessitant une analyse comparative autonome, fine et précise, y compris les caractères paléohistologiques

liés à la croissance et au développement (Ricqlès et Taquet, 1982). Deux décennies plus tard, Ricqlès (comm. pers.) se demandait si les étudiants n'allaient pas finir par s'opposer à la cladistique, devenue omniprésente, comme l'avaient fait les étudiants, devenus professionnels, face au discours de la systématique évolutionniste de la synthèse moderne qui, de fait, avait subi un choc terrible et fatal. Bref, allait-on vers un nouveau choc ? Ces craintes étaient fondées, d'une certaine manière, car la domination de la parcimonie ne fut que relative en dépit des apparences. Cependant, plus que les étudiants en phylogénétique ce sont les contempteurs de la cladistique appartenant aux sphères statistiques qui furent à l'œuvre.

Car les statisticiens, échaudés par l'épisode phénétique, se lançaient dans les approches nouvelles dès la fin des années 70, en souhaitant l'avènement d'une autre mathématique, d'une autre géométrie, la géométrie probabiliste, affirmant qu'en réalité la cladistique, ou la parcimonie, comme on voudra, tenait en réalité de l'esprit de finesse et n'avait fait qu'usurper cette dénomination de « géométrie » (Felsenstein, 1978 ; Harper, 1979).

Ils avaient un peu raison, il faut bien en convenir. Toutefois, ce sont les anatomistes qui se sont manifestés les premiers. En effet, en 1981, Jarvik, à propos d'ostéichthyens, de choanates, de crossoptérygiens, de sarcoptérygiens, avait remarquablement mis en évidence l'aspect profondément subtil, délicat, minutieux, détaillé, quasi imperceptible, bref anatomique, de l'analyse des caractères, le fondement de la cladistique. Car cette dernière, malgré ses matrices redoutées par les poètes, reposait entièrement sur l'observation et la description de caractères anatomiques nécessitant une finesse d'observation propre à la discipline, depuis que l'anatomie comparée est l'anatomie comparée. Dans son extraordinaire et terrible critique d'un article qui, réévaluant les dipneustes, concluait à une parenté éloignée entre les différents ostéolépiformes et les tétrapodes (Rosen et al., 1981), Jarvik (1981) délivra un cours d'anatomie d'une grande... finesse. Le propos n'était cependant pas totalement dénué de parti pris, car il ne s'agissait pas seulement de discuter d'anatomie, mais de clouer au pilori la cladistique et de défendre au passage ses propres idées sur la différenciation des tétrapodes. Citons l'hypothèse, de l'origine polyphylétique, à partir des ostéolépiformes, non seulement des tétrapodes (les urodèles dérivant des porolépiformes), mais aussi des amniotes (Jarvik, 1960). De la sorte, la remarque acerbe de Jarvik adressée à Rosen et ses collaborateurs est à double tranchant : « it may be justified to ask what these unreliable cladistic speculations are good for » (Jarvik, 1981). Ce mélange des genres est assez fréquent : on veut mettre en cause une méthode et l'on parle de caractères ; on veut contester telle observation morpho-anatomique et l'on parle de la méthode qui est utilisée pour en tirer des conclusions systématiques ; on veut contester une hypothèse phylogénétique mais, en réalité, on n'est mû que par la volonté de protéger sa propre hypothèse.

Bref, la discussion anatomique menée par Jarvik fut décapante vis-à-vis de bien des caractères interprétés par Rosen et ses collaborateurs, et de leur conclusion, selon laquelle les dipneustes seraient plus proches parents des tétrapodes que n'importe lequel des « ostéolépiformes »

(au passage la minimisation, par les quatre cladistes, de l'apport de la paléontologie pour résoudre des problèmes phylogénétiques relatifs à des événements datant de 350 à 400 Ma était bel et bien une immense provocation). Jarvik conclut ses commentaires par une fable tirée de l'histoire d'Andersen, *Les habits neufs de l'empereur*. Montrez mes figures anatomiques de 1942 et de 1980 (le palais et la mandibule d'*Eusthenopteron* et des tétrapodes) à un enfant – écrit-il – et ce dernier, comme l'enfant du conte d'Andersen, saura dire la vérité (On sait que, dans le conte d'Andersen, les gens de cour se refusent à dire la vérité, de peur de passer pour des imbéciles – seul l'enfant s'exprime). Une conclusion narquoise qui, toutefois, laisse aussi entendre qu'un enfant sans la moindre notion anatomique peut avoir un quelconque avis sur la question, une manière de dire que la science importe peu : les évidences sautent aux yeux !

Au passage, je signale une variante de l'hypothèse polyphylétique, cette fois vis-à-vis des Vertebrata : neuf grands groupes émergent et évoluant en parallèle à partir d'une souche précambrienne inconnue (Bjerring, 1984). À l'évidence, les systématiciens jamais en manque d'imagination ont besoin d'un critère contraignant, afin d'organiser leurs observations anatomiques et en tirer des hypothèses phylogénétiques testables. Ce critère, Hennig l'a évoqué de différentes façons : la recherche des groupes frères, des *Schwestergruppen*. Je citerai un mot de 1969 précisément traduit en 1981, année où Jarvik pourfend Rosen et les cladistes : « These goals [the elucidation of sister-group relationships] need to be recognized and consciously followed. If this is not done, then the steady increase in the number of descriptions (...) will not shed any light on the problems of classification and phylogeny. On the contrary, it will only lead to an increasingly chaotic array of different opinions » (Hennig, 1981).

Certes, on en convient désormais, la cladistique, malgré ses algorithmes, est aussi affaire de finesse, d'analyse anatomique. Cet aspect qualitatif, fondamental, fut avancé – notamment par les statisticiens – pour rejeter les approches de parcimonie au profit d'une approche véritablement mathématique, mais hors des ornières phénetiques : l'approche probabiliste avec les méthodes de maximum de vraisemblance et bayésiennes.

Aujourd'hui, les approches probabilistes sont largement majoritaires, si l'on tient compte de la production globale d'arbres phylogénétiques, dominée par les arbres moléculaires ; autrement dit, les méthodes probabilistes (aussi appelées méthodes de modèle ou de modélisation) ont submergé les méthodes de parcimonie.

La question que l'on peut se poser est la suivante : est-ce à cause de la méthode ou bien des caractères ? Est-ce une question d'algorithme ou de nucléotide ? De fait, l'ontologie des caractères moléculaires a finalement donné lieu à infiniment moins de discussions que les méthodes utilisées. À ce sujet, la nécessité d'estimer le poids des différents types de substitution de nucléotides s'est vite imposée. Cela explique en partie que la pondération s'est muée en modélisation, ouvrant la voie aux méthodes probabilistes. C'est toutefois indépendamment de la nature des caractères moléculaires, que la mise en cause probabiliste de la parcimonie fut avancée dès les années 70 (Felsenstein,

1978 ; Harper, 1979). Comme on peut s'y attendre, le débat ne fut pas seulement engagé sur le plan scientifique, la polémique en fut, et cela provoqua autant d'émulation que de ravages. Les simulations sur quatre taxons ont été florissantes pendant des décennies, afin de prouver quelle était la meilleure méthode.

Le problème fut d'abord posé (Felsenstein, 1978) d'une façon que l'on peut aujourd'hui juger biaisée. Selon cet auteur, on peut affirmer que si les parentés sont de type ((AB)(CD)) et les probabilités de transformations, des caractères sont P chez A et C, et p chez B et D, avec  $P \gg p$ , la parcimonie donnera comme résultat ((AC)(BD)) – une erreur – tandis qu'une méthode intégrant un modèle probabiliste de transformation ne se trompera pas. De là est venue l'expression « attraction des longues branches » (ici les branches A et C) qui passa longtemps pour le seul problème phylogénétique digne de ce nom. Autrement dit, dans un arbre obtenu par parcimonie, deux longues branches ne peuvent être que suspectes. Il existerait donc un arbre vrai que certaines méthodes peineraient à découvrir. La notion d'« arbre vrai » a été fructueuse en matière de simulation, servant à éprouver robustesse et fiabilité des méthodes (les simulations furent cependant fondées sur le seul exemple de Felsenstein, et cela pendant 20 ans) ; ce serait pourtant une erreur de conclure que l'arbre vrai est devenu une notion épistémologique valide en phylogénétique empirique et qu'il aurait remplacé l'hypothèse réfutable.

Des molécularistes intéressés par les premières dichotomies chez les vivants furent déçus tout autant par la problématique de l'arbre, que par les caractères moléculaires saturés et l'attraction des longues branches. Abandonnant la notion d'arbre, ils ont appelé à une « phylogénie postmoderne » (Bapteste, 2007), sans abandonner celle de caractère moléculaire (comment, en effet, se dispenser de cette seule source de données, sachant que les traits morpho-anatomiques sont vite épuisés en microbiologie). Cette phylogénie postmoderne est un réseau mais, en ce qui concerne l'arbre universel du vivant, c'est un réseau qui se laisse superposer assez convenablement à l'arbre (Theobald, 2010). D'autres biologistes des molécules se sont intéressés au caractère moléculaire et, par exemple, ont abandonné la notion d'homologie moléculaire, ou plus exactement la phase primaire d'alignement multiple de séquences, en arguant que la qualité de ces alignements ne peut pas être estimée (c'est l'« optimisation directe » qui opère « without the use of multiple sequence alignment ») (Wheeler, 1996). La plupart, cependant, ont produit, et produisent, une multitude d'arbres construits à partir de données moléculaires, organisées au moyen de l'alignement multiple et où les substitutions nucléotidiques sont modélisées et traitées par des méthodes probabilistes.

En tout cas, il reste une chose : de nombreux biologistes ont retenu du débat initié par Felsenstein que la parcimonie était une méthode pouvant intrinsèquement donner des résultats erronés, à l'inverse d'autres méthodes, notamment probabilistes.

Tout de même, un statisticien comme Felsenstein n'aurait jamais dû poser le problème ainsi qu'il l'a fait. Il aurait dû s'appuyer sur les deux cas de figure (les deux



seuls, il n'y en a pas d'autre) qui se présentent en théorie et éprouver les méthodes vis-à-vis des deux cas en même temps. L'autre branche de l'alternative est la suivante : si les parentés sont ((AB)(CD)) et les probabilités sont P chez A et chez B >> p chez C et chez D, la parcimonie donne le résultat non erroné (AB) et toute modélisation pouvant séparer A de B, en raison de la probabilité élevée P, serait source d'erreur. Cela n'a pas été présenté ainsi et il s'est passé 20 années de répétition du même schéma, avant qu'un systématique se donne la peine de parler, enfin, de « répulsion des longues branches » (Siddall, 1998). Vingt ans de débats sur une discussion partielle, c'est impressionnant. C'est même – avec le recul de l'histoire – assez incompréhensible, surtout si l'on se souvient de l'affirmation d'Edgar Allan Poe sur la question : « Il n'existe pas de cas où nous ne puissions employer (...), ensemble, les termes Attraction et Répulsion, comme expressions de logique équivalente et conséquemment convertible » (Poe, 2007). Et ce n'est que récemment, que l'on peut lire des phrases raisonnables et nuancées sur la question des proesses et faiblesses des méthodes de parcimonie (MP) et probabilistes (ML) : « The argument is not whether certain classes of methods always outperform other classes of methods but rather when this happens. Within the high-dimensional space of model-parameters (say the gncm space), it is well established that MP fails to be consistent in part of this space, and ML and certain Bayesian methods fail to be consistent in other parts of this space » (Kim et Sanderson, 2008).

Faut-il maintenant considérer qu'il y a plus de géométrie, de vraie géométrie dans les approches probabilistes ? Ou, au contraire, que les modèles évolutifs des substitutions de nucléotides sont des approches pleines de finesse qui conditionnent les méthodes probabilistes, et ne sont, au fond, qu'un perfectionnement de la notion de pondération qui déjà à la fin des années 60 jetait de la souplesse dans le calcul des arbres de longueur minimale ?

Faut-il donc conclure aujourd'hui : finesse partout, géométrie nulle part ? À mes yeux, si l'on s'attache à rechercher de vraies méthodes géométriques (mais le faut-il ?), c'est du côté de l'analyse-à-trois-éléments héritée du TTS des cladistes structuraux (Nelson et Platnick, 1991) que l'on peut se diriger. Cette méthode géométrique (qui n'exclut pas la finesse de l'analyse des caractères en amont) dont l'algorithme réalise la recherche hennigienne de la congruence, est une méthode ultra-minoritaire, où la représentation hiérarchique des hypothèses d'homologie permet la superposition des hypothèses de parenté de type : (A(BC)) et remplace la maximisation des synapomorphies liée au calcul de l'arbre le plus court (Zaragüeta-Bagils et Bourdon, 2006). Il est vrai que cette approche cherche essentiellement sa justification sur une épistémologie de la notion de hiérarchie mathématique, ce qui peut paraître aujourd'hui un handicap pour pénétrer dans les laboratoires : l'âge d'or des débats sur la nature hypothético-déductive ou non de la systématique est derrière nous, semble-t-il.

Je finirai comme j'ai commencé : par les poissons. En 1973 « Interrelationships of Fishes » prouvait que les « fishes » n'étaient pas un clade, finie la classe des Pisces. Toutes les publications depuis cette époque et notamment ces dix dernières années dans *Nature* (où il semble que

les paléo-ichtyologistes font un lobbying efficace), nous font découvrir au Dévonien des formes aquatiques dont les caractères squelettiques ne se conçoivent que dans un contexte de sarcoptérygiens et de tétrapodomorphes. Tout ça n'est peut-être qu'un leurre. L'avenir est aux caractères moléculaires, à la génomique, à la comparaison des génomes complets et aux modèles probabilistes. En 2004, grâce au génome mitochondrial, nous avons appris que « a fish is a fish » (Arnason et al., 2004) et que les Pisces formaient un groupe monophylétique. À croire en tout cas que le temps n'est pas une flèche mais un cercle et que l'histoire est un éternel recommencement ! Avec, en prime dans la mise en cause des cladogrammes morphologiques, une jolie résurgence de la pensée gradiste : « The mt tree is inconsistent with the common notion of evolution from cartilaginous fishes to ray-finned fishes and from here to lobe-finned fishes (lungfishes and coelacanth) and tetrapods » (Arnason et al., 2004).

Les années suivantes, d'autres collègues enfonçaient le clou : sachant que la parcimonie est mauvaise et que les derniers utilisateurs de la parcimonie sont les morphologistes il convient à la fois de dénoncer « the pathologic behavior of parsimony » (Springer et al., 2005) et rappeler le « failure of morphological data » (Springer et al., 2007), des conseils que l'on jugera peu nuancés. Cela dit, vis-à-vis de problèmes phylogénétiques dont les événements remontent à quelques centaines de millions d'années, la saturation de l'ADNmt n'est un secret pour personne ; j'ai demandé à des collègues ichtyologistes ce qu'il fallait penser de la monophylie des Pisces sensu Arnason et al. et j'ai rencontré beaucoup de scepticisme : un euphémisme.

En conclusion, si l'on préfère la finesse à la géométrie ou – surtout – si l'on aime associer les deux, il convient de ne pas écouter n'importe quelle sirène et de continuer, malgré tout, à étudier des caractères, des caractères morpho-anatomiques, aussi, car la vie se résout à la fois en AGCT/U et en organismes : un point de vue pluraliste dont on ne voit pas pourquoi il devrait susciter des controverses.

## Références

- Anonyme, 1975. Analyse de « Interrelationships of Fishes », Greenwood, P.H., Miles, R.S., Patterson, C., (Eds). La Recherche 53, 190.
- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Joss, J., Elmerot, C., 2004. Mitogenomics analyses of deep gnathostome divergences: a fish is a fish. *Gene* 333, 61–70.
- Baptiste, E., 2007. Au-delà de l'Arbre du vivant : pour une phylogénie postmoderne. Thèse, l'Université Paris 1-Panthéon Sorbonne, Paris, 348 p.
- Bjerring, H.C., 1984. Major anatomical steps toward cranioteness: a heterodox view based largely on embryological data. *J. Vert. Pal.* 4, 17–29.
- Farris, J.S., Kluge, A.G., Eckardt, M.J., 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Syst. Zool.* 19, 172–191.
- Felsenstein, J., 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.* 27, 401–410.
- Greenwood, P.H., Miles, R.S., Patterson, C. (Eds.), 1973. *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, New York & London, 536 p.
- Harper Jr., C.W., 1979. A Bayesian probability view of phylogenetic systematics. *Syst. Zool.* 28, 553–577.
- Hennig, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. The University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- Hennig, W., 1981. *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester, 514 p.
- Hull, D., 1988. *Science as a Process*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 586 p.
- Jarvik, E., 1960. Théories de l'évolution des vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs. Masson, Paris, 104 p.

- Jarvik, E., 1981. Review: lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Syst. Zool.* 30, 378–384.
- Kim, J., Sanderson, M.J., 2008. Penalized likelihood inference: bridging the parsimony-likelihood gap. *Syst. Biol.* 57, 665–674.
- Løvtrup, S., 1974. *Epigenetics: a Treatise on Theoretical Biology*. John Wiley and Sons, New York, 548 p.
- Løvtrup, S., 1977. *The Phylogeny of Vertebrata*. John Wiley and Sons, New York, 330 p.
- Nelson, G., Platnick, N.I., 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony? *Cladistics* 7, 351–366.
- Ørving, T. (Ed.), 1968. *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. John Wiley and Sons, New York, 539 p.
- Poe, E.A., 2007. *Eurêka* (Traduction Charles Baudelaire. Postface de W.T. Vollmann). Tristram, Auch, 152 p.
- Ricqlès, A. de, Taquet, P., 1982. La faune de vertébrés du Permien supérieur du Niger. I. Le captorhinomorphe *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Cotylosauria). Le crâne. *Annl. Paleont.* 68, 33–106.
- Rosen, D., Forey, P., Gardiner, B., Patterson, C., 1981. Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. Am. Mus. N. Hist.* 167, 159–276.
- Siddall, M.E., 1998. Success of parsimony in the four-taxon case: long-branch repulsion by likelihood in the Farris zone. *Cladistics* 14, 209–220.
- Simpson, G.G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York, 247 p.
- Springer, M.S., Burk-Herrick, A., Meredith, R., Eizirik, E., O'Brien, S.J., Murphy, W.J., 2007. The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Syst. Biol.* 56, 673–684.
- Springer, M.S., Murphy, W.J., Eizirik, E., O'Brien, S.J., 2005. Molecular evidence for major placental clades. In: Rose, K.D., Archibald, J.D. (Eds.), *The Rise of Placental Mammals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, pp. 37–49.
- Tassy, P., 2004. La systématique contemporaine ; les modalités de sa renaissance. *Bull. Hist. Epistem. Sci. Vie* 11, 193–217.
- Theobald, D.L., 2010. A formal test of the theory of universal common ancestry. *Nature* 465, 219–222.
- Thuillier, P., 1981. Le « scandale » du British Museum. *La Recherche* 125, 1016–1023.
- Wheeler, W., 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* 12, 1–9.
- Zaragüeta-Bagils, R., Bourdon, E., 2006. Three-item analysis: hierarchical representation and treatment of missing and inapplicable data. *C. R. Palevol* 6, 527–534.