

e-systematica

L'encyclopédie de la Société Française de Systématique

Recueil des articles

8 articles — sauvegarde du 29 juin 2026

Source : e-systematica.org

Encyclopédie participative mise à disposition selon les termes de la
[Licence Creative Commons Attribution – Pas de Modification 3.0 France \(CC BY-ND 3.0 FR\)](#)

Sommaire

1. Analyse cladistique – *Pascal Tassy*
2. Critères de l'homologie – *Guillaume Lecointre*
3. Homologie – *Guillaume Lecointre*
4. Homologie (pari) – *Guillaume Lecointre*
5. Homologie taxique – *Guillaume Lecointre*
6. Phylogénie – *Pascal Tassy*
7. Principe de parcimonie – *Pascal Tassy*
8. Systématique – *Valentin Rineau*

DÉFINITION

Analyse cladistique

Pascal Tassy

Première mise en ligne le 3 Avril 2017, écrit par Pascal Tassy.

Dernière mise à jour le 20 Avril 2017.

L'analyse cladistique est une méthode de construction des arbres phylogénétiques qui, à la suite de Willi Hennig, analyse les caractères dans le but de mettre en évidence le sens des transformations des caractères (primitif → dérivé, c'est-à-dire dans le vocabulaire hennigien plésiomorphe → apomorphe). Cette méthode est l'un des aspects de la théorie de la systématique phylogénétique (voir : **Phylogénie**, **Cladistique**) et non la théorie toute entière.

Les principes de l'analyse cladistique sont résumés d'abord en relation avec la méthode de la phylogénétique systématique de Willi Hennig et ensuite relativement aux traitements informatisés contemporains (parcimonie, compatibilités, analyse-à-trois-taxons (3ia)). Le terme associé **Cladistique** est traité à la suite.

Apomorphie, Plésiomorphie

L'identification de la séquence d'apparition des caractères apomorphes permet de construire un schéma d'argumentation phylogénétique appelé cladogramme qui a la forme d'une hiérarchie. De la sorte, la **phylogénie** est représentée par un emboîtement de clades (appelés groupes monophylétiques par Hennig) qui suit la séquence des branchements et qui est identifié par les synapomorphies. Cette séquence correspond à celle du degré d'ancienneté des ascendances communes. L'analyse cladistique est en quelque sorte la méthode analytique de la systématique phylogénétique selon Hennig ¹ (voir **Cladistique**). Cependant ce dernier n'utilise pas l'expression « analyse cladistique ».

La méthode vise à identifier les états d'un même caractère. Selon Hennig ² la question initiale est : « Comment déterminer si des caractères reconnus chez différentes espèces doivent être tenus pour des états de transformation (a, a', a'', etc.) d'un seul et même caractère (homologie) ? ». L'étape suivante est l'établissement de la direction des transformations, c'est-à-dire le « morphocline » selon Maslin³. La troisième est le regroupement des espèces (taxons) à partir des apomorphies. De la sorte les notions de plésiomorphie et d'apomorphie sont au-delà « de ce que l'on appelle communément 'caractères homologues' »⁴. Il s'ensuit que les notions d'« organe » et de « caractère » ne sont pas identiques, la transformation a → a'

¹Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill: University of Illinois Press.

²Hennig, W. *id.* p. 93

³Maslin, T. P. (1952). Morphological criteria of phyletic relationships. *Systematic Zoology*, 1(2), 49-70.

⁴Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*, p. 94

pouvant être la disparition d'un organe. Par exemple, l'absence d'ailes est une apomorphie chez les Anoplura et les Mallophaga (mais est une plésiomorphie chez les Collembola)⁵.

À l'origine, selon Hennig, la méthode d'analyse des caractères visant à poser l'hypothèse de plésiomorphie/apomorphie repose sur quatre critères : critère de précédence géologique, critère de progression chorologique, critère de précédence ontogénétique, critère de corrélation des séries de transformations appelé également critère des groupes apparentés. Les deux premiers critères sont auxiliaires ou secondaires car ils dépendent d'une hypothèse préexistante. Le premier ne s'applique que pour un groupe monophylétique (et plus précisément encore une lignée phylétique). Le deuxième implique également une connaissance préalable des liens phylogénétiques. Les deux autres critères sont les deux critères fondamentaux. Le critère ontogénétique est le suivant : dans une série de transformation ontogénétique, l'état précoce est primitif, l'état tardif est dérivé. Nelson⁶ a formalisé ce critère en lui donnant la primauté sur tous les autres en raison du fait que la transformation ontogénétique se voit et n'est pas inférée. Le dernier critère a été réévalué et formalisé en 1976 par E.O. Wiley sous l'expression *outgroup comparison*⁷, traduit en français par « comparaison extra-groupe ». C'est ce critère qui est universellement appliqué aussi bien en morpho-anatomie qu'en biologie moléculaire. Ce critère s'énonce comme suit : lors de l'analyse de parenté des membres d'un taxon quelconque, un état de caractère présent à l'intérieur du taxon et également présent à l'extérieur du taxon est plésiomorphe, un état uniquement présent à l'intérieur du taxon est apomorphe. Les limites d'application du critère sont uniquement liées à la possibilité de faire des comparaisons.

Il reste un point essentiel à bien saisir. Apomorphie et plésiomorphie n'existent pas en soi, ce sont des notions relatives. Dans un morphocline $a \rightarrow a' \rightarrow a''$, a' est apomorphe par rapport à a et est plésiomorphe par rapport à a'' .

Congruence, parcimonie, compatibilité et analyse-à-trois taxons

Selon Hennig, le principe fondamental sur lequel repose l'argumentation phylogénétique est le principe géométrique de la « congruence ». La congruence de la distribution de chacun des caractères analysés (chaque arbre de caractère) aboutit au schéma de synthèse de tous les caractères (de tous les arbres de caractère) qui est l'arbre des taxons. La mise en congruence permet éventuellement d'identifier des non-congruences entre caractères et, par voie de conséquence, de reprendre des hypothèses initiales de synapomorphies (« illumination réciproque »). Dans ce cadre, face au problème du parallélisme et de la convergence Hennig ajoute le « principe auxiliaire » selon lequel « la présence de caractères apomorphes chez différentes espèces est toujours une raison de suspecter une relation de parenté phylogénétique (c'est-à-dire que les espèces en question appartiennent à un groupe monophylétique), et que l'origine des apomorphies par convergence ne devrait pas être

⁵Hennig, W. *id.* p. 94-95

⁶Nelson, G. (1978). Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Biology*, 27(3), 324-345.

⁷Wiley, E. O. (1976). *The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae)* (No. 64). University of Kansas.

envisagée a priori»⁸. Par conséquent c'est *a posteriori* que les apomorphies partagées par différents taxons sont considérées – ou non – comme des synapomorphies. Dans cet esprit, De Pinna⁹ a réévalué la notion d'homologie en appelant les hypothèses *a priori* d'apomorphie et de plésiomorphie (la plésiomorphie étant une apomorphie à un autre niveau d'intégration, plus général) comme des « homologues primaires » et les optimisations des apomorphies aux nœuds du cladogramme – les synapomorphies – comme « homologues secondaires ».

À partir de 1970¹⁰ la congruence et le « principe auxiliaire » sont considérés comme identiques au principe de parcimonie (voir **Principe de parcimonie**) en ce sens que l'arbre de congruence maximale correspond à l'arbre le plus court ou arbre de longueur minimale. La longueur est représentée par le nombre de transformations requis par l'arbre (transformations appelées souvent *evolutionary steps*, pas évolutifs). Autrement dit, une apomorphie chez deux taxons compte pour une transformation qui s'est réalisée chez l'ancêtre commun des deux taxons et non pour deux réalisées chez chacun des deux taxons considérés. Il convient de remarquer que cette façon de poser des hypothèses d'apomorphie est aux antipodes des approches probabilistes. En parcimonie, par exemple, si un état dérivé est présent chez quinze espèces parmi vingt, on posera une transformation chez l'ancêtre commun des quinze. Au contraire, dans une optique probabiliste, si la présence de ce caractère dérivé chez quinze espèces est interprétée comme signe de fréquentes transformations, on n'a aucune raison de penser qu'il ne s'est transformé qu'une fois. Quinze transformations seront même plus probables, plus en accord avec les quinze observations du caractère dérivé.

Assez vite au cours des années 1970-1980 les expressions « analyse cladistique » et « analyse de parcimonie » ont été utilisées de façon interchangeable. Cependant dès la fin des années 1960 une autre formalisation de la méthode de Hennig a été proposée sous l'expression de « méthode de compatibilité »^{11,12}. Face au problème de la non-congruence (l'homoplasie) la compatibilité choisit de construire l'arbre uniquement à partir des caractères mutuellement compatibles, c'est-à-dire en éliminant les caractères homoplastiques. L'ensemble des caractères compatibles est appelé une « clique »^{13,14}. Plus tardivement, à partir de 1991, Gareth Nelson et Norman Platnick ont proposé une autre vision des hypothèses d'apomorphie et du principe de congruence avec leur « analyse-à-trois taxons » (*three-taxon statements* ou *tree-item analysis*)¹⁵ qui, à certains égards, tient de la compatibilité. L'usage de la

⁸Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*, p. 121

⁹Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367-394.

¹⁰Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Biology*, 19(1), 83-92. In: Platnick, N. I., Funk, V. A. (dir.) *Advances in cladistics, vol. 2: Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society, held at the University of Michigan, Ann Arbor, on October 1-4, 1981*. New York, N. Y: Columbia University Press.

¹¹Le Quesne, W. J. (1969). A method of selection of characters in numerical taxonomy. *Systematic Biology*, 18(2), 201-205.

¹²Estabrook, G. F. (1972). Cladistic methodology: a discussion of the theoretical basis for the induction of evolutionary history. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3(1), 427-456.

¹³Estabrook, G. F., Johnson, C. S., & McMorris, F. R. (1976). A mathematical foundation for the analysis of cladistic character compatibility. *Mathematical Biosciences*, 29(1-2), 181-187.

¹⁴Estabrook, G. F., Strauch, J. G., & Fiala, K. L. (1977). An application of compatibility analysis to the Blackiths' data on orthopteroid insects. *Systematic Biology*, 26(3), 269-276.

¹⁵Nelson, G., & Platnick, N. I. (1991). Three-taxon statements: a more precise use of parcimony?. *Cladistics*, 7(4), 351-366.

compatibilité a disparu. Celui de l'analyse-à-trois taxons, récemment informatisé ¹⁶, est la source de vifs débats dans la sphère cladistique.

Cladistique

Synonyme de « systématique phylogénétique », synonyme de « cladisme ». La cladistique peut être qualifiée comme la science des cladogrammes, utilisant comme méthode l'analyse cladistique (voir ci-dessus).

En énonçant la méthode de la systématique phylogénétique, Willi Hennig n'utilise pas le substantif cladistique ni l'expression analyse cladistique. C'est à partir de 1965¹⁷¹⁸ que les termes issus de clade (de *klados*, branche) : cladogramme, cladistique, cladisme se répandent dans la littérature afin de qualifier ce qui en systématique a trait à la reconstruction de la phylogénie au moyen de l'identification des clades (par opposition aux grades) et la recherche des groupes-frères. C'est à la suite d'un débat entre Mayr et Hennig¹⁹ devenu célèbre dans les colonnes de la revue *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* devenue depuis *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*²⁰²¹ que l'usage de l'expression « analyse cladistique » s'est largement répandu. En raison de la référence d'une part à la théorie de l'évolution ou à la hiérarchie de la nature d'autre part, on distingue parfois respectivement la cladistique phylogénétique et la cladistique structurale (expression due à Beatty ²²), parfois également appelée cladistique transformée à la suite de Platnick²³.

Source : <https://e-systematica.org/2017/03/01/analyse-cladistique-tassy/>

¹⁶Bagils, R. Z., Ung, V., Grand, A., Vignes-Lebbe, R., Cao, N., & Ducasse, J. (2012). LisBeth: new cladistics for phylogenetics and biogeography. *Comptes Rendus Palevol*, 11(8), 563-566.

¹⁷Camín, J. H., & Sokal, R. R. (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 311-326.

¹⁸Mayr, E. (1965). Classification and phylogeny. *American Zoologist*, 165-174.

¹⁹Fischer, M. S., & Tassy, P. (2014). *Analyse cladistique: Le débat Mayr-Hennig de 1974* (Biosystema 24). Paris: Editions Matériologiques.

²⁰Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 12(1), 94-128.

²¹Hennig, W. (1974). Kritische Bemerkungen zur Frage, Cladistic analysis or cladistic classification?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 12(1), 279-294.

²²Beatty, J. (1982). Classes and cladists. *Systematic Biology*, 31(1), 25-34.

²³Platnick, N. I. (1979). Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Biology*, 28(4), 537-546.

DÉFINITION

Critères de l'homologie

Guillaume Lecointre

Première mise en ligne le 3 Février 2025, écrit par Guillaume Lecointre.

L'objectif d'une classification d'entités va impacter la façon dont on nomme les parties qui composent ces entités. Qu'est-ce qui vaut qu'on donne le même nom à deux parties que l'on sait différentes dans le détail ? S'agissant du monde vivant, les critères de ressemblance pertinents ont varié, et se sont même parfois superposés, au cours de l'histoire des sciences du vivant, et nous en identifierons cinq que nous traiterons successivement par ordre l'apparition dans l'histoire de la systématique :

1. Nommer pareillement les parties en vertu d'une même fonction ;
2. Nommer pareillement les parties en vertu d'une même forme ;
3. Nommer pareillement les parties en vertu de connexions semblables ;
4. Nommer pareillement les parties en vertu d'une même origine historique ;
5. Nommer pareillement les parties en vertu des mêmes processus de mise en place.

Ces différentes « intentions » n'ont pas le même statut aujourd'hui (par exemple, la quatrième, l'origine, ne nous est pas empiriquement accessible directement), mais nous nous contenterons pour le moment d'un ordre historique pour cet exposé. La littérature scientifique sur le concept d'homologie est foisonnante. On consultera les principales références dans Hall (1994)²⁴, Schmitt (2006)²⁵, Nelson (2011)²⁶, Minelli et Fusco (2013)²⁷.

Nommer les parties selon la même fonction (critère I)

La zoologie et la botanique ont hérité d'une logique aristotélicienne qui encombre encore aujourd'hui notre vocabulaire, et embarrasse la pédagogie de la classification biologique. Certaines parties d'organismes sont usuellement nommées en vertu de la fonction qu'elles réalisent, et non de leur structure. On appelle « patte » tout de qui pousse le substrat, « aile » tout ce qui pousse l'air et « nageoire » tout ce qui pousse l'eau. Bien entendu, si la classification biologique d'aujourd'hui a pour objectif les origines communes des organismes, ces désignations vont poser problème. Une aile de mouche et une aile de pigeon n'ont ni structure commune (sauf à descendre au niveau de la cellule) et encore moins d'origine commune. On doit cet encombrement à Aristote (384-322 av. J.-C.), chez qui la désignation des organes rendait compte de leur finalité fonctionnelle. Chez lui, la noblesse de l'anatomie comparée est la recherche des causes finales. C'est lui qui fonde l'analogie, la ressemblance d'ordre

²⁴Hall, B.K. (éd.) (1994). *Homology, the hierarchical basis of comparative biology*, New York: Academic Press.

²⁵Schmitt, S. (2006), *Aux origines de la biologie moderne : l'anatomie comparée d'aristote à la théorie de l'évolution*, Paris : Belin.

²⁶Nelson, G.J. (2011). *Resemblance as Evidence of Ancestry*, *Zootaxa* 2946, 137-141.

²⁷Minelli, A. and Fusco, G. (2013). *Homology*, In Kampourakis, K. (Ed.) *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

fonctionnel, et la notion d'organe, structure délimitée et définie en vertu de sa fonction. Il y a une logique à cela : jusqu'au XIXe siècle les penseurs finalistes, pour qui les parties des organismes ont un objectif, une fin, privilégieront l'analogie. Face à ce problème, l'anatomie comparée des vertébrés a fait un petit effort en nommant le type de pattes que l'on rencontre chez eux par un terme structuraliste : membre chiridien. En revanche, on ne trouve pas de terme purement structuraliste pour désigner une patte d'insecte. Le plus croustillant, c'est qu'en cherchant une définition de la « patte » dans un dictionnaire d'entomologie, on trouve « appendice locomoteur » ! L'appendice est clairement défini par sa fonction. Une vision fonctionnaliste de l'organisation du monde va dominer chez Claude Perrault (1613-1688) qui pratiquera l'anatomie comparée dans la conception cartésienne de l'animal-machine où les organes prennent leur sens dans la mécanique globale de l'organisme, et où l'utilité l'emporte sur l'unité. Elle dominera également chez Georges Louis Leclerc, Comte de Buffon (1707-1778), qui se méfie autant des causes finales que de l'unité des parties, qui fait grand cas des fonctions, des mœurs et des utilités, qu'il s'agisse des organes, des organismes ou des espèces, et qui renoncera à tirer toutes les conclusions d'une unité de composition entre espèces que pourtant il détecte. On la retrouvera aussi chez Jean-Baptiste Monet de Lamarck (1744-1829), qui accorde sans ambiguïté le primat de la fonction sur la forme en bâtissant une théorie physico-physiologique et transformiste de l'origine et de la diversification des êtres. Le primat fonctionnaliste va dominer jusqu'à l'interprétation des correspondances des parties d'un même organisme chez Georges Cuvier (1769-1832) dont la « loi de corrélation des organes » l'affirme le plus clairement.

En 1830, les grands anatomistes du Muséum national d'Histoire naturelle que sont Georges Cuvier et Étienne Geoffroy Saint-Hilaire s'opposèrent à l'Académie des sciences sur la question de l'unité du vivant. Que signifiait la forme des organes et le fait qu'ils se ressemblent entre espèces ? Pour Cuvier, c'est leur fonction qui devait permettre d'interpréter les organes. À des molaires coupantes de carnivore devait correspondre des griffes au bout des pattes que possèdent effectivement les mammifères carnivores : les fonctions rendaient compte de la co-présence d'organes qui n'étaient pas nécessairement en connexion les uns avec les autres. Ce qui expliquait un attribut, c'est sa corrélation fonctionnelle avec d'autres attributs dans un même organisme, et non tant la comparaison des espèces entre elles. Si Cuvier, bien entendu, pratiquait des comparaisons interspécifiques, c'était pour nourrir la robustesse de ses corrélations à l'appui de sa « loi ». En outre, Cuvier distinguait dans le vivant quatre grands plans d'organisation irréconciliables. Bien au contraire, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire cherchait l'unité fondamentale parmi tous les vivants, donc sous-jacente à tous ces plans. Le sens à donner à un organe n'était pas dans sa fonction, mais dans ses connexions avec les organes voisins, ce qui permettait d'en tracer les origines par-delà les formes et les fonctions. Geoffroy-Saint-Hilaire appelait « analogues » des organes connectés aux organes voisins de la même manière chez deux espèces, même si leur forme et leur fonction différaient (par exemple un radius de chauve-souris long, tubulaire et fin, et un radius de dauphin court, massif et plat ; nous dirions aujourd'hui « homologues »). Ainsi, dès la fin des années 1810, Geoffroy-Saint-Hilaire avait établi un lien audacieux entre le corps d'un vertébré (comme un chat) et celui d'un arthropode (comme une mouche) : l'un était la version retournée de l'autre : le premier présentait un système nerveux dorsal et un cœur ventral tandis que c'était l'inverse chez le second. En 1830, la controverse éclata lorsqu'il tenta de soutenir à l'Académie des sciences la

publication d'un manuscrit démontrant les correspondances entre le corps d'un mollusque céphalopode et celui d'un vertébré : le second était une version pliée du premier. Il s'en suivit un véritable feuillet de prises de paroles publiques dans lesquelles l'un critiquait les vues de l'autre, relayé par la presse, suivi au niveau national et international. Par exemple, Goethe soutenait Geoffroy-Saint-Hilaire, dans cette opposition entre la « théorie des analogues » et la « loi de corrélation des organes ». En toile de fond, la première apportait des arguments au transformisme, tandis que la seconde consolidait logiquement le fixisme, même si ce débat n'est pas, comme on l'a présenté parfois, au premier plan de la controverse. Sa médiatisation extrême durant deux ans (jusqu'à la mort de Cuvier en mai 1832) témoigne de la place centrale que prenait l'anatomie comparée dans les sciences naturelles et celle du Muséum parmi la vie scientifique internationale.

Cette vision fonctionnaliste ne quittera jamais complètement les biologistes du XXe siècle, et continuera même à prospérer en biochimie, en génétique et en biologie moléculaire, où les enzymes sont nommées en vertu de ce qu'elles font, et non sur la base de leurs structures, bien qu'on ait eu les moyens de caractériser précisément ces structures à quatre niveaux : celui de la séquence primaire d'ADN du gène qui les codent, celui de la séquence primaire d'acides-aminés, celui de l'agencement des repliements de premier ordre (les folds, dont il existe 1232 types répertoriés dans la nature), puis celui du repliement spatial tertiaire.

Nommer les parties selon la ressemblance de leur forme (critère II)

Ici, ce ne sont ni les fonctions, ni les connexions avec les organes voisins qui rendent compte de la ressemblance, mais le rattachement de la forme d'un organe à un moule abstrait autour duquel la matière aurait produit des variations intraspécifiques et interspécifiques. Cette pensée habite évidemment l'école idéaliste allemande dite « Naturphilosophie » avec Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), Lorenz Oken (1779-1851) et Carl Gustav Carus (1789-1869), et elle sert autant aux partisans du fixisme comme Louis Agassiz (1807-1873) qu'aux partisans de l'évolutionnisme comme Ernst Haeckel (1834-1919). On la retrouve aussi chez les tenants d'un transformisme limité comme Richard Owen (1804-1892) dans le début de sa carrière. Le moule idéal, modèle abstrait capable de résumer en quoi deux organes pris chez deux espèces distinctes sont le « même », est appelé « archétype » chez Richard Owen. Georges Cuvier adhèrera également à cette interprétation de la similitude. Cette notion prend ses racines chez des anatomistes néo-platoniciens comme Marco Aurelio Severino (1580-1656), fondateur de la « zootomie », et dont la discipline, à l'aide de types idéels, tente de démontrer l'unité de plan divin. En parallèle, Félix Vicq d'Azir (1748-1794), Goethe, Oken et Owen vont donner toute sa visibilité à l'homologie sérielle, qui sera reprise par Walter Fitch (1929-2011) en 1970 avec sa notion de paralogie²⁸. En effet, comment ne pas remarquer que les différentes vertèbres relèvent apparemment d'une même forme idéelle de vertèbre ? Ou que les anneaux d'un ver de terre sont la répétition du même anneau fondamental ? Oken, dont beaucoup de raisonnements sont analogiques, poussera cette logique à l'extrême en faisant des os du crâne des vertèbres modifiées dans sa « théorie du crâne vertébral » (1807). À cette époque, le terme d'homologie fut emprunté aux mathématiques pour désigner seulement la répétition des

²⁸Fitch, W.M. (1970). Distinguishing homologous from analogous proteins. *Syst. Zool.* 19(2), 99-113.

parties au sein d'un même organisme, et c'est le sens que lui conservera Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, raison probable pour laquelle celui-ci réservera le terme d'« analogue » à ce qui est pour nous aujourd'hui « homologue ».

Nommer les parties selon leurs connexions, c'est-à-dire les mêmes structures connectées (« unité de composition ») (critère III)

Léonard de Vinci (1452-1519) compare explicitement le membre postérieur d'un cheval à celui d'un humain en dessinant ceux-ci côte-à-côte, le pied de la jambe humaine étendu, de façon à suggérer graphiquement la ressemblance. En 1555, Pierre Belon (1517-1564) fera de même en représentant un squelette humain complet aux côtés d'un squelette d'oiseau mais n'interprète pas explicitement les raisons des correspondances de connexions entre les os de l'un et de l'autre. Pourtant, la planche qui illustre le squelette d'un oiseau ne représente pas celui-ci dans une position naturelle, mais dans un redressement de type humain propre à faire capter immédiatement la correspondance des parties et leurs connexions communes. D'ailleurs, des lettres légendent les os pareillement sur les deux squelettes montrés en vis-à-vis. La correspondance des parties par leurs connexions relatives, déjà vue et exploitée au XVIIIe siècle par Félix Vicq d'Azir, va prendre toute son importance chez Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) en 1818.

Ce dernier va insister sur l'unité de composition du vivant, et va mettre en place un principe explicitement porté sur les correspondances des connexions entre organes, le « principe des connexions » : un organe donné conserve généralement les mêmes rapports avec les structures et organes voisins chez toutes les espèces. Ces correspondances se détectent indépendamment des fonctions et des formes, ce qui oppose notamment le principe des connexions à l'école idéaliste allemande ou au fonctionnalisme de Cuvier. Deux organes présentant les mêmes connexions chez des espèces distinctes sont qualifiées d'analogues. Étienne Geoffroy Saint-Hilaire fonde ainsi une « théorie des analogues ». Rétrospectivement parlant, le terme est malheureux, car historiquement l'auteur fonde conceptuellement ce qu'on appellera, avec Richard Owen, l'homologie. En somme, le concept d'homologie transparaisait déjà progressivement -sans que ce nom-là ne lui fut donné- avec Louis Jean Marie Daubenton (1716-1800), Félix Vicq d'Azir, Pieter Camper (1722-1789), Goethe, Marie Jules César Lelorgne de Savigny (1777-1851) pour culminer en clarté avec Étienne Geoffroy Saint-Hilaire. Le nom donné à ce concept sera stabilisé avec Richard Owen en 1843 : sont qualifiés d'homologues deux organes qui, pris chez deux organismes différents, entretiennent les mêmes connexions, et ceci quelque-soit leur forme et leur fonction. Owen distinguera trois sortes d'homologies : l'homologie spéciale qui spécifie le lien entre deux organes ou deux structures particulières issus de deux espèces distinctes, l'homologie générale qui signifie le lien entre une partie d'une espèce particulière et son modèle idéal, archétypal, et l'homologie dite « sériale » (ou sérielle, ou sériée) qui spécifie le lien entre parties d'un même organisme. Le terme d'analogie sera alors réservé pour les similitudes de fonctions.

Nommer les parties selon la même origine (homologie historique, critère IV)

Là où Buffon avait renoncé à accepter l'idée que l'âne et le cheval aient pu dériver d'un ancêtre commun, bien qu'il ait lui-même posé la question, Denis Diderot (1713-1784) envisagera la réponse positivement (1754 : 565) : « Quand on considère le règne animal, et qu'on s'aperçoit que, parmi les quadrupèdes, il n'y en a pas un qui n'ait les fonctions et les parties, surtout intérieures, entièrement semblables à un autre quadrupède, ne croirait-on pas volontiers qu'il n'y a jamais eu qu'un premier animal, prototype de tous les animaux, dont la nature n'a fait qu'allonger, raccourcir, transformer, multiplier, oblitérer certains organes ? » (voir Nelson, 2011, Pépin, 2013). Cette notion de prototype circulera chez Jean Baptiste René Robinet (1735-1820), Johann Gottfried Herder (1744-1803). Étienne Geoffroy Saint-Hilaire ne rejoint explicitement que très tardivement le transformisme de Lamarck, surtout à l'époque où sa propre opposition à Cuvier est manifeste. Les organes repérés chez différentes espèces comme « les mêmes » en raison du principe des connexions deviennent des témoins d'une origine commune. Le pas sera franchi par Richard Owen après 1866. Même si celui-ci porte à son apogée en Angleterre la pensée idéaliste des Naturphilosophen, il rejoint la théorie de l'évolution (même s'il s'oppose à la sélection naturelle) et considère ses « archétypes » comme seulement des idées. Pour Charles Darwin (1809-1882) et Ernst Haeckel, les archétypes de Cuvier et d'Owen sont en réalité des ancêtres communs (voir Figure 1 in Wagner, 1994). Au chapitre XIII de l'Origine des espèces, Darwin pose un programme explicite pour la classification des êtres vivants : la classification doit devenir le reflet de la généalogie (il ne dispose pas du terme de « phylogénie » en 1859). S'il faut regrouper les espèces en vertu d'une souche commune, ce sont les présences d'attributs qui peuvent témoigner le plus fidèlement du legs depuis cette souche. C'est la raison pour laquelle on classe (encore aujourd'hui) les espèces sur la présence de leurs attributs, et non sur leurs absences, ni sur leurs fonctions, ni sur leur rattachement à un type idéal. Remarquons avec Nelson ²⁹ que dans la première édition de l'Origine, Darwin récuse explicitement la pratique qui consiste à attribuer une position à une espèce ou à une population dans la classification en vertu de la quantité de changement accumulée sur une branche propre depuis la souche commune. Cette contrainte de monophylie a été négligée par les lecteurs, autant à cause de la suppression du passage concerné dans les éditions ultérieures qu'à cause des multiples maladroites de la traduction d'Edmond Barbier (voir à ce sujet Lecointre, 2011³⁰) qui ont empêché la compréhension du texte par les francophones. La prescription de Darwin ne sera suivie ni par l'école dite « éclectique » d'Ernst Mayr (1904-2005) et d'Alfred Romer (1894-1973), ni par l'école phénétique du XXe siècle qui mélange tous les types de ressemblance (la raison est traitée dans Tassy, 1991³¹ et plus largement dans Lecointre, 2011, section 7³²). Précisons en outre que Darwin déplore lui-même ne pas avoir les moyens efficaces de remplir son programme. C'est

²⁹Nelson, G.J. (1972). Comments on Hennig's 'phylogenetic systematics' and its influence on ichthyology, *Syst. Zool.*, 21(4), 364-374.

³⁰Lecointre, G. (2011). Filiation, In Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein M. (Eds), *Les mondes darwiniens*, t. I, seconde édition, Paris : Éditions Matériologiques, pp. 223-282.

³¹Tassy, P. (1991), *L'arbre à remonter le temps*, Paris : Christian Bourgois éditeur.

³²Lecointre, G. (2011). Filiation, In Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein M. (Eds), *Les mondes darwiniens*, t. I, seconde édition, Paris : Éditions Matériologiques, pp. 223-282.

l'entomologiste allemand Willi Hennig (1913-1976) qui y parviendra en fondant la systématique phylogénétique en 1950³³.

Edwin Ray Lankester (1847-1929) jugera idéalistes les concepts d'homologie de Darwin et Haeckel, et fera entrer l'homologie dans le champ empirique et opérationnel en 1870 en distinguant, au sein d'un échantillon concret d'organismes, « homogénie » (ressemblance acquise d'une ascendance commune) et « homoplasie » (ressemblance non acquise d'une ascendance commune). L'analogie reste réservée pour des similitudes de fonctions. Le terme d'homogénie avait le mérite de la précision face à la diversité des emplois du terme d'homologie, et pourtant il n'a pas été retenu dans les pratiques. En revanche, le terme d'homoplasie a été conservé. Willi Hennig publie sa systématique phylogénétique³⁴ en 1950 en allemand, dans laquelle il énonce cinq principes fondamentaux de sa pensée : (1) on ne classe jamais qu'un échantillon précis d'espèces ; (2) dès lors, il existe des espèces extérieures à cet échantillon, d'où ce qu'on appelle aujourd'hui l'extra-groupe ; (3) seuls les traits dérivés, ceux qui se distinguent de leur version trouvée dans l'extra-groupe, peuvent conduire à un regroupement taxonomique reflétant l'apparement, c'est-à-dire des relations de groupes-frères (les relations d'ancêtres à descendants ne sont pas concrètement accessibles) ; (4) pour savoir si un trait est dérivé, il faut polariser le caractère concerné, c'est-à-dire aller voir dans quel état il est dans l'extra-groupe (et faire cela pour tous les caractères disponibles ; d'autres critères existent mais nous n'avons pas la place de les détailler ici) ; (5) une taxonomie phylogénétique ne doit admettre que les groupes monophylétiques, c'est-à-dire qui comprennent un ancêtre et tous ses descendants connus (qu'on appellera plus tard des « clades »). Les groupes paraphylétiques (qui comprennent un ancêtre et une partie seulement de leurs descendants, par exemple les « poissons ») ou polyphylétiques (qui comprennent des espèces non directement apparentées entre elles, comme par exemple les anciens falconiformes qui regroupaient les aigles et les faucons) ne sont que des artefacts classificatoires. Hennig construisait ses arbres « à la main » grâce à une polarisation a priori, arbres conçus comme des « schémas d'argumentation » à partir desquels il tirait une classification phylogénétique. À partir de 1969 des méthodes informatisées aideront à choisir, parmi tous les graphes possibles réunissant un jeu d'espèces par des branches, celui qui maximise la cohérence hiérarchique des partages d'états de caractères. En 1979, Norman Platnick (1951-2020) proposera une définition du caractère qui mobilise la notion d'homologie³⁵ : un caractère est une collection d'attributs appartenant à différentes espèces à partir desquels nous formulons au moins une hypothèse d'homologie (principalement sur la base des connexions, critère III). En 1982³⁶, Colin Patterson (1933-1998) mettra en synonymie homologie et synapomorphie en oubliant curieusement de mobiliser le terme d'homogénie de Lankester, ce qui lui aurait évité de trahir la pensée de Hennig en la matière. Sa proposition

³³Dupuis, C. (1978). Permanence et actualité de la systématique : la "systématique phylogénétique" de W. Hennig (Historique, discussion, choix de références), Cahier des naturalistes, Bull. N. P. n. s. 34(1), 1-69. Réédition 2023 In Tassy P.E., Martin, P., Lecoindre, G. (Ed.) Taxinomie et évolution : permanence et actualité. Textes de Claude Dupuis (1927-2020). Biosystema 32, Paris : Société Française de Systématique, Éditions Matériologiques, pp. 47-158.

³⁴Hennig, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag.

³⁵Platnick, N. I. (1979). Philosophy and the transformation of cladistics. Systematic Zoology, 28(4), 537-546.

³⁶Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology, In Joysey K.A. and Friday, A.E. (Eds.) Problems of phylogenetic reconstruction, London and New York: Academic Press, pp. 21-74.

suscitera une avalanche d'objections, brillamment réfutées par Nelson³⁷³⁸. Mario de Pinna proposera en 1991³⁹ de replacer le terme d'homologie dans le champ opérationnel en distinguant homologie primaire (hypothèses d'homologie de départ ou conjectures d'homologie exprimées dans la définition des caractères, conformément à la définition de Platnick, critère III) et homologie secondaire, l'homologie confirmée par l'arbre phylogénétique comme état de caractère issu d'une ascendance commune (critère IV). Là aussi, il aurait pu conserver le terme d'homogénéité de Lankester. Soulignons au passage qu'ici, pour les besoins d'un exposé chronologique des différentes conceptions de l'homologie au cours de l'histoire des sciences, nous avons nommé « critères » (I, II, III, etc.) des opérateurs épistémologiques de la reconnaissance des homologies. Et en effet, tels sont les critères II, III et V (paragraphe suivant). Le critère I (fonction) est foncièrement trompeur, et le critère IV (origine) n'est pas un critère de reconnaissance car l'origine commune ne nous est pas donnée à observer dans le temps évolutionnaire (comme le rappelle Nelson⁴⁰⁴¹), mais relève de l'ontologie. La proposition de de Pinna ⁴² a le mérite de distinguer les conjectures faites sur une base empirique (critères II, III, V) et l'homologie en tant que résultat concernant l'origine des parties qualifiées comme les « mêmes » (« critère » IV).

Nommer selon les mêmes processus de mise en place (critère V)

Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840) apporte une notion, celle de *Bildungstrieb*, « pulsion formatrice » qui dirige l'organisme dans son développement pendant toute sa vie, propriété émergente de la matière, et qui s'établira clairement au détriment du préformationnisme. Son action dépend des conditions du milieu, ce qui rend compte, au moins potentiellement, de ce qu'on appellera plus tard l'adaptation, mais aussi des « malformations ». Cette pulsion rend compte des capacités de régénération des organismes, et donne son sens à l'existence des organes. Johann Friedrich Meckel (1781-1833), élève de Blumenbach, va insister sur l'importance du développement embryonnaire, et développera l'idée, parallèlement avec Étienne Serres (1786-1868), que les formes animales dites à l'époque « supérieures » passent au cours de leur développement par des formes adultes des animaux dits « inférieurs », idée qui sera popularisée par Ernst Haeckel sous la forme de « loi de recapitulation » dans un contexte explicitement évolutionniste : « l'ontogenèse recapitule la phylogénèse ». L'homologie se conçoit entre deux organes si leur développement provient des mêmes origines embryonnaires, même si les formes adultes présentent ces organes sous des aspects bien différents. À l'aide du principe des connexions, Étienne Geoffroy saint Hilaire avait considéré comme analogues (c'est-à-dire homologues) les osselets de l'oreille moyenne des mammifères et les os operculaires des poissons. À partir d'observations anatomiques et

³⁷Nelson, G.J. (1994a). Homology and systematics, In Hall, B.K. (Ed.) Homology, the hierarchical basis of comparative biology, New York: Academic Press, pp. 101-149.

³⁸Nelson, G.J. (1994b). La systématique et l'homologie. In Tassy, P. and Lelièvre, H. (Eds.) Systématique et Phylogénie (modèles d'évolution biologique). Biosystema 11, Paris : Société Française de Systématique, pp. 5-28.

³⁹Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. Cladistics, 7(4), 367-394.

⁴⁰Nelson, G.J. (1994a). Homology and systematics, In Hall, B.K. (Ed.) Homology, the hierarchical basis of comparative biology, New York: Academic Press, pp. 101-149.

⁴¹Nelson, G.J. (1994b). La systématique et l'homologie. In Tassy, P. and Lelièvre, H. (Eds.) Systématique et Phylogénie (modèles d'évolution biologique). Biosystema 11, Paris : Société Française de Systématique, pp. 5-28.

⁴²Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. Cladistics, 7(4), 367-394.

embryologiques, Carl Reichert (1811-1883) démontre que deux de ces osselets proviennent de l'arrière de la mandibule des vertébrés. Il démontre ainsi l'homologie des structures adultes, bien qu'elles n'aient ni la même forme, ni la même fonction, et ayant perdu une partie de leurs connexions (notamment ces os ne sont plus en connexion avec la mandibule chez les mammifères actuels). Cette conception remporte un grand succès à partir de 1830. Karl Ernst von Baer (1792-1876) critiquera néanmoins la récapitulation de Meckel-Serres en objectant qu'on ne peut pas comparer des stades embryonnaires d'une espèce donnée avec les stades adultes d'autres espèces. En effet, le développement d'une espèce ne passe nullement par les stades adultes d'autres espèces (vision scaliste), mais il se déploie du général au particulier (vision arborescente). Les comparaisons doivent donc s'opérer entre stades comparables de ces espèces, conformément à une organisation générale du vivant non pas en échelle, mais en arbre. Ce point de vue sera rejoint par Ernst Haeckel en 1866 avec sa « loi biogénétique fondamentale ».

Croiser les critères

Ces critères I (fonction), II (forme), III (connexions), IV (origine) ne se recoupent pas nécessairement. Deux organes qui ont même fonction (aile de mouche et aile de pigeon) n'ont ni la même forme, ni les mêmes connexions, ni la même origine. Des organes qui ont des fonctions différentes, comme l'os carré d'une tortue et l'enclume d'un chat (l'un des trois osselets de son oreille moyenne) peuvent avoir des formes différentes mais présenter la même origine soutenue par les mêmes connexions (connexion entre le carré et l'articulaire d'une part chez la tortue, grâce à laquelle sa mandibule s'articule à son crâne ; et d'autre part connexion entre l'enclume et le marteau chez le chat). Des organes qui ont la même origine peuvent même perdre leurs connexions. Par exemple, le carré d'une tortue est en connexion avec le dentaire, mais le marteau d'un chat ne l'est plus. Des organes qui ont même forme et même fonction peuvent avoir les mêmes connexions, la même position dans l'organisme, et avoir des origines différentes. On pourra considérer par exemple les canines hypertrophiées d'un *Thylacosmilus* (marsupial prédateur sud-américain) et celles d'un *Machairodus* (placentaire prédateur nord-américain). Ou encore la langue cylindrique et allongée d'un pangolin et celle d'un fourmilier. Des organes peuvent présenter les mêmes connexions, la même position dans l'organisme, les mêmes origines et avoir des formes et des fonctions différentes (comparons un radius de mouton et un radius de pigeon). Des structures qui ont la même origine peuvent adopter ni les mêmes formes, ni les mêmes fonctions, ni les mêmes connexions. Qu'on considère un instant la diversité des dérivés des cellules de la crête neurale. Toutes les combinaisons sont possibles. Dans le cadre récent de l'ontophylogénèse⁴³, développement et évolution sont un seul et même processus : nommer selon la même origine (critère IV) et selon les mêmes processus de mise en place (critère V), c'est donc en principe faire la même chose. Autrement dit, le critère V devrait fournir les meilleurs atouts pour fonder des hypothèses d'homologie primaire. Mais nous verrons bientôt que des pièges peuvent subsister. Remarquons pour finir qu'il convient de corriger une fausse opposition qui circule encore, celle entre homologie et analogie. Deux structures peuvent être homologues (homogènes au sens de Lankester) et analogues en même

⁴³Kupiec, J. J. (2012). L'ontophylogénèse. Évolution des espèces et développement de l'individu. Collection Sciences en questions, Versailles: Quae.

temps. Un radius de chat et un radius de vache sont homogènes (ils ont même origine) et analogues (ils ont même fonction).

Source : <https://e-systematica.org/2025/02/03/criteres-de-lhomologie/>

DÉFINITION

Homologie

Guillaume Lecointre

Première mise en ligne le 3 Février 2025, écrit par Guillaume Lecointre.

Le concept d'homologie parle de ressemblance. Non pas la ressemblance globale, mais de parties semblables. Il doit son existence au fait que la biologie a besoin de parler des parties d'organismes de manière générale, alors que chaque être vivant est unique. Au cours de l'histoire de la systématique, différents critères par lesquels on reconnaissait des parties d'organismes comme étant les « mêmes » entre espèces ont été utilisés. Par ordre chronologique, on a nommé pareillement les parties d'organismes en vertu d'une même fonction, en vertu d'une même forme, en vertu de connexions semblables aux parties voisines, en vertu d'une même origine évolutive, en vertu des mêmes processus de mise en place au cours du développement. Toutes ces façons de détecter des « mêmes » ne se recoupent pas, ce qui fait de l'homologie un concept riche et complexe pour parler de la ressemblance. En outre, elles ne relèvent pas toutes du même statut. L'origine commune ne nous est pas donnée à observer, et elle relève du résultat de l'investigation (homogénéie, ou homologie secondaire) tandis que les autres relèvent de critères empiriques servant à faire des conjectures d'homologie (homologies primaires). Aujourd'hui, nous pourrions dire que l'homologie de forme, celle issue de connexions semblables, et celle issue de processus de mise en place semblables sont les critères (toujours faillibles ici ou là, bien entendu) servant à établir des conjectures d'homologies qui seront validées ou réfutées par l'arbre phylogénétique, c'est-à-dire celui qui donne la clé des homologies secondaires (les homogénies). Le concept d'homologie n'est pas circulaire, car le pari fait sur une origine commune peut être gagné ou perdu. Enfin, le traitement de la ressemblance par similitude globale chiffrée (ou par distance, c'est-à-dire par dissimilitude globale) est impropre à restituer les homologies.

La nécessité de nommer des parties

Le concept d'homologie doit son existence à deux faits triviaux, mais qui doivent être exposés ici : d'une part, nous avons besoin de désigner des ressemblances entre les êtres biologiques, et d'autre part chacun de ceux-ci est unique. Voyons pourquoi. La biologie ne travaille pas à partir d'universaux. Le niveau biologique d'organisation de la matière commence sur des entités suffisamment composées pour que leur structure garde la mémoire des étapes antérieures par lesquelles elles sont passées, elles-mêmes, ou bien leur lignage. Cette mémoire est constituée de traces laissées aussi bien dans leur génome que dans leur composition anatomique, c'est-à-dire leurs parties. Elle fait d'elles des individus⁴⁴. Ceci n'est pas une condition suffisante pour définir la biologie, mais rend chaque individu unique par son historicité-même : l'identique n'existe pas en biologie, au sens où seraient identiques deux entités parfaitement superposables l'une à l'autre, à l'atome près. Mais l'impossibilité d'une identité parfaite en biologie ne tient pas qu'à l'historicité. Elle provient aussi du simple fait que

⁴⁴Durrive, B. and Henry, J. (dir.) (2015). Redéfinir l'individu à partir de sa trajectoire. Hasard, déterminismes et rencontres, Paris : Éditions Matériologiques.

les entités biologiques sont des flux dynamiques de matière, entités dont la permanence à l'échelle d'observation usuelle n'est que l'illusion produite par remplacement incessant à des échelles imperceptibles. Ceci reste vrai pour l'individu comme pour l'espèce. Si notre langage était réglé au niveau de description le plus proche possible de cette historicité, il faudrait faire de la biologie en donnant un prénom à chaque mouche, à chaque pâquerette. Cette remarque vaut également pour les parties des organismes. Pire, chaque cellule étant différente de sa voisine, nous en viendrions à donner un prénom à chaque cellule. Nous avons pourtant besoin de concepts et de noms de portée générale, et ceux-ci sont fondés sur la ressemblance. Nos mots dépendent donc de la ressemblance, ce qui rend le problème de sa mesure particulièrement saillant en biologie.

La métrique de la ressemblance : globale ou mosaïque ?

La ressemblance globale entre deux entités est la mesure complémentaire de la dissemblance globale entre deux entités. On peut mesurer la ressemblance globale entre une séquence d'hémoglobine de cheval et une séquence d'hémoglobine humaine sous la forme d'une variable continue, elle sera le complément de leur dissemblance globale, également considérée sous forme d'une variable continue. C'est pourquoi la ressemblance mesurée globalement entre entités complètes ne distingue pas partage et différence : dire que deux entités sont semblables à 70% revient à dire que ces deux entités sont dissemblables à 30%. La dissemblance globale est finie et s'arrête à l'orée de la ressemblance globale, et symétriquement la ressemblance globale est finie et s'arrête à l'orée de la dissemblance globale. Cette symétrie est associée à la globalité par laquelle la métrique a procédé à la comparaison. C'est pourquoi la taxonomie numérique ⁴⁵, dite aussi « école phénétiqque » de la classification du vivant, en travaillant sur des distances globales entre les entités à classer, est impropre à identifier celles des parties qui sont partagées entre ces entités, c'est-à-dire des partages explicites et singuliers, et encore moins des signatures évolutives⁴⁶⁴⁷.

Pourquoi l'homologie ?

En revanche, considérés sous forme de parties discrètes et ponctuelles, les partages ne sont pas équivalents aux différences. On peut faire la liste des traits ou parties partagé(e)s entre deux entités, cette liste est finie (même si on n'a pas besoin de l'établir exhaustivement) et tend potentiellement vers la spécification des partages et donc la précision du vocabulaire. Le chat et le chien partagent les poils, les griffes, les pavillons aux oreilles. Mais si on s'intéresse à ce chat et ce chien, les poils n'ont pas la même couleur et les pavillons de l'oreille n'ont ni la même forme ni la même longueur. Autrement dit, cette liste des attributs partagés requiert un effort de réflexion sur notre propre langage : nous sommes obligés de procéder à une généralisation, pour ne pas s'en tenir qu'à ce chat et à ce chien. Le langage ne peut capter les parties partagées que s'il occulte momentanément leurs subtiles différences, c'est-à-dire l'infinie diversité des attributs, grâce à une négociation conceptuelle, à savoir une convention d'homologie (homo

⁴⁵Sokal, R.R. and Sneath, P.H.A. (1963). Numerical Taxonomy, Freeman: San Francisco.

⁴⁶Tassy, P. (1991), L'arbre à remonter le temps, Paris : Christian Bourgois éditeur.

⁴⁷Lecointre, G. (1997). Dialogue Généticiens/Systématiciens : une culture du quantitatif contre celle du qualitatif ? Biosystema 15: 7-20.

logos : le discours qui désigne ce que je considère comme les « mêmes »). L'homologie, c'est la convention par laquelle le même nom sera donné à deux ou plusieurs attributs ou parties d'organismes.

Toujours en considérant la ressemblance de manière discrète, par parties, la liste des différences entre deux entités tend, elle, vers l'infini (contrairement à la différence lorsqu'on la mesure globalement entre entités qui, elle, est finie). La raison en a été évoquée : en biologie, toute entité est unique. Je pourrai toujours trouver des différences entre deux de mes hépatocytes, n'importe lesquelles, prises au hasard. D'ailleurs, les biotechnologies sont aujourd'hui capables d'en spécifier quelques unes. Il en résulte que tenter de fonder le langage scientifique par la différence revient à isoler toujours plus les entités et finalement ne plus pouvoir parler. De même, fonder le langage scientifique sur des absences (invertébrés, achondrites, agnathes...) confine à l'absurdité. Le chat et le chien n'ont pas de camions, ni ailes, ni nuages, ni cailloux... Dans la fabrique de nos concepts scientifiques, les ressemblances, à travers le partage de parties (attributs ou propriétés) spécifiées, doivent l'emporter sur les dissemblances ou les différences ; à cette seule condition nous pouvons expliciter des lois de la nature, qui sont toujours, de quelque manière qu'on les définisse, des généralités concernant des classes définies par des traits communs, comme « les mammifères ont des poils ».

Il existe un lien entre se fonder sur la différence, la séparation, l'exclusion d'une part, et l'absence d'autre part. Si le but premier de la science est d'expliquer collectivement et rationnellement le monde réel ⁴⁸⁴⁹, alors nous devons commencer par circonscrire les entités à expliquer, et surtout circonscrire des groupes d'entités qui relèvent du même type d'explication. Or, les ensembles se justifient, par définition mathématique, par le partage de propriétés entre leurs membres, et donc par une inclusion d'un objet dans une classe, ou regroupement. La séparation n'est pas une activité qui forge des ensembles pertinents, car celle-ci peut potentiellement se fonder sur une dichotomie présence/absence. Dans ce dernier cas, on risque de faire un ensemble sur la base d'une absence d'attribut, ce qui contrevient au point de vue de la rationalité attendue dans le champ scientifique. En effet, si l'on s'y autorisait, nous pourrions toujours réunir n'importe quelle collection hétéroclite d'objets au motif qu'ils n'ont pas quelque chose, la liste des absences étant infinie. À moins que cette absurdité ne soit assumée par une exclusion. Le provincial ressent bien l'exclusion dont il est l'objet à travers le concept de « province ». Les entités de la province ne sont pas réunies par une propriété qui leur soit acquise en propre, mais par leur exclusion de Paris : en somme, le point de référence n'est pas dans le concept, mais réside en dehors. Il en va de même des concepts de banlieue, d'invertébrés, d'extra-terrestres, de l'Outre-mer ou des arts premiers. Ce n'est pas la ressemblance qui les unit, mais leur séparation d'un point de référence placé ailleurs. Si cette logique séparative était poussée à son extrémité, on finirait par isoler chaque entité unitaire, comme nous l'avons vu. Et en biologie, cela irait jusqu'à chaque cellule, voire même jusque chaque protéine ; jusqu'à l'impossibilité de disposer de mots de portée générale, et donc de penser. D'un point de vue scientifique, la liste des différences est, on l'a vu, potentiellement

⁴⁸Lecointre, G. (2018a). Les sciences face aux créationnismes. Réexpliquer le contrat méthodologique des chercheurs, 2d éd., Versailles : Quae.

⁴⁹Lecointre, G. (2018b). Savoirs, Opinions, Croyances. Une réponse laïque et didactique aux contestations de la science en classe, Paris : Belin.

infinie : il est donc aisé, voire trivial, de mobiliser des différences à l'appui d'une césure. La liste des partages est plus difficile à manipuler car elle requiert l'homologie, mais elle est potentiellement féconde et riche en informations si l'on mobilise des ensembles emboîtés pour illustrer leur degré de généralité.

En dehors de toute démarche classificatoire, remarquons que la séparation, la différence, l'absence d'attributs ou de propriétés sont en revanche utiles pour les opérations de guidage, de prise de décision. C'est ce par quoi on construit des clés de détermination, sorte d'arborescences décisionnelles construites à partir de tris successifs, de divisions ordonnées d'un échantillon de départ, et fonctionnant comme un jeu de piste au bout duquel on gagne une récompense. Ces outils ne décrivent pas le monde ; en lieu et place d'une vocation classificatoire, leur seule raison d'être est pragmatique : par exemple, comment trouver le nom d'une fleur au plus vite. Une clé de détermination n'est pas une classification. Au cours de l'histoire de la systématique, nous n'avons pas toujours été clairs sur ce point, car certains naturalistes ont posé sur leurs clés de détermination des noms d'ordres ou de familles pour fournir des points de repère (comme par exemple Gaston Bonnier dans sa flore de France, de Belgique et de Suisse). Mais ne nous y trompons pas : ce ne sont pas par ces clés que les noms et concepts sont construits. Certains naturalistes du siècle passé comme Ernst Mayr (1904-2005), Alfred Romer (1894-1973), ont même forgé des groupes en mélangeant les procédures divisives et les procédures agglomératives⁵⁰⁵¹⁵²⁵³. D'où les anciens termes d'invertébrés, d'agnates, et autres groupes amputés, aujourd'hui invalidés (l'étymologie du premier signifie qu'on réunit là les organismes qui n'ont pas de vertèbres, celle du second les organismes qui n'ont pas de mâchoire).

La ressemblance traitée de manière discrète est un mosaïcisme méthodologique

Résumons-nous. La systématique vise à fournir une classification du vivant rationnelle, emboîtée, sans groupes partiellement chevauchants (classification cohérente), dont les ensembles sont monothétiques, complets, et individuellement justifiés par des attributs explicites. Cet objectif requiert un traitement particulier de la ressemblance : il faut regrouper sur des ressemblances discrètes et non sur des variables continues, et regrouper sur des partages et non sur des différences. Cela implique de traiter la ressemblance de manière mosaïque, par parties, et non globalement ; c'est ce qu'on appelle ici le mosaïcisme méthodologique. Cela signifie que toutes les parties d'un organisme ne justifient pas nécessairement des ensembles de même niveau hiérarchique. En termes d'évolution, cela signifie que le changement d'un attribut n'entraîne pas nécessairement celui des attributs

⁵⁰Dupuis, C. (1986). Darwin et les taxonomies d'aujourd'hui, In P. Tassy (Ed.) *L'ordre et la diversité du vivant*. Paris : Fayard, Fondation Diderot, pp. 215-240. Réédition 2023 In Tassy P.E., Martin, P., Lecointre, G. (Ed.) *Taxinomie et évolution : permanence et actualité. Textes de Claude Dupuis (1927-2020)*. Biosystema 32, Paris : Société Française de Systématique, Éditions Matériologiques, pp. 11-46.

⁵¹Tassy, P. (1991), *L'arbre à remonter le temps*, Paris : Christian Bourgois éditeur.

⁵²Lecointre, G. (2011). Filiation, In Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein M. (Eds), *Les mondes darwiniens*, t. I, seconde édition, Paris : Éditions Matériologiques, pp. 223-282.

⁵³Lecointre, G. (2015). Descent (filiation). In: T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, and M. Silberstein (eds), *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Dordrecht, Heidelberg, New-York, London : Springer, pp. 159-207.

topologiquement voisins (contrairement à ce que pensait Cuvier). Dit de manière plus prosaïque, tous les caractères qui sont uniquement trouvés chez les oiseaux actuels ne sont pas apparus au cours de l'histoire du vivant en même temps : leur mise en place s'étire entre – 150 M.A., date de l'origine des oiseaux, et – 80 M.A., date du dernier ancêtre commun aux oiseaux actuels. En outre, ce mosaïcisme méthodologique permet de gérer les pertes évolutives : un attribut apparu à une époque donnée (le membre chiridien) peut secondairement disparaître (au moins sept fois chez les squamates), et cette propriété rend compte de la dynamique de l'évolution du vivant.

Quelle raison classificatoire ?

Il y a mille façons de classer le monde. On peut regrouper des entités sur la base de leur fonction commune, de leurs tailles, de leurs formes, de l'endroit où on les trouve, des symboles que nous projetons sur elles, de leur composition structurale... Le problème qui se pose à tout scientifique, c'est que ces objectifs ne se recoupent pas, ou peu. Si nous voulions tout embrasser, la classification holiste produite serait incohérente dans le sens où elle serait remplie de groupes partiellement chevauchants. Par exemple, le dauphin nage en mer comme le manchot, et sur cette base d'une fréquentation assidue du milieu pélagique, tous deux pourraient être regroupés ensemble avec le thon. Mais sur la base d'une composition structurale, le dauphin a de nombreux points communs avec le jaguar qui habite la forêt néotropicale, et d'un autre côté le manchot partage de nombreux autres avec le colibri qui habite la même forêt que le jaguar. Le premier regroupement par habitat semble donc devoir réunir dauphin et manchot d'un côté, et jaguar et colibri de l'autre. Un second regroupement par composition structurale réunit dauphin et jaguar d'un côté, manchot et colibri de l'autre. Si nous produisions une classification holistique, c'est-à-dire qui tient compte de tout, la contradiction entre les deux intentions annihilerait toute possibilité de classer. Les attributs « plumes » et « glande mammaire » contredisent en effet les attributs « nage en milieu pélagique » et « fréquente les sous-bois de la forêt néotropicale ». Nous restons sans classification. Les classifications qui se sont voulues holistes ont caché leur incohérence derrière des choix implicites du maintien de la tradition (par exemple la classification « éclectique » de la théorie synthétique de l'évolution a finalement maintenu les traditions linnéennes qui dataient pourtant déjà de deux siècles). Pour le dire d'une manière prosaïque, à vouloir courir après trois lièvres à la fois, on n'en attrape aucun. Une classification dont la « raison », le « cahier des charges », l'objectif est unique et explicite permet de (1) clarifier de quoi elle parle, c'est-à-dire spécifier le type de propriétés dont elle rend compte de la cohérence (2) de choisir les attributs qui relèvent des propriétés souhaitées, (3) de nommer ces attributs (c'est là que l'homologie intervient). Cette contrainte épistémologique explique la supériorité de la systématique phylogénétique sur la systématique éclectique du milieu du XXe siècle. Cette dernière a été qualifiée d'éclectique justement parce qu'elle tentait de prendre en compte plusieurs types de propriétés mutuellement contradictoires (au moins potentiellement), comme par exemple les « affinités » (la filiation) et les « sauts écologico-adaptatifs ». Il en a résulté une tendance au maintien des groupes linnéens, toujours justifiés par soit l'une, soit l'autre de ces types de propriétés, et donc moins d'avancées classificatoires (pour résumer brièvement la situation). La systématique phylogénétique se restreignant à un programme classificatoire fondé seulement sur les degrés relatifs de parenté, elle a pu se donner les

moyens de distinguer, parmi les ressemblances discrétisées, celles qui sont trop générales pour l'investigation menée (les symplésiomorphies), celles qui sont trompeuses au regard de l'objectif poursuivi (les homoplasies) de celles, retenues, qui signent un apparentement, et donc justifient un groupe monophylétique au sein de l'échantillon d'organismes traité (les synapomorphies). La clarté et l'unicité de l'objectif ont conduit à une meilleure intelligibilité de la classification et une part d'avancées relatives en termes de démembrement de certains groupes linnéens, de création de nouveaux groupes et, faut-il le rappeler, de confirmation de groupes anciens, mais cette-fois-ci justifiés en termes clairs.

Critères de l'homologie

Article détaillé : [critères de l'homologie](#).

L'homologie est d'abord un pari

Article détaillé : [homologie \(pari\)](#).

Limitations d'accès à l'homologie historique

Si le programme classificatoire de la systématique moderne est de classer les espèces sur la base de leur parenté (et seulement elle), nous sommes à la recherche des meilleurs critères pour que nos homologies soient de bons paris (de bonnes conjectures). Mais il est évident que des causes de la similitude étant diverses, notre logos peut se retrouver piégé. Les convergences évolutives ne sont pas des processus singuliers de l'évolution, mais une simple erreur de pari. Dans une biologie nominaliste, la convergence n'est que dans notre discours : nous avons erronément donné le même nom à deux structures soit parce qu'elles sont similaires, soit parce qu'elles ont la même fonction alors que nous pensions qu'elles avaient même origine. Tout événement évolutionnaire étant singulier, la convergence n'est qu'une méprise. L'homologie secondaire qui réunit les faucons avec les psittaciformes et les passériformes avaient été occultées à nos yeux par d'autres similitudes que les falconidés partagent avec les aigles. L'homologie sérielle peut tendre également des pièges à notre logos. Prendre une bêta-globine de cheval pour une alpha-globine va positionner le cheval en dehors des tétrapodes dans une phylogénie moléculaire fondée sur des séquences d'alpha-globine. La relation qu'entretient une bêta-globine de cheval et une alpha-globine humaine s'appelle la métalogie⁵⁴. Elle mélange paralogie (similitude postérieure à une duplication au sein d'un organisme) et l'orthologie (similitude postérieure à une spéciation).

Gavin de Beer (1899-1972) établit en 1938 l'idée que l'homologie des phénotypes n'implique pas l'homologie des génotypes. Symétriquement, on découvre en 1995 avec l'équipe de Walter Gehring (1939-2014) que l'homologie des gènes « maîtres » de la formation de l'œil, en l'occurrence *pax6* chez la souris et *eyeless* chez la drosophile, n'implique nullement l'homologie (forme et connexions) des phénotypes qu'ils impulsent : l'œil composé de drosophile n'est pas structurellement comparable à l'œil camérulaire d'un vertébré⁵⁵. Pourtant, si l'on injecte dans une larve de drosophile un vecteur d'expression contenant le gène

⁵⁴Fitch, W.M. (1970). Distinguishing homologous from analogous proteins. *Syst. Zool.* 19(2), 99-113.

⁵⁵Gehring, W.J. (2002). The genetic control of eye development and its implications for the evolution of the various eye-types. *The International Journal of Developmental Biology*, 46, 65-73.

de souris Pax6, l'organisme de drosophile en développement répond à pax6, lequel impulse la formation d'yeux de drosophiles. L'homologie factorielle ou combinatoire de Minelli et Fusco⁵⁶ rend compte de la dissociation entre homologies phénotypique et génotypique. Les ressemblances entre phénotypes de plusieurs espèces sont dissociées des ressemblances entre les gènes de ces mêmes espèces, qui pourtant impulsent ces phénotypes. À l'échelle du phénotype deux structures ne sont pas homologues parce qu'on n'infère pas cette structure à l'ancêtre commun, cependant elles tombent sous le concept d'homologie développementale (critère V) car elles ont coopté le même module développemental depuis l'ancêtre commun (par exemple l'œil de mouche est structurellement différent de l'œil humain, cependant ils se développent à partir d'un même réseau d'impulsions génétiques homologues).

En 2001, John True et Eric Haag identifient la « dérive du système développemental »⁵⁷, terme qui signifie que les trajectoires développementales chez deux espèces peuvent ne pas être les mêmes alors qu'elles débouchent sur les mêmes structures adultes depuis leur ancêtre commun, qui présentait la même structure adulte. Il ne s'agit pas de convergence. Tandis que la structure finale restait la même depuis les origines, les étapes développementales ont dérivé l'une par rapport à l'autre depuis l'ancêtre commun aux deux espèces. La sélection n'a retenu que les trajectoires qui aboutissent à la même forme finale⁵⁸. Ce phénomène confirme le constat de De Beer : des génotypes différents aboutissent au même phénotype. Minelli et Fusco⁵⁹ font remarquer que les tubes digestifs des vertébrés ont les mêmes connexions avec le reste de l'organisme, la même fonction, mais que les précurseurs développementaux diffèrent selon les lignées : il provient du plafond de l'archentéron chez les lamproies et les salamandres, des cellules vitellines chez les gymnophiones, et de la couche inférieure du blastoderme chez les amniotes. En 2018, J.A. Briggs et ses collègues⁶⁰ ont caractérisé le transcriptome de 136 966 cellules uniques issues de 10 moments précis du premier jour de l'embryogenèse de *Xenopus tropicalis*, permettant une annotation de 69 types cellulaires auxquels ce premier jour de développement aboutit. Les transcriptomes comparés permettent non seulement de savoir quels gènes sont exprimés, donc à quel stade de différenciation la cellule en est, mais aussi de relier entre elles les cellules mères et filles de différents moments, et de retracer ainsi un arbre de différenciation. Cet arbre est différent d'une phylogénie parce qu'il s'agit d'une généalogie. Il apparaît alors que plusieurs types de cellules différenciées apparaissent plus tôt que prévu durant le développement. Par exemple, l'ectoderme n'est pas monophylétique, dans le sens où les dérivés de l'ectoderme non neural forment tôt un groupe à eux, séparé du neurectoderme, et que le neurectoderme est autant différencié (c'est-à-dire différencié aussi tôt) de l'ectoderme non neural qu'il l'est du mésoderme ou de l'endoderme. L'endoderme est

⁵⁶Minelli, A. and Fusco, G. (2013). Homology, In Kampourakis, K. (Ed.) *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

⁵⁷True, J.R. and Haag, E.S. (2001). Developmental system drift and flexibility in evolutionary trajectories. *Evolution & Development*, 3(2), 109-119.

⁵⁸True, J.R. and Haag, E.S. (2001). Developmental system drift and flexibility in evolutionary trajectories. *Evolution & Development*, 3(2), 109-119.

⁵⁹Minelli, A. and Fusco, G. (2013). Homology, In Kampourakis, K. (Ed.) *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

⁶⁰Briggs, J.A. et al. (2018). The dynamics of gene expression in vertebrate embryogenesis at single-cell resolution. *Science* 360(6392): eaar5780.

diphylétique, avec l'endoderme du tube digestif antérieur différencié très tôt et indépendamment de l'endoderme du tube digestif postérieur. Un tube digestif est donc constitué de deux composantes embryonnaires précoces, ce qui est en accord avec l'embryologie comparée qui montre par ailleurs qu'il existe plusieurs façons de « faire » un tube digestif chez les animaux. Le mésoderme est diphylétique, avec un lignage des cellules de la notochorde qui s'enracine au point nodal à la source des autres tissus, et un grand lignage qui donne la grande majorité des tissus mésodermiques. Toujours en 2018, D. E. Wagner et collègues ont caractérisé les transcriptomes de 92 000 cellules individuelles issues du premier jour de développement du poisson-zèbre *Danio rerio*, tandis que J. A. Farrell et collègues ont généré les transcriptomes de 38 731 cellules individuelles issues de 12 moments précis du développement de cette même espèce, compris entre l'œuf et la somitogenèse. Dans cette dernière étude, 25 types cellulaires ont été différenciés. Des modules de gènes co-exprimés ont également été identifiés et connectés entre eux à travers les stades de développement. Les premiers stades de différenciation ne se traduisent en fait pas par l'apparition de l'endoderme, du mésoderme et de l'ectoderme. On voit plutôt émerger l'ectoderme, le mésoderme axial et un mésendoderme. Ce dernier se différencie ensuite en mésoderme non-axial et en endoderme. Chez le poisson-zèbre, le mésoderme apparaît donc paraphylétique. En revanche, l'ectoderme est monophylétique : neurectoderme et épiderme avec autres dérivés ectodermiques sont bien ensemble. Comme chez le xénope, le tube digestif (endoderme) est diphylétique. On voit ici que chez deux vertébrés, la phylogénèse des tissus n'est donc pas la même : l'ectoderme n'est pas monophylétique chez le xénope alors qu'il l'est chez le poisson-zèbre, le mésoderme est diphylétique chez le xénope alors qu'il est clairement paraphylétique en donnant naissance à l'endoderme chez le poisson-zèbre. Ces études sont prometteuses en matière d'établissement des homologues profondes entre les parties du corps des vertébrés, parce qu'elles montrent que parfois ces parties se mettent en place différemment dans différent lignages alors qu'elles y conservent pourtant les mêmes rapports topologiques. Les mêmes connexions chez l'adulte (critère III) ne garantissent donc pas les mêmes processus de mise en place (critère V). En somme, la relation entre principe des connexions (critère III) dans les organismes adultes, le processus développemental (critère V) et l'origine commune (critère IV) n'est plus aussi simple.

Homologie taxique

Article détaillé : [Homologie taxique](#).

Conclusion

Au cours de l'histoire du concept d'homologie, laissant de côté la désignation des structures par leur fonction commune, on peut ainsi reconnaître, notamment avec Schmitt⁶¹, et Minelli & Fusco⁶² :

⁶¹Schmitt, S. (2006), *Aux origines de la biologie moderne : l'anatomie comparée d'Aristote à la théorie de l'évolution*, Paris : Belin.

⁶²Minelli, A. and Fusco, G. (2013). Homology, In Kampourakis, K. (Ed.) *The Philosophy of Biology: A Companion for Educators*, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

Quatre concepts statiques de l'homologie :

- La similitude globale chiffrée (soit une variable continue) utilisée par l'école phénétiqque et dont on continue à se servir à travers le concept de distance génétique (on dit couramment que « le gène A et le gène B ont 75% d'homologie ») ;
- La ressemblance des formes (jadis incluse dans les prototypes de Robinet et de Herder, les archétypes de Goethe, de Carus, d'Owen, d'Agassiz) ;
- L'homologie de position (principe des connexions) qui est celle Geoffroy Saint-Hilaire et d'Owen ;
- L'homologie taxique de Patterson, Nelson, Platnick ;

Trois concepts d'homologie inscrits dans la profondeur du temps :

- L'homologie développementale qui est celle de Meckel, Serres, Reichert, Haeckel, von Baer ;
- L'homologie historique ou de filiation (Darwin, Lankester, Hennig), ou encore dite « transformationnelle »⁶³ ;
- L'homologie combinatoire ou dite factorielle⁶⁴.

Dans leur annexe II, Minelli et Fusco⁶⁵ identifient d'autres types de découpages du concept. La biologie moderne n'est plus idéaliste. La théorie de l'évolution n'est pas soluble dans la pensée de Platon⁶⁶. Les notions de prototype (Diderot, Robinet, Herder) ou d'archétype (Agassiz, Owen) ne sont plus de mise. La notion de plan d'organisation (Geoffroy Saint-Hilaire, Carus) est vivement critiquée⁶⁸. L'école phénétiqque mélange tous les types de ressemblance en un seul indice chiffré⁷⁰, et elle continue pourtant d'avoir des applications en systématique moléculaire.

⁶³Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology, In Joysey K.A. and Friday, A.E. (Eds.) Problems of phylogenetic reconstruction, London and New York: Academic Press, pp. 21-74.

⁶⁴Minelli, A. and Fusco, G. (2013). Homology, In Kampourakis, K. (Ed.) The Philosophy of Biology: A Companion for Educators, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

⁶⁵Minelli, A. and Fusco, G. (2013). Homology, In Kampourakis, K. (Ed.) The Philosophy of Biology: A Companion for Educators, Dordrecht : Springer Science+Business Media, History, Philosophy and Theory of the Life Sciences 1, pp. 289-322.

⁶⁶Lecointre, G. (2017). Les contenants et les contenus. Que faire des invariants en Biologie ? In: T. Gaudin, D. Lacroix, M.C. Maurel, J.C. Pomerol (eds), Sciences de la vie, sciences de l'information. Paris : ISTE Éditions, pp. 129-143.

⁶⁷Lecointre, G. (2023). Darwinian/Hennigian Systematics and Evo-Devo: The missed Rendez-Vous. In du Crest, A., Valkovic, M., Ariew, A., Desmond, H., Huneman, P. and Reydon, T.A.C., Evolutionary Thinking Across Disciplines. Problems and Perspectives in Generalized Darwinism. Synthese Library 478, Springer: Cham, Switzerland, pp. 429-451.

⁶⁸Lecointre, G. (2023). Darwinian/Hennigian Systematics and Evo-Devo: The missed Rendez-Vous. In du Crest, A., Valkovic, M., Ariew, A., Desmond, H., Huneman, P. and Reydon, T.A.C., Evolutionary Thinking Across Disciplines. Problems and Perspectives in Generalized Darwinism. Synthese Library 478, Springer: Cham, Switzerland, pp. 429-451.

⁶⁹Kremer-Lecointre, A. and Lecointre, G. (2023). Démystifier le vivant. 36 métaphores à ne plus utiliser. Paris : Belin-éducation.

⁷⁰Tassy, P. (1991), L'arbre à remonter le temps, Paris : Christian Bourgois éditeur.

Partant de la ressemblance des formes (« critère » II), de l'homologie de position (« critère » III) et de l'homologie développementale (« critère » V), la mise en œuvre du concept d'homologie tente d'atteindre l'homogénéité, (dite aussi homologie secondaire, ou homologie de filiation, ou encore homologie historique, ici « critère » IV qui n'est plus un critère mais bien un résultat). La convergence et l'homologie sérielle viennent troubler le passage de la ressemblance des formes et des connexions à l'homologie de filiation. L'homologie développementale qui fut prometteuse peut échouer à atteindre l'homologie de filiation par la dérive des systèmes développementaux et l'homologie factorielle tente de gérer la disjonction entre homologie des génotypes et homologie des phénotypes. Souvenons-nous que chez les vertébrés, un tube digestif, un mésoderme ou un ectoderme, bien que connectés pareillement au reste de l'organisme chez l'adulte, se mettent en place diversement selon les groupes taxonomiques. Le principe des connexions semble rester le meilleur atout pour atteindre l'homologie de filiation.

Source : <https://e-systematica.org/2025/02/03/homologie-guillaume-lecoindre/>

DÉFINITION

Homologie (pari)

Guillaume Lecointre

Première mise en ligne le 3 Février 2025, écrit par Guillaume Lecointre.

Ne pas replacer l'homologie dans le champ opérationnel peut avoir des conséquences fâcheuses. Les créationnistes s'en délectent, comme le fait Jonathan Wells (voir ⁷¹) : « Pourquoi les manuels définissent-ils l'homologie comme une similarité due à une ascendance commune, puis déclarent que les homologies sont les preuves de l'ascendance commune, un argument circulaire déguisé comme une preuve scientifique ? » Il y a ici, certes, un travestissement de la façon dont les scientifiques utilisent la notion d'homologie. Mais si ce travestissement fonctionne, c'est que le concept, dans son opérationnalité, est souvent mal enseigné et mal compris. Dans la pratique « standard » de la systématique phylogénétique, une hypothèse d'homologie est d'abord un pari : partant de structures qui se ressemblent ou qui sont connectés aux structures voisines de la même façon (critères II, III ou même V) on fait initialement le pari qu'elles sont héritées d'un ancêtre commun (hypothèse d'homologie ou homologie primaire de de Pinna ⁷²). Mais ce pari, on peut le perdre ou le gagner. Lorsque l'on classe un échantillon d'espèces, on fait ce pari sur des dizaines, voire des centaines de caractères en même temps. Ces caractères sont inscrits dans un tableau à double entrée qu'on appelle une « matrice », et qui comprend en ligne les taxons à classer et en colonne les caractères, les cases étant remplies de symboles (généralement 0, 1, 2, etc.) en fonction de l'état dans lequel on trouve chaque caractère dans chaque taxon. L'exercice décisif, c'est la construction du graphe connexe non cyclique orienté, qu'on appelle de manière plus courte un « arbre ». Parmi l'ensemble des arbres mathématiquement possibles, cette construction s'opère par le choix de celui qui maximise la contiguïté des états de caractères identiques. Cet arbre est alors le plus parcimonieux en hypothèses de transformation de caractères, car plus les états identiques sont rassemblés par un segment commun à plusieurs taxons qui le portent, moins il est besoin d'hypothèses d'acquisition de cet état le long des branches de l'arbre. Il est bon ici de remarquer que partout en science, et même dans une enquête de police, cohérence et parcimonie sont de facettes de la qualité d'une inférence. Pris globalement, l'arbre choisi est celui qui maximise la cohérence hiérarchique entre ces multiples caractères, c'est-à-dire la congruence de ceux-ci à l'arbre (au sens de leur ajustement à celui-ci, la congruence étant un cas particulier de cohérence). Et l'arbre le plus cohérent, c'est-à-dire le plus parcimonieux (le plus économe en hypothèses de transformation) va montrer que pour certains caractères, on a gagné le pari, tandis que pour d'autres, on l'a perdu. Dans le premier cas, l'homologie sera confirmée et l'on parlera d'homologie secondaire ⁷³ ou d'homogénie ⁷⁴, deux façons de parler

⁷¹Lecointre, G. (2018a). Les sciences face aux créationnistes. Réexpliquer le contrat méthodologique des chercheurs, 2d éd., Versailles : Quae.

⁷²Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367-394.

⁷³Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367-394.

⁷⁴Lankester, E.R. (1870). On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (4)6, 34-43.

d'homologie historique. Ces homologies deviendront alors des arguments (les synapomorphies) en faveur de l'apparemment exclusif des espèces qui les portent. S'il y a un pari que l'on peut gagner ou perdre, il n'y a donc pas de circularité telle que prétendue par Wells. Pour reprendre ses termes, nous dirions que l'homologie est une similarité potentiellement due à une ascendance commune (pari), et qu'elles ne sont les preuves de l'ascendance commune qu'une fois le schéma d'argumentation qu'est l'arbre phylogénétique a été obtenu, montrant quels sont les paris « gagnés » (au demeurant aussi ceux qu'on a « perdus »).

Source : <https://e-systematica.org/2025/02/03/homologie-pari-guillaume-lecointre/>

DÉFINITION

Homologie taxique

Guillaume Lecointre

Première mise en ligne le 3 Février 2025, écrit par Guillaume Lecointre.

En 1982, Patterson distingue l'homologie transformationnelle de l'homologie taxique^{75 76 77 78} (voir la discussion de cette distinction dans Brower 2014⁷⁹). La relation d'ancêtre à descendant intéresse les individus réels (ce qu'il y a à classer), la relation entre taxons est une relation d'inclusion conceptuelle (ce qui classe). Ainsi, les « oiseaux » ne « descendent » pas des « reptiles », ils en sont. La confusion entre la relation qui intéresse les populations d'individus (la descendance, la transformation) et celle qui intéresse les taxons (inclusion à l'aide d'une hiérarchie par emboîtement) fut vivement reprochée à l'école dite « éclectique » de la classification, qui affirmait que les « oiseaux descendent des reptiles ». La phrase correcte, c'est que les oiseaux sont inclus dans les reptiles (relations entre taxons). En cherchant seulement des relations de groupes-frères entre espèces (et non plus des relations d'ancêtres à descendants, empiriquement inaccessibles), la systématique phylogénétique standard admet que les relations taxiques ne sont pas des relations d'ancêtre à descendant, mais des relations d'inclusion dans un système classificatoire qui hiérarchise du plus général au plus particulier (qu'on utilise un diagramme de Venn ou un graphe connexe non cyclique orienté). Lorsqu'on mène une analyse phylogénétique d'un échantillon d'espèces, la relation d'ancêtres à descendants est théoriquement requise mais empiriquement inaccessible. La relation d'inclusion entre concepts classificatoires nous est en revanche accessible à l'investigation. Ce que la systématique phylogénétique standard admet ainsi pour les groupes taxonomiques (le caractère conceptuel et abstrait de nos ensembles), elle ne l'a pourtant pas admis pour les attributs. Pourtant, « écaille » ou « plume » sont des ensembles abstraits, eux aussi, qui désignent une foule d'individualités : toutes les plumes ne sont pas identiques. Ils ne descendent pas les uns des autres, ils devraient s'emboîter les uns dans les autres comme il convient de le faire pour des ensembles. Ainsi, on passe de l'homologie transformationnelle (hypothèse d'homologie primaire selon laquelle l'état « plume » du caractère « phanères » (codé 1) est une version transformée de l'état « écaille » (codé 0)) à l'homologie taxique (l'état plume est un cas particulier de l'état écaille, l'ensemble « plume » est inclus dans l'ensemble écaille : l'homologie devient une hiérarchie⁸⁰). Le cas particulier est diagnostique d'un groupe, c'est-à-dire qu'il va servir à regrouper des espèces, le cas général ne l'est pas. L'homologie

⁷⁵Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology, In Joysey K.A. and Friday, A.E. (Eds.) Problems of phylogenetic reconstruction, London and New York: Academic Press, pp. 21-74.

⁷⁶Nelson, G., & Platnick, N. I. (1991). Three-Taxon Statements : A More Precise Use of Parsimony? Cladistics, 7(4), 351-366.

⁷⁷Nelson, G.J. (1994a). Homology and systematics, In Hall, B.K. (Ed.) Homology, the hierarchical basis of comparative biology, New York: Academic Press, pp. 101-149.

⁷⁸Nelson, G.J. (2011). Resemblance as Evidence of Ancestry, Zootaxa 2946, 137-141.

⁷⁹Brower, A.V.Z. (2014). Transformatonal and taxic homology revisited. Cladistics, 2014, 1-5.

⁸⁰Nelson, G.J. and Platnick, N. (1981), Systematics and biogeography: cladistics and vicariance, New York: Columbia University Press.

transformationnelle est de l'ordre de l'inférence, l'homologie taxique est de l'ordre de l'investigation concrète. Cette dernière conception de l'homologie va nourrir l'approche classificatoire appelée « 3ia » (pour three-item analysis ⁸¹), où les rapprochements entre espèces (ou entre aires biogéographiques) s'élaborent par relations élémentaires au sein de triplets (deux d'entre trois items sont regroupés), et où l'on calcule une arborescence qui rend compte de la cohérence hiérarchique du plus grand nombre possible de relations tripartites entre taxons.

Source : <https://e-systematica.org/2025/02/03/homologie-taxique/>

⁸¹Nelson, G., & Platnick, N. I. (1991). Three-Taxon Statements : A More Precise Use of Parsimony? *Cladistics*, 7(4), 351-366.

DÉFINITION

Phylogénie

Pascal Tassy

Première mise en ligne le 10 Avril 2017, écrit par Pascal Tassy.

Dernière mise à jour le 20 Avril 2017.

La phylogénie est le cours historique de la descendance des êtres vivants (fossiles inclus). Le mot phylogénie est conçu en 1866 par Ernst Haeckel (1834-1919)⁸² à partir de *phylon* (tribu, groupe) et *genesis*, origine (allemand *phylogenie*, anglais *phylogeny*, français *phylogénie*). Haeckel donne deux définitions de la phylogénie : l'histoire du développement des groupes (des phylums) et l'histoire du développement paléontologique des espèces organiques (par analogie avec l'ontogénie, l'histoire du développement embryonnaire de l'individu). Dans le cas de la phylogénie, développement signifie évolution. Développement paléontologique signifie évolution dans le temps géologique (et non évolution des seuls fossiles). La phylogénie est donc l'histoire des vivants et de façon plus locale l'histoire d'un groupe d'organismes. Avant 1866 le terme « généalogie » recouvre le concept. Darwin adopte *phylogeny* dans la dernière édition de *l'Origine des espèces*⁸³ avec comme définition « les lignées généalogiques de tous les êtres organisés ». En français, phylogenèse est en principe synonyme de phylogénie. Certains auteurs préfèrent utiliser phylogénie pour qualifier la représentation des parentés et phylogenèse pour qualifier le processus historique⁸⁴.

Le concept de phylogénie est expliqué en regard de la notion préalable de « généalogie » et de l'invention du mot par Ernst Haeckel en 1866. Les aspects de structure (*pattern*) et de processus (*process*) sont développés en relation avec la construction de l'arbre phylogénétique. La différence entre les notions de filiation et de ressemblance est particulièrement mise en avant. Le terme associé de « phylogénétique » est traité à la suite.

Structure et processus

La phylogénie est une histoire. La biologie moderne admet que cette histoire a eu lieu indépendamment de toute investigation humaine. En tant qu'histoire inscrite dans le temps long, le temps géologique, la phylogénie est donc un processus. L'investigation humaine est l'affaire des naturalistes, biologistes, systématiciens, phylogénéticiens. La phylogénétique produit des schémas de parenté appelés arbres phylogénétiques. En tant que résultat d'une recherche explicite dont les critères sont spécifiés, l'arbre phylogénétique est d'abord un schéma structural : la structure de parenté entre les êtres vivants. La dimension historique n'est pas incompatible avec la dimension structurale, elle en est au contraire l'interprétation. En tant que telle elle est donc subordonnée à la connaissance du schéma de parenté. L'analyse

⁸²Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft ; mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin: Reimer.

⁸³Darwin, C. (1872). *On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray.

⁸⁴Pajaud, D. (1989). *La Taxinomie bionaturaliste*. Paris: Gaston Lachurié.

phylogénétique s'intéresse donc à la totalité des vivants (arbre universel du vivant, dès 1866 avec Haeckel) et à une histoire beaucoup plus restreinte, comme la phylogénie des chevaux (également dès 1866)⁸⁵ ou des céphalopodes hildocératidés, groupe connu également à l'état fossile⁸⁶⁸⁷.

Pendant longtemps l'opposition entre processus et structure (*pattern* des anglophones) a été sous-estimée. D'autant plus que l'arbre phylogénétique mélange souvent les deux types d'information : une distribution des caractères phylogénétiques en termes de degré d'ancienneté des ascendances communes (*pattern*) et une interprétation des modalités d'évolution des caractères (processus).

Filiation vs ressemblance

La notion de phylogénie a souffert d'une confusion initiale autour du concept de « relation » liée à la compréhension de la ressemblance. La phylogénie est une histoire de liens génétiques au sens de liens d'hérédité. Mais elle est hypothétisée au moyen d'une interprétation de la ressemblance. Celle-ci est l'affaire des systématiciens classificateurs qui ont reconnu depuis longtemps des groupes de ressemblance. C'est pourquoi l'établissement d'arbres de classification précède de loin celui d'arbres phylogénétiques. C'est aussi pourquoi le premier arbre que l'on peut assimiler à une phylogénie, le schéma de l'origine des animaux selon Lamarck⁸⁸ montre des relations entre grands groupes morphologiques et, qui plus est, des relations directes entre ces grands groupes. Paradoxalement Lamarck lui-même explique dans sa *Philosophie zoologique* de 1809 la différence fondamentale entre la classification (c'est-à-dire subordination de groupes définis par des ressemblances qui tiennent de choix arbitraires et/ou pratiques) et groupes de ressemblances classifiés (sur des bases morphologiques qui tiennent de l'art) et la distribution générale des êtres qui est l'ordre que la nature a suivi dans ses productions, un concept qu'on peut assimiler à la phylogénie⁸⁹. C'est Darwin qui explique le premier de façon non ambiguë dès 1859⁹⁰ pourquoi il existe des espèces et des groupes d'espèces et comment l'on peut représenter les relations entre lesdits groupes qui prennent alors une dimension phylogénétique. Par voie de conséquence, les classifications à venir deviendront des généalogies. Ce faisant, Darwin n'entérine pas l'opposition entre classification et phylogénie mais subordonne la première à l'établissement de la seconde. Ce point de vue sera mal compris tout au long du XXe siècle jusqu'à ce que Willi Hennig (1913-1976) construise un système entièrement fondé sur la notion de relation de parenté, relation prise comme

⁸⁵Gaudry, A. (1866). *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi*. (p.44) F. Savy.

⁸⁶MacFadden, B. J., & Hulbert, R. C. (1988). Explosive speciation at the base of the adaptive radiation of Miocene grazing horses. *Nature*, 336(6198), 466-468.

⁸⁷Bardin, J., Rouget, I., & Cecca, F. (2016). The phylogeny of Hildoceratidae (Cephalopoda, Ammonitida) resolved by an integrated coding scheme of the conch. *Cladistics*.

⁸⁸Lamarck, J.-B. de M. de. (1809). *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux..* (Vol. 1–2). Paris, France: Dentu.

⁸⁹Tassy, P. (1981). Lamarck and systematics. *Systematic Zoology*, 30(2), 198-200.

⁹⁰Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life*. London: J. Murray.

synonyme de filiation⁹¹⁹². L'arbre phylogénétique est d'abord un schéma d'argumentation phylogénétique (plus tard appelé « cladogramme ») où les taxons sont regroupés sur la base d'un traitement de l'homologie due à la descendance : l'hypothèse de synapomorphie qui permet de représenter la hiérarchie des groupes frères (voir **Analyse cladistique**). De ce fait, la notion de ressemblance est éclatée en trois classes, apomorphie, plésiomorphie, homoplasie, de la même façon qu'au XIXe siècle Darwin intimait aux systématiciens de rechercher les points (même de détail) qui sont signes de filiation et non la somme des modifications, c'est-à-dire la ressemblance globale. Face à la systématique phylogénétique l'incompréhension de nombreux systématiciens évolutionnistes qui prônent la primauté de concepts pris à la biologie de l'adaptation, tels que le grade évolutif et la zone adaptative, est clairement visible chez un théoricien majeur de la théorie synthétique de l'évolution, Ernst Mayr (1904-2005)⁹³ ; aussi bien que chez les biologistes statisticiens promoteurs des quantifications de la ressemblance globale⁹⁴.

Aujourd'hui la reconstruction phylogénétique obéit à la mise en application de méthodes explicites qui échappent aux jugements des auteurs (argument d'autorité), méthodes qui peuvent être regroupés en deux grandes familles, celle des arbres cladistiques (de parcimonie) (voir **Analyse cladistique, Principe de parcimonie**) et celle des arbres probabilistes. L'opposition entre les deux familles, aussi bien philosophique que pragmatique est exposée dès les années 1970⁹⁵⁹⁶. C'est dans cet esprit qu'en matière de phylogénie on peut affirmer qu'il n'est désormais plus possible de suivre le mot du paléontologue R.A. Stirton (1901-1966) : « Une phylogénie est l'interprétation par un auteur de l'évolution et des relations d'un groupe d'organismes au cours du temps »⁹⁷.

Phylogénétique

La science des constructions des arbres phylogénétiques. Le substantif apparaît en français en 1963 sous la plume de l'entomologiste néerlandais Kiriakoff⁹⁸ pour qui la phylogénétique s'applique avant tout à la systématique phylogénétique de Hennig. On trouve le terme en anglais – *phylogenetics* – en 1981⁹⁹ chez l'ichtyologiste américain E.O. Wiley.

Source : <https://e-systematica.org/2017/03/01/phylogenie-tassy/>

⁹¹Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill: University of Illinois Press.

⁹²Willmann, R. (2016). The evolution of Willi Hennig's phylogenetic considerations. *The Future of Phylogenetic Systematics: The Legacy of Willi Hennig*, 128.

⁹³Mayr, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification?. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 12(1), 94-128.

⁹⁴Sneath, P. H. A., & Sokal, R. R. (1973). *Numerical taxonomy*. San Francisco: Freeman.

⁹⁵Harper, C. W. (1979). A Bayesian probability view of phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, 28(4), 547-553.

⁹⁶Tassy P. (2011) Darwin et la phylogénétique : hier et aujourd'hui. In : Heams, T., Huneman, P., Lecointre, G., Silberstein, M., & Gayon, J. (2011). *Les mondes darwiniens: L'évolution de l'évolution* (pp. 569-596). Paris: Ed. Matériologiques.

⁹⁷Stirton, R. A. (1959). *Time, life and man* (p. 466). New York: Wiley.

⁹⁸Kiriakoff, S. G. (1963). Les fondements philosophiques de la systématique biologique, In : *La classification dans les sciences* (pp. 61-88). Gembloux: Duculot.

⁹⁹Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: Wiley.

DÉFINITION

Principe de parcimonie

Pascal Tassy

Première mise en ligne le 14 Avril 2017, écrit par Pascal Tassy

Dernière mise à jour le 20 Avril 2017.

Sur un plan général, l'expression est synonyme de principe d'économie d'hypothèses pour lequel les Anglais utilisent l'expression imagée de *Ockham's razor* (rasoir d'Ockham). Dans sa *Somme de Logique*¹⁰⁰, le théologien et philosophe scolastique Guillaume d'Ockham (?1285-1349) énonce : « *Frustra fir per plura quod potest fieri per pauciora* » (C'est en vain que l'on ferait avec un plus grand nombre de facteurs ce qui peut se faire avec moins). Autrement dit, afin d'expliquer un phénomène ou de rechercher un lien entre différents phénomènes, on élimine les hypothèses inutiles : le rasoir coupe ce qui est inutile, ce qui dépasse.

Le principe de parcimonie et les notions associées de simplicité et de moindre action sont expliqués dans un premier temps dans un cadre général historique et pluridisciplinaire. L'application à la phylogénétique est l'objet de la deuxième partie.

Bref historique

Ce qui s'applique à la manière de raisonner s'applique aussi à la façon de concevoir la nature de telle sorte que la science s'est construite et a progressé en recherchant des solutions simples à des problèmes complexes, autrement dit en appliquant le principe d'économie d'hypothèses. La question de la minimisation dans le raisonnement scientifique est complexe : les notions de simplicité, économie, parcimonie ont un indiscutable air de famille mais ne sont pas strictement identiques¹⁰¹ ; elle n'est pas propre à la reconstruction phylogénétique même si elle y joue un rôle non négligeable¹⁰².

La tradition philosophique fait remonter le principe d'économie à Aristote selon lequel la nature ne fait rien en vain. Dans ce contexte, à l'inverse d'Ockham, le principe dit quelque chose de la nature elle-même mais la pensée d'Aristote en la matière est source d'exégèses et d'interprétations contradictoires. Les mathématiciens de la fin du XVIIe siècle et du milieu du XVIIIe siècle (Fermat, Huyghens, Euler, Lagrange) en développant le calcul des variations à partir de l'étude de la propagation de la lumière ont mis au premier plan le concept de minimisation. On en a ensuite déduit que les explications qui impliquent une approche de simplification disent quelque chose de la nature elle-même, de ses formes (au sens large).

¹⁰⁰Ockham, G. (1993). *Somme de logique*. (traduit par Biard, J.) Mauvezin: Trans-Europ-Repress.

¹⁰¹Tiercelin C. (2006). Parcimonie. In : Lecourt, D. *Dictionnaire d'histoire et philosophie des sciences* (pp. 844-845). Paris: PUF.

¹⁰²Sober, E. (2015). *Ockham's razors: A user's manual*. Cambridge: Cambridge University Press.

C'est en 1744 (publié en 1748¹⁰³) que P.L. Moreau de Maupertuis à propos de la lumière énonce un principe qui deviendra général s'appliquant à tous les phénomènes naturels, le principe de moindre action : « La lumière (...) prend le chemin par lequel la quantité d'action est la moindre ». Autrement dit, lorsqu'il arrive quelque changement dans la nature, la quantité d'action employée pour ce changement est toujours la plus petite qu'il soit possible. Selon ce principe la nature opère de la façon la plus économique possible. Le terme « action » permet aussi de se référer aussi au mathématicien et philosophe Leibniz qui, avant Maupertuis, a envisagé le concept d'action, de façon métaphysique, dans une lettre à Bernoulli en 1696¹⁰⁴. En physique le principe de moindre action a été régulièrement appliqué jusques et y compris en physique quantique (électrodynamique quantique de Feynman), quoique Max Planck en minimise la portée¹⁰⁵. Une argumentation sur le lien entre simplicité de la nature et simplicité dans le raisonnement peut être trouvée chez le physicien Ernst Mach (1838-1916) qui défend pour toute connaissance scientifique le principe d'économie de pensée¹⁰⁶.

En biologie

En biologie de l'évolution, le principe de moindre action de Maupertuis est évoqué par Darwin à l'appui de sa théorie de la descendance avec modification. « Divers savants ont soutenu qu'il est aussi facile de croire à la création de cent millions d'êtres qu'à la création d'un seul ; mais en vertu de l'axiome philosophique de *la moindre action* formulé par Maupertuis, l'esprit est plus volontiers porté à admettre le nombre moindre, et nous ne pouvons certainement pas croire qu'une quantité innombrable de formes d'une même classe aient été créées avec les marques évidentes, mais trompeuses, de leur descendance d'un même ancêtre »¹⁰⁷. On voit que l'argument de Darwin, par le biais des « marques » et de la descendance, tient du raisonnement phylogénétique. La préférence vers les solutions simples (préférence qui a aussi une dimension esthétique) est également assumée par le paléontologue Albert Gaudry dès 1866 afin de justifier l'évolution des espèces au détriment des créations multiples : « En philosophie les explications les plus simples sont préférées, et, à ce titre, l'hypothèse des transformations est assurément la plus séduisante »¹⁰⁸.

En systématique, le principe de parcimonie s'applique à la reconstruction phylogénétique en ce sens que ce domaine emprunte à la géométrie ses concepts de base : principe de congruence ou recherche de l'arbre le plus court (voir **Analyse cladistique**). La recherche de l'arbre le plus court, du chemin minimal est une vénérable activité mathématique remontant au moins à la fin du XVIIe siècle (Bernoulli, Fermat, Torricelli, Viviani). Cependant c'est le mathématicien allemand Jakob Steiner (1796-1863) qui a laissé son nom aux schémas de connexions minimaux : « arbres de Steiner ».

¹⁰³Maupertuis, P. L. D. 1744, "Accord des différentes lois de la nature qui avaient jusqu'ici paru incompatibles". *Mémoires de l'Académie des Sciences*, 417-26.

¹⁰⁴Hildebrandt, S., & Tromba, A. (1996). *The Parsimonious Universe*. New York: Copernicus.

¹⁰⁵Hildebrandt, S., & Tromba, A., *id*, p.301

¹⁰⁶Mach, E. (1930). *La connaissance et l'erreur*. Paris: Ernest Flammarion.

¹⁰⁷Darwin, C. (1882). *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle: Ou, la lutte pour l'existence dans la nature*. (6^e éd., traduit par E. Barbier) Paris: C. Reinwald.

¹⁰⁸Gaudry, A. (1866). *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi*. Paris: F. Savy.

Le transfert à la phylogénie du concept d'arbre minimal remonte aux années 1960¹⁰⁹¹¹⁰ Le transfert du concept en cladistique, est facile à concevoir. Une apomorphie partagée par deux taxons A et B est posée *a priori* comme une hypothèse d'ascendance commune. La transformation plésiomorphe apomorphe coûte un pas (chez l'ancêtre commun) et non deux (chez chacun des deux taxons). Cette minimisation des pas ou transformations évolutives permet de dessiner également un lien, une dichotomie reliant les deux taxons, autrement dit un nœud ancestral ; on a là la première étape de construction d'un arbre. Retenir la solution de deux événements indépendants (chez chacun des deux taxons A et B), empêche de surcroît de dessiner ce lien, ce nœud, ou plus exactement le vide de toute base empirique (l'observation du caractère dérivé chez A et chez B) et théorique (hypothèse d'une ascendance commune). Ce point est exprimé par Hennig dans son « principe auxiliaire »¹¹¹¹¹² lorsqu'il écrit que la présence de caractères apomorphes chez différentes espèces est « toujours une raison de suspecter un lien de parenté (c'est-à-dire que ces espèces appartiennent à un groupe monophylétique), et que leur origine par convergence ne devrait pas être envisagée *a priori* » (voir **Analyse cladistique**). Les apomorphies apparues de façon indépendante sont donc, pour reprendre l'image du rasoir d'Ockham, rejetées *a priori* comme inutiles. Cela équivaut à l'élimination des hypothèses auxiliaires, *ad hoc* au sens de Karl Popper : « Aussi sommes-nous ramenés, par notre critère de simplicité (...) à cette règle ou principe qui nous prévient d'être indulgent envers les hypothèses *ad hoc* et les hypothèses auxiliaires : au principe de parcimonie dans l'usage des hypothèses. » (Comprendre ici « prévenir » au sens d'« empêcher »)¹¹³. C'est pourquoi Farris¹¹⁴ justifie l'application du principe de parcimonie par le fait que les hypothèses de parcimonie phylogénétique « sont celles qui minimisent les exigences d'hypothèses *ad hoc* d'homoplasie ».

Le mathématicien Hermann Minkowski (1864-1909) est connu pour avoir théorisé dès 1908 sur la nécessité d'unir l'espace et le temps, un concept majeur de la théorie de la relativité générale d'Einstein. Minkowski est aussi l'auteur de la distance (appelée « distance Manhattan ») qui calcule la différence métrique entre différents points (qui peuvent être des taxons) situées dans un espace de coordonnées cartésiennes. La distance entre deux nœuds (par exemple taxons) passe nécessairement par un nœud intermédiaire (ancêtre commun), tel est le propre de la distance phylogénétique. Pour cette raison, la distance Manhattan est utilisée dans toutes les analyses de parcimonie informatisées. Il est important de remarquer toutefois que la distance phylogénétique ainsi calculée est nécessairement plus longue que la

¹⁰⁹Camin, J. H., & Sokal, R. R. (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 311-326.

¹¹⁰Kluge, A. G., & Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Biology*, 18(1), 1-32.

¹¹¹Hennig, W. (1953). Kritische bemerkungen zum phylogenetischen system der insekten. *Beiträge zur Entomologie*, 3(Sonderheft), 1-85.

¹¹²Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics* (p.263). University of Illinois Press. Urbana.

¹¹³Popper, K. R. (1973). *La logique de la découverte scientifique* (traduit par N. Thyssen-Rutten & P. Devaux). Editions Payot.

¹¹⁴Farris J.S.(1983) The logical basis of phylogenetic systematics. In : Platnick, N. I., Funk, V. A. *Advances in cladistics, vol. 2: Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society, held at the University of Michigan, Ann Arbor, on October 1-4, 1981*. New York, N. Y: Columbia University Press.

distance euclidienne. Dans les deux cas, la minimisation ne s'applique pas au même critère : nombre minimal de différences dans le premier cas, mesure non métrique dans le second.

Retour aux sources

L'optimisation de caractères dérivés réalisés par les algorithmes de parcimonie dans la recherche de l'arbre le plus court permet de revenir à Aristote. Lorsque ce dernier, au IV^e siècle av. J.-C. traite de l'histoire naturelle des animaux¹¹⁵, il insiste sur la nécessité de travailler sur les parties (caractères) et non sur les organismes tout entiers afin de percevoir le degré de généralité des parties observées. Chez Aristote, les caractères membres marcheurs et viviparité des quadrupèdes vivipares ne sont pas des caractères singuliers de chacun des quadrupèdes vivipares (depuis Linnaeus on parle de mammifères) mais des caractères du groupe tout entier : on peut y voir l'application d'un principe de parcimonie (comme dans toute approche comparative). Et cela, même si Aristote lui-même fait remarquer que la viviparité est observée ailleurs (dans le groupe des serpents, par ailleurs qualifié d'ovipare). Apomorphie et homoplasie ne sont pas loin.

Aux critiques de l'application du principe de parcimonie à la phylogénétique ou à l'évocation du fait qu'il se pourrait que la nature ne soit pas parcimonieuse et que, par voie de conséquence, la parcimonie serait alors trompeuse on peut répondre simplement. Prenons le cas d'une matrice de caractères où tous les caractères se révèlent homoplastiques. On peut alors en déduire que la nature n'est pas parcimonieuse. Or, même dans ce cas, il y a toujours un arbre (ou des arbres) de longueur minimale en termes de nombre de pas évolutifs et une multitude d'arbres plus longs. Ce que recherche l'analyse cladistique au travers des algorithmes de parcimonie est cet arbre qui exige moins d'homoplasies, même dans un contexte où il n'y a que de l'homoplasie.

Source : <https://e-systematica.org/2017/03/01/principe-de-parcimonie-tassy/>

¹¹⁵Aristote. (1994). *Histoire des animaux* (traduit par Bertier, J.). Paris: Gallimard.

DÉFINITION

Systematique

Valentin Rineau

Première mise en ligne le 30 Novembre 2022, écrit par Valentin Rineau.

En biologie, la systématique est la discipline des classifications du vivant, c'est à dire des « systèmes » classificatoires. Les systèmes classificatoires indiquent quelles sont les relations entre taxons. La systématique est une discipline scientifique, mais peut également faire référence par extension aux systèmes classificatoires eux-mêmes, comme la systématique des mollusques ou la systématique des vertébrés.

Jardine¹¹⁶ délimite trois grandes questions associées à l'étude et à l'ordonnement de la diversité du vivant. (a) Le problème de la description d'organismes et de leur partitionnement en taxons appartient à la taxonomie. La taxonomie a pour but de décrire, délimiter et nommer les taxons. C'est la science de la diversité qui cherche, pour un rang taxonomique donné, à découper le vivant en une partition où chaque organisme appartient à un seul taxon et où chaque taxon contient au moins un organisme. (b) Le problème de la construction d'une classification d'un ensemble de taxons de base construits en (a) en taxons plus généraux concerne la systématique, discipline de la construction des systèmes. (c) Le problème de la diagnose ou de l'identification émerge lorsqu'il s'agit de placer des individus dans une classification générée en (b). Si la systématique n'est concernée que par l'aspect classificatoire (b), les trois classes de problèmes de la taxonomie, de la systématique et de l'identification sont intimement liées. Les objets de la taxonomie sont les organismes, et leur groupement produit des taxons. Les objets de la systématique sont les taxons, et leur agencement produit des systèmes.

Systematique et évolution biologique

En tant que domaine scientifique, la systématique est dépendante d'une théorie fournissant des interprétations causales aux systèmes classificatoires construits. La théorie de l'évolution biologique explique que des variations émergent du monde vivant, variations qui peuvent ensuite être transmises à des descendants et entraînent *in fine* l'évolution des organismes. La forme que doit prendre la classification des taxons est ainsi contrainte par le modèle explicatif de la théorie de l'évolution. La classification traduit les relations entre des taxons et la théorie de l'évolution contraint la forme que doivent prendre ces relations.

D'après la théorie de l'évolution, tous les organismes sur Terre sont apparentés les uns aux autres. Ce point implique qu'il ne peut exister qu'un seul et unique système vrai (c.-à-d. naturel). L'unicité et la diversité du monde vivant sont justifiées par l'évolution, c'est à dire par l'apparition de modifications chez certains organismes qui les transmettent à leurs descendants. C'est cet héritage qui est l'objet fondamental de la systématique. Ces modifications intrinsèques aux organismes, les homologies et les caractères, sont la trace

¹¹⁶Jardine, N. (1969). A logical basis for biological classification. *Systematic Biology*, 18(1), 37-52.

d'une parenté commune qui permettent l'établissement de systèmes classificatoires spécifiques reflétant le cours historique de la descendance des taxons.

Systematique phylogénétique

La systematique dite phylogénétique désigne de manière spécifique la théorie de la systematique phylogénétique telle que définie historiquement par Willi Hennig en 1966¹¹⁷. Elle a pour caractéristique principale de ne reconnaître que les groupes monophylétiques comme classes valides pour la construction de systèmes classificatoires (au contraire de la systematique évolutionniste par exemple, au sein de laquelle les systèmes sont composés de grades et de clades). Elle peut être également désignée sous le terme de théorie cladistique en sciences du vivant.

Source : <https://e-systematica.org/2022/11/30/systematique-valentin-rineau/>

¹¹⁷Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana, Ill: University of Illinois Press.