

DIALOGUE GÉNÉTICIENS/SYSTÉMATIENS : UNE CULTURE DU QUANTITATIF CONTRE CELLE DU QUALITATIF ?

Guillaume LECOINTRE

Laboratoire d'Ichtyologie et Service de Systématique moléculaire du Muséum
(GDR CNRS 1005), Muséum national d'Histoire naturelle,
43 rue Cuvier, 75231 PARIS cedex 05

*La liberté, c'est la liberté de dire que deux
et deux font quatre. Lorsque cela est
accordé, le reste suit.*

George Orwell, 1984

P R E A M B U L E

L'objectif des systématiciens est de rendre la biodiversité intelligible par le moyen d'une classification. Celle-ci se fonde de nos jours sur les phylogénies, c'est-à-dire sur une reconstruction de l'histoire des êtres vivants, vue à travers leurs innovations structurales. Si la génétique est vue comme une science à part entière, l'objectif des généticiens est la recherche des processus biologiques inféodés à un niveau d'intégration donné, celui du génome. Si la génétique est vue comme une technologie, d'autres diront que la génétique n'est qu'un moyen, une méthodologie scientifique permettant d'aborder une grande diversité de problèmes biologiques. Quoi qu'il en soit, l'utilisation de séquences de gènes ou de protéines pour la construction d'une phylogénie constitue une discipline qu'on appelle « phylogénie moléculaire ». Sa distinction n'est pas artificielle, si l'on en juge au nombre croissant de journaux spécialisés dans cette activité. On peut dire qu'avec les phylogénies moléculaires, le gène a quitté le champ de la génétique pour rejoindre celui de la biologie comparative. En effet, les concepts mis en oeuvre dans cette discipline sont plus ceux de la systématique que ceux de la

génétique, l'objectif étant tout de même – le plus souvent – d'aboutir à l'établissement des liens de parenté. Dans ce cadre, le gène n'est plus tellement étudié pour lui-même mais en tant que témoin potentiel d'une histoire, celle des organismes qui les portent. Un professionnel de la phylogénie moléculaire est donc un vrai systématicien. Mais l'esprit humain classe les individus sur leurs traits les plus voyants. Ainsi se voit-on qualifié sommairement de « généticien » ou de « biologiste moléculaire » sur la seule raison que l'on manipule plus le pipetman que la trousse à dissection. La plupart des praticiens modernes de la phylogénie moléculaire n'ont rien du généticien classique : il n'en ont ni les concepts ni les objectifs, juste peut-être un peu des outils.

Par ailleurs, on peut construire des phylogénies moléculaires avec pour centre d'intérêt le gène lui-même et son histoire. L'exemple qui vient immédiatement à l'esprit est celui d'un arbre obtenu à partir des diverses copies paralogues d'une même famille multigénique, révélant l'histoire d'un gène et de ses cousins au sein d'un même génome. Les noeuds de tels arbres correspondent alors à d'hypothétiques événements de duplication. En prenant soin d'ajouter à l'analyse quelques gènes

orthologues d'espèces différentes, des dates de divergence entre espèces permettent d'établir des fourchettes temporelles pour la date de certaines duplications géniques. On peut aussi tenir la phylogénie des espèces pour vraie et s'en servir pour comprendre l'histoire des gènes eux-mêmes. L'incongruence entre phylogénies fondées sur des gènes différents permet, selon certaines modalités méthodo-logiques, de mettre en évidence des transferts horizontaux de gènes (c'est-à-dire transfert d'une espèce à une autre). Bref, le gène en soi est digne d'intérêt et les généticiens ont de plus en plus conscience de l'importance des méthodes comparatives pour replacer leur(s) gène(s) dans une dimension historique. Un meilleur accès à divers logiciels de construction d'arbres permet la floraison de figures arborescentes dans les revues de génétique, de sciences biomédicales, d'agronomie, etc. On peut y constater qu'une bonne formation aux méthodes comparatives n'est pas toujours au rendez-vous. Le dialogue entre généticiens et systématiciens a été éprouvé au cours de diverses collaborations menées avec des chercheurs de divers organismes tels que l'INSERM, l'INRA, l'Institut Pasteur, des universités françaises et étrangères, mais aussi avec des collègues plus proches. Bien entendu, les interlocuteurs sont très divers dans leurs problèmes et le niveau de connaissance de la systématique avec lequel ils l'abordent. Je tenterai de traiter ici de la perception qu'ont ces collaborateurs de la systématique, en particulier lorsque cette perception pose problème. En aucun cas il ne s'agit d'une charge contre les généticiens, mais d'un constat qu'il convient de dresser dans le cadre de la session « Systématiciens et Généticiens : un langage commun ? ».

Aujourd'hui, un spécialiste n'est spécialiste que d'un tout petit fragment de savoir scientifique. Pour tout le reste, il est le plus souvent grand public. Un généticien néophyte en systématique porte avec lui le bagage de ses études. Le plus souvent, sa représentation de la biodiversité et des méthodes de son analyse ne sont pas tellement éloignées de celles que l'on trouve chez des interlocuteurs non

scientifiques. Etant donné le gouffre conceptuel existant encore de nos jours entre la systématique phylogénétique telle qu'elle se pratique au niveau international et le type de systématique (je serais tenté de dire « tout court ») le plus enseigné en France depuis des décennies, on ne sera pas surpris des incompréhensions soulevées. On tentera d'analyser celles-ci dans le paragraphe suivant. Précisons enfin que le présent point de vue est de traiter des connaissances des généticiens en systématique. On pourrait, comme me le font remarquer certains collègues, traiter de la même manière des lacunes des systématiciens en génétique. Tel n'est pas mon objectif pour l'instant, pour la simple raison que, comme je l'ai déjà dit, la phylogénie moléculaire que pratiquent les généticiens empreinte plus ses concepts et méthodes à la systématique qu'à la génétique. Il existe bien entendu des champs de la connaissance où les lacunes des systématiciens en génétique, notamment en génétique des populations, apparaîtraient (par exemple lorsqu'ils touchent aux problèmes de délimitation d'espèces). Mais le présent essai traite de phylogénétique et non de génétique pure, puisque mon intervention s'adresse à la Société Française de Systématique.

DEFINITIONS

L'exercice qui suit n'est compréhensible qu'une fois admise une définition de la phylogénie, que je rappellerai ici. Un arbre peut être qualifié de phylogénétique s'il suit les deux règles suivantes :

1. Le concept de descendance avec modification a été formulé dans la méthode qui a présidé à sa construction. Contrairement à ce que j'ai cru pendant une période, ce n'est pas seulement dans la polarisation des caractères que tient le concept de descendance avec modification, mais aussi et surtout dans le projet hiérarchique. La raison pour laquelle une classification biologique est une hiérarchie présentée sous forme arborescente est justement *la descendance avec modification*. Selon une formule de DELEPORTE (com. pers.), le postulat d'héritage (ou descendance) avec

modification entraîne (1) le projet hiérarchique, (2) l'optimisation de l'homologie (voir paragraphe suivant) et (3) la polarisation (au sens où elle est obtenue *in fine* après calcul de l'arbre, tant qu'un extra-groupe aura été préalablement incorporé).

2. L'arbre est phylogénétique s'il permet une découverte a posteriori des homologies et des homoplasies. En particulier, la méthode de parcimonie nous permet une découverte de nos succès (homologies secondaires de DE PINNA, 1991) et de nos erreurs (homoplasies) dans ce que nous avons supposé initialement comme caractères homologues (homologies primaires). Cette découverte permet de déduire l'état de chaque caractère chez chaque ancêtre hypothétique, aux noeuds de l'arbre. L'algorithme de WAGNER (1961) utilisé dans les méthodes de parcimonie contemporaines (DARLU & TASSY, 1993 : 79) maximisent ce que FARRIS (1979, 1983) appelle l'« explanatory power », c'est-à-dire l'information phylogénétique sur les caractères et les degrés de similitude entre organismes – hors hypothèses *ad hoc* d'homoplasie (TASSY, 1994 : 107-108) – ; contenu informatif qu'il démontre supérieur dans un cladogramme que dans un phénogramme.

Selon cette définition, les méthodes de distances sont incomplètes et sont qualifiées de « pseudo-phylogénies » par TASSY & BARRIEL (1995). Les principaux arguments que l'on peut généralement dégager (LECOINTRE, 1994a) sont les suivants.

1. Les arbres de distances ne permettent pas d'inférence *in fine* sur l'homologie des caractères, puisque l'on ne travaille pas en prise directe avec leurs états. En fait, comme l'écrivent DARLU & TASSY (1993 : 81), c'est cette étape d'estimation des états ancestraux qui constitue toute la différence entre procédures de parcimonie et analyses de distances. Chez celles-ci, une fois l'alignement fait, l'homologie primaire des états est dès le départ évacuée car réduite sous forme de distances.

2. Le plaquage sur l'arbre de distances des états de caractères qui ont présidé à sa construction ne peut être admis comme exercice d'inférence de leur homologie

secondaire, comme argumenté dans LECOINTRE (1994a). En effet, les méthodes de distances peuvent produire des regroupements sur la base de symplésiomorphies, comme montré dans LECLERC et coll. (1997). Quel sens aurait la découverte des homologies/homoplasies sur une topologie dont les artefacts sous-jacents sont incompatibles avec la notion de synapomorphie ? Cela reviendrait à nier l'intérêt de l'apport de HENNIG, et à mélanger des méthodes aux propriétés de restitution des données dans l'arbre inégales (FARRIS, 1979). Il est bien plus cohérent de plaquer directement ces caractères sur un arbre issu d'une méthode dont c'est la vocation même, c'est-à-dire qui regroupe sur la base de synapomorphies.

L'arbre phylogénétique est donc celui qui autorise l'identification du couple homologie/homoplasie. La nécessité de cette définition, qui vient du fait que les taxa sont définis par des caractères homologues (PATTERSON, 1982, 1988 ; NELSON, 1989, 1994), est cruciale pour le systématicien (le plus souvent morphologiste) dont le travail est de créer des taxa monophylétiques, donc d'identifier des homologies secondaires. Elle semble cependant superflue pour le généticien, qui travaille sur des caractères bien moins complexes, et donc individuellement moins dignes d'intérêt, et qui aurait tendance à prendre n'importe quelle arborescence pour phylogénétique. Attachons nous à présent à l'identification des difficultés de compréhension de la systématique phylogénétique.

DIFFICULTES COURAMMENT RENCONTREES

Les difficultés rencontrées dans les milieux étrangers à la systématique peuvent être listées de la manière suivante.

1. L'échantillonnage taxinomique est parfois fondé sur une classification mentale préalable incompatible avec les objectifs phylogénétiques (voir LECOINTRE, 1994b) ; par exemple lorsque cette classification mentale comprend des groupes paraphylétiques (la truite représente le poisson, le crocodile

représente le reptile (sic !) ou se fonde sur une échelle des êtres linéaire digne d'un ARISTOTE ou d'un LEIBNIZ. Par exemple, la truite (« vertébré inférieur ») peut être vue comme représentant une étape primitive sur le chemin ascendant menant aux mammifères, « vertébrés supérieurs ». Cette vision est entretenue par une confusion entre relations de groupes-frères (qui est plus proche de qui ?) et relations d'ancêtres à descendants (qui descend de qui ?). La phylogénie est donc confondue avec la généalogie au sens commun. Les phylogénéticiens le nient pas la généalogie, bien au contraire, mais elle ne leur est pas directement accessible (ENGELMAN & WILEY, 1976 ; TASSY, 1994 ; LECOINTRE, 1997).

2. Il existe une confusion fréquente sur le terme d'homologie : par exemple, une hybridation in situ positive est vue comme une preuve d'homologie des séquences sous-jacentes. En d'autres termes, l'homologie est confondue avec la similitude. Bien entendu, aux yeux des systématiciens, ces deux concepts ne sont pas totalement superposables. Le concept d'homologie est plus complexe : l'homologie secondaire ne saurait être synonyme de similitude (PATTERSON, 1982 ; DE PINNA, 1991 ; NELSON, 1994) car elle n'en constitue qu'une fraction. Cette confusion est entretenue par de puissants outils de recherche de similitude dans les banques de séquences où le terme d'homologie est employée à tort et à travers. D'autre part, les molécules sont délibérément classées à l'aide de critères de similitude. Par exemple, les immunologistes classent les gènes VH non pas en fonction de leur histoire, mais en fonction du pourcentage de similitude que les séquences entretiennent entre elles.

3. Une conception essentialiste de l'homologie est souvent rencontrée, notamment au cours de l'alignement des séquences : l'homologie n'est pas vue comme le produit d'une inférence (comme elle l'est par exemple dans BARRIEL, 1994). La « vraie » homologie serait accessible *a priori*. S'il est facile a priori de considérer comme homologues un morceau de séquence identique chez plusieurs espèces, le problème se pose et devient de plus en plus délicat à mesure que les

séquences divergent. Par conséquent, une petite zone difficile à aligner est ôtée de l'analyse, car la « vraie » homologie n'est pas assurée, alors qu'elle pourrait être alignée via un critère de minimisation du nombre de pas qu'elle coûte.

4. Le corollaire de cette perception de l'homologie est l'incompréhension de l'approche hypothético-déductive indispensable à la reconstruction phylogénétique, avec comme question symptomatique : « comment sait-on que l'arbre résultant est le vrai ? ». La reconstruction phylogénétique est vue comme l'accès à la « vraie phylogénie », au lieu d'être vue comme une procédure parcimonieuse de découverte du couple homologie/homoplasie. Cette croyance à l'accessibilité à l'arbre vrai s'accompagne éventuellement de valeurs de bootstrap vues comme une probabilité « for the group to be real » (cette expression a été entendue lors d'une conférence donnée par un grand spécialiste des phylogénies moléculaires). Ce même problème pose des difficultés à concevoir la multiplicité des solutions que représente plusieurs arbres équiparcimonieux, ou encore à concevoir l'homologie secondaire comme dépendante de l'arbre le plus parcimonieux.

Les points 3 et 4 sont en fait à relier à une lacune épistémologique. La question de savoir si l'homologie détectée et/ou la phylogénie reconstruite est « vraie » est une question d'ordre métaphysique et ne peut être abordée scientifiquement. Rappelons avec VOGEL & ANGERMANN (1984) qu'« il faut avoir conscience [du] dynamisme des connaissances et renoncer à toute espèce de dogmatisme scientifique, à toute prétention d'une « vérité absolue », et à une « exactitude définitive » des énoncés scientifiques. (...) Une science expérimentale ne se soucie (...) pas de savoir si ses énoncés sont « vrais » au sens métaphysique du terme, mais uniquement *s'ils ne sont pas en contradiction avec les données objectives et s'ils ont la rigueur logique nécessaire* (c'est moi qui souligne) ». Ce qui compte en reconstruction phylogénétique, c'est donc avant tout d'avoir des données de bonne qualité (notamment adaptées à répondre aux questions posées), des méthodes de

construction les plus efficaces possibles (tant que possible dépourvues d'artefacts) et dont la cohérence interne est maximale. Par conséquent, en Systématique, on ne peut pas juger d'un travail sur le seul résultat phylogénétique qu'il donne mais uniquement sur la pertinence des postulats et sur sa rigueur méthodologique. Ainsi préserve-t-on la puissance heuristique de l'analyse phylogénétique en lui laissant ouvert tout le champ des résultats possibles. Ces considérations ne me semblent ni vaines ni triviales, tant est répandue l'attitude de refus d'un travail au seul examen de l'arbre qu'il produit.

5. La dichotomie du cladogramme est confondue avec une spéciation dichotomique, et, éventuellement, on assigne aux cladistes cette affirmation pour mieux la réfuter, par exemple comme le fait LANGANEY (1995 : p. 14). Faut-il rappeler qu'une dichotomie dans un cladogramme n'est que l'expression graphique de la résolution maximale d'un graphe connexe non cyclique, c'est-à-dire ne comportant aucun segment de longueur nulle ? La dichotomie ne dit absolument rien des modalités de la spéciation qu'elle infère, c'est-à-dire s'il y a eu séparation d'une population initiale en deux ou en trois, etc. Bien entendu, il y a eu spéciation, mais on ne sait comment. Cette confusion entraîne une autre, avec comme question symptomatique : « L'évolution est-elle parcimonieuse ? » Encore une fois, le cladogramme ne nous dit rien des modalités du processus évolutif. Il n'exprime que le partage de structures entre taxons. En d'autres termes, et pour prendre un langage plus imagé, pour un ensemble de taxons dont nous pourrions suivre l'évolution dans ses moindres détails, il doit exister des milliards de façons d'aboutir à un seul et même cladogramme. Savoir si l'évolution est parcimonieuse ressemble à la question du sexe des anges. Non seulement la question est dénuée de sens (on ne voit pas par quels moyens matériels ni par quelle force l'évolution pourrait être parcimonieuse), mais en plus elle n'est pas testable. Se demander si l'évolution est effectivement rare (voir GOUJET & TASSY, 1994), *au delà de ce qui est observé des données*, c'est mélanger l'heuristique de

recherche et une qualité des données, – la rareté – qui est d'ordre causal. En d'autres termes, si dans une matrice de données, peu de caractères changent, cela ne nous dit rien du tempo de l'évolution en général et de son adéquation au principe de parcimonie. La parcimonie n'est qu'une heuristique pour mener une inférence à son terme, tout comme le principe d'économie d'hypothèse est utilisé partout ailleurs en astronomie, en physique, en biologie moléculaire, etc.

6. Le cladogramme est confondu avec l'un de ses multiples scénarii. Le cladogramme n'est en fait qu'une représentation du partage de structures entre taxons. Il existe de multiples scénarii possibles à partir d'un cladogramme donné (voir JANVIER, 1988 : 137; ou ELDREDGE & CRACRAFT, 1980 ; NELSON & PLATNICK, 1981).

D I F F I C U L T E S R E N C O N T R E E S A U S E I N M E M E D E S S Y S T E M A T I C I E N S

7. D'autres points sont répandus chez des habitués des phylogénies moléculaires, pour qui le caractère n'a pas une valeur telle qu'il mérite que l'on s'intéresse à son homologie. En général, la pauvreté structurale des caractères moléculaires (nucléotide ou acide aminé particulier à un site d'une séquence) laisse sans objet le retour au caractère, tant que celui-ci n'est pas connecté à des faits d'un niveau d'intégration supérieur. Cela peut avoir une conséquence néfaste : aucune attention n'est portée à la pertinence de la définition de l'arbre phylogénétique comme celui devant révéler les homologies (secondaires) et les homoplasies, puisque l'on ne s'intéresse pas à la nature homologue ou homoplasique d'une substitution inférée particulière. Cela nous mène à une seconde conséquence, en cascade : toutes les méthodes de reconstruction se valent, celles qui fournissent les clés de l'homologie comme celles qui ne les fournissent pas (c'est-à-dire les méthodes de distances).

8. Une conception courante est que, si une méthode doit être préférée, ce sera celle qui possède le meilleur score à retrouver un arbre vrai. En d'autres termes, priorité donnée à un critère pragmatique de choix des méthodes au détriment de la pertinence des fondements de celles-ci. Mais comme le souligne SOBER (1993), le « ça marche » ne saurait constituer un critère suffisant de test et de choix d'une méthode particulière de reconstruction phylogénétique. Les fondements sont aussi importants que l'efficacité, dans la mesure où l'efficacité n'est jamais attestée que sur la base d'un modèle faillible qui tente de refléter un état des connaissances à un instant donné. Si le chercheur ne reconnaît pas cette faiblesse, alors la priorité donnée au pragmatisme relève plus de la métaphysique évoquée aux points 3 et 4 qu'à la science. D'après HILLIS et coll. (1994), la plupart de ces modèles ne seraient que de « grossières simplifications » des modalités d'évolution des caractères moléculaires.

9. Suite à un article de WÄGELE (1996), un snobisme se répand chez certains molécularistes, qui consiste à renvoyer phénétique et cladistique dos à dos en se permettant de croire qu'ils n'ont plus lieu d'être distingués. Le peu d'attention accordé aux fondements d'une méthode de construction d'arbre, la méconnaissance de l'histoire de la cladistique et de textes fondamentaux tels que FARRIS (1979, 1983) ; ELDREDGE & CRACRAFT (1980) ; NELSON & PLATNICK (1981) ; BRADY (1985), et les effets de mode conduisent même certains à ignorer les courants parfois contradictoires qui font sa vitalité. Cette méconnaissance est curieusement tenace en France, comme le soulignent TASSY (1996) ou BOURGOIN (1996). Il est clair qu'il puisse y avoir des similitudes algorithmiques entre ces différentes méthodes de construction d'arbres. Mes critiques ne s'orientent pas vers ceux qui savent relever ces similitudes (bien qu'au final je pense que le critère de découverte du couple homologie/homoplasie soit, pour un biologiste, le bon). Elles s'adressent à ceux qui affirment ce rapprochement en méconnaissance de cause et/ou pour des raisons extra-scientifiques.

Le problème touche à la fois les critères de démarcation entre une méthode phénétique et cladistique et l'emploi du terme « modèle ».

Chez WÄGELE (1996), l'analyse de parcimonie au sens où on la pratique avec PAUP, par exemple, est qualifiée de « phenetic cladistics (...) as phylogeny inference without consideration of character analysis ». Elle est opposée à l'analyse hennigienne classique car dans la cladistique phénétique (1) « character analysis is thought to be unnecessary », (2) « every character can be used », puis viennent les points 3, 4, et 5 qui tiennent au fait que l'extra-groupe est ajouté à la matrice et l'arbre raciné *a posteriori*. On reconnaît là l'extension à toute forme de parcimonie numérisée d'une charge classiquement énoncée contre la « pattern cladistics », dont les objectifs ont été mal compris. La « pattern cladistics » ou cladistique « structurale » ou « transformée » énonce que des cladogrammes sont des constructions systématiques avant d'être des arbres phylogénétiques et (2) que les taxa sont uniquement définis par des synapomorphies (ou homologies secondaires ; en d'autres termes les synapomorphies sont les taxa). Mais nous y reviendrons. En fait, on comprend en lisant l'article de WÄGELE que son objectif est d'opposer toutes les méthodes à sa méthode, celle qu'il propose à la fin de son exposé. En particulier, phénétique et cladistique sont mis dans le même sac parce que le choix de l'arbre optimal est dans les deux cas fondé sur une importance numérique relative des homologies et des homoplasies, et non sur une « probabilité d'homologie » que met en oeuvre sa propre méthode. Quelle que soit la pertinence de la méthode de WÄGELE, il semble bien abusif et quelque peu égocentrique de ne prendre en compte dans la redéfinition des lignes de démarcation entre méthodes de la biologie comparative que celles des caractéristiques de ces méthodes qui les différencient de la nouvelle méthode de WÄGELE, au prix de graves entorses à l'histoire et d'une occultation de leurs vraies différences.

On doit signaler tout de suite que les critiques de la « cladistique phénétique » de WÄGELE

n'ont rien d'original ; elles correspondent à des critiques formulées par des américains au début des années 1980 pour des raisons sociopolitiques (FARRIS, 1985). Il est donc curieux de voir un allemand les répéter, car on s'attend à ce qu'ils soient a priori extérieurs aux luttes américano-américaines de pouvoirs et de personnes qui susciterent ces critiques (voir FARRIS, 1985 ; HULL, 1988). Mais laissons la parole à FARRIS (1985) : « Both HALSTEAD (1980) and RIDLEY (1983)(...) have proposed that pheneticists belong to a single school with pattern cladists, united by their rejection of evolution while “evolutionary taxonomists” belong with phylogeneticists, as they agree on all important points. One must wonder how they would account for the dispute between Hennig and Mayr. It seems clear that this is nothing but an attempt to circumvent phylogenetic classification by pretending that evolutionary taxonomy was never attacked except by anti-evolutionists. SIMPSON (1978) and ROHLF and SOKAL (1981) have both tried similar ploys, the former aiming to portray his approach alone as evolutionary, the latter trying to establish that cladistics is a kind of phenetics (and SOKAL, of course, is the father of phenetics). It is clear, then, why the myth of pattern cladistics has become so popular. Anti-cladists find it useful. » Peut-être en France aussi, les affirmations portées sur la valeur heuristique des méthodes sans même avoir lu les textes qui les fondent relèvent-elles du même jeu de querelles personnelles. On peut déplorer ce mimétisme, et regretter avec FARRIS que les méthodes ne soient pas jugées rationnellement.

Cette façon de caricaturer la « pattern cladistics » comme ne voulant rien entendre de l'évolution ne tient pas seulement à une ignorance des textes fondateurs pourtant dénués d'ambiguïté au sujet des implications évolutionnistes de la méthode (ceux que j'entends répéter leur leçon anti-cladiste n'ont lu ni ELDREDGE & CRACRAFT, 1980, ni NELSON & PLATNICK, 1981). Elle procède aussi d'un travail de calomnie à visée sociale ou politique. S'il est besoin de justifier la

cause, laissons une dernière fois la parole à FARRIS (1985) : « The question still remains (...) of why pattern cladists in particular are so often selected to serve as negative examples, when surely pheneticists or a host of others would be far more suitable for the purpose. Nominally the reason is that pattern cladists wish to divorce cladism from evolution, but this charge, too, fails under inspection. CRACRAFT and ELDREDGE, both regarded as pattern cladists have strongly stressed the use of phylogenetic analysis to study evolutionary processes. NELSON and PLATNICK surely employ a phylogenetic interpretation of cladograms when they use them in vicariance biogeography. (...) Any number of anti-pattern cladists have assured me in private that NELSON holds that there is no relationship between cladistics and evolution. NELSON assures me that he has never said anything to anyone that could rationally lead to that conclusion. Only PATTERSON has been quoted (over his protest) to the effect that cladistics is independent of evolution, and he obviously does not mean that literally. In his example concerning the ontogeny criterion, (...) he interprets fossil and recent members of taxonomic groups as being genealogically related. How then did the prevailing superstition about pattern cladists become established ? The answer, I suggest, is to be found in the uses to which the myth has been put. »

Mais revenons aux critères de WÄGELE. En cherchant à valoriser ce que *sa* méthode apporte de nouveau, il occulte les vraies différences entre méthodes. Il en découle que l'appellation « phenetic cladistics », qui se veut provocante, est erronée. Car les critères qu'il utilise pour définir une ligne de démarcation entre analyse phénétique et cladistique ne tiennent qu'à un procès d'intention sur la manière dont le systématicien regarde ses caractères *a priori*, et pousse jusqu'à l'absurde l'agnosticisme affiché en cette matière par les cladistes « structuraux ». Par exemple, le fait d'utiliser ou non tous les caractères possibles dans une analyse n'est un point de détail, comparé à l'énorme avantage heuristique que

constitue la réponse au pari fait sur l'homologie, réponse que seule la cladistique, qu'elle soit hennigienne ou « transformée », nous fournit. C'est la maximisation du pouvoir explicatif des données au sens de FARRIS (1979, 1983) qui, sans esprit partisan et pour avoir travaillé sur des caractères morphologiques et moléculaires, me semble la spécificité majeure d'une méthode cladistique par rapport à ce qu'un phénogramme peut rendre comme information. Et si l'on jette en arrière un regard historique, quelle avancée épistémologique que d'avoir maintenant les moyens de réfuter ou d'attester l'homologie secondaire, si l'on compare l'état actuel de la systématique avec ce qu'elle était avant HENNIG, à l'époque où l'on ne savait même pas différencier dans la pratique de la systématique le présupposé de l'inféré, l'homologie primaire de l'homologie secondaire !

Pour WÄGELE, l'analyse de parcimonie a ceci de phénétiq ue qu'elle refuserait d'analyser les caractères *a priori*, au sens de l'analyse de Hennig traditionnelle. Cette critique est absurde : pour savoir quel type d'analyse on produit, va-t-on mesurer le degré avec lequel on « analyse » ou l'on « filtre » les données *a priori* ? Va-t-on mesurer le nombre de caractères polarisés par le critère extra-groupe, le nombre de caractères polarisés par le critère ontogénique, le nombre de caractères polarisés inconsciemment ? Ce travail de sélection des caractères les plus pertinents, c'est-à-dire de filtre de l'homoplasie est toujours effectué, inconsciemment ou non, quelle que soit la méthode dont on se réclame et quels que soient les caractères. A-t-on déjà vu des biologistes produire une analyse phylogénétique sur des caractères qu'ils n'auraient pas sélectionnés pour leurs pertinence présumée ? Avez-vous déjà vu un biologiste utiliser des caractères au hasard ? Les mêmes questions peuvent être posées à propos de la polarisation. Dans sa redéfinition des champs de la systématique, WÄGELE attache trop d'importance à la façon dont l'extra-groupe est utilisé. Enraciner l'arbre *in fine* lui semble être une pratique phénétiq ue. Tout ce qui n'est pas rigoureusement hennigien

au sens de HENNIG (1950) serait-il de la phénétiq ue ? Il ne semble pas réaliser que le fait même d'introduire un ou plusieurs taxon(s) dans son analyse dont on sait *a priori* qu'ils serviront à enraceriner l'arbre *a posteriori* est l'expression même d'une volonté de l'investigateur de polariser les caractères et de découvrir les clés de l'homologie. La polarisation prend son sens dans l'*intentionnalité* du systématique, pas dans la chronologie de l'exercice technique. Le simple fait d'introduire un extra-groupe dans sa matrice de séquences, sans polarisation des nucléotides *a priori* et avant même toute construction d'arbre, est l'un des actes fondateurs du projet hiérarchique et constitue en soi une polarisation potentielle. Une fois l'arbre obtenu, elle devient effective. Qu'importe le moment de la polarisation pourvu qu'on ait l'homologie finale ! Il y a toujours, à un degré plus ou moins poussé, une analyse – sélection et polarisation – préalable des caractères.

WÄGELE renvoie de fait dans le champ de la phénétiq ue les efforts fournis par les « pattern cladists » pour garantir plus d'objectivité et moins de « circularité » dans l'analyse hennigienne, en caricaturant leurs propos. Beaucoup de molécularistes et généticiens s'offusquent qu'on ait osé affirmer que toute information liée aux « processus » devaient être dans un premier temps exclue des analyses phylogénétiques. On ne pourra que recommander la lecture d'ELDREDGE & CRACRAFT (1980). Mais un malentendu énorme plane sur les objectifs d'une telle pratique. Effectivement, il est courant qu'une idée d'un processus évolutif *a priori* puisse guider l'investigateur dans l'orientation d'un caractère multi-état. Il est choquant alors de prétendre inférer à partir de l'arbre le plus parcimonieux résultant ce même processus, puisqu'il a présidé à sa construction. Il y a là une forme de circularité (CODDINGTON, 1988 ; BROOKS & MACLENNAN, 1991 : 63, discutée dans DELEPORTE, 1993), ou, pour suivre la distinction sémantique faite par DELEPORTE (1993), « un manque d'indépendance de la phylogénie par rapport aux modèles testés ».

Pour cette raison au moins, et pour beaucoup d'autres, certains ont plaidé pour l'indépendance des processus et des patterns si l'on voulait maintenir aux arbres phylogénétiques leur valeur heuristique de tests (ELDREDGE & CRACRAFT, 1980; NELSON & PLATNICK, 1981; BRADY, 1985 ; CARPENTER, 1989, CODDINGTON, 1990). D'où les déclamations d'un PATTERSON (1994) sur le « moins de modèles possibles ». Mais comment faut-il comprendre le terme de « modèle » ?

Pour ce qui est des caractères moléculaires, ces processus sont intégrés dans des modèles d'évolution moléculaire déclarés a priori ou dirigent des schémas de pondération. Beaucoup de molécularistes pensent qu'il est « stupide » de ne pas tenir compte dans un modèle préalable à la reconstruction phylogénétique (ou dans un schéma de pondération des transformations nucléotidiques) le fait qu'une déficience en guanine est observable en troisième position de codon d'un cytochrome b. Le problème est qu'ils qualifient à tort cette observation de « process ». En se souvenant que les cladistes structuraux interdisaient la prise en compte a priori de toute forme de « process », ils se croient mis en demeure de ne pas prendre en compte dans leur modèle ou pondération la déficience en guanine et réagissent contre cela. Ils font en cela plusieurs erreurs : (1) ce type d'observation n'est pas de l'ordre du « process » mais bien du « pattern », (2) ils confondent deux types de modèles. En fait, je suis en accord avec PATTERSON (1994) lorsqu'il souligne qu'il faut distinguer dans ce débat les modèles imposés a priori indépendamment du champ de l'observable, selon un idéal qui n'existe que dans la tête de l'investigateur, de ceux qui ne sont fondés que sur une observation objective des données. Dans le premier cas, celui des modèles imposés a priori, l'utilisation de tels modèles interdit toute interprétation évolutive des éléments du modèle postérieure à la reconstruction puisque l'arbre ne leur est pas indépendant. Dans le second cas, celui des modèles tirés de l'observation des données, le mot modèle

devrait être remplacé par l'expression de PATTERSON (1994) « features of the data » : il s'agit d'utiliser les caractéristiques du lot de données, en d'autres termes ses propriétés en termes de « pattern ». PATTERSON précise que la nature de cette information n'est pas intégrée à la recherche de l'arbre en tant que processus évolutif mais en tant que savoir sur les caractères. Les molécularistes peuvent donc intégrer dans leurs modèles ou pondérations la sous-représentation des guanines en troisième position du codon. Pondérer a priori les types de transformation nucléotidiques en rapport inverse de leur fréquence d'occurrence dans les séquences n'est pas du « process » : cela ne tient qu'à l'observation des fréquences des nucléotides. Aucune idée préconçue des modalités d'évolution des séquences n'est introduite. Le fait que les transitions soient plus fréquentes que les transversions est également un fait directement observable, sans même avoir besoin de faire appel à des connaissances sur la structure de l'ADN. Une pondération particulière des transitions par rapport aux transversions n'est donc pas aberrante dans ce cas ni pour les cladistes structuraux, ni pour les autres. C'est l'application aux séquences d'un vieux principe qui remonte aux racines de la systématique : donner plus de poids aux caractères rares.

En s'érigeant contre la prétendue interdiction des pondérations ou des modèles tirés de l'observation des données, on a, une fois de plus, fait dire aux cladistes structuraux ce qu'ils n'ont pas dit. Ils prônent simplement l'indépendance de la phylogénie à construire vis-à-vis des modèles à tester. Les déclamations d'un PATTERSON (1994) sur la nécessité de l'absence de modèles ou du « moins de modèle possible » ne sont que des garde-fous quelque peu provocateurs contre le risque de manque d'indépendance du test. Pour les cladistes structuraux, les modèles sont proscrits s'ils relèvent de notre prétention à connaître a priori un certain nombre de faits ou de processus évolutifs. Car alors comment ces faits sont-ils connus en dehors du pattern que l'on se propose de restituer (CODDINGTON, 1990 ; PATTERSON, 1994) ? Comment

pourrions nous les tester ensuite ? Pour résumer le point de vue de ceux qui plaident pour le « moins de modèles possibles », on pourra dire que les modèles autorisés sont ceux qui relèvent de l'observable, ceux qui sont proscrits font référence à *une cause*. BRADY (1985) résume joliment le pourquoi de cette ligne de conduite : « We do not, or should not, advance explanatory or process theories prior to the discovery of a particular order in appearances to which the theory is addressed. After all, we do not perceive causality in any direct sense, but we do perceive effects, and we have no guide to the operation of any particular causal power until we find a regularity, or pattern, within these effects. Indeed, it would seem to be our ability to find a representation of the general within the particular that sets us looking for a generative cause in the first place. The very idea of causal law may take its origin in this characteristic of experience, since it is but the projection of this relation – of the constant within change – into the realm of power. If we lose the distinction between the detection of pattern and its explanation by a process hypothesis, we lose the reason of our inquiry, not merely historically, but logically. »

Toujours au sujet de la démarcation phénétique/cladistique, PATTERSON (1993) a néanmoins émis une opinion surprenante, qui a peut-être influencé la réflexion de WÄGELE : « At the DNA level, differences between phenetics and cladistics evaporates ». Il n'a pas expliqué ce point de vue. Les différences ne peuvent « s'évaporer », pour les raisons évoquées dans le paragraphe des définitions. Les phénogrammes ne donnent pas plus la clé des homologies nucléotidiques ou d'acides aminés qu'ils ne la donnent pour les caractères morphologiques. Morphologie ou molécules, un phénogramme conserve ses propriétés intrinsèques, notamment la possibilité, en cas d'information déficiente, de faire apparaître comme monophylétiques des groupes paraphylétiques (regroupement sur la base de symplésiomorphies). Sans doute PATTERSON faisait-il allusion au fait que les moléculaires ne s'intéressent pas plus à l'homologie

secondaire de leurs caractères, qu'ils utilisent une méthode de parcimonie, de distances ou de vraisemblance.

WÄGELE semble donc, pour mettre en valeur sa propre méthode, s'attacher à des critères de démarcation futiles relatifs au nombre de caractères, à la référence aux processus ou à la façon de travailler avec des modèles, à la façon d'utiliser les groupes extérieurs, sans voir les différences fondamentales des méthodes existantes. D'autres, pour des raisons qui n'ont rien à voir avec la phénétique ou la cladistique, s'empressent de répéter. Pour le systématien, pour le « moléculaire », généticien et systématien, pour tout biologiste, l'analyse cladistique ne peut pas être phénétique car le propre de la cladistique (méthode originelle de HENNIG incluse) est la recherche du couple homologie/homoplasie, révolution heuristique majeure de l'histoire récente de la systématique. Cette recherche est effectivement réalisée par l'analyse de parcimonie (la « phenetic cladistics » de WÄGELE), mais pas par la phénétique stricte (voir le préambule ci-dessus), quelles que soient leurs similitudes algorithmiques. Par conséquent, l'analyse de parcimonie, par exemple telle qu'on la produit avec PAUP, ne mérite pas d'être affublée du qualificatif de « phénétique ». Quant aux démarcations perçues par les mathématiciens ou les informaticiens, elles pourraient être différentes de par leur agnosticisme vis-à-vis du concept d'homologie. Chacun structure son monde à l'aide des critères qui l'intéresse.

COMMENTS

Finalement, la systématique phylogénétique est encore si peu développée en France que l'on peut se demander si les difficultés de dialogue généticiens/systématiciens ont une spécificité, c'est-à-dire si elles ne sont pas simplement le reflet à l'échelle des généticiens d'une méconnaissance générale des objectifs des phylogénéticiens. La question n'est pas si simple. Il faut distinguer trois causes : (1) des causes historiques liées aux rapports entre la

biologie des processus et celle des structures en France depuis 150 ans, causes que je ne développerai pas ici mais qui sont clairement exposées par DE RICQLES (1996), (2) les lacunes de l'enseignement et (3) la culture intrinsèque aux généticiens, qui sera abordée dans le paragraphe suivant. La seconde cause est liée à l'état encore embryonnaire de l'enseignement de la cladistique en France. Nous reconnaissons les efforts faits ici et là par quelques collègues, mais ceux-ci restent isolés à l'échelle de notre pays. Il n'y a aucune décision politique pour l'organisation d'un grand cours cohérent et intégré, comme on les fait aux Etats Unis, en Angleterre (FOREY *et al.*, 1992), ou au Brésil. L'enseignement de la systématique phylogénétique ne saurait se réduire à trois heures anecdotiques (et encore...) dans des maîtrises ou DEA supposés former de futurs systématiciens. Elle ne se réduit pas à l'identification d'un groupe paraphylétique et au critère extra-groupe de polarisation. On ne peut à cet égard que reprendre la conclusion de BOURGOIN (1996) : « (...) le cladisme a banalisé l'emploi d'une terminologie dont la signification précise reste trop souvent ignorée. Le désaccord des résultats apparaît moins comme un conflit lié aux différents types de variables traitées (morphologiques ou moléculaires) que comme un problème lié aux particularismes méthodologiques des différents auteurs. Certes, chacun peut choisir la méthode qui lui convient, encore faut-il qu'elle soit pertinente quant au problème à résoudre et qu'il le justifie ! (...) Tout comme l'habit ne fait pas le moine, la recherche des synapomorphies ne fait pas toujours le cladisme ! ». Un bon enseignement demanderait entre 16 et 20 heures (ceux qui se demandent ce que l'on pourrait y raconter peuvent consulter WILEY, 1981; WILEY et coll., 1991; BROOKS & MACLENNAN, 1991; MADDISON & MADDISON, 1992 ; FOREY *et al.*, 1992). Cependant, un tel cours serait déjà spécialisé, sur une voie que ne suivraient déjà plus la majorité des futurs biologistes. Pour qu'une majorité de biologistes aient entendu parler de systématique phylogénétique, il faut faire des TP d'analyse cladistique en premier cycle.

Mais ce n'est pas tout : une autre lacune est décelable dans l'enseignement que l'on dispense dans ce pays à de futurs scientifiques. Les premières résistances que l'on rencontre dans l'apprentissage de la systématique phylogénétique ne tiennent parfois ni à la systématique, ni à la phylogénie, mais à la résistance d'un esprit à toute approche hypothético-déductive. La reconstruction phylogénétique met en oeuvre cette approche de manière à la fois rigoureuse et didactique, mais elle se heurte à une croyance épistémologiquement naïve, quasi-platonicienne, celle du caractère immanent du fait scientifique, immédiatement perceptible par le chercheur, vérité indépendante, absolue et révélée par je ne sais quelle illumination ou coup de génie (voir les points 3 et 4 et le commentaire attendant ci-dessus). Bref, tout le contraire de l'approche hypothético-déductive. Cette attitude mentale pourrait venir directement du fait que de jeunes esprits futurs scientifiques et les professeurs du secondaire sont formés quasi-uniquement à partir de cours magistraux et n'ont pas vu la science en marche. Et d'autant que je me souviens, ni les TD où l'on faisait des « exercices », ni des TP où il fallait retrouver le « bon résultat » n'étaient propices à l'apprentissage de l'approche hypothético-déductive et de ses fondements. Il est tout de même incroyable que, au programme de philosophie des terminales scientifiques, l'épistémologie ne soit que facultative, ou que celle-ci ne soit enseignée nulle part entre le début d'un DEUG scientifique et une thèse. Tant que les enseignants délivreront un savoir sans expliciter les règles du jeu et tant qu'un minimum d'épistémologie ne sera pas enseignée dans les cursus scientifiques, il faut s'attendre à laisser une bonne partie de nos chercheurs dans l'ignorance du pourquoi de ce qu'ils font.

D I F F I C U L T E S C U L T U R E L L E S D E S G E N E T I C I E N S

La troisième cause (citée plus haut) des difficultés de perception par les généticiens des objectifs de la systématique fait appel à leur culture spécifique.

1. On constate souvent une grande perméabilité de la plupart des généticiens aux méthodes de distances, de par le rôle que joue traditionnellement l'indice chiffré en génétique, en dehors de toute considération phylogénétique. D'ailleurs, l'imprégnation des milieux généticiens de la notion de distance est un phénomène qu'il serait intéressant d'expliquer historiquement. Le généticien conçoit habituellement la ressemblance à travers les proximités calculées entre populations via diverses distances calculées à partir de profils iso-enzymatiques ou de fréquences de gènes. Les indices chiffrés différencient couramment gènes, individus, souches, populations. Il est, en quelque sorte, et si l'on peut dire depuis MORGAN, prédisposé aux distances chiffrées. A des niveaux taxinomiques supérieurs, la phylogénie sera naturellement conçue comme devant passer par des distances.

2. Chez les généticiens, les concepts de descendance, de transmission et de modification génétique sont familiers et devraient en faire des interlocuteurs de choix. Cependant, chez eux, ces notions sont appliquées à des entités concrètes, les populations, voire les individus contrôlés en laboratoire. Chez les systématiciens, les ancêtres demeurent hypothétiques, les modifications sont inférées. Les ancêtres sont des puzzles incomplets dont les pièces éparées sont connues par déduction. Passer d'un monde à l'autre n'est pas toujours simple. Il existe des textes en anglais ou en français qui traitent du statut de l'ancêtre en phylogénie (ENGELMAN & WILEY, 1976 ; TASSY, 1991, 1994 ; LECOINTRE, 1997).

3. Les généticiens attachés à l'étude des fonctions, les biochimistes et beaucoup de physiologistes ont l'habitude de concevoir le gène comme moteur des mécanismes

biologiques. Ils éprouvent souvent de la difficulté à prendre une structure génétique donnée comme un marqueur phylogénétique, un témoin neutre de l'histoire à la fonction duquel, dans un premier temps, on ne s'intéresserait pas. Si bien que la question de la fonction revient en permanence durant l'exercice de reconstruction, précisément là où elle ne devrait pas. La question de la fonction pourrait être avantageusement introduite avant analyse (elle peut parfois rendre un alignement de séquences plus pertinent) à *condition d'expliquer clairement et de justifier la liste des observables qui la représentent*, précisément pour préserver l'indépendance de tout test ultérieur ; *ou bien* après analyse (par exemple en superposant les fonctions sur la phylogénie résultante).

En conclusion, les difficultés de langage viennent de ce que beaucoup de généticiens *ne souhaitent pas* reconstruire les arbres phylogénétiques au moyen de l'identification du couple homologie/homoplasie. Ceci est dû à des facteurs culturels tels que l'influence déterminante de l'indice chiffré dans leurs outils de base, l'influence des grands noms associés aux distances (Nei, Sokal), l'insuffisance (en nombre d'heures) de l'enseignement de la systématique phylogénétique en France, le peu d'intérêt porté aux caractères moléculaires pris individuellement, et donc à leur homologie, la confiance dans la supériorité du chiffre et des méthodes dites statistiques. Un monde où le quantitatif primerait sur le qualitatif.

Je remercie vivement Pierre Deleporte, Gareth J. Nelson et Pascal Tassy pour les nombreuses discussions, orales ou écrites, qu'ils m'ont accordées à l'occasion de ce texte, et qui ont stimulé ma réflexion. Sont remerciés également André Adoutte, Véronique Barriel, Pierre Darlu, Erick Denamur, Armand de Ricqlès, Jean Deutsch, Claude Dupuis, Thibaud Roman, et Simon Tillier pour les relectures critiques des premières versions du présent point de vue.

REFERENCES

- Barriel, V. 1994. Phylogénies moléculaires et insertions-délétions de nucléotides. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sc. Vie*, **317**: 693-701.
- Bourgoin, T. 1996. Phylogénie des hexapodes. La recherche des synapomorphies ne fait pas toujours le cladisme ! *Bull. Soc. Zool. Fr.* **121** (1) : 5-20.
- Brady, R. 1985. On the independence of systematics. *Cladistics* **1** (2): 113-126.
- Brooks, D. R., D.A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Carpenter, J.M. 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. *Cladistics* **5**: 131-144.
- Coddington, J.A. 1988. Cladistic test of adaptational hypotheses. *Cladistics* **4**: 3-22.
- Coddington, J.A. 1990. Bridges between evolutionary pattern and process. *Cladistics* **6**: 379-386.
- Darlu, P., P. Tassy. 1993. Reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes. Coll. Biologie théorique n°7. Paris: Masson.
- de Pinna M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**: 367-394.
- de Ricqlès, A. 1996. Leçon inaugurale de la chaire de Biologie historique et évolutionnisme, collège de France.
- Deleporte, P. 1993. Characters, attributes and tests of evolutionary scenarios. *Cladistics* **9**: 427-432.
- Eldredge, N., J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative Biology*. Columbia University Press, New York.
- Engelmann, G.F., E.O. Wiley. 1977. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Syst. Zool.* **26**: 1-11.
- Farris, J.S. 1979. The informative content of the phylogenetic system. *Syst. Zool.* **28**: 483-519.
- Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In N Platnick, VA Funk (eds.). *Advances in cladistics*, Vol. 2. Columbia University Press, New York. pp. 1-36.
- Farris, J.S. 1985. The pattern of cladistics. *Cladistics* **1** (2): 190-201.
- Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.L., Scotland, R.W., Siebert, D.J., and D.M. Williams. 1992. *Cladistics. A practical course in Systematics*. The systematics association publication n° 10. Oxford Science publications. Clarendon Press. Oxford.
- Goujet, D. , P. Tassy. 1994. Analyse cladistique et/ou analyse de parcimonie. In Tassy, P., H. Lelièvre. *Systématique et phylogénie*. Biosystema 11. Société française de Systématique, Paris. pp. 43-52.
- Grandcolas, P., P. Deleporte, L. Desutter-Grandcolas. 1994. Why to use phylogeny in evolutionary ecology ? *Acta Oecologica* **15** : 661-673.
- Halstead, L.B. 1980. Museum of errors. *Nature* **288**: 208.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag.
- Hillis, D.M., J.P. Huelsenbeck, C.W. Cunningham. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* **264**: 671-677.
- Hull, D. 1988. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of Science*. The University of Chicago Press.
- Janvier, P. 1988. Cladistique : théorie, objectifs et implications évolutives. In : *Biosystema 2, Systématique cladistique*, publication de la Société Française de Systématique, Paris.
- Langaney, A. 1995. *Charlie Hebdo* **170** : 14.
- Leclerc, M.C., V. Barriel, G. Lecointre, B. de Reviers. 1997. Low divergence in rDNA ITS sequences among five species of *Fucus*

- (Phaeophyceae) suggests a very recent radiation. *J. Mol. Evol.* In Press.
- Lecointre, G. 1994a. Limites et précautions méthodologiques des phylogénies moléculaires. *Bull. Soc. Fr. Syst.* **13**: 11-17.
- Lecointre, G. 1994b. Aspects historiques et heuristiques de l'Ichtyologie systématique. *Cybiurn* **18**(4): 339-430.
- Lecointre, G. 1997. Evolution et molécules : Denton en crise. In Tort, P. (dir.) *Pour Darwin*. P. U. F. pp. 693-729.
- Maddison, W.P., D.R. Maddison. 1992. *MacClade : analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Nelson, G.J. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* **5**: 275-289.
- Nelson, G.J. 1994. Homology and systematics. In BK Hall, ed. *Homology: the hierarchical basis of comparative Biology*. Academic Press, San Diego. pp. 101-149.
- Nelson, G.J., N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In KA Joysey, AE Friday (eds). *Problems of phylogenetic reconstruction*. Systematics Association Spec. Vol. 21. London and New York: Academic Press, pp. 21-74.
- Patterson, C. 1988. The impact of evolutionary theories on systematics. In D.L. Hawksworth, ed. *Prospects in Systematics*. Syst. Assoc. Spec. Vol. **36**: pp. 59-91.
- Patterson, C. 1994. Null or minimal models. In R.W. Scotland, D.J. Siebert, D.M. Williams, eds. *Models in phylogeny reconstruction*. Syst. Assoc. Spec. Pub. **52**, pp. 173-192.
- Ridley, M. 1983. Can classification do without evolution? *New Sci.* (Dec. 1983): 647-651.
- Rohlf, F.J., R.R. Sokal. 1981. Comparing numerical taxonomic studies. *Syst. Zool.* **30**: 459-490.
- Simpson, G.G. 1978. Variation and details of macroevolution. *Paleobiol.* **4**: 217-221.
- Sober, E. 1993. Experimental tests of phylogenetic inference methods. *Syst. Biol.* **42**(1): 85-89.
- Tassy, P. 1991. *L'arbre à remonter le temps*. Christian Bourgois éditeur, Paris.
- Tassy, P. 1994. Les arbres phylogénétiques et l'ancêtre absent. In Férida, P. et D. Widlöcher, colloque de la revue Internationale de Psychopathologie, P.U.F., Paris, pp. 99-110.
- Tassy, P. 1996. Le cladisme, trente ans après *Phylogenetic Systematics*. *Vie et Milieu* **46** (2): 115-123.
- Tassy, P., V. Barriel. 1995. L'homologie, l'arbre généalogique et le cladogramme : un apologue. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **120**(4) : 361-378.
- Vogel, G. et Angermann, H. 1984. *Atlas de la Biologie*. Encyclopédies d'aujourd'hui. Le livre de Poche.
- Wägele, J.W. 1996. First principles of phylogenetic systematics, a basis for numerical methods used for morphological and molecular characters. *Vie et Milieu* **46** (2): 125-138.
- Wagner, W.H. 1961. Problems in the classification of ferns. In : *Recent Advances In Botany*. University of Toronto Press (Montreal). pp. 841-844.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, Chichester, John Wiley and Sons.
- Wiley, E.O., D. Siegle-Causey, D.R. Brooks, V.A. Funk. 1991. *The complete cladist*. Kansas university press, spec.pub. n°19.