

LA PHILOGÉNIE ET LA SYSTÉMATIQUE PHILOGÉNÉTIQUE

PAR

ION COJOCARU¹

Mots-clés: la philogénie, la systématique philogénétique, la cladistique

Le travail attire l'attention sur le fait que l'introduction de nouvelles méthodes de détermination de la philogénie telle que s'avère l'analyse cladistique, ne peuvent être d'une réelle utilité systématique si on ne tient pas compte des principes de base de cette systématique-ci. Pratiquement la reconstitution d'une philogénie complètement naturelle est soumise à une limite qui ne peut pas être dépassée c'est à dire imposée par les règles de cette systématique-ci, les limites imposées par l'étude de l'évolution (la relativité des macrotaxons) et les limites imposées par la méthode d'analyse de la philogénie.

Introduction

L'essai de reconstituer un système de classification le plus naturel possible s'appuyant sur la réalité philogénétique reste en grande partie une utopie. Une classification juste peut être réalisée pour les espèces actuelles alors qu'on respecte des critères précis. Mais la tentative d'inclure toutes les espèces connues de tous les temps dans le même système taxinomique est soumise à des contraintes et contradictions objectives qui ne permettent pas une mais plusieurs solutions. Ce travail a deux objectifs: (i) de signaler quelques violations des principes et règles de la systématique sous l'influence de l'analyse cladistique; (ii) de vérifier l'hypothèse que la systématique ne pourra jamais être 100% philogénétique sans tenir compte de la quantité disponible de données ou de la méthode d'analyse.

Discussions

A. Principes et règles éludées

1. *Le principe de la non-introduction d'un grand nombre de rangs taxinomiques intermédiaires*; par exemple, l'interprétation d'une cladogramme faisant référence à l'évolution des archosaures (Benton, 2000) a conduit à la suivante succession taxinomique hiérarchique: la division (Archosauria) – la sous-division (Crurotarsi) – l'infradivision (Crocodylotarsi) – le surordre (Crocodylomorpha) – l'ordre (Crocodylia) – la division (Mesoeucrocodylia) – la sousdivision (Metasuchia) – la infradivision (Neosuchia), etc. (Figure 1). Ces rangs taxinomiques intermédiaires à l'infraclasse et au sousordre compliquent le système de classification (en principe jusqu'à son invalidation)

¹ „Al.I. Cuza” University of Iași

et, en fin de compte, elles sont toujours insuffisantes pour exprimer toutes les relations philogénétiques supposées.

2. *le principe de l'hyérarchie des rangs taxinomiques*; Dans l'exemple donné pluhaut on observe que les rangs applés division, sousdivision et infradivision sont subordonnés hiérarhiquement à eux-mêmes chose impossible et inacceptable. Par exemple, la division Archosauria inclue la division Mesoeucrocodylia qui, à son tour, est incluse dans une unité de rang inférieur – l'ordre Crocodylia. Du point de vue de la philogénie on peut considérer que d'une unité inférieure on peut détacher une autre supérieure mais du point de vue systématique n'importe quelle unité est incluse dans une autre de rang supérieur.

3. *le principe de la répartition des espèces dans des macrotaxons équivalents*. Par exemple, une classe peut être divisée en deux ou trois sousclasses etc., mais non en deux sousclasses et une famille indépendante. Cette irrégularité peut être admise provisoirement alors qu'il y a des dates (donnés) très sommaires concernant certaines formes (celles incluses dans la famille, dans l'exemple précédent). Par exemple, la classe Amphibia a été plus récemment (Benton, 2000) séparée en deux sousclasses (Batrachomorpha et Reptilomorpha) et la famille des Ichthyostegidae (classifiée couramment dans la souclasse Labyrinthodontia), placée à l'origine des deux sousclasse a été révisée comme indépendante sans lui attribuer une sousclasse propre ou bien sans être incluse dans l'une des deux sousclasses descendentes. La systématique reclame que toutes les taxons d'un macrotaxon soient groupés dans des unités hiérarhiques équivalentes. Par exemple, s'il existe dans un embranchement un seul genre on va lui désigner automatiquement une famille, un ordre et une classe.

4. *le principe de l'organisation*: les unités systématiques représentent d'abord des catégories organisatrices et en seconde place des catégories évolutives. Une catégorie organisatrice est fondée en s'appuyant sur des caractères communs et fondamentaux. Une catégorie évolutive (clade, branche) est fondée en s'appuyant sur les dernières caractères communs apparus (les synapomorphies). Le principe de l'organisation est celui qui justifie le maintien dans les classification des taxons paraphilétiqes. Par exemple, la classe Reptilia c'est un taxon paraphiletique qui figure dans la classification classique des tetrapodes (classification ayant à la base le critère organisationnel):

La Surclasse Tetrapoda (monophilétiqes)

La Classe Amphibia (monophilétiqes)

La Classe Reptilia (paraphilétiqes)

La Classe Aves (monophilétiqes)

La Classe Mammalia (monophilétiqes)

Si nous plaçons au premier plan le critère évolutif ainsi qu'on le fait la cladistique, alors on peut transformer la classification classique précédente dans une nouvelle qui va inclure des taxons *monophilétiqes* seulement:

Surclasse Tetrapoda

Le taxon Amphibia

Le taxon Amniota

Le taxon Anapsida

Le taxon Diapsida → Le taxon Aves

Le taxon Synapsida → Le taxon Mammalia

C'est la nouvelle classification dans laquelle on a éliminé le taxon paraphylétique des Reptilia. Est-elle meilleure? Si on est d'accord pourquoi n'est-elle pas appliquée? Elle ne l'est pas parce que le groupement sur le nom des reptiles de toutes des amniotes qui sont parvenues à un niveau commun d'organisation, unies par des caractères fondamentaux, permet une classification plus pratique et plus réaliste que celle qui tient compte des directions d'évolution. Par exemple, toutes les anapsides, synapsides et diapsides primitives ayant un aspect de lézard et aussi suffisamment de caractères communs pour leur permettre l'identification en tant que groupe à part, séparé des autres tétrapodes telles les oiseaux et les mammifères. De la perspective évolutive certaines reptiles devront former une classe avec les oiseaux et d'autres avec les mammifères, ce que ne sera pas du tout réaliste car, entre les niveaux d'organisation des reptiles, des oiseaux et aussi des mammifères un grand saut qualitatif s'est produit (Figure 2).

B. La systématique peut-elle être 100% philogénétique?

Pour être considérée 100% philogénétique, la systématique devrait utiliser seulement des taxons monophylétiques. Une branche (clade) est par définition monophylétique. La systématique classique utilise, en les combinant, des taxons monophylétiques et d'autres paraphylétiques. Pour devenir en totalité philogénétique, la systématique devrait éliminer les taxons paraphylétiques ce que la cladistique en fait. Dans ce cas combien naturelle serait la nouvelle systématique? La différence entre les classifications horizontales et les classifications verticales est connue; les classifications horizontales groupent ensemble les lignes évolutives différentes mais qui ont atteint le même niveau d'évolution; les classifications verticales indiquent une seule ligne évolutive mais qui a traversé des niveaux différents d'évolution. Quelle est l'utilité des taxons paraphylétiques dans la systématique?

Voilà les limites de la systématique philogénétique:

1. Les limites tenant aux principes de la systématique;
2. Les limites concernant l'étude de l'évolution;
3. Les limites concernant la manière de l'analyse philogénétique.

1. Les limites tenant aux principes de la systématique

A l'intérieur de la classification, le critère de l'organisation prime vis-à-vis celui évolutif. Le système de classification devrait avoir une structure hiérarchique à des sous-unités équivalentes et sans beaucoup de rangs taxinomiques intermédiaires. On ne recommande pas que chaque noeud de la cladogramme soit associé à un rang taxinomique; le fait qui conduit à une inflation par degrés hiérarchiques. Par exemple, entre les rangs de l'infraclasse et l'ordre quelque fois apparaissent intercalés les rangs: surlégion, légion,

division, sousdivision, cohorte. On peut ainsi appliquer une dénomination de la branche mais sans valeur de rang taxinomique (éventuellement désignée en tant que *groupe*).

La classification des espèces actuelles est fait grâce aux évidences qu'on y rencontre. Eliminer un taxon paraphilétiq (ainsi les Reptilia) signifier classier ensamble des formes avec vitesse d'évolution bien différentes. La cladistique tient compte en comptabilisant des nombres des synapomorphies mais elle ne peut pas leur rendre la signification taxinomique d'un point de vue rétrospectif de leur évolution.

Si on apprécie que la vitesse de l'évolution est rendue par le nombre de synapomorphies rapporté à une unité de témps, alors c'est possible que deux branches à vitesse égale présentent une organisation beaucoup plus différente du point de vue qualitatif. Dans ce cas, la classification est déterminée par le critère de l'organisation et moins par celui évolutif (conformément A4).

D'une autre part, si au cadre d'un taxon monophilétiq une branche a une vitesse d'évolution beaucoup plus grande que les branches soeurs, alors on peut délimiter un macrotaxon de rang égal à celui d'origine et celui d'origine devient paraphilétiq (Fig. 1).

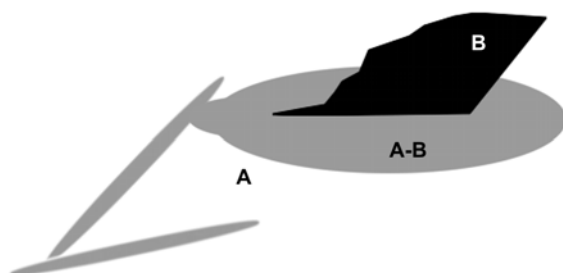


Fig. 1. La délimitatuon des macrotaxons paraphiétiq.
A et B – macrotaxons monophilétiq; A-B – macrotaxon paraphilétiq.

2. Les limites appartenant à l'étude de l'évolution

La cladistique appelée aussi la systématique phylgénétique, c'est une méthode de redre des relations hypothétiques d'apparanté entre les taxons s'appuyant sur les synapomorphies récentes. Les espèces disparues sont traitées dans une cladogramme de même qu'elles soient contemporaines (entre elles). Par conséquence, l'embranchement de la cladogramme va donner des taxons à des rangs de plus en plus petits. Les rapports de descendance de la cladogramme sont objectifs et acceptables mais, au cas de l'inclusion de taxons connus comme ayant une valeur de „forme intermédiaire” les résultats ne sont pas réalistes. Les oiseaux, par exemple, étant dérivés du sousordre des Theropoda, ne peuvent avoir, conformément à la cladistique, la valeur taxinomique plus grande que celle d'une infraordre ou que celui d'une suprafamille. Mais la systématique classique, à ce qu'on sache, sépare les oiseaux en tant que „toute autre chose” vis-à-vis des formes reptiliennes originaires, en leur attribuant le rang systématique de classe.

La cladistique ne peut pas préciser lorsqu'une branche (clade) va avoir un rang taxinomique supérieur à celui de la branche de laquelle il s'est détaché. Cette impossibilité est causée par le fait que l'analyse cladistique ne peut pas surprendre les effets du phénomène de *relativité des macrotaxons*.

Cette relativité-ci peut être exprimée en termes simples, ainsi: pendant leur existence, les espèces se classifient avec à côté de leurs ancêtres et proches parents mais, ces espèces fossilisées entre temps puissent être classifiées à côté de leurs descendants (Fig. 2).

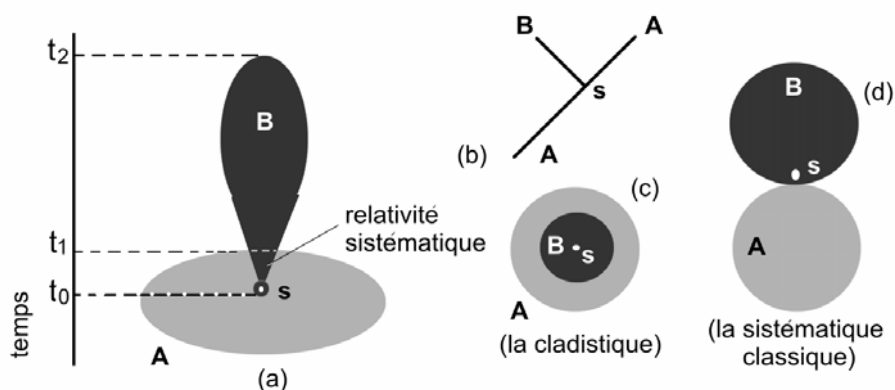


Fig. 2. La relativité des macrotaxons. (a) – la réalité évolutive; pendant la période t₀-t₁ l'espèce s appartient au macrotaxon A; à temps t₂ l'espèce s peut être classifiée dans le macrotaxon B; (b) – la cladogramme pour cette réalité; (c) – la classification en vision prospective selon la cladistique; (d) – la classification en vision retrospective selon la systématique classique; A, B – des macrotaxons; s – l'espèce ancêtre pour le macrotaxon B.

Les taxons sont délimités réellement uniquement dans leur existence (au présent du temps de l'évolution); au parcours de l'évolution, la composition des macrotaxons change. L'apparition de nouveaux membres du système évolutif qui peuvent orienter à long terme l'évolution, peuvent influencer aussi l'encadrement systématique des espèces déjà existantes. Il en résulte que l'instabilité systématique d'un taxon intermédiaire n'est pas donnée par l'insuffisance des données dont on dispose c'est à dire, de la méthode de recherche ou de la subjectivité du chercheur, mais de l'évolution elle-même en tant que système dynamique à composition changeable de façon irréversible.

En actualisant les espèces fossiles, la cladistique impose une vision prospective dans la systématique, c'est à dire une sorte d'hyérarchie des branches d'entre le passé et le présent. Ce fait-ci peut être réalisé sur de bases justes mais on peut perdre quelques

significations majeures servant à délimiter les macrotaxons au présent du temps de l'évolution. En d'autres termes la cladistique c'est un instrument de la continuité dans l'évolution pendant que la systématique c'est une science de la discontinuité dans l'évolution. Sans l'apport de celle-ci on ne pourrait définir du point de vue qualitatif une catégorie taxinomique. Par exemple, l'antithèse reptile/oiseaux se transformerait dans l'antithèse reptile/reptiles grandement modifiées sans pouvoir exprimer en termes réels ce que ce veut dire „grandement modifiées”. Dans la cladogramme concernant les tetrapodes on accepte, par exemple, que les termes Aves et Mammalia définissent des classes distinctes. Conformément à l'analyse cladistique ces termes sont inexplicables car ils sont repris de ce qu'on savait déjà à propos des tetrapodes. Une cladogramme, qui exprime la continuité évolutive seulement, ne peut suggérer la séparation tranchante de quelques macrotaxons descendants (ainsi les oiseaux et mammifères vis-à-vis les reptiles). Si les cladisticiens ne sauraient-ils pas ce que les oiseaux et mammifères pourraient être et en recevant des données, ils ne pourraient pas les dépister en tant que quelque chose d'à part des tetrapodes reptiliennes mais seulement comme des reptiles avancées seulement. Autrement dit, les cladogrammes rendent l'évolution de la continuité par une permanente relation de subordination systématique des taxons descendants. La souplesse et l'élégance d'une classification basée sur les cladogrammes est due en grande mesure au fait que les utilisateurs savent d'avance quelles sortes de catégories organisatrices analysent.

3. 1. Les limites tenant de la manière d'analyse taxinomique

Il s'agit des limites de l'analyse cladistique:

- la cladogramme ne peut pas indiquer au niveau des noeuds l'espèce des ancêtres. Dans les noeuds il y a toujours des ancêtres inconnus (Fig. 3);
- la cladogramme est une ramification atemporelle qui ne peut pas être rapportée à l'axe du temps. Or, nous venons de montrer que les espèces peuvent se délimiter réellement seulement au présent de leur temps de l'évolution;
- la cladistique ne peut pas évaluer de façon systématique les formes intermédiaires parce qu'elle ne peut pas surprendre le phénomène de relativité des macrotaxons;
- la cladistique ne peut pas estimer le rang des macrotaxons descendant mais seulement la manière d'branchement de leurs lignes d'évolution;
- la cladistique ne peut pas empêcher l'abaissement des rangs des macrotaxons descendants monophylétiques (Fig. 4);
- l'analyse cladistique dépend des données préévaluées fournies par la systématique classique.

Dans de nombreux travaux de spécialités les cladogrammes sont présentées en tant que philogénies mais c'est une chose incorrecte.

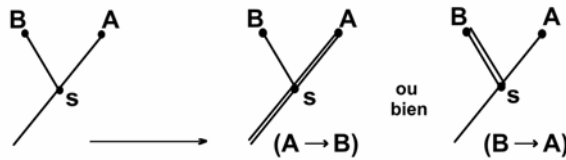


Fig. 3. La cladogramme ne peut pas indiquer au niveau des noeuds l'espèce des ancêtres. Les classifications possibles de „l'espèce inconnue s”.

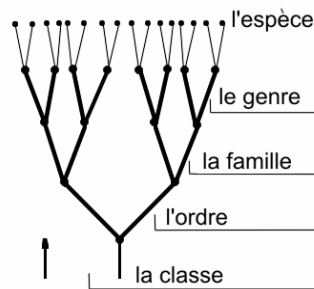


Fig. 4. La délimitation des macrotaxons en vision prospective. La cladistique exprime la continuité de l'évolution. Les taxons sont progressivement plus petits en vision prospective de la cladistique.

Conclusions

1. On constate une tendance d'exploitation abusive des résultats offerts par l'analyse cladistique par le fait qu'on élude une série des principes fondamentaux de la systématique.
2. La cladistique ne peut pas exprimer du point de vue apriorique la signification taxinomique des synapomorphies.
3. La systématique accepte les taxons paraphylétiques parce qu'elle est obligée à opérer avec des caractères absentes; c'est ainsi qu'on délimite beaucoup de protistes (thalophytes, etc.), acélomates, gymnospermes, reptiles.
4. La systématique ne peut pas être en totalité philogénétique car (i) les catégories taxinomiques sont définies d'abord comme unités organisatrices et du second abord évolutives; (ii) ce n'est pas utile d'éliminer tous les taxons paraphylétiques. Ceux-ci rendent mieux l'unité organisatrice d'un groupe originaire par rapport au groupe descendant.
5. L'analyse cladistique apporte des informations utiles et objectives pour la construction des philogénies mais pour délimiter les macrotaxons il faut respecter les règles de la systématique.

Bibliographie

1. Bănărescu, P., 1973 – *Principiile și metodele zoologiei sistematice*, Editura Academiei RSR.
2. Benton, M. J., 2000 – *Vertebrate Paleontology*, second edition, Blackwell Science, United Kingdom.
3. Cojocaru, I., 1994 - Rev. șt. "V. Adamachi", vol. II, nr. 4: 203-206, Iași.
4. Cojocaru, I., 1995 - Rev. șt. "V. Adamachi", vol. III, nr. 3-4: 97-100, Iași.
5. Lipscomb, Diana, 1998 – *Basics of cladistic analysis*, George Washington University D. C.
6. Mayr, E., 1974 – *Populations, espèces et évolution*, Hermann, Paris.