

# Problèmes de philosophie de la biologie contemporaine

## Semestre 1 : Patrons

### Dossier 2 : Homologie

#### Homologie primaire et secondaire I (cladistique)

Un énoncé d'homologie primaire est conjectural, fondé sur la ressemblance, et exprime l'attente selon laquelle il existe une correspondance de parties qui peut être détectée par l'observation de ressemblances terme à terme. Les racines de l'homologie primaire plongent profondément dans l'histoire, et retracer leur origine serait aussi difficile que de retracer les origines de la notion de ressemblance elle-même. Les moyens par lesquels émergent des conjectures d'homologie primaire ont fait l'objet de beaucoup d'attention dans la littérature précladistique sur l'homologie (par exemple Jardine 1967 et ses références), et on les désigne en général comme les « critères » de l'homologie. On a soutenu avec force qu'en morphologie, il n'existe qu'un seul critère de base de l'homologie, la correspondance topologique, dont tous les autres ne sont que des dérivés (Riedl 1975). Malgré des efforts légitimes et pénétrants, la proposition d'homologies primaires n'est jamais devenue [une procédure] suffisamment objective (cf. Jardine 1970 : 329), et l'on doit accorder à Patterson (1985 : 58) que « les hypothèses d'homologie sont des conjectures dont la source n'a que peu d'importance », et à Woodger (1937 : 137) qu'« il y a une signification primaire de l'«homologie» que nous utilisons tous de manière intuitive, et de laquelle toutes les significations plus élaborées du mot dépendent ».

Un deuxième niveau de l'homologie est le résultat d'une analyse de détection de patron [*pattern*] [...], et sa recherche consiste à tester l'attente selon laquelle l'observation d'une ressemblance terme à terme fait potentiellement partie d'une régularité détectable, pointant vers un patron général. Soit les homologies primaires s'insèrent parfaitement dans un patron général, soit elles s'en écartent à des degrés divers. Les propositions d'homologies secondaires sont donc des homologies primaires qui ont été évaluées à l'aune d'un patron général, c'est-à-dire testées par congruence [...]. Cependant, le test est partial, dans la mesure où les homologies primaires, qui tirent leur origine de sources autres que la méthode de détection de patron, sont des observations à part entière. Le fait qu'une proposition d'homologie primaire soit en désaccord avec un patron général ne l'invalide pas, mais elle l'empêche d'obtenir le statut d'homologie secondaire à son niveau de généralité propre<sup>1</sup>.

#### Homologie primaire et secondaire II (cladistique)

Une hypothèse d'homologie<sup>2</sup> est d'abord un pari : partant de structures qui se ressemblent ou qui sont connectés aux structures voisines de la même façon ([...] homologie primaire de de Pinna 1991), on fait initialement le pari qu'elles sont héritées d'un ancêtre commun. 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 qui comprend en ligne les taxons à classer et en colonne les caractères, les cases étant remplies de zéro et de un (ou autres symboles) en fonction de l'état dans lequel on trouve chaque caractère dans chaque taxon. L'exercice décisif, c'est la construction de l'arbre, c'est-à-dire, parmi l'ensemble des arbres possibles, 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 sur un tronc 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. Pris globalement, l'arbre choisi est celui qui maximise la cohérence entre ces multiples caractères. Et l'arbre le plus cohérent (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,

1. Mario G. G. de Pinna. 1991. Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm. *Cladistics* 7 : 373.

2. Pour Lecointre, les termes d'homologie et de synapomorphie sont synonymes.

on l'a perdu. Dans le premier cas, l'homologie sera confirmée et l'on parlera d'homologie secondaire (de Pinna 1991) ou d'homogénéité (Lankester 1870). Ces homologies deviendront alors des arguments en faveur de l'apparement exclusif des espèces qui les portent (ce sont les fameuses synapomorphies).

Par exemple, dans l'arbre phylogénétique le plus parcimonieux obtenu avec une collection de trente espèces de vertébrés parmi lesquels un échantillon de quatre oiseaux (canard, poulet, colibri et albatros) et de multiples caractères, le bréchet, l'un de ces caractères, est acquis une seule fois sur la branche qui réunit ces derniers : le bréchet est une structure homologue par filiation chez le canard, le poulet, le colibri et l'albatros et cette homologie (cette synapomorphie) constitue un argument en faveur de leur apparement exclusif. Dans le second cas, l'homologie sera infirmée, on parlera alors d'homoplasie (ressemblance non acquise par ascendance commune). Reprenons l'exemple précédent. La collection d'animaux comprenait également deux espèces de chauve-souris, un chat et un chien. Le même arbre le plus parcimonieux montre que la présence d'une oreille avec pavillon, de poils, de mamelles et d'une mandibule constituée d'un seul os (le dentaire) n'est acquise qu'une seule fois sur la branche qui réunit les chauves-souris avec le chat et le chien. Pour tous ces caractères, le pari d'homologie est gagné (ce sont des synapomorphies). En revanche, on constate que, dans cet arbre, le caractère « membre antérieur réalisant une aile » n'est pas acquis une seule fois, mais deux fois : une fois sur la branche menant aux quatre oiseaux, une autre fois sur la branche menant aux chauve-souris. Si l'on avait fait le pari que le caractère « membre antérieur réalisant une aile » était homologue chez les oiseaux et les chauves-souris, il se trouve à présent qu'on l'a perdu. Il en est de même pour le bec. Dans cet échantillon, il y avait également une tortue, située dans l'arbre sur une branche qui n'est pas celle des oiseaux. Le bec des tortues et le bec des oiseaux, que l'on a pu supposer initialement homologues, ne le sont finalement pas : ils ont acquis plusieurs fois indépendamment au cours de l'évolution. Insistons sur le fait que c'est la parcimonie globale ayant guidé le choix de l'arbre qui est responsable de toutes ces conclusions. C'est en confondant l'homologie comme pari et l'homologie comme résultat – et donc en occultant la dimension du pari – que Wells et Denton ont fait de l'homologie un concept d'usage circulaire. Mais dans la mesure où l'on peut perdre le pari, il n'y a pas circularité. Les concepts d'homologie primaire et secondaire de Mário de Pinna (1991) sont donc utiles en cela qu'ils réinscrivent l'homologie dans son opérationnalité en tant que concept participant à la construction d'un arbre phylogénétique<sup>3</sup>.

## L'homologie transformationnelle I (cladistique procédurale)

On appelle homologie la correspondance chez deux espèces (ou plus) d'un organe ou d'une partie d'organe, lorsque l'on peut présumer que cette correspondance provient de l'héritage d'un ancêtre commun.

L'hypothèse d'homologie s'appuie généralement sur l'étude de la position de l'organe en question par rapport aux autres organes, les données paléontologiques, et surtout embryologiques, disponibles.

L'homologie est une notion phylogénétique, mais le critère de reconnaissance de l'homologie est morphologique : les traits ancestraux sont reconstruits après analyse, et non pas donnés comme tels.

À l'origine, le critère de reconnaissance de l'homologie est topographique (Geoffroy Saint-Hilaire, Owen) : c'est l'étude de la position relative d'un organe. Ainsi, la patte du chien et l'aile de la chauve-souris diffèrent énormément dans leur forme et leur fonction, mais leurs éléments constitutifs sont les mêmes os : humérus, radius, ulna, carpiens, métacarpiens, phalanges, puisqu'ils ont les mêmes rapports entre eux et avec le reste du squelette.

L'*embryologie* montre en outre qu'ils proviennent des mêmes ébauches embryonnaires, et la *paléontologie* nous a fait connaître l'existence dès le Dévonien d'un Vertébré terrestre (*Ichthyostega*) et de Vertébrés aquatiques (*Eusthenopteron*) possédant des membres construits de la même façon.

Ces os et leur disposition chez le chien et la chauve-souris sont hérités de la forme ancestrale des Tétrapodes : ils sont donc homologues. On envisage l'homologie sous deux aspects différents : au niveau du caractère lui-même, et au niveau des stades de transformation d'un caractère.

1. Un caractère partagé par deux espèces est homologue si ce caractère existait déjà chez l'espèce ancestrale commune de ces deux espèces. Ainsi l'humérus du chien et de la chauve-souris, hérité de l'espèce ancestrale des Tétrapodes, est considéré comme homologue.
2. Deux caractères sont homologues s'ils représentent des stades différents d'une même série de transformation. On utilise pour de telles séries le terme de *morphocline*, proposé par Maslin en 1952<sup>4</sup>

3. Guillaume Lecointre. 2009. Filiation. In : *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*. T. Heams, Ph. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (éd.). Paris : Syllepse, p. 186-187.

4. T. Paul Maslin. 1952. Morphological Criteria of Phyletic Relationships. *Systematic Zoology* 1(2) : 49-70.



souvent perçue comme relativement simple (Owen, 1849 : 71 ; Patterson, 1988a : 605). T. H. Huxley, rendant compte des contributions scientifiques d'Owen, commente l'illustration de Belon :

Le vieux naturaliste français Belon, qui devait être un sacré artiste, et a illustré son ouvrage *L'Histoire de la nature des oyseaux* avec de nombreux « portraits naïfs », est à l'origine de cette manière d'envisager l'anatomie [la manière artistique, Huxley, 1894 : 287]. Le squelette d'un oiseau est placé à côté de celui d'un homme, et le lecteur est invité à en tirer la conclusion évidente de leur « unité d'organisation ». Un enfant verrait le crâne « répondre » au crâne, la colonne vertébrale à la colonne vertébrale, les côtes aux côtes, le sternum au sternum, les ailes aux bras, et les pattes aux jambes, dans les deux [illustrations] (Huxley, 1894 : 287-288).

Près de cent ans plus tard, Patterson écrit :

Quand un enfant apprend à reconnaître des oiseaux, les critères qu'il utilise sont, fondamentalement, les mêmes que ceux des scientifiques : les plumes, le bec, les ailes, et ainsi de suite, sont « les mêmes » chez le moineau et le cygne, alors que les ailes du scarabée ou le bec de la tortue ne font pas de ces créatures des oiseaux – l'identité [*sameness*] est différente ou non essentielle (Patterson, 1987 : 235).

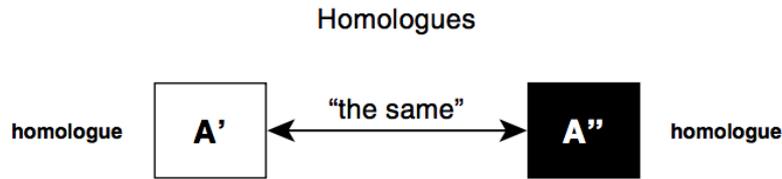
Pour Huxley et Patterson, à environ cent ans de distance, reconnaître l'homologie est un jeu d'enfant. Si la tâche était si simple, alors l'entreprise de la systématique aurait dû être couronnée de succès il y a des années, reléguant de fait la morphologie au statut d'« entreprise poussiéreuse ». Il semble que cela ne soit pas le cas (Rieppel et Kearney, 2001, 2002). On pourrait se demander ce qui a conduit Belon – si tant est qu'il y ait quoi que ce soit – à établir ses comparaisons.

Cela [le diagramme de Belon] était un accomplissement remarquable à l'époque, et l'on doit se demander si cela était entièrement intuitif, ou si des présupposés sous-jacents ou des critères opérationnels guidèrent la comparaison des différents types d'organisation (Rieppel, 1988 : 35 [...]).

Owen suggérait que les homologues étaient « déterminés par la position relative et la connexion des parties » (Owen, 1847 : 174 [...]), reformulant ainsi les « principe de connexion » et « principe de composition » de Geoffroy Saint-Hilaire. La discussion complète la plus récente des critères utilisés pour reconnaître des homologues figure dans l'ouvrage de Remane, *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik* (1952 [...]). Les critères de Remane ont été largement discutés, de nombreux points de vue [...]. Selon Simpson, par exemple, Remane publia un « livre d'une valeur exceptionnelle sur la taxinomie en général » (Simpson, 1961 : 93), et Riedl nota qu'en ce qui concerne l'homologie « l'essentiel fut dit par Goethe, parmi les anciens morphologistes, et par Remane, parmi les modernes » (Riedl, 1978 : 23). Bizarrement, cette « contribution absolument décisive (Remane, 1952) ne fut cependant jamais traduite. La faute sans doute à la défiance des habitants des “pays modernes” pour la “vieille morphologie” » (Riedl, 1983 : 211). Quoi qu'il en soit, le livre de Remane n'est toujours pas traduit. Pour certains, en revanche, Remane, comme Owen, se contenta de « réitérer les principe de connexion et principe de composition de Geoffroy Saint-Hilaire » (Brower, 2000a : 14). Remane fit plus que cela.

Remane proposa trois critères principaux (*Hauptkriterien* ; Remane, 1952 : 63) et trois critères auxiliaires (*Hilfskriterien* ; Remane, 1952 : 64) ; seul l'un des critères principaux peut être compris comme une reformulation des principe de connexion et principe de composition de Geoffroy Saint-Hilaire (les critères auxiliaires sont discutés plus bas). Beaucoup ont suggéré que les critères principaux sont l'équivalent du test de ressemblance de Patterson (1982), qui « ne met pas à l'épreuve l'hypothèse [d'homologie] mais la valide comme digne d'être mise à l'épreuve, ou évalue sa consistance interne » (Patterson, 1982 : 38 [...]). Patterson nota que « la correspondance topographique et les transformation ontogénétiques sont les critères usuels, et [que] les correspondances qui résistent à la mise à l'épreuve méritent le même nom » (Patterson, 1988a : 605). Cette affirmation semble s'appliquer à la reconnaissance des homologues, les homonymes (les rectangles noir et blanc de la figure 9.6).

On a aussi considéré le test de ressemblance comme l'équivalent de l'homologie transformationnelle selon Patterson (Donoghue, 1992 : 173 [...]). Selon Patterson, l'homologie transformationnelle se préoccupe du changement, généralement (mais [non] nécessairement) interprété comme la transformation littérale, matérielle d'un homologue en un autre, représentant un processus effectif plutôt qu'hypothétique ou imaginaire (la ligne qui connecte les rectangles noir et blanc de la figure 9.6). Si l'homologie est comprise dans ce contexte, alors sa découverte combine, dans un premier temps, l'établissement des homologues



**FIGURE 9.6** Diagrammatic representation of Wagner's views of Owen's homology (after Wagner 1994; 277, Figure 1, upper diagram; also Staton, 2000:Figure 1). The line joining the two homologues follows Wagner. (From Wagner, G.P., in *Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology*, Hall, B.K., Ed., Academic Press, San Diego, 1994, p. 277, Figure 1, upper diagram.)

et, dans un deuxième temps, l'établissement de leur connexion. Expliquer la ligne qui les connecte requiert l'identification du ou des processus qui cause le changement (la transformation) d'un homologue en un autre [...]. Les critères principaux peuvent sembler insuffisant, en ce qu'ils établissent seulement la ressemblance des parties, d'où l'inclusion, par Patterson, des transformations ontogénétiques (voir plus bas). Certains ont appelé « phylogénie du caractère » l'établissement de la connexion entre les homologues (« la notion de phylogénie du caractère est donc celle d'une transformation » [Patterson, 1983 : 21]); elle implique traditionnellement des preuves auxiliaires, généralement tirées de l'ontogénie (Holland, chapitre 11 de ce volume), de la paléontologie (Forey, chapitre 7 de ce volume) ou de la biogéographie (Humphries, chapitre 10 de ce volume). On a vivement critiqué l'utilisation de la paléontologie et de la biogéographie comme preuves pour la phylogénie des caractères; elle n'est plus guère pratiquée (Nelson, chapitre 6 de ce volume; Humphries, chapitre 10 de ce volume). Aujourd'hui, beaucoup considèrent la phylogénie des caractères comme dénuée de pertinence (mais voir Wägele, chapitre 5 de ce volume), dans la mesure où elle est remplacée par divers algorithmes informatiques, conçus pour trier les homologues selon des séquences appropriées. L'homologie transformationnelle n'est donc qu'une série d'homologues qui requièrent qu'on les organise selon la séquence correcte, ou du moins la plus appropriée, grâce à une approche analytique (une méthode); dans les faits, la taxinomie numérique est devenue la nouvelle paléontologie (Nelson, chapitre 6 de ce volume).

Les trois critères auxiliaires de Remane (voir plus haut) se préoccupent de la « coïncidence des caractères » (Wagner, 1986 : 152), considérée comme liée au, si ce n'est synonyme du, test de congruence de Patterson (Patterson, 1982 [...]), et souvent associée à la découverte de l'homologie taxique (Donoghue, 1992 [...]). Ce point de vue présuppose que l'homologie taxique soit découverte à partir de données organisées préalablement à l'analyse<sup>5</sup>.

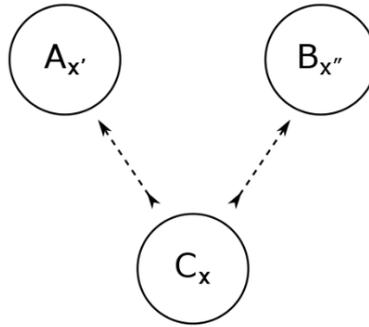
## L'homologie taxique (cladistique structurale)

Examinons maintenant la deuxième critique de Patterson, qui est plus radicale : la notion d'ascendance commune n'est pas suffisante pour la systématique non seulement parce qu'elle ne permet pas de distinguer entre groupes mono-, para- et polyphylétiques, mais aussi – et surtout – parce qu'elle ne permet pas de distinguer de groupes *du tout*, qu'elle n'implique aucune *hiérarchie de groupes*. Pour le comprendre, prenons un exemple. Soient un trait  $x'$  chez un organisme appartenant à un taxon A, et un trait  $x''$  chez un organisme appartenant à un taxon B. Dans la conception transformationnelle de l'homologie, le fait que  $x'$  et  $x''$  soient homologues est l'indice qu'il existe un taxon ancestral C manifestant un trait  $x$  duquel  $x'$  et  $x''$  sont des transformations (fig. 5). On peut illustrer cette conception avec un exemple simple. Soit A le taxon des lamproies, et B celui des orang-outans;  $x'$  désigne la colonne vertébrale des premiers et  $x''$  celle des seconds. Dans la conception transformationnelle de l'homologie, le fait que la colonne vertébrale des lamproies et celle des orang-outans soient homologues est l'indice qu'il existe un taxon ancestral possédant une colonne vertébrale primitive dont la colonne vertébrale des lamproies et celle des orang-outans sont des transformations; en l'occurrence, des recherches récentes identifient cet ancêtre (l'ancêtre de tous les vertébrés) comme étant *Pikaia gracilens*, un organisme fossile ayant l'aspect d'une petite anguille (Morris et Caron, 2012).

[...]

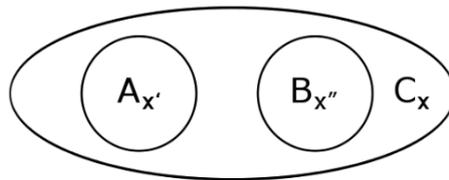
Opposons à cette conception transformationnelle la conception taxique. Soient, à nouveau, un trait  $x'$  chez un organisme appartenant à un taxon A, et un trait  $x''$  chez un organisme appartenant à un

5. David M. Williams. 2004. Homologues and Homology, Phenetics and Cladistics : 150 Years of Progress. In : *Milestones in Systematics*. D. M. Williams et P. L. Forey (éd.). Boca Raton, FL : CRC Press, p. 202-204.



**Figure 5.** La conception transformationnelle de l'homologie. La présence des traits homologiques  $x'$  et  $x''$  chez les taxons A et B est l'indice qu'il existe un taxon ancestral C manifestant un trait  $x$  duquel  $x'$  et  $x''$  sont des transformations.

taxon B. Dans la conception taxique de l'homologie, le fait que  $x'$  et  $x''$  soient homologues (et plus précisément synapomorphiques) est l'indice qu'il existe un groupe C, plus inclusif, caractérisé par la synapomorphie  $x$ . [...] Cette fois,  $x$  ne désigne pas tant un trait ancestral dont  $x'$  et  $x''$  seraient les modifications, que l'homologie de  $x'$  et  $x''$ , c'est-à-dire ce qu'elles ont d'identique ou, en termes évolutifs, ce qui est resté identique chez elles au travers des modifications qu'elles ont subies (fig. 6). Reprenons notre exemple. Dans la conception taxique de l'homologie, le fait que la colonne vertébrale des lamproies et celle des orang-outans soient homologues (et plus précisément synapomorphiques) est l'indice qu'il existe un taxon plus inclusif caractérisé par la synapomorphie « colonne vertébrale » ; en l'occurrence, le taxon des vertébrés. La conception taxique de l'homologie n'implique donc rien concernant l'ancêtre des lamproies et des orang-outans, si ce n'est qu'il possédait une colonne vertébrale ; en revanche, l'identification du caractère synapomorphique du trait « colonne vertébrale » chez ces deux taxons implique *nécessairement* et *directement* leur inclusion dans un taxon plus inclusif caractérisé par la synapomorphie « colonne vertébrale ».



**Figure 6.** La conception taxique de l'homologie. La présence des traits homologues (et plus précisément synapomorphiques)  $x'$  et  $x''$  chez les taxons A et B est l'indice qu'il existe un groupe C, plus inclusif, caractérisé par la synapomorphie  $x$ .

Patterson illustre sa pensée avec un exemple concret :

Bjerring (1967) soutient que le cartilage hypophysaire des chondrichthyens, des actinoptérygiens et des oiseaux est homologue avec le muscle sous-céphalique que l'on trouve chez les coelacanthés et que l'on infère chez les rhipidistiens. On peut interpréter cette homologie de deux manières. En termes taxiques, le cartilage hypophysaire définit un groupe A (chondrichthyens, actinoptérygiens, oiseaux), le muscle sous-céphalique un groupe B (coelacanthés, rhipidistiens), et l'homologie des deux structures définit un troisième groupe C, plus inclusif (gnathostomes). [...] Ce n'est pourtant pas là la teneur de la démonstration de Bjerring. Ce dernier adopte au contraire une approche transformationnelle, et cherche les homologies générales du cartilage hypophysaire et du muscle sous-céphalique dans un archétype (Patterson,

C'est au regard de l'opposition entre ces deux conceptions que l'on comprend pourquoi Patterson estime que la conception transformationnelle n'implique aucun regroupement ni aucune hiérarchie de groupes. Dans la conception taxique, l'identification d'une homologie (d'une synapomorphie) implique *nécessairement et directement* (elle *implique* donc au sens fort du terme) la formation d'un groupe et son inscription dans une hiérarchie : les taxons qui partagent cette apomorphie sont immédiatement rassemblés dans un groupe plus inclusif. Dans notre exemple : les groupes A et B sont immédiatement considérés comme *inclus dans* un groupe C ; les taxons des lamproies et des orang-outans comme *inclus dans* le taxon des vertébrés.

Par opposition, la conception transformationnelle « n'implique pas forcément de regroupement » (Patterson, 1982 : 34) ; autrement dit, elle n'est pas nécessairement et directement taxique : ce qui intéresse les partisans de l'approche transformationnelle, c'est de reconstituer des lignées de transformations, non de former des groupes. La comparaison des groupes A et B en raison de la ou des homologies qu'ils partagent n'implique pas forcément leur rassemblement dans un groupe plus inclusif ; elle est en revanche l'occasion de la formulation d'une hypothèse concernant leur ancêtre (C) et l'état initial, tel qu'il est présent chez C, de l'homologie partagée (x) ; elle est l'occasion de la recherche de *Pikaia gracilens* comme ancêtre commun des lamproies et des orang-outans.

Certes, il est toujours possible de décider de regrouper A, B et C (en tant qu'ancêtre) dans un même groupe, D, et de créer ainsi un semblant de hiérarchie. Mais ce regroupement n'est ni nécessaire, ni direct : A et B sont considérés comme *descendants de* C, et il faut faire un pas de plus pour décider du re-groupement de ces trois taxons au sein d'un taxon plus inclusif. (Ce pas implique la décision de former une hiérarchie de groupes, la définition de ce qu'est un groupe naturel, le choix de regrouper l'ancêtre avec tout ou partie de ses descendants, etc.)

On perçoit ainsi la différence entre C comme ancêtre ou archétype, et C comme groupe monophylétique. L'ancêtre cherché par Bjerring est ainsi un taxon ancestral de nature archétypique, représenté par un « proto-gnathostome » idéal ; les gnathostomes tels que conçus par Patterson forment un groupe monophylétique « au présent », dont les membres peuvent être actuels ou éteints, à partir du moment où ils possèdent les synapomorphies qui le caractérisent.

Reste à s'interroger sur les *raisons* pour lesquelles la conception transformationnelle de l'homologie se heurte à ces deux difficultés. Pour Patterson, la raison principale en est que les systématistes évolutionnistes et les cladistes procéduraux ne se sont pas assez préoccupés... de systématique ! En liant le concept d'homologie à celui d'ascendance commune, ces derniers n'ont en effet d'autre choix que de considérer l'homologie de type vertical comme première d'un point de vue tant logique qu'ontologique, et de reléguer au second plan l'homologie de type horizontal. Ils se heurtent alors aux deux difficultés que l'on vient de discuter, qui montrent que la conception verticale de l'homologie ne peut pas être la conception prédominante de l'homologie en systématique.

Plutôt que de résoudre ces difficultés dans le cadre théorique imposé par les tenants de la conception transformationnelle de l'homologie, Patterson propose donc, avec la conception taxique de l'homologie, un véritable renversement de perspective. Premièrement, la conception horizontale de l'homologie est remise au premier plan, en particulier sous sa forme synapomorphique : si l'homologie a un sens, ce n'est qu'en tant qu'elle est synapomorphique. Les termes et concepts d'homologie et de synapomorphie sont ainsi identifiés, et la proposition d'Eldredge et de Cracraft selon laquelle les simplésiomorphies seraient elles aussi, en tant que synapomorphies potentielles, des homologies, est exclue : s'il est vrai que les simplésiomorphies peuvent devenir des synapomorphies à un niveau de généralité plus élevé, cela ne change rien au fait qu'au niveau où elles sont considérées, elles sont inutiles à la systématique – elles ne sont pas taxiques, en ce qu'elles n'impliquent aucun regroupement.

Deuxièmement, l'ensemble des liens logiques entre les notions d'ascendance commune, de monophylie et d'homologie sont reconsidérés : il faut, écrit Patterson, « [définir] la monophylie en termes d'ascendance commune, et l'homologie en termes de monophylie : les traits homologues sont ceux qui caractérisent les groupes monophylétiques » (Patterson, 1982 : 28) ; corrélativement, soit « les groupes paraphylétiques ne sont pas caractérisés par des homologies » (puisqu'ils sont caractérisés par des simplésiomorphies), soit « les caractères primitifs partagés ne sont pas homologues » (Patterson, 1982 : 28) (car ce sont des simplésiomorphies, et non des synapomorphies). Pour éviter les difficultés auxquelles se heurte la conception transformationnelle de l'homologie, le lien entre homologie et ascendance commune ne peut être qu'indirect. Certes, l'homologie a à voir avec la notion d'ascendance commune, mais c'est uniquement *en tant qu'elle* est l'indice de la monophylie d'un groupe Patterson ne quitte pas lui-même le cadre

théorique évolutionniste – chez lui, la monophylie, par exemple, reste comprise en termes d’ascendance commune – ; mais il laisse la voie clairement ouverte à une interprétation non évolutionniste de tous les concepts que nous venons d’énumérer<sup>6</sup>.

## Homologie et orthologie : l’homologie en biologie moléculaire

L’un des points les plus controversés aujourd’hui est de savoir si le concept d’homologie (à son niveau de synapomorphie puisque c’est à ce niveau qu’elle permet la construction phylogénétique) né de l’anatomie comparée s’applique aux molécules. Si l’on compare les séquences étudiées chez diverses espèces, se pose immédiatement la question suivante : ces séquences sont-elles homologues ? Autrement dit, la comparaison nous apporte-t-elle un quelconque savoir ? Colin Patterson a considérablement clarifié la question dans deux articles remarquables. Les commentaires qui suivent s’inspirent très précisément de son analyse. Il a déjà été question des tests de l’homologie aux chapitres 3 et 6. Ils sont au nombre de trois : tests de ressemblance, de coexistence (*conjunction* en anglais) et de congruence. Le seul qui n’ait pas été commenté jusqu’à présent est celui de la coexistence, point important du point de vue de son application en biologie moléculaire. Ce test permet de distinguer l’homologie au sens strict (généalogique) de ce qu’on appelle homologie sérielle : deux caractères généalogiquement homologues ne peuvent coexister dans un même organisme. L’exemple plaisant donné par C. Patterson est celui des anges : la théorie selon laquelle le bras humain et l’aile des oiseaux sont homologues, généalogiquement parlant, sera réfutée lorsqu’on découvrira des anges munis à la fois de bras humains et d’ailes d’oiseaux.

En 1970, le biochimiste américain Walter Fitch, l’un des bâtisseurs d’arbres moléculaires, appelait « orthologie » et « paralogie » les deux types d’homologie moléculaire. Le concept d’orthologie est synonyme d’homologie *sensu stricto* (homologie généalogique) : deux gènes orthologues découverts chez diverses espèces sont dus à l’ancêtre commun des espèces en question. Le concept de paralogie renvoie à l’homologie sérielle : deux gènes paralogiques découverts chez une même espèce, dans un même organisme, sont dus à l’ascendance commune des gènes eux-mêmes. La duplication des gènes au cours de l’histoire [...] explique la paralogie. Les gènes codant pour les différentes globines sont paralogiques. Il est aussi facile de distinguer gènes orthologue et paralogique que de distinguer homologie vraie et homologie sérielle : les gènes paralogiques sont associés chez le même organisme, comme sont associés l’humérus et le fémur chez un tétrapode.

L’identification de l’homologie en biologie moléculaire présente néanmoins d’autres difficultés que celles rencontrées en morphologie. Il existe d’autres phénomènes qui compliquent l’identification des gènes orthologues comme le transfert horizontal de gènes étrangers dans la séquence. Ce transfert joue un rôle dans la symbiose et l’endoparasitisme chez les procaryotes mais aussi dans le cas de l’ADN mitochondrial.

En règle générale, l’alignement des séquences de l’ADN se fait en les superposant de telle façon que le nombre de bases identiques dans les mêmes sites est optimisé. De façon pragmatique on admet que deux séquences sont homologues si l’on peut les aligner de telle façon que la conformité des bases est significativement meilleure (selon des critères statistiques) que celle réalisée à partir de superpositions faites au hasard. Une fois l’hypothèse d’alignement posée, on estime la similitude en termes phylogénétiques à partir de la théorie de l’évolution conçue comme la descendance avec modification : la substitution d’une base à une autre est ici l’événement évolutif comparable à la transformation morphologique d’un caractère en un autre. L’observation chez différentes espèces d’une même base dans un site donné est *a priori* tenue pour due à la descendance (principe de parcimonie). Abstraction faite des complications particulières (transferts horizontaux cités plus haut), nous faisons face en biologie moléculaire à deux types de similitude : la similitude due à une parenté (orthologie) et la similitude due au hasard (non-orthologie). Or les substitutions comptabilisées pour différentes séquences d’ADN ne portent que sur quatre bases. On imagine aisément que l’accumulation des mêmes substitutions au fil du temps puisse brouiller totalement le point de départ (homoplasie avec mutations réverses notamment).

Si le phénomène de convergence est conçu comme le « même » organe apparu indépendamment dans deux lignées, ou plus, en raison d’une même adaptation à une fonction particulière, alors la similitude moléculaire due au hasard n’est pas tout à fait l’équivalent de la convergence des caractères morphologiques. De nombreux biochimistes dont Ch. Sibley, J. E. Ahlquist, M. Goodman, C. Woese, estiment que la convergence, ainsi définie, est impossible au niveau de l’ADN. D’autres l’admettent, tel W. Fitch, à partir des nucléotides de lignées d’*Escherichia coli*. Les exemples portant sur les protéines sont moins rares. On

---

6. Sophie Pécaud. 2013. *Systématique phylogénétique et biologie évolutive*. Thèse de doctorat de philosophie, université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, p. 164-169.

a ainsi récemment décelé une convergence (affectant cinq sites sur trente) entre un ruminant (la vache, *Bos taurus*) et un singe (l'entelle, *Presbytis entellus*) dans le cas de la structure du lysozyme c nécessaire à la digestion bactérienne de la cellulose. Cette convergence a pour résultat de montrer une étroite parenté entre la vache et le singe plutôt qu'entre le singe et les autres primates. Il reste que, dans l'état actuel des connaissances, il semble bien que la convergence soit au sens strict soit rare au niveau moléculaire. En revanche le phénomène de non-orthologie dû au hasard est fréquent. La séquence de l'ADN est comme un texte dont on identifie les fautes de frappe dues aux différentes transcriptions, mais un texte qui ne serait écrit qu'avec quatre lettres. Cette économie de moyens amplifie en conséquence la quantité d'erreurs potentielles affectant l'interprétation généalogique des substitutions.

On le voit, pas plus que la morphologie, les molécules n'échappent à la difficulté que pose la notion d'homologie. Elles y échappent d'autant moins que leur structure stéréotypée n'offre guère d'échappatoire au traitement statistique. Rien ne ressemble plus à une guanine (G) qu'une autre guanine (G) ; ici le retour au caractère (le test de ressemblance) est sans objet : la faiblesse de l'information morphologique, en tant qu'observation objective, est en effet compensée par le possible retour à la matrice de caractères. Pas de retour comparable en biologie moléculaire. En revanche, le teste le plus sévère de l'homologie, la congruence, est ici opérant. De ce point de vue, morphologie et molécules se rejoignent parfaitement. En outre, l'« économie » de l'information moléculaire offre une contrepartie appréciable : la quantification est plus aisée. Cette quantification, alliée à l'usage de gros ordinateurs, n'a pas été le moindre atout dans le succès au cours des années soixante des constructions phylogénétiques moléculaires. Mais cette quantification, même si elle représente quelques tours de force du point de vue du traitement mathématique, nous ramène au vieux dilemme : quelle est la nature de ce qui est quantifié ? S'agit-il de la « somme des modifications », la similitude globale ; ou bien s'agit-il des similitudes spéciales, liées aux « points de branchements des lignes de descendance », autrement dit les synapormorphies du système phylogénétique<sup>7</sup> ?

---

7. Pascal Tassy. 1991. *L'arbre à remonter le temps. Les rencontres de la systématique et de l'évolution*. Paris : Christian Bourgois, p. 259-263.