

Méthode de Parcimonie

Parcimonie

Pour les systématiciens évolutionnistes, la similitude globale ne peut fournir la base de la reconstruction phylogénétique en raison des homoplasies qu'elles englobent et qui ne sont que des coïncidences et non le fruit d'une évolution commune (Simpson 1961, Mayr 1969). Pour eux, seules les homologies permettent la construction phylogénétique.

Pour les cladistes (Hennig 1950 qui en a posé les bases, puis Eldredge et Cracraft 1980, Wiley 1981 ; Nelson et Platnick 1981 ; Schoch 1986 ; Matile et al 1987 ; d'Udekem-Gevers 1990), le concept d'homologie lui-même doit être clarifié en distinguant les caractères dans un état ancestral (plésiomorphes) de ceux qui sont dans un état dérivé (apomorphes) et sont les seuls à refléter une origine commune.

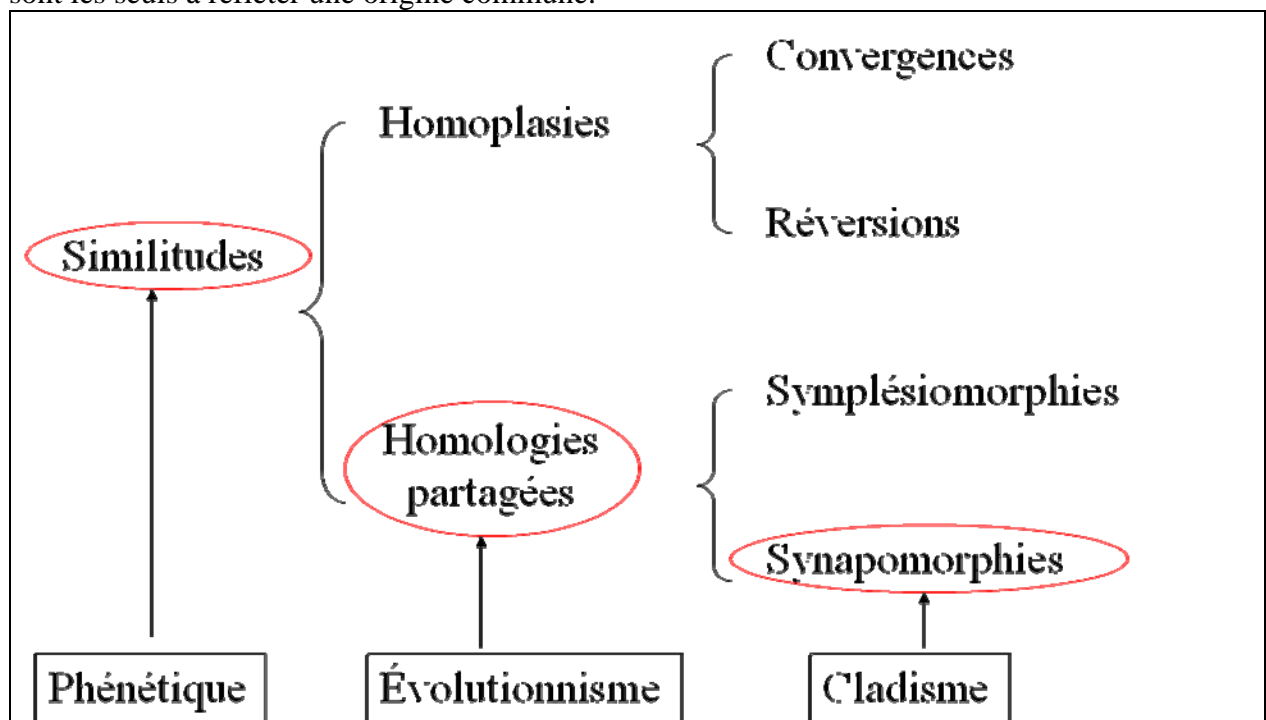


Figure III-a 1. Phénétique, évolutionnisme et cladisme.

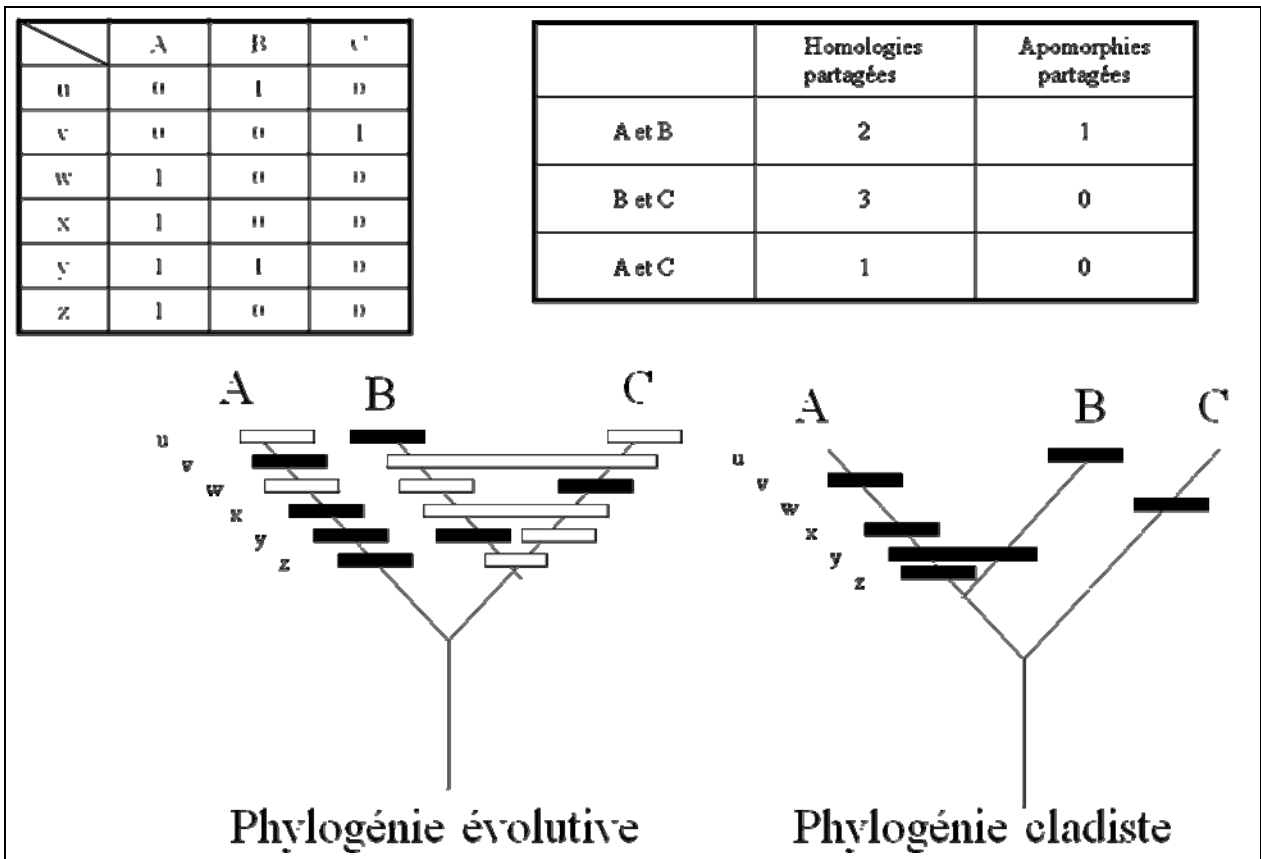


Figure III- 1. Utilisation des changement d'état des caractères selon deux écoles.

Principe de parcimonie

On construit les arbres vraisemblables et on choisit celui qui a la longueur minimale

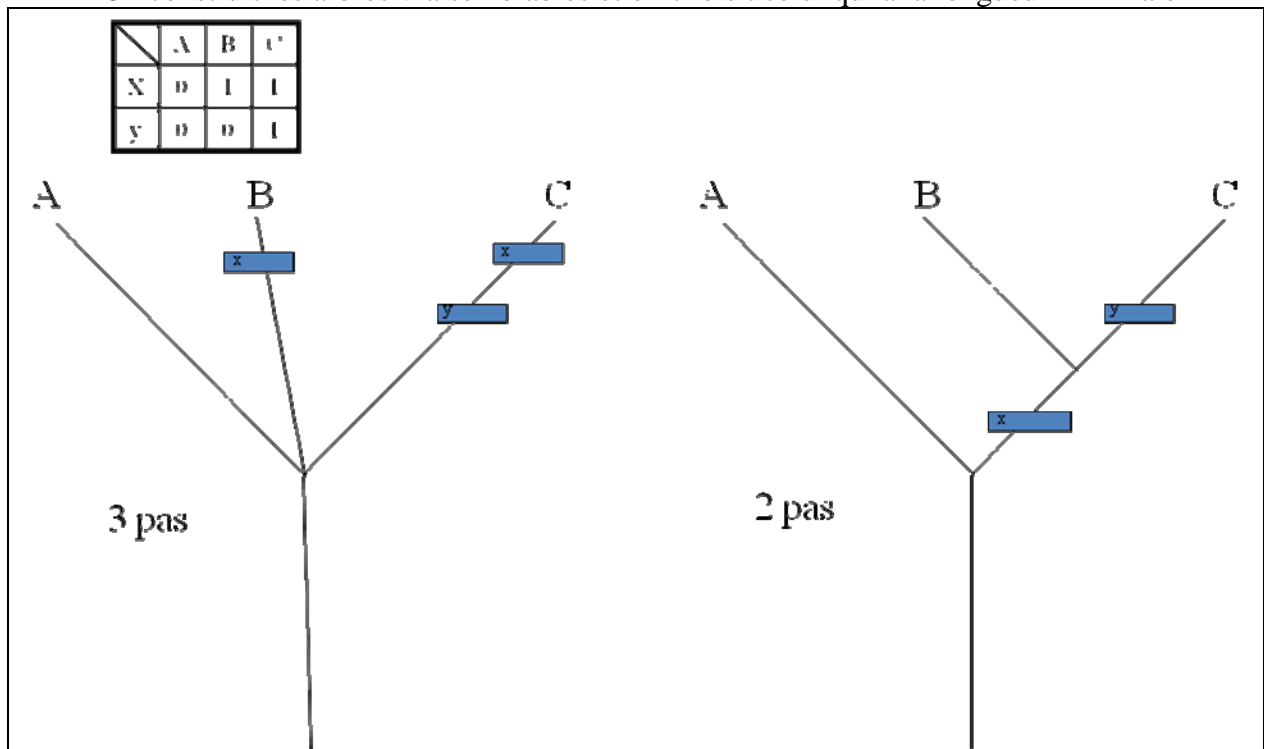


Figure III-a 2. Le principe de parcimonie fera préférer l'arbre de 2 pas.

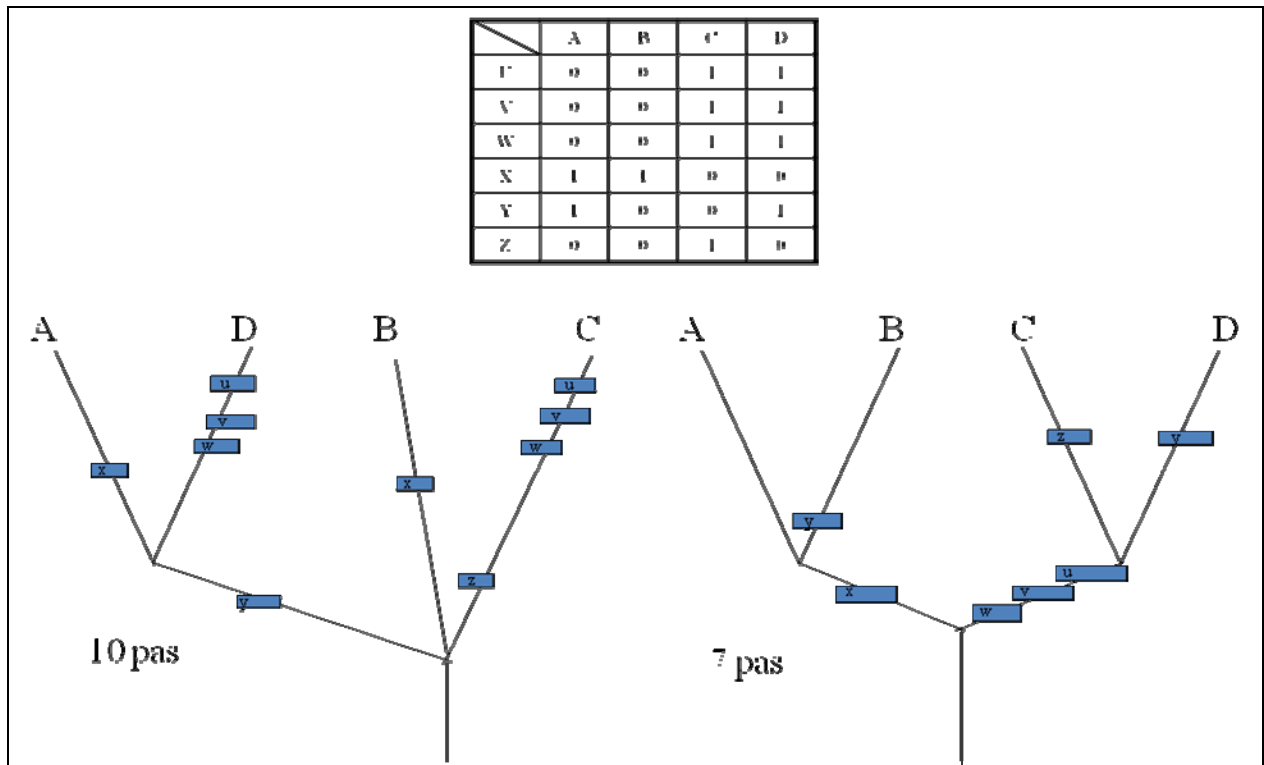


Figure III-a 3. Dans le premier cas, en vertu du principe de parcimonie l'arbre choisi sera celui de 2 pas et dans le second, celui de 7 pas.

Orientation

Ontogénie

Comment définir les caractères plésiomorphes et apomorphes. Lorsqu'il s'agit de caractères morphologiques, on a des critères ontogéniques : dans la suite du développement ce qui apparaît en premier est plus primitif que ce qui apparaît ensuite.

Chez la limande et la sardine la position des yeux diffère : de part et d'autre de la tête ou du même côté. Si l'on observe le développement embryonnaire on voit chez la limande les yeux d'abord de part et d'autre de la tête puis, au cours du développement l'un passe de l'autre côté. L'état yeux du même côté de la tête est donc un caractère dérivé ou apomorphe.

Il existe des exceptions dont le classique axolotl qui bien que présentant un caractère plésiomorphe (branchies à l'état adulte, phénomène de néoténie) est cependant un proche parent des salamandres terrestres et non un de leurs ancêtres (une analyse de 41 caractères permet d'établir une phylogénie non ambiguë).

Paléontologie

Si dans un groupe monophylétique, l'état d'un caractère est présent chez les fossiles anciens et l'autre état chez des fossiles plus récents, le premier est l'état plésiomorphe et le second, l'état apomorphe. Il faut cependant que les parentés entre fossiles ne soient pas trop lointaines. Tout le problème réside dans la détermination de l'étroitesse des liens.

Sans discernement et en appliquant ce principe on peut dire que les blattes qui infestent les sous-sols des grandes villes sont plus évoluées que les mammoths qui vivaient il y a 15 000 ans (1981, Nelson et Platnick). Et pourtant... ces deux espèces sont bien monophylétiques appartenant toutes deux aux métazoaires.

Ceci montre bien que ce caractère extrinsèque aux organismes ne peut s'appliquer indépendamment d'un critère principal intrinsèque

Chorologie (distribution géographique)

On admet que lorsqu'une espèce A se divise en deux espèces B et C, l'état transformé (apomorphe) apparaît chez l'espèce la plus éloignée géographiquement de l'espèce initiale. Ici encore il s'agit d'un critère secondaire qui doit être accompagné d'un critère principal.

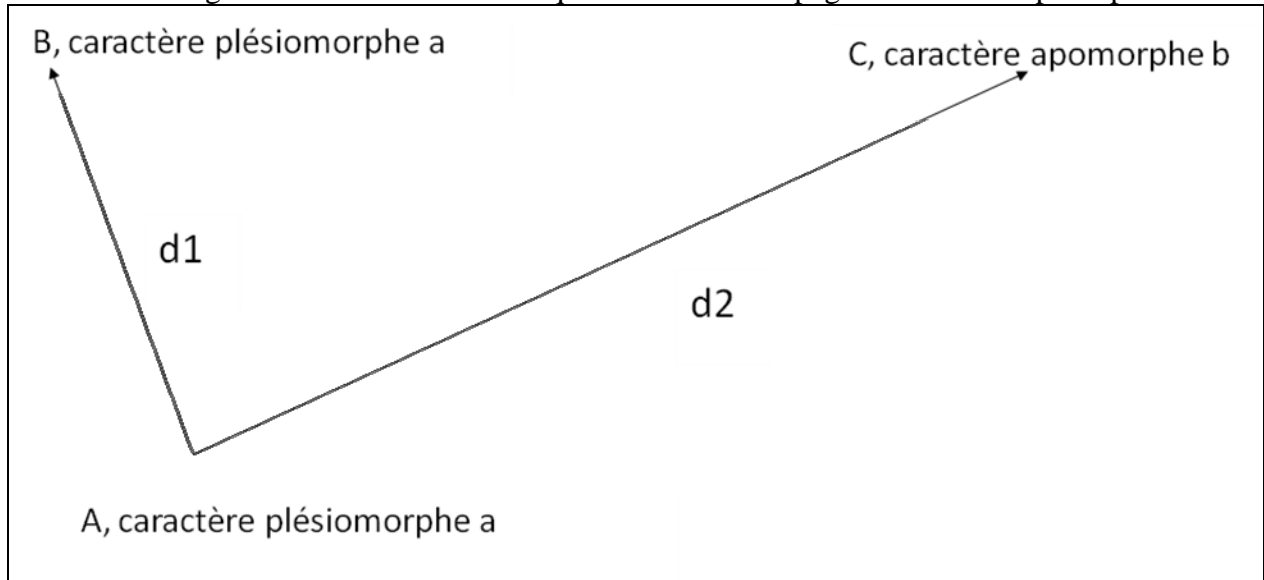


Figure III-a 4. Le principe de chorologie détermine l'espèce C comme dérivée de l'espèce A.

Extra-groupe

Si un caractère observé dans le groupe étudié est également présent à l'extérieur de ce groupe, il est plésiomorphe pour le groupe étudié, s'il n'est présent qu'à l'intérieur du groupe, il est apomorphe. Cette définition permet d'étudier le degré d'universalité de l'état du caractère. Cette comparaison ne doit pas se réduire au seul groupe frère du groupe étudié.

Combien faut-il prendre d'extra groupes ?

Avec un seul extra groupe : un caractère dérivé spécifique à l'extra groupe risque d'être confondu avec un caractère plésiomorphe.

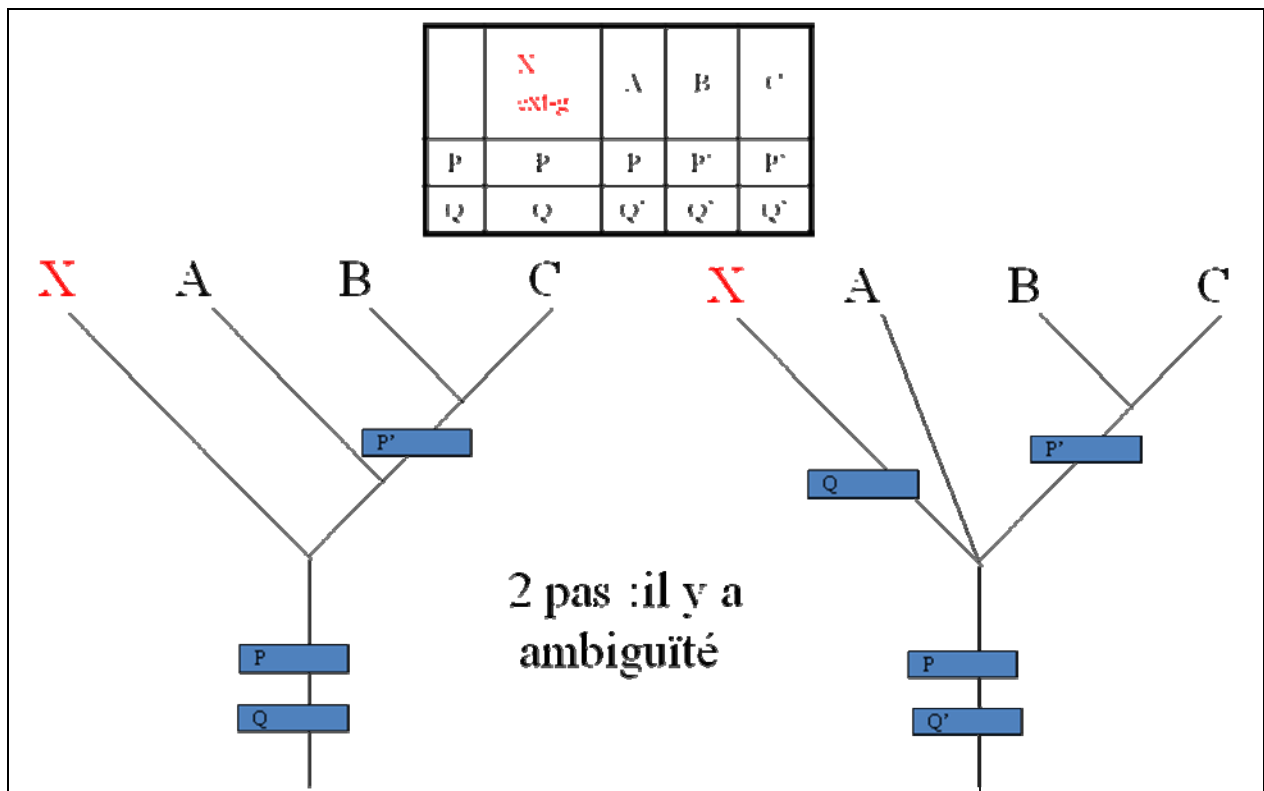


Figure III-a 5. Un seul extra groupe ne suffit pas toujours à lever les ambiguïtés.

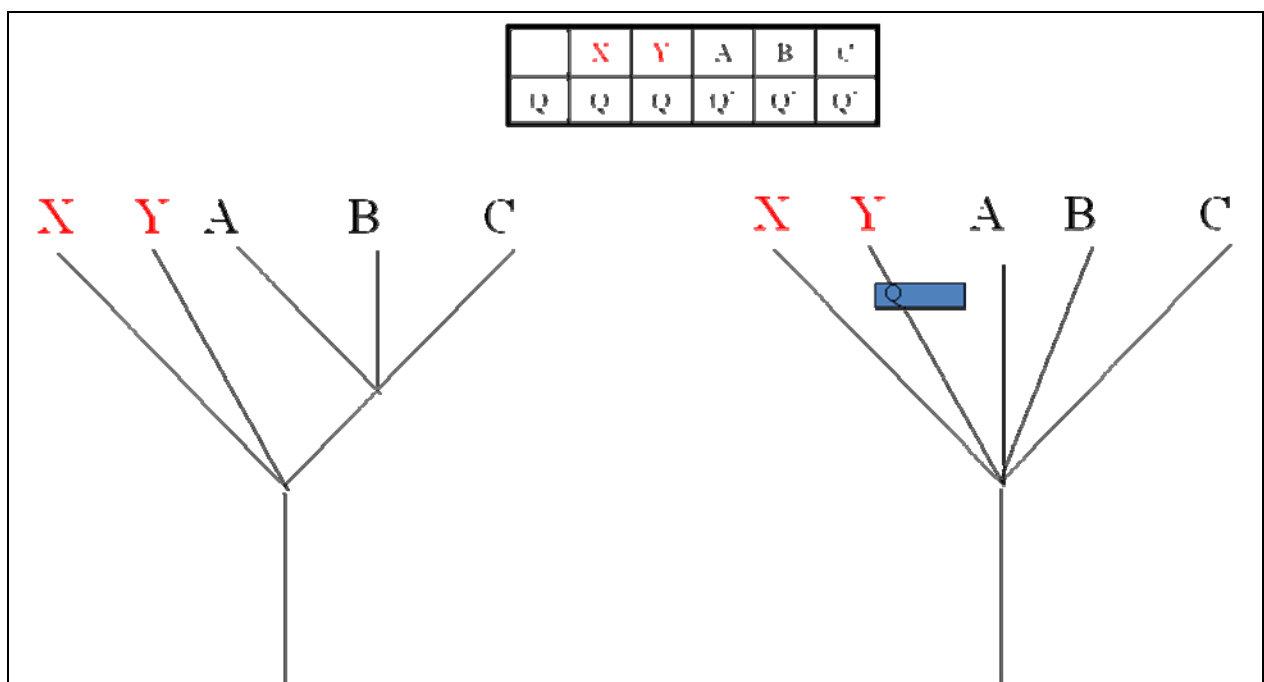


Figure III-a 6. Avec deux extra groupes l'ambiguïté sur le caractère Q est levée.

Avec les caractères moléculaires seul le critère extra groupe est utilisable. Deux extra groupes non monophylétiques permettent de contourner le problème (parfois plusieurs extra groupes si parmi les deux un a une forme plésiomorphe et l'autre apomorphe :T3 et T4).

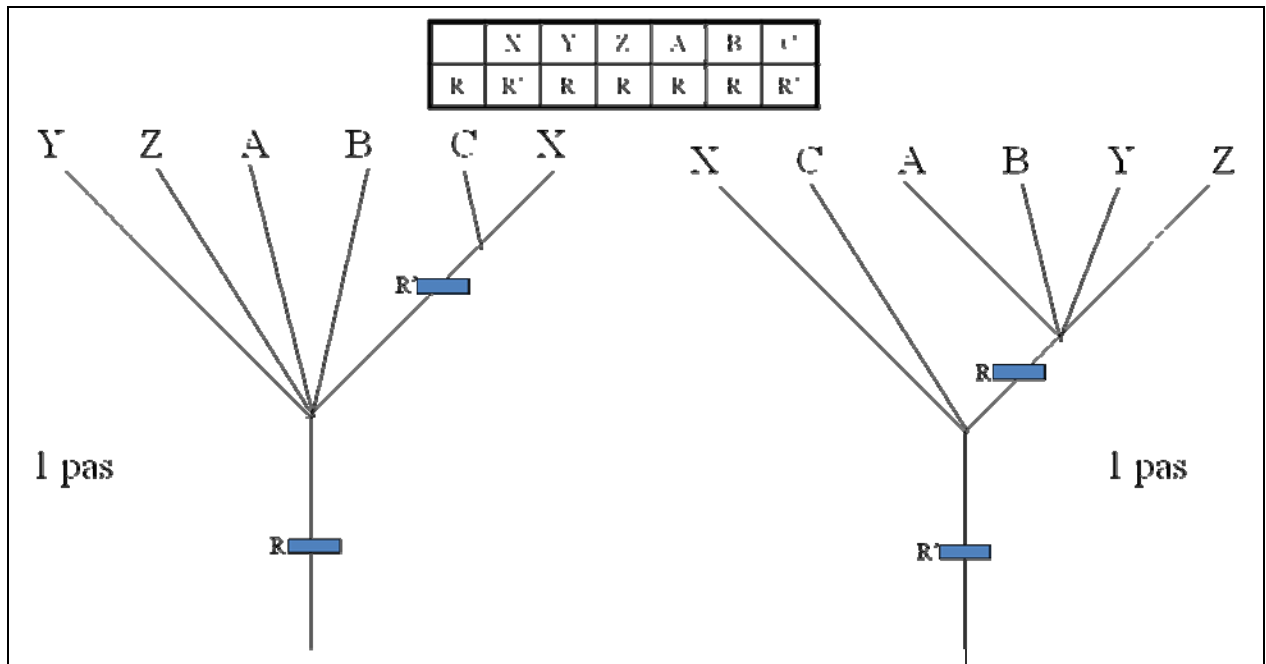


Figure III-a 9. Le choix des groupes externes est un à-priori. Si l'on conteste cette qualité on peut trouver un arbre plus court.

Caractères

Un caractère peut être de différents types

- caractères binaires et états multiples (ou polymorphisme)
- caractères réversibles
- caractères irréversibles
- caractères non additifs
- caractères additifs

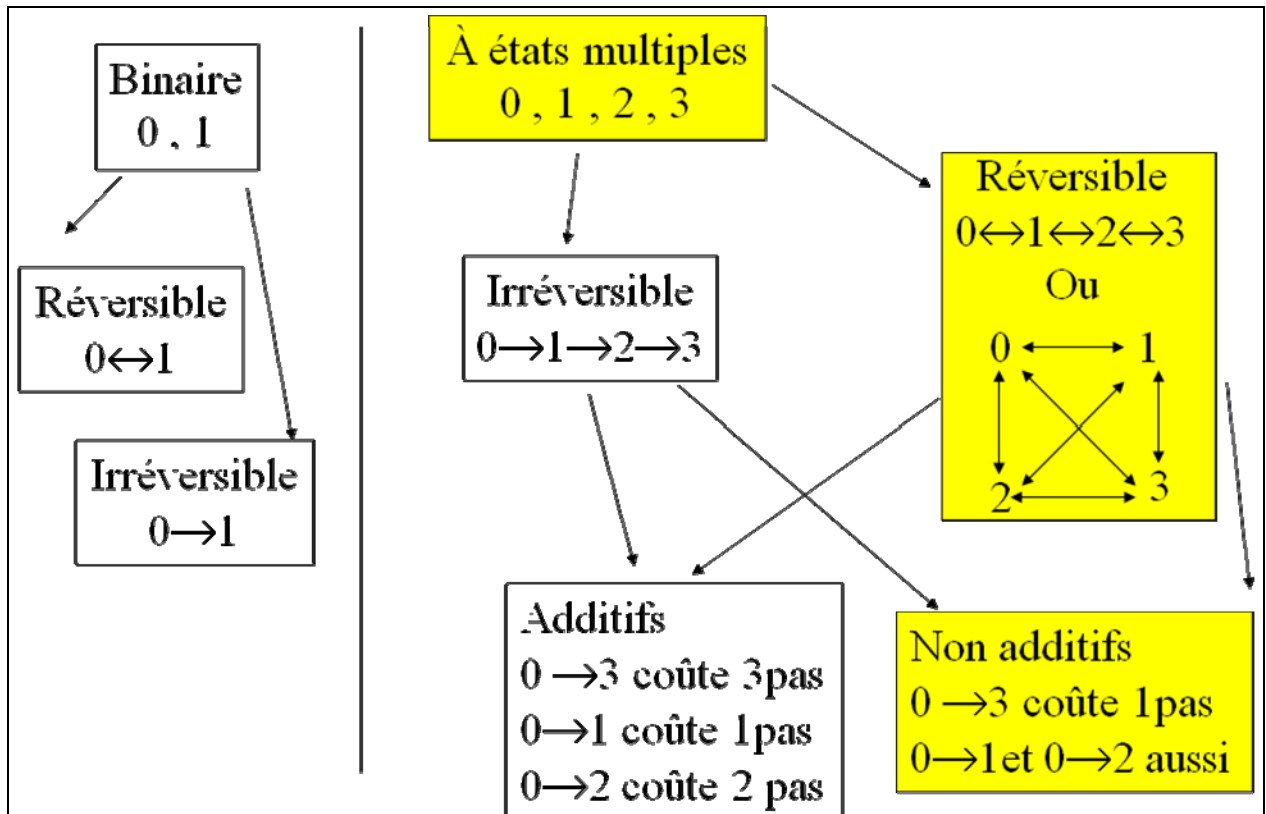


Figure III-a 10. Différents types de caractères.

En évolution moléculaire on a en général des caractères à états multiples (4 ou 20), non additifs, non irréversibles.

La parcimonie distingue plusieurs sortes de caractères.

- constant : qui ne présente qu'un seul état parmi tous les taxa étudiés
- variable : qui présente deux états dont un n'est présent qu'une seule fois de telle sorte que quelque soit l'arbre il sera placé sur un segment terminal et comptera pour un pas.
- informatif : qui présente au moins deux états présents chacun au moins deux fois de telle sorte que si l'on trace tous les arbres possibles le nombre de pas dus à ce caractère va changer. Donc en vertu du principe de parcimonie il intervient dans le choix de l'arbre le plus parcimonieux.

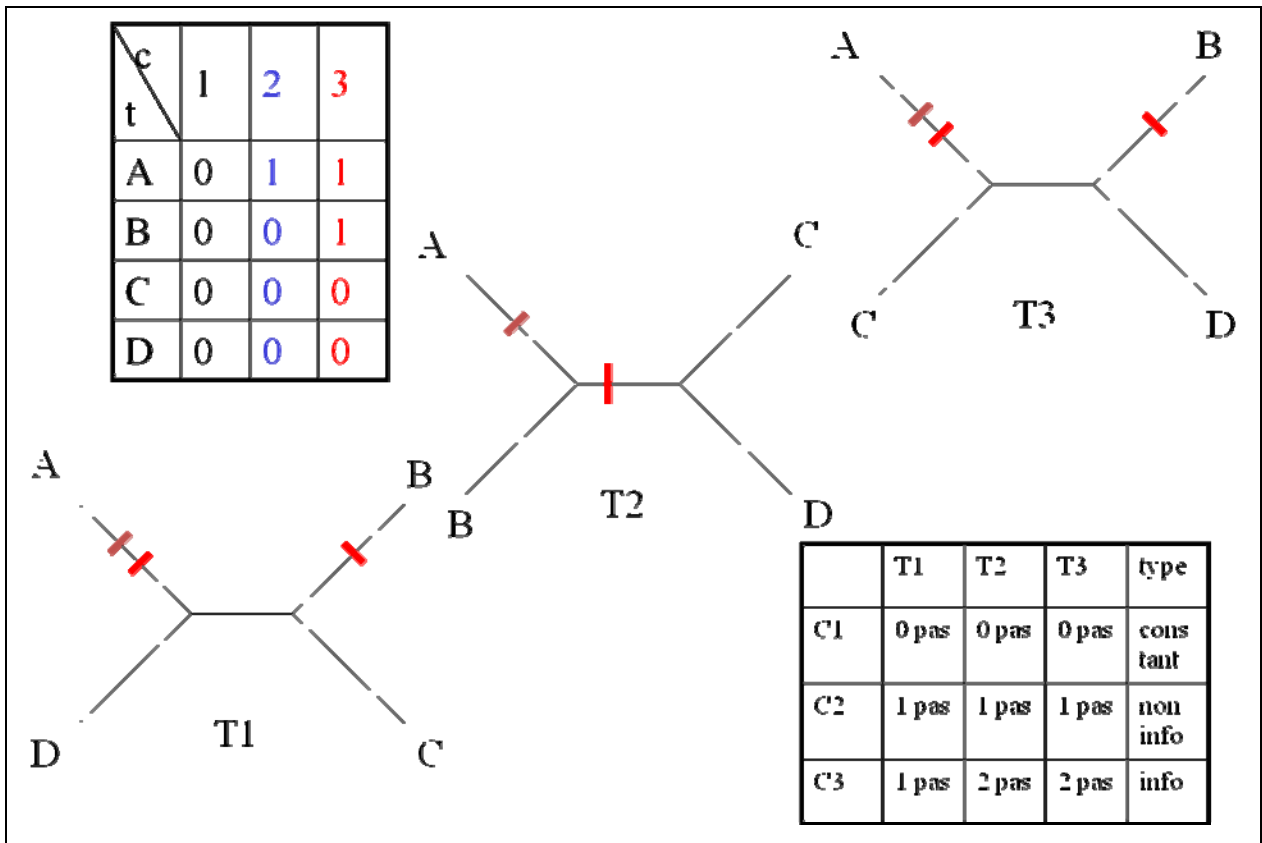


Figure III-a 11. Les différentes sortes de caractères . La parcimonie n'utilise vraiment que les caractères informatifs pour la construction d'arbres.

Le changement d'état pour un caractère peut être pondéré.

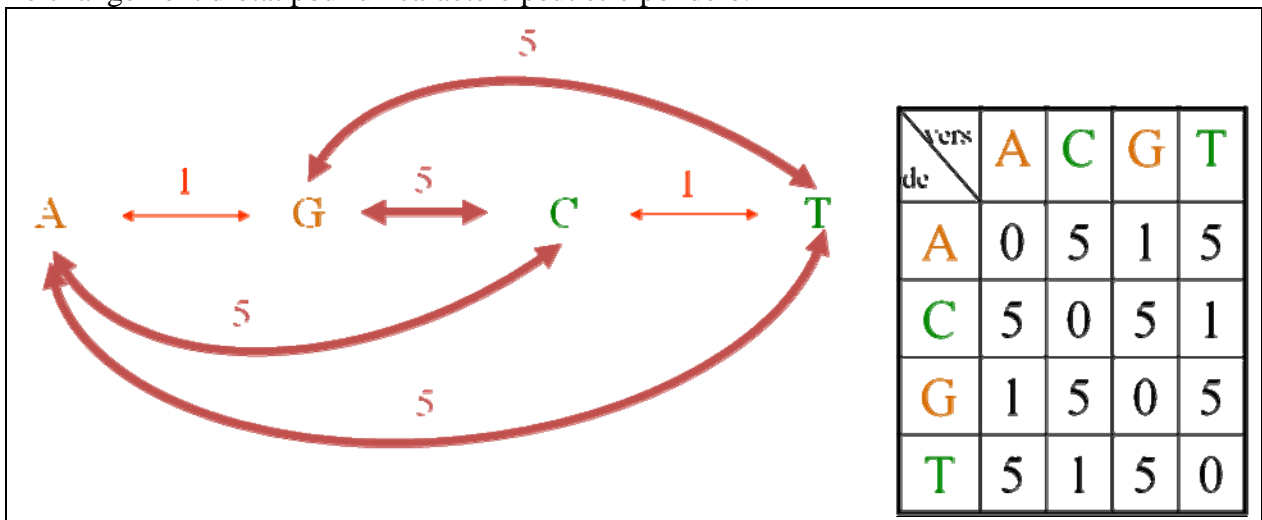


Figure III-a 12. Graphe des états d'un caractère et matrice correspondante. Les transversions sont comptées 5 fois plus que les transitions.

Modèle

Lors du calcul d'un arbre, on peut ou non imposer des contraintes sur les changements d'états de caractères. On vient de voir que ces états de caractères pouvaient présenter un ordre de succession qui n'était pas indifférent (ce n'est en général pas le cas pour des caractères moléculaires). Même avec un caractère sous deux états l'un (0) est plésiomorphe et l'autre(1)

apomorphe. Pour un caractère donné le passage de 0 → 1 peut se rencontrer sur diverses branches c'est de la convergence, la réversion de 1 → 0 (réversion) peut également se rencontrer. Eviter un de ces deux phénomènes est possible avec quelques pas de plus.

- Le modèle de Wagner admet aussi bien les convergences que les réversions.
- Le modèle de Camin-Sokal n'autorise que les convergences.
- Le modèle de Dollo n'autorise que les réversions (contradiction avec la loi de Dollo qui implique que le retour à l'état ancestral est impossible).

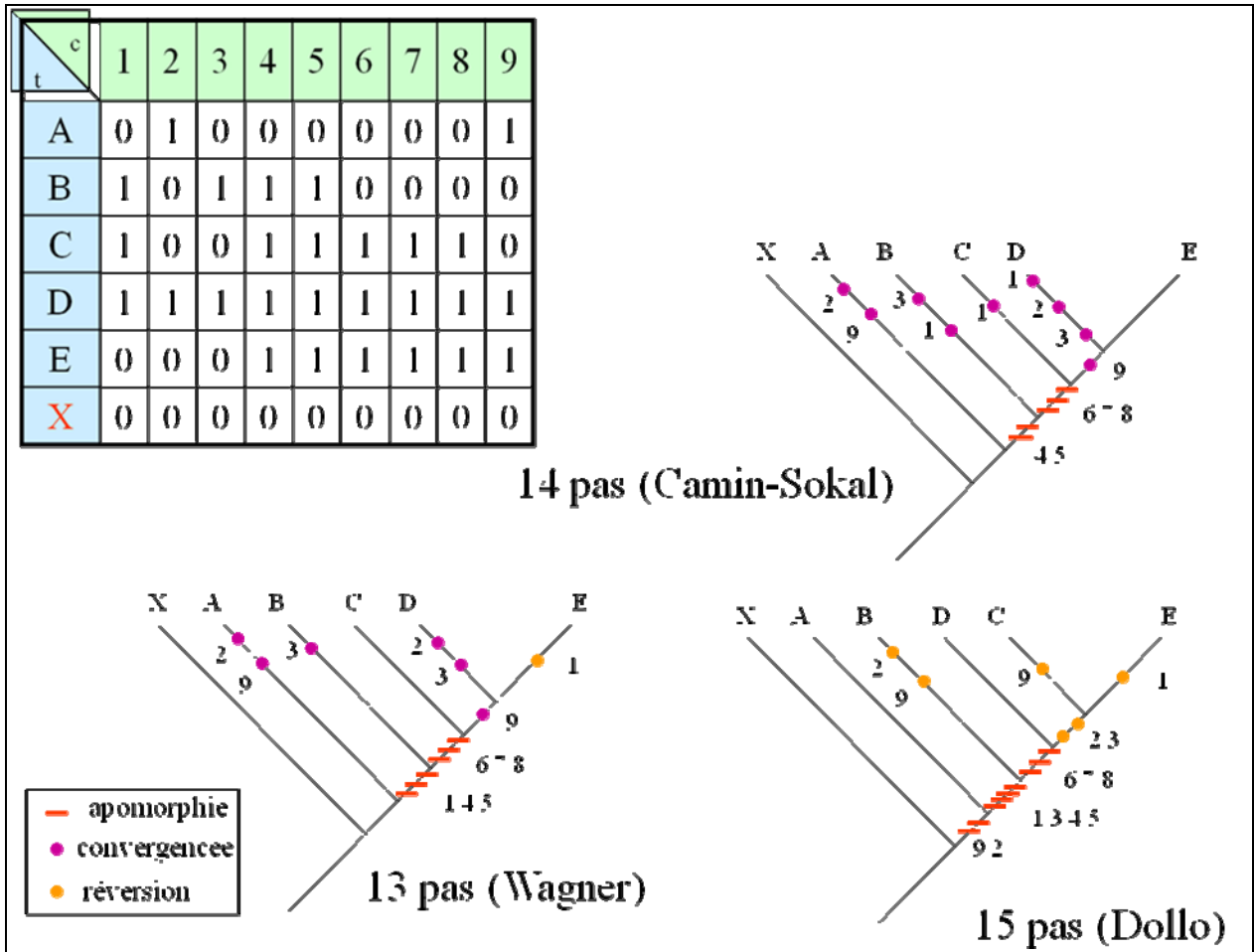


Figure III-a 13. Modèles de Wagner, Camin-Sokal, Dollo.