



**HAL**  
open science

## Evolution et cladistique : la destinée de la “ communauté de descendance ” de DARWIN

Pascal Tassy

► **To cite this version:**

Pascal Tassy. Evolution et cladistique : la destinée de la “ communauté de descendance ” de DARWIN. Bulletin de la société d’histoire naturelle de Toulouse, A paraître. <hal-03909318>

**HAL Id: hal-03909318**

**<https://hal.science/hal-03909318v1>**

Submitted on 21 Dec 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

Evolution et cladistique : la destinée de la « communauté de descendance » de DARWIN.

Evolution and cladistics: the fate of DARWIN's "community of descent".

Pascal TASSY

Muséum national d'Histoire naturelle (CR2P, CNRS-MNHN-SU), et Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. E-mail : pascal.tassy@mnhn.fr

Résumé

En 1965 WILLI HENNIG publie un court article, intitulé *Phylogenetic systematics* en forme d'introduction à son livre portant le même titre, issu l'année suivante. A partir de 1965 également, à la suite d'ERNST MAYR et de ROBERT SOKAL la systématique phylogénétique est appelée « cladistique » et ses schémas « cladogrammes », mettant ainsi l'accent sur le cœur de la méthode : la séquence des branchements et la notion de clade. La jeune génération de systématiciens américains s'empare de l'œuvre de HENNIG dans les années 70 et est à l'origine de la « révolution cladistique ». Une nouvelle lecture de *L'Origine des espèces* de DARWIN à la lumière des développements de la phylogénétique contemporaine permet de rappeler que le fondement de la cladistique – le groupe monophylétique ou clade – est tout entier décrit par DARWIN avec sa notion de « communauté de descendance ». On tente d'explorer les raisons pour lesquelles HENNIG et ses partisans, tout comme ses opposants de l'époque qui se réclament de DARWIN, n'enracinent pas l'explication de la filiation dans ce concept central.

Mots clés

Phylogénétique, communauté de descendance, clade, monophylie, DARWIN, HENNIG

Abstract

In 1965 WILLI HENNIG published a short paper entitled *Phylogenetic systematics* as an introduction to his book issued the following year with the same title. Again in 1965 ERNST MAYR and ROBERT SOKAL gave the name "cladistics" to what was known as phylogenetic systematics and labelled its schemes "cladograms". In doing so they emphasized the core of HENNIG's method: the branching sequence and the concept of clade. The young generations of American taxonomists followed

HENNIG and originated the “cladistics revolution” in the 1970s. As a matter of fact the concept of monophyletic group or clade (that is, the basis of cladistics) can be traced back to DARWIN’s “community of descent” that can be found in *The Origin of species*. This article tries to explain why neo-darwinian evolutionists, then HENNIG and his followers, as well as his opponents (all relying on the author of *The Origin of species*) did not discuss and even barely mention DARWIN’s concept, although it is central to DARWIN’s definition of descent.

Key words

Phylogenetics, community of descent, clade, monophyly, DARWIN, HENNIG

\*\*\*

J’ai bien peur de m’aventurer un peu loin sur cette  
branche ; - c’est une branche morte presque dans toute  
sa longueur.

EDGAR ALLAN POE, *Le scarabée d’or*

(traduction CHARLES BAUDELAIRE)

Introduction

L’année 2022 est celle du 160<sup>e</sup> anniversaire de la publication de la première traduction française de *On the Origin of Species*, le livre fondateur de l’évolutionnisme moderne ; une traduction vite controversée dont le sous-titre – *des lois du progrès chez les êtres organisés* – (DARWIN 1862) est une indéniable trahison qui éclaire d’emblée les préoccupations personnelles de la traductrice, CLEMENCE ROYER (DURIS 2019 ; FRAYSSE 1983). Indépendamment de sa faiblesse, la traduction a permis à un paléontologue français, ALBERT GAUDRY, de s’emparer de la descendance avec modification et de dessiner, dès 1866, les premiers arbres de filiation au sens de DARWIN (TASSY 2006 ; 2020).

Cet anniversaire peut servir de prétexte pour relire autrement les fondamentaux du modèle phylogénétique de l’arbre darwinien, le schéma devenu iconique de *L’Origine des espèces* (figure

1) en les confrontant à l'arbre de la cladistique, le cladogramme. Le remarquable hiatus chronologique entre la publication du schéma de DARWIN (1859) et la diffusion des arbres cladistiques dans la deuxième moitié du 20<sup>e</sup> siècle offre une piste pour analyser une sorte de cécité néo-darwinienne vis-à-vis de la notion de filiation.

En 2009, à l'occasion, cette fois, du cent-cinquantième de la publication de *On the origin of species*, GAYON (2009) aborde les deux aspects majeurs du darwinisme, la parenté (l'arbre phylogénétique) et la sélection naturelle. S'il développe plus largement les aspects touchant aux mécanismes et donc la sélection, GAYON reconnaît trois critiques fondamentales émises au 20<sup>e</sup> siècle à propos du schéma darwinien de la descendance avec modification : le tempo du changement, la théorie hiérarchique de GOULD et enfin le réseau vu comme une autre conception de l'histoire de la vie. Autrement dit, on peut penser que l'arbre darwinien en tant que tel ne suscite plus de nouvelle exégèse. Le troisième point est le seul visant réellement l'aspect « pattern » de l'arbre darwinien. Soulevée par les microbiologistes qui voient l'évolution comme une histoire en boucle – si l'on peut dire –, la question n'est évidemment pas sans intérêt d'autant qu'elle s'intéresse aux deux premiers tiers de l'histoire de la vie, quand bactéries, archées et eucaryotes en sont au stade de différenciations troublées par les transferts horizontaux de gènes. Néanmoins réseau et arbre ne forment pas une alternative mais une complémentarité. On peut sérieusement douter que les eucaryotes, malgré leur origine endosymbiotique et la plasticité des dinoflagellés échappent au fond dichotomique de la descendance avec modification.

La présente analyse est subdivisée en quatre parties. La première, la plus brève, est un rappel sur ce qu'il faut entendre par « cladogramme ». Le schéma de la descendance avec modification et la description qu'en fait DARWIN sont le sujet de la deuxième partie. La troisième est la notion darwinienne de « communauté de descendance ». La quatrième est une réflexion sur les racines de l'incompréhension, de l'oubli ou de la mise au rebut de cette même notion. La conclusion est que la communauté de descendance illustrée par le schéma de *L'Origine des espèces* possède les caractéristiques topographiques du cladogramme cher aux cladistes.

## **1- Le cladogramme : bref historique**

Le mot « cladogramme » est défini comme suit dans l'*Encyclopaedia Universalis* : « nom masculin singulier : en sciences, diagramme de représentation des liens de parenté entre taxons » (<https://www.universalis.fr/dictionnaire/cladogramme/>). Il est dérivé de « clade » (du grec *klados* = branche) un mot et un concept popularisés à la fin des années cinquante mais son enracinement est bien plus ancien et remonte à 1866 (TASSY & FISCHER 2021). Il est même possible d'aller au-delà,

aux tout débuts, c'est-à-dire à DARWIN (1859) : ce retour aux sources est le sujet du présent article. La vision de DARWIN de la systématique, c'est-à-dire de l'étude de la diversité des êtres vivants et de leur classification, a eu un impact donc l'importance a toujours été diversement appréciée. Afin de comprendre pourquoi la notion de filiation a longtemps été malmenée par ses utilisateurs il n'est donc pas inintéressant de se pencher à nouveau sur l'intérêt de DARWIN pour les branchements et tirer ce qu'il est possible de faire à partir de l'investigation des relations généalogiques selon les termes de WILLIAMS & EBACH (2009 : 255).

Le mot « cladogramme » apparaît, dans la version anglaise « cladogram », dans les littératures évolutionniste et phénétique en 1965 (MAYR 1965, CAMIN & SOKAL 1965). Cette année est également celle où HENNIG publie aux Etats-Unis une courte présentation de la « systématique phylogénétique » – immédiatement dénommée « cladistique » par les auteurs américains –, en guise d'introduction à son livre *Phylogenetic Systematics* (HENNIG 1965, 1966).

C'est à la suite des phénéticiens CAMIN & SOKAL (1965 : 312) que le mot cladogramme caractérise un schéma de parenté issu de l'analyse cladistique par opposition au phénogramme (schéma issu de la phénétique ou taxinomie numérique) et au phylogramme (schéma issu de la systématique dite éclectique ou évolutionniste – celui que préconise MAYR (1969)). Cependant HENNIG, promoteur de la systématique phylogénétique, n'a jamais pris ce terme à son compte, utilisant l'expression « schéma d'argumentation phylogénétique ».

Plus important encore, depuis 1965 le terme cladogramme a été galvaudé pour s'appliquer à n'importe quel arbre représentant des « liens de parenté » (à l'instar de la définition l'*Encyclopaedia Universalis* citée ci-dessus), indépendamment des méthodes d'analyse (pour une recension critique des usages de « cladogramme » on consultera avec profit la mise au point de BROWER 2016). Les phylogénies, et plus précisément les arbres phylogénétiques, ont pris bien des formes depuis le 19<sup>e</sup> siècle non seulement en fonction des méthodes mais aussi des présupposés taxinomiques (voir notamment BROWER & SCHUH 2021 ; DARLU *et al.* 2019, LECOINTRE 2015, WILLIAMS & EBACH 2020).

De la première à la dernière édition, *The Origin of species* (DARWIN 1859, 1872) ne contient qu'une seule figure, et c'est un arbre phylogénétique (Figure.1). Elle apparaît sous la forme d'un dépliant situé entre les pages 116 et 117 de l'édition originale (DARWIN 1859). Le terme « phylogeny » adopté par DARWIN dans la dernière édition est tiré de HAECKEL (1866). Cette illustration est un modèle, devenu emblématique de la théorie de la descendance avec modification, ou, si l'on préfère, de l'évolution. L'illustration montre comment une espèce ancestrale se diversifie par

branchements successifs au cours des générations et du temps géologique en fonction de la sélection naturelle des variations avantageuses. Cette image a été considérablement commentée. Je ne citerai pas ici les nombreuses analyses de ce schéma fondateur mais seulement celles qui ont un point commun avec le sujet de cet article : celles qui ont pointé la notion de « community of descent » comme la première formulation du concept de clade – elles sont rares.

## 2 Que montre DARWIN dans son schéma fondateur ?

La figure publiée par DARWIN a toujours été prise comme l'image du processus évolutif sous toutes ses formes, héritage des traits avantageux, sélection naturelle, différenciation et divergence. Ainsi, lorsqu'il analyse avec rigueur et précision la genèse et la fonction du schéma darwinien, ARCHIBALD (2014 : 80, 112) y voit plus un outil permettant de comprendre le processus évolutif plutôt que la structure de parenté (« pattern ») et ne fait aucune allusion à la communauté de descendance.

Cependant si l'on se force à s'extraire de la tradition évolutionniste, il apparaît que le schéma montre également autre chose : le résultat du processus – et comment pourrait-il en être autrement ? Si DARWIN s'intéresse à un processus et à ses mécanismes potentiels, c'est bien parce qu'il s'intéresse au résultat : la multiplication des espèces et, par voie de conséquence, la possibilité d'identifier leurs relations de parenté en fonction de la descendance. Autrement dit, la figure montre bien un « pattern » de parenté. Aussi *The Origin of species* est-elle l'oeuvre de deux auteurs ainsi nommés par DUPUIS (1993 : 36) : « DARWIN - process » et « DARWIN - pattern ». Le schéma est un cladogramme si l'on en croit la définition de l'*Encyclopaedia Universalis* citée en introduction. Ce n'est pas un cladogramme si l'on suit les qualificatifs initiaux de CAMIN & SOKAL et de MAYR puisque DARWIN ne pratique évidemment pas l'analyse cladistique.

La phylogénétique de DARWIN est le plus souvent – et de loin – considérée comme le canon de la systématique évolutionniste au sens de MAYR (1969, 1974), également appelée « école SIMPSON-MAYR, c'est-à-dire une systématique fondée non seulement sur la parenté mais aussi sur la distance morphologique ou somme des différences (« amount of difference », « amount of modification » selon les expressions de DARWIN (afin d'éviter toute ambiguïté sur ce qui a été réellement écrit, les citations de DARWIN sont données ici dans le texte sans traduction). A propos des sommes des différences et de la divergence, on fera remarquer d'emblée que les lignes du schéma de DARWIN (Fig. 1) montrent les parentés mais aucunement les distances entre les branches. Les points de diversification – les nœuds – sont des éventails correspondant à la multiplication des variétés aux destinées diverses. Sont apparentes l'évolution et l'extinction, alors que la divergence

morphologique, non mesurée, n'est qu'implicite. L'écartement des lignes est avant tout une nécessité picturale : l'image se doit d'être lisible. Le schéma est tout entier production de branches et succession de branchements. Ce point de vue est hétérodoxe.

A l'inverse de la lecture qu'en fait l'école SIMPSON - MAYR qui domine dans les années 1950-1970 (SIMPSON 1961 ; MAYR 1969), la phylogénétique de DARWIN, telle que l'illustre son schéma a été caractérisée comme une anticipation de la cladistique, (voir notamment NELSON (1970, 1972a, b) ; en français DUPUIS (1986) ; TASSY (1983, 1991)).

Qualifier ce schéma de cladogramme est certainement abusif, particulièrement si l'on suit LECOINTRE (2015) et sa classification des topographies d'arbres. En fonction de deux critères, la nature des « jonctions ou nœuds » et la nature des « liens », LECOINTRE (2015 : 114-115) définit le cladogramme comme un GCNC (graphe connexe non cyclique), une « hiérarchie pure » dont les nœuds sont des « attributs partagés ». Au contraire, selon LECOINTRE (2015 : 115-116), le schéma de DARWIN est une « généalogie théorique » où le « bout des branches portent des identifiants abstraits (A, B, C...) ». Il faut prendre ici le terme de généalogie au sens que lui confère DARWIN, un sens figuré. En effet, dans une généalogie véritable, la souche est due à l'union de deux parents tandis que dans la généalogie darwinienne (c'est-à-dire la phylogénie) la souche est un parent unique qui se subdivise. D'autre part, le schéma de DARWIN est lui aussi un graphe connexe non cyclique. Ce schéma est un modèle puisque les espèces terminales, autant que les ancestrales sont des entités qui valent pour n'importe quel taxon animal (ou végétal). Dans la sphère des idées cladistiques, le schéma d'argumentation phylogénétique canonique de HENNIG (1957, fig. 9 ; 1966, fig. 22) – qualifié de cladogramme par les cladistes – est lui aussi un schéma théorique, destiné à expliquer la façon de concevoir les parentés (les nœuds). C'est pourquoi, même s'il ne s'applique pas à un cas concret, le schéma de DARWIN sans être un cladogramme tient plus du cladogramme que d'un simple arbre évolutif. En revanche, en cladistique, les nœuds et branches internes des schémas d'argumentation phylogénétique (ou cladogrammes), sont les raisons de regrouper : états de caractères dérivés partagés (synapomorphies) qui permettent de localiser les ancêtres hypothétiques. C'est pourquoi HENNIG (1953, fig. 8 ; 1955, fig. 1) associe, dans ses schémas précurseurs, des caractères aux groupements, aux groupes frères. (Pour l'évolution des idées de HENNIG et leur chronologie voir WILLMANN (2016)). Si les synapomorphies sont tenues comme représentatives des ancêtres hypothétiques, ces ancêtres-là, dans une optique de processus purement matérialiste, ne peuvent être que des entités qui échangent des gènes c'est-à-dire des organismes que l'on situe comme des espèces ou des variétés, ou des populations – et non des groupes d'espèces (= groupes de rang supérieur). Et c'est bien ce que montre la Figure 1 : parmi ces entités

théoriques il n'y a pas d'ancêtre supraspécifique. Cependant sur ce schéma les parentés – les nœuds – ne sont pas des caractères. Dans ses explications DARWIN précise toutefois que les caractères sont la seule source d'identification des parentés et donc des ascendances communes.

Si le schéma ne peut être tenu pour un cladogramme *sensu stricto*, le développement du présent article sera de commenter le schéma de DARWIN dans une perspective cladistique, plus que d'affirmer de façon monolithique qu'il représente le premier cladogramme, tout en défendant le point de vue qu'il contient les éléments fondamentaux pour le devenir. Il ne s'agit pas de tirer DARWIN du côté de la cladistique du 20<sup>e</sup> siècle mais de préciser les informations délivrées par le schéma darwinien au siècle précédent.

Le schéma vu comme processus

Même si ce point n'est pas le sujet abordé ici, il convient de le mentionner brièvement. DARWIN (1859 : 116) précise que son schéma a pour but d'expliquer comment « the modified descendants of any one species will succeed by so much the better as they become more diversified in structure, and are thus enabled to encroach on places occupied by other beings ». Il ajoute que ce « principe of great benefit » est la conséquence de la « divergence of character, combined with the principles of natural selection and of extinction ». (Précisions à nouveau qu'ici “divergence of character” n'est pas la somme des différences mais la présence de variations avantageuses dans les différentes variétés filles ; ce n'est donc pas une distance). De la sorte, le schéma montre la subdivision d'une espèce mère en espèces filles au cours des générations et du temps géologique avec extinctions de certaines des espèces filles.

Cependant, sur le plan des processus l'explication de cette figure admet nombre d'interprétations. Le sujet n'étant pas de les commenter je n'évoquerai ici qu'une seule, sans doute la plus originale et radicale, due à GOULD. Ce dernier y voit la préfiguration de la théorie de « species selection ». La théorie, forgée par STANLEY (1975, 1979), a été largement mise à contribution par GOULD qui, dans un premier temps, y reconnaît ses équilibres ponctués puis se rend compte que la théorie avait en fait été proposée dès 1905 par HUGO DE VRIES (GOULD 2002 : 448-451). Dans son livre-testament, *The Structure of Evolutionary Theory*, GOULD (2002, 2006) analyse le schéma de DARWIN comme la preuve de l'échec de la vision basique darwinienne de la sélection naturelle. Le principe de divergence – c'est-à-dire selon DARWIN de la multiplication d'espèces de plus en plus éloignées de l'espèce ancestrale en fonction de la divergence des caractères avantageux – impose, selon GOULD, une sélection qui ne trie pas seulement les organismes mais les espèces elles-mêmes qui se retrouveraient elles-aussi en concurrence. La sélection s'appliquerait ainsi à chaque niveau hiérarchique, indépendamment des autres niveaux, le niveau des organismes (sélection naturelle), le

niveau des espèces (sélection spécifique). On a là le thème principal de la vision gouldienne de l'évolution : « a hierarchical theory of evolution » (la théorie hiérarchique de l'évolution) dont il dit lui-même qu'elle est « the central concept of this book » (le concept central de ce livre) (GOULD 2002 : 33 ; 2006 : 50).

Le schéma de DARWIN combine l'émergence de nouvelles variétés (l'éventail de lignes en pointillés dès la première subdivision de A, puis au niveau  $a^1$  et  $m^1$ , etc.) et la survie différentielle entre les descendants favorisés illustrée par l'éventail. Selon GOULD ce succès différentiel se situe donc au niveau des espèces et non des organismes : on aurait là le germe de la sélection spécifique. En d'autres termes, DARWIN voulant illustrer l'effet de la sélection naturelle montre celui de la sélection spécifique. Je renvoie le lecteur au livre de GOULD s'il veut en savoir plus sur ce point ou à LIEBERMAN & VRBA (2005) pour une synthèse historique des réflexions de GOULD sur la question.

Le schéma vu comme pattern

L'interprétation cladistique du schéma de DARWIN souffre moins d'exégèses contradictoires mais a été longtemps ignorée ou tout simplement sous-estimée tant un arbre de parenté semble être une construction peu heuristique à force de simplicité conceptuelle. Elle est associée à la notion de « community of descent » également appelée par Darwin « community of origin ». De fait, cette illustration est aussi décrite par DARWIN comme s'il s'agissait d'un mode d'emploi des notions de communauté de descendance et d'ascendance commune. Il ne s'agit plus de savoir comment émerge une communauté de descendance mais de savoir comment identifier une communauté de descendance (quels que soient les mécanismes).

L'explication de cette figure par DARWIN est exposée dans les chapitres IV et XIII de *The Origin of species* : elle est toute entière consacrée à l'histoire de onze espèces (A), (B), (C)... (L). Huit disparaissent, trois évoluent en se diversifiant (A), (I), ou pas (F) au cours des générations en donnant quinze espèces  $a^{14}$ ...  $z^{14}$ . Par exemple, les huit descendants de (A) sont « eight species, marked by the letters between  $a^{14}$  and  $m^{14}$ , all descended from (A) » (DARWIN 1859 : 120). Nous avons là la description d'un clade. Chaque fois que DARWIN raisonne sur le devenir d'une forme ancestrale, il précise quels sont les descendants et les dénombre, à chaque pas, dès la première différenciation. Par exemple « Variety  $m^1$  is supposed to have produced two varieties, namely  $m^2$  and  $s^2$  » (: 118). A chaque pas, les descendants de A se font plus nombreux en fonction des différenciations successives et se révèlent de plus en plus différents, mais leur « common parent » reste A. Ou encore « « variety  $a^1$  is supposed in the diagram to have produced variety  $a^2$ , which will, owing to the principle of divergence, differ more from (A) than did variety  $a^1$  » (*idem*).

L'ascendance commune, “common parent”, est le moyen nécessaire – et suffisant – pour suivre à

chaque moment le cours historique des descendants, de la totalité des descendants et d'apprécier la divergence.

DARWIN va plus loin en reconnaissant l'ancienneté relative des différentes espèces terminales en fonction de leurs divergences non synchrones. Cependant DARWIN (1859 : 123) ne lit pas son schéma comme les cladistes lisent un cladogramme ; il écrit : « Of the eight descendants from (A) the three marked  $a^{14}$ ,  $q^{14}$ ,  $p^{14}$ , will be nearly related from having recently branched off from  $a^{10}$  ;  $b^{14}$  and  $f^{14}$ , from having diverged at an earlier period from  $a^5$ , will be in some degree distinct from the three first-named species; and lastly,  $o^{14}$ ,  $e^{14}$ , and  $m^{14}$ , will be nearly related to the other, but from having diverged at the first commencement of the process of modification, will be widely different from the other five species, and may constitute a sub-genus or even a distinct genus ». Un cladiste reconnaîtrait que les ensembles  $a^{14}$ ,  $q^{14}$ ,  $p^{14}$  d'une part et, d'autre part,  $b^{14}$  et  $f^{14}$  remontent à la même période, au « common parent » qui est  $a^5$  ; et ont ensuite divergé respectivement à partir de  $a^{10}$  et de  $f^{10}$ . Tandis qu'aussi loin qu'on peut remonter, les cinq ont divergé, tout comme  $o^{14}$ ,  $e^{14}$  et  $m^{14}$ , de (A). Autrement dit, l'ancienneté de  $o^{14}$ ,  $e^{14}$  et  $m^{14}$ , d'une part, et, d'autre part, celle de  $a^{14}$ ,  $q^{14}$ ,  $p^{14}$ ,  $b^{14}$  et  $f^{14}$  est la même. DARWIN n'est pas un cladiste ; faut-il s'en étonner ? Cela n'altère pas sa conception des liens de parenté. DARWIN (1859 : 420) reprend son argumentaire dans le chapitre XIII de *The Origin* et souligne que l'arrangement des groupes subordonnés est strictement généalogique mais que la somme des différences dans les groupes apparentés peut être fort distincte (« may differ greatly, being due to the different degrees of modification which they have undergone »). De la sorte, dans une perspective de classification, DARWIN reconnaît que ces degrés sont « expressed by the forms being ranked under different genera, families, sections, or orders » (*idem*). Ce qui permet à LECOINTRE (2009 : 181) de conclure que le schéma fondateur est au service « d'un programme classificatoire ». On reviendra sur ce point dans la section consacrée à la classification.

### 3 La communauté de descendance

Les parentés

A l'évidence, DARWIN a défini ce qu'était un groupe d'espèces reconnu sur la base de la descendance (que le groupe soit ensuite classifié selon les règles de la nomenclature, ou pas). De la sorte il a été, au moins, tenté par la « contrainte de monophylie » selon le mot de LECOINTRE (2009 : 210). Quoi de plus simple que la conception de la communauté de descendance comme étant formée par les descendants d'un ancêtre – sachant que pour DARWIN l'ancêtre ne peut être qu'une

espèce ou une variété. Lors de la description de son schéma dans le chapitre IV sur la sélection naturelle, à propos des descendants d'une ascendance commune DARWIN (1859) utilise le plus souvent les expressions « modified descendants » et « common parent » ou « common ancestor » ou encore « parent-species », « common species », « progenitor », les descendants étant compris comme « all the modified descendants ». DUPUIS (1984 : 266 ; 1986 : 232) a insisté sur la répétition sous la plume de DARWIN de la notion de totalité des descendants comme la clé pour concevoir ce qui sera, beaucoup plus tard, la définition de la monophylie chez HENNIG et les cladistes.

DARWIN renvoie cependant au chapitre XIII de *L'Origine des espèces* l'expression « community of descent », en reprenant son analyse du schéma de parenté : “community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking, and not some unknown plan of creation, or the enunciation of general propositions, and the mere putting together and separating objects more or less alike” (DARWIN 1859 : 420). Dans la page qui suit, DARWIN décrit de nouveau très précisément la figure du chapitre IV afin que la communauté de descendance ne soit pas elle-même une généralité désincarnée : « all the modified descendants from A will have inherited something in common from their common parent parent, as with all the descendants of I; so will it be with each subordinate branch of descendants, at each successive period ». Il ne craint pas de répéter que la « community of descent » correspond exactement à l'ensemble des descendants d'une souche commune (DARWIN 1859 : 425, 426, 449).

Répetons que la « community of descent » intègre des descendants qui, entre eux, manifestent éventuellement des divergences extrêmes (“widely different”), lesdits descendants étant néanmoins « all related to each other in the same degree of blood » (DARWIN 1859 : 420, 426). Plus précisément, « all the modified descendants from A will have inherited something in common from their common parent » (DARWIN 1859 : 421). En langage contemporain on dira que la longueur des branches ne prend son sens qu'en fonction du branchement, c'est-à-dire de l'ascendance commune. Avec la communauté de descendance DARWIN invente un concept indépendant des catégories classificatoires ; concept qui, pour cette raison, est aussi un préalable à tout traitement classificatoire.

Autrement dit, avec la « communauté de descendance » DARWIN décrit ce qui est aujourd'hui nommé, à la suite des cladistes, « clade » ou « groupe monophylétique ». Un constat jamais fait au long du siècle qui a suivi *L'Origine des espèces*. On peut avancer que si l'expression avait été introduite dès le chapitre IV elle aurait été mieux identifiée et comprise. Mais c'est peu probable. Il est manifeste que tous les lecteurs de ce chapitre consacré à la sélection naturelle ont tenu la conception darwinienne de la parenté comme de peu d'intérêt par rapport au mécanisme envisagé par DARWIN, même s'il s'agit d'un mécanisme combinant diversifications et extinctions, notions qui

ne prennent réellement leur sens que dans un contexte de relations de parenté, de descendance, autrement dit de « community of descent ». A propos de la relation entre les lois de la variation et la sélection naturelle, DARWIN (1859 : 159) évoque la « community of descent », que l'on peut ici presque lire comme simple synonyme de descendance avec modification. Cependant, comme il est question dans cette page de parenté et de variations communes chez différentes espèces et que le propos figure dans le chapitre qui suit immédiatement la description par DARWIN des groupes de descendance, on est en droit de penser que même à propos de processus le pattern s'impose. La question de la manière dont est perçue la communauté de descendance est de nouveau abordée dans la section « chez les cladistes » de la quatrième partie.

DARWIN conçoit ainsi un schéma qui permet de reconnaître précisément des clades, des groupes monophylétiques appelés par lui des communautés de descendance. On peut donc y voir un précurseur du cladogramme, ce dernier schéma n'ayant d'autre but que d'identifier des clades (Figure 2). Après la publication de *On the Origin of Species*, quelques rares arbres de parenté ont appliqué le modèle darwinien, au niveau des espèces et des variétés (par exemple GAUDRY 1866, NEUMAYR 1873 ; voir TASSY 1991, 2011) sans que leur aspect novateur ait été suffisamment perçu. Les naturalistes du XIXe siècle, dans leur grande majorité ne pensaient pas en forme d'arbre, si l'on peut dire. DARWIN, en revanche, s'est toujours aidé de schémas afin d'affirmer sa pensée, comme en attestent ses carnets (ARCHIBALD 2014, VAN PUTTEN 2020). C'est pourquoi les lecteurs de DARWIN sont restés étrangers à sa pensée en matière de filiation, confondant avec constance la descendance avec modification (le processus) et son résultat, la communauté de descendance (le pattern). Les arbres du vivant dessinés par HAECKEL (1866), reprenant la notion prédarwinienne de « plan d'organisation », ont rencontré une popularité durable, avec leurs épais troncs et branches. Même assortis de la mention « origine monophylétique », ils sont à l'origine d'une dérive irrésistible vers les scénarios métaphoriques reposant largement sur la notion de groupe ancestral, en une sorte de retour à LAMARCK (1809). Aussi les arbres phylogénétiques de HAECKEL (1866, 1884) ne sont-ils pas avares en groupes souches, ancestraux (paraphylétiques au sens de HENNIG) comme les Anamnia ou les « vers » conçus comme la souche des mollusques et des vertébrés (TASSY 2020 : 148). Ces entorses haeckeliennes font dire à FARRIS (1990 : 82) que chez HAECKEL la généalogie est monophylétique pas le taxon, une façon de sauver le père fondateur (voir aussi FARRIS 2018 : 698). Par ailleurs en paléontologie à la suite de KOVALEVSKI dès 1873, le succès des arbres montrant des groupes ancestraux de rang générique a été irrésistible (voir TASSY 2011 : 96).

Pendant longtemps personne ne s'est véritablement rendu compte de la singularité de la notion de communauté de descendance vis-à-vis de celle de descendance avec modification, deux notions

certes liées mais non exactement synonymes.

C'est le cas des contemporains de DARWIN. HAECKEL (1866) lui-même, quoique darwinien militant ne fait pas grand cas de la « community of descent » qu'il ne cherche pas à traduire même si, sous le terme « Cladus », il conçoit le concept de clade. Il le fait, cependant, de façon ambiguë, parfois comme un groupe de descendance (« blutsverwandte Glieder » et « blutsverwandten Formen », c'est-à-dire parents au sens de liens du sang – ce qui est indiscutablement darwinien) mais plus souvent comme une catégorie de classification (TASSY & FISCHER 2021). Pour sa part, dans son ouvrage fondateur, HENNIG (1966), en se réclamant de DOBZHANSKY, enracine sa méthode au cœur du néodarwinisme, dans la génétique des populations contemporaine et la spéciation allopatrique. Sa seule référence à DARWIN est indirecte (tirée de l'entomologiste EDUARD UHLMANN (HENNIG 1966 : 20)), avec une affirmation, certes essentielle, selon laquelle seules les relations phylogénétiques permettent de regrouper les organismes. Lorsqu'il s'attache à définir le groupe monophylétique de façon cohérente et non ambiguë, HENNIG (1966 : 72-76) mentionne le degré relatif d'ancienneté de l'ascendance commune (« recency of common ancestry ») mais il renvoie pour cela à BIGELOW (1956) et non à DARWIN (1859 : 413) qui introduit le concept (« propinquity of descent »). Il est intéressant de constater que l'entomologiste canadien ROBERT BIGELOW ne cite dans son article que trois références, une de MAYR et deux de SIMPSON. Son objet est de réfuter l'usage de la notion de monophylie chez les deux maîtres de la systématique évolutionniste bien plus que de remonter aux origines darwiniennes. BIGELOW publiera plusieurs autres articles méthodologiques dans la revue *Systematic Zoology*, tous soutenant l'adéquation entre phylogénie et degré d'ascendance commune et constatant que la taxinomie, au contraire, se fonde sur la simple ressemblance qui n'a rien à voir avec le degré d'ascendance commune.

## La classification

Le schéma de DARWIN est un modèle valable pour tous les organismes. C'est ce qui fait son intérêt méthodologique. Néanmoins DARWIN évoque continuellement le traitement classificatoire des différenciations en les reliant à la catégorisation (« ranking ») c'est-à-dire au choix des catégories linnéennes pour tel ou tel regroupement.

Selon DARWIN (1859 : 422) : “ the natural system is genealogical in its arrangement, like a pedigree; but the degrees of modification which the different groups have undergone, have to be expressed by ranking them under different so-called genera, sub-families, families, sections, orders, and classes”, une citation largement répétée par les tenants de la systématique de l'école SIMPSON - MAYR. Il convient de traduire “have to” par “doivent”. Le langage taxinomique de DARWIN ne suit

donc pas nécessairement l'arrangement (les relations de parenté). C'est bien tout ce qu'ont retenu les tenants de la systématique évolutionniste, et même phénétique, jusqu'à oublier la construction phylogénétique qui précède la classification. MAYR (1969, 1974), se réclamant de l'orthodoxie darwinienne, a été l'avocat le plus véhément de la somme des modifications comme critère d'assignation des groupes à des catégories de rang supérieur. Il est intéressant de constater que pas une seule ligne n'est consacrée à la filiation dans l'importante préface qu'il donne à la réédition de la première édition de *On the Origin of Species* (MAYR 1964).

Pour GHISELIN (1969) dont la conception de la méthode darwinienne a rencontré un large écho et fortement influencé la philosophie des systématiciens américains, il semble également que la filiation soit un épiphénomène. Pourtant son analyse des concepts phylogénétiques de DARWIN part de la citation iconique mentionnée ci-dessus, « community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking » (voir la section « les parentés ») pour conclure que DARWIN a révolutionné la philosophie de la taxinomie en mettant en synonymie « naturel » et « généalogique » GHISELIN (1969 : 82). Plus encore il remarque que DARWIN a noté dans ses carnets « Genus must be a *true cleft* » et en déduit que « Thus to DARWIN, a taxon is real because it is a clade ('cleft') or genealogical unit » (GHISELIN 1969 : 85). On a là la base d'un raisonnement cladistique. Pourquoi alors l'ouvrage de GHISELIN a-t-il été lu selon la tradition évolutionniste de MAYR - SIMPSON ? Parce que GHISELIN (1969 : 84) insiste en parallèle sur l'indépendance, même relative, de la classification et de la phylogénie car un système classificatoire exprime plus, selon lui, que les relations généalogiques, entendre : exprime le degré de modifications. Cette concession efface tout le reste.

J'ai toujours pensé (TASSY 1983, 1991) que DARWIN parle avant tout de la classification telle qu'elle est pratiquée de son temps, telle qu'elle est pratiquée depuis toujours et telle que la comprend ses lecteurs d'alors, où l'on classe en fonction du couple ressemblance-dissemblance. Aucune classification n'a, jusqu'à DARWIN, anticipé la notion de descendance, sinon en termes d'échelle des êtres, ce qui n'a rien à voir. L'auteur de *L'Origine des espèces* n'appelle pas à une refonte des principes de la classification, mais il explique pourquoi ressemblance et dissemblance sont un sous-produit de la notion de communauté de descendance et, plus encore, n'ont de sens qu'une fois posée la topographie de la communauté de descendance (le pattern révélé par les caractéristiques des organismes (PADIAN *et al.* 1994 : 86)). GHISELIN (1969), GHISELIN & JAFFE (1973), PADIAN (1999) font grand cas de la classification des cirripèdes par DARWIN, une monographie publiée avant la sortie de *L'Origine des espèces*, qui offre un exemple grandeur nature de la pratique classificatoire darwinienne. Cette classification contient des groupes paraphylétiques, elle n'est donc pas cladistique. GHISELIN & JAFFE (1973 : 134-135) citent par ailleurs de nombreux passages de *L'Origine des espèces* liés à l'anticipation darwinienne (« our classifications will come to be, as far

as they can be so made, genealogies » (DARWIN (1859 : 486) mais aucun de ceux mentionnant la communauté de descendance. Ils concluent néanmoins que DARWIN ne faisait que formuler un système pour son temps, et ce temps-là n'était pas mûr pour une révolution taxinomique (GHISELIN & JAFFE : 138). En ce sens, MAYR et les défenseurs de la soi-disant orthodoxie darwinienne ne seraient fidèles qu'à la lettre et non à l'esprit de DARWIN.

DARWIN n'a jamais publié d'arbres de parenté de taxons classifiés. Cependant, ainsi que le souligne ARCHIBALD (2014 : 89-95), il s'est plié à cet exercice dans ses croquis de travail où il essaie de dessiner des arbres évolutifs des mammifères. Dans ces schémas ses réflexions sont indiquées autant que les taxons impliqués, ce qui les rend particulièrement précieux. J'y vois les hésitations de DARWIN à utiliser des taxons définis sur le degré de divergence, selon les pratiques traditionnelles, afin d'identifier des connexions, donc des communautés de descendance. Dans *L'Origine des espèces* il expliquera que la divergence est subséquente à la connexion. Un dessin est informatif à cet égard, celui où DARWIN envisage une connexion entre les marsupiaux et les rongeurs, quoique ses derniers soient classés dans les placentaires (ARCHIBALD 2014, fig. 4-6, p. 90). Une hétérodoxie liée à l'hypothèse selon laquelle la viscacha, un rongeur sud-américain, aurait des traits de marsupiaux que DARWIN (1859 : 430) mentionnera dans *L'Origine des espèces*, où le degré de divergence devrait céder le pas si ces traits étaient bien liés à la descendance et non à la convergence adaptative (ARCHIBALD (2014 : 92).

LECOINTRE (2009 : 211-212) insiste à juste titre sur la lecture cladistique que fait NELSON (1972b : 370) de la première édition de *On the Origin of species*, où DARWIN (1859 : 424) appuie l'exigence de monophylie en matière de classification à partir de l'exemple de l'homme, et plus précisément des races humaines : « If it could be proved that the Hottentot has descended from the Negro, I think he would be classed under the Negro group, however much he might differ in colour and other important characters from negroes ». En termes modernes on s'aventurera à traduire prudemment que si le peuple Khoïkhoï (« Hottentot ») descend d'un membre du peuple Bantou il sera classé comme Bantou, quelle que soit la divergence morphologique [même si les Bantous ne forment pas non plus un groupe]. Cet exemple est associé à deux autres, orchidées et kangourous (*id.* : 424-425), mais seul celui concernant les orchidées sera maintenu à partir de la troisième édition, peut-être parce que le premier aborde le délicat sujet des races humaines et que le troisième est une démonstration par l'absurde qui a probablement dérouté plus d'un lecteur.

L'exemple des orchidées échappe cependant à la notion de descendance car il s'agit de formes classées initialement comme des genres et qui ensuite ont été reconnues comme la même espèce, à quoi DARWIN dans les éditions ultérieures ajoute qu'il s'agit même de dimorphisme sexuel intraspécifique. L'exemple des kangourous – qualifié par DARWIN lui-même de « preposterous »

(absurde) – éclaire parfaitement le problème phylogénétique : si l'on se rendait compte, dit-il, qu'une espèce de kangourou a été produite, à la suite d'une longue suite de modifications, par un ours, alors il faudrait la classer parmi les ours ; *a fortiori* si l'on observait la naissance d'un kangourou à partir d'un utérus d'ours.

D'un point de vue taxinomique, dans *The Descent of Man*, DARWIN est encore plus explicite sur la notion de communauté de descendance et ce qu'il appelle le système généalogique : « the co-descendants of the same form must be kept together in one group, separate from the co-descendants of any other form; but if the parent-forms are related, so will be their descendants, and the two group together will form a larger group » (DARWIN 1871 : 188). On ne saurait mieux expliquer la dimension généalogique des groupes et la subordination des groupes en fonction de la descendance, de l'ancienneté relative des ancêtres. Il n'est alors plus question de concevoir des groupes classifiés sur la base du degré de modification : les groupes renferment les descendants d'une forme ancestrale. Cependant, à nouveau, « the amount of difference (...) will be expressed by such terms as genera, families, orders, and classes » (*id.*). La quantité de différence indiquerait donc le « ranking » (catégorisation). Autrement dit, la catégorisation ne se fait pas selon l'arrangement : le poids historique des classifications traditionnelles est ici patent. DARWIN insiste sur le fait que la somme des modifications a été la source de l'assignation des groupes à telle ou telle catégorie, genre, famille etc., et qu'elle l'est toujours. Il anticipe néanmoins que la généalogie, c'est-à-dire la phylogénie en viendra à prendre le dessus, comme l'explique la citation tirée de *The Descent of Man* (voir plus haut).

ALBERT GAUDRY, un auteur qui a suivi à la lettre le modèle de la filiation selon DARWIN, suit le même chemin lorsqu'il classe dans un même genre des formes non étroitement apparentées (GAUDRY 1866), créant ainsi des genres paraphylétiques, voire polyphylétiques. GAUDRY (1878 : 250) remarque pourtant finement que « lorsque les savants emploient le mot de famille naturelle, ils ne prennent pas ce mot dans son sens rigoureux ; à leurs yeux, les membres d'une famille ne représentent pas des espèces qui sont descendues les unes des autres, mais simplement des espèces qui ont des traits de ressemblance » : ressemblance et filiation ne sont pas synonymes. Toutefois, à propos de l'évolution des équidés, bien que GAUDRY reconnaisse ce qu'on appellera plus tard l'évolution en mosaïque, c'est-à-dire l'association chez une espèce de caractères primitifs et dérivés, il donne pour la classification, la priorité aux caractères primitifs (GAUDRY 1873 : 40). Mais précisément, pour GAUDRY, la nomenclature classificatoire est secondaire relativement au schéma de parenté. S'il reconnaît vis-à-vis de la parenté une certaine indépendance à la classification, GAUDRY a toujours minoré la pertinence de cette dernière (TASSY 2020).

#### **4 La communauté de descendance dans l'ombre : la part de psychologie**

## Chez les néodarwiniens

Le poids du traitement classificatoire a certainement empêché de lire sereinement les explications que donne DARWIN de son schéma (Fig. 1). On vient de le voir, non seulement peu de ses contemporains ont saisi l'importance de la « community of descent » mais HENNIG lui-même n'est pas remonté explicitement à DARWIN afin d'enraciner sa méthode.

Cependant, pour qui s'attache à nommer des taxons à partir de leur dimension phylogénétique se pose une question. Comment se fait-il que les discussions autour de la monophylie, du groupe monophylétique, du clade, au fil des décennies, des siècles même, aient achoppé sur la notion de communauté de descendance et de « co-descendants » ? Sans doute, comme il vient d'être dit, parce que DARWIN a toujours été tenu comme l'homme des processus. Par voie de conséquence, si sa conception de la parenté a été prise comme un acte fondateur, elle n'a pas donné lieu à l'exploration d'une méthodologie adéquate malgré quelques percées pionnières qui sont restées individuelles, sans guère d'échos en matière de méthode. Je pense à la recherche des caractères éventuellement « uninportant » (insignifiants) mais « indicating the lines of descent » (DARWIN 1871 : 195) à laquelle on peut relier l'analyse des caractères chez les oiseaux par GARROD en 1874 (voir O'HARA 1988) puis MITCHELL (1901) (et plus tard en paléanthropologie WEIDENREICH (1943)) qui souligne la pertinence des caractères dérivés qu'il nomme apocentriques. MITCHELL n'a été redécouvert que quatre-vingts ans plus tard par NELSON & PLATNICK (1981). Quant aux arbres construits au début du 20<sup>e</sup> siècle à partir de la hiérarchie des dichotomies, remarquablement proches du schéma darwinien, ils sont fort minoritaires dans la sphère néodarwinienne et n'évitent pas complètement les ancêtres supraspécifiques (HAY 1908, CAMP 1923), ce qui n'est pas rédhibitoire mais, surtout, ne font pas école. Quelques concepts-clés de la systématique phylogénétique sont énoncés à partir de la fin des années 1930 par le botaniste WALTER ZIMMERMANN, véritable adepte de la pensée en forme d'arbre (« tree-thinking »), un auteur qui inspirera HENNIG (voir DONOGHUE & KADEREIT 1992 et WILLMANN 2016) mais restera ignorés des néodarwiniens et de leur « new systematics » (HUXLEY 1940) : la systématique évolutionniste n'est à l'évidence pas mûre pour une méthodologie explicite ni sur une définition consensuelle de la phylogénie.

Plus tard, le non-dit sur la communauté de descendance dans les cercles de la systématique néodarwinienne est manifestement liée à la primauté accordée à la somme des différences, source des regroupements dans toutes les classifications depuis que l'on classifie, autrement dit, le poids de l'histoire. Lorsque HUXLEY (1957, 1958, 1959) veut faire œuvre de novateur en mettant en relief les

options de la classification des grades (somme des différences) et des clades (groupes monophylétiques) il se contente d'affirmer sa préférence pour l'approche gradiste. Il ne définit pas son concept de monophylie – un comble – et à aucun moment n'est évoqué le schéma de DARWIN et sa conception de la « community of descent », comme s'il était inutile de remonter aux calendes et que les leçons de DARWIN étaient obsolètes. Mais c'est bien HUXLEY plutôt que DARWIN qui est devenu obsolète. Son progressisme, sa téléologie même, qui imprègnent le grade, l'ont empêché de concevoir de façon pragmatique ou opérationnelle sa propre notion de clade.

Cependant lorsque de rares biologistes de la sphère néodarwinienne revendiquent la primauté de la parenté phylogénétique, tels HALDANE (1956) ou CROWSON (1958, 1970), ils ne font pas école. Cette dernière vision reste minoritaire jusqu'aux débats sur la cladistique dans les années 1970-1980. Entretemps la force de persuasion des pontes de la systématique dite évolutionniste, GEORGE GAYLORD SIMPSON et ERNST MAYR, est indéniable (SIMPSON 1961 ; MAYR 1969). Dans la mesure où la somme des différences prend le pas sur les branchements, il est frappant de voir comment les arbres évolutifs néodarwiniens se sont contentés de représenter des enchaînements directs de grands groupes morphologiques, à l'instar du premier schéma généalogique, celui de LAMARCK (1809). Le succès de telles représentations a culminé au cœur du 20e siècle par les schémas de groupes ancestraux donnant naissance à d'autres groupes ancestraux, comme des bulles s'épaississant et se réduisant au cours du temps en fonction de leur richesse en nombre d'espèces. Un virtuose en la matière fut le paléontologue américain ALFRED SHERWOOD ROMER, un élève de WILLIAM KING GREGORY, Ce dernier était un grand dessinateur d'arbres phylogénétiques. Citons l'un des plus remarquables, s'apparentant, de loin, à un cladogramme, celui des animaux (GREGORY 1951) reproduit par PIETSCH (2012, fig. 159 p. 220). GREGORY construit son schéma à partir de degrés de parenté inférés mais n'évite pas les relations directes entre groupes ancestraux et descendants. De la sorte il ne craint pas de dessiner les mammifères et les humains comme deux taxons en position de groupes frères ou – si l'on veut éviter le reproche d'une lecture cladistique anachronique – les humains en position de descendants des mammifères, comme si les premiers n'étaient pas des mammifères. GREGORY reste attaché à l'émergence de groupes évolués à partir de groupes primitifs et son grand œuvre s'appelle, précisément, *Evolution emerging*. Dans l'un des derniers articles publiés de son vivant, ROMER (1973) montre les classes de vertébrés comme des groupes ancestraux tout en soulignant que ces classes sont destinées à être démembrées sur des bases phylogénétiques, à l'instar de celle des poissons, la classe des Pisces ; ce qui est une façon de reconnaître que de telles images ne sont pas phylogénétiques – et pas seulement la classification qui en découle. Les controverses avec les cladistes (voir section suivante) n'ont pas fait évoluer la systématique de SIMPSON et de MAYR. Ce dernier, notamment dans son débat avec HENNIG (MAYR 1974 ; FISCHER & TASSY 2014), se focalise, en apparence, sur la transcription classificatoire et l'importance

accordée à la somme des différences. Il ira même à revendiquer la « tradition » comme principe systématique darwinien (MAYR 1991 : 122). Mais ce qui visé, plus profondément, est la méthode phylogénétique hennigienne : les véritables taxinomistes, écrit MAYR, ne classifient pas des schémas de logiciens (comprendre : des schémas dichotomiques) mais, en réalité, des groupes concrets d'organismes (MAYR 1974 : 104 ; 2014 : 33). L'usage de la monophylie par HENNIG serait une « confusion énorme » (MAYR 1974 : 104 ; 2014 : 32). Une véhémence non exempte de contradiction : reprenant le schéma de DARWIN et évoquant la somme des modifications comme critère classificatoire, MAYR (1985 : 98) reconnaît que ce schéma permet d'identifier des groupes frères (« sister groups »), une façon indirecte d'admettre qu'avec ses branchements, ses dichotomies « logiques » contestées par MAYR, le schéma ressemble plus à un cladogramme que n'importe quel arbre néodarwinien du 20<sup>e</sup> siècle. RIEPPEL (2011 : 103) répondant aux microbiologistes qui remettent en cause la notion d'arbre au profit du réseau, défend la dichotomie hennigienne comme la racine de la pensée en forme d'arbre (« tree thinking ») mais il ne fait pas remonter cette racine au schéma darwinien. L'année précédente, RIEPPEL (2010) à propos d'arbres et de réseaux aura évoqué le célèbre croquis de travail de DARWIN, un arbre griffonné associé à l'expression « I think », sans pour autant mentionner la « community of descent ».

SIMPSON, plus prudent que MAYR, a toujours pour sa part défendu la notion de degré d'ancienneté de l'ascendance commune et reconnaît l'intérêt de présenter la phylogénie selon le principe dichotomique hennigien (SIMPSON 1975 : 13-14), même s'il reste persuadé que la transcription de la phylogénie dans une classification est impraticable. Cependant l'heuristique de la « community of descent » semble ignorée et les éclaircissements apportés par DARWIN tout autant. Comme s'il suffisait d'avancer que la classification phylogénétique étant impraticable il n'est donc pas nécessaire de construire des arbres montrant des communautés de descendance.

De ce fait, la systématique évolutionniste de l'école SIMPSON - MAYR s'était tout simplement privée de rechercher une méthode explicite de construction d'hypothèses de parenté.

On ne peut s'empêcher d'envisager une part de psychologie dans cette minimisation constante des successions de branchements assimilés à une logique non darwinienne. Que les contemporains de DARWIN aient été incapables de « penser arbre », ou penser la dichotomie, si l'on préfère, est facile à admettre. Mais les néodarwiniens ? A regarder de près les arguments avancés par MAYR on ne peut s'empêcher de déceler chez lui une stratégie d'évitement du concept de communauté de descendance. Ce n'est qu'en s'abstenant de commenter cette notion que l'on peut pourfendre la logique des dichotomies et évacuer la séquence des branchements, les degrés d'ascendance commune. Sinon, le schéma de DARWIN deviendrait la référence d'une approche phylogénétique qui doit tout à la cladistique. D'où l'emphase donnée par MAYR sur la logique qui n'a rien à faire avec

les êtres concrets, ces derniers étant niveaux d'évolution, des grades, dûment classifiés, et non des communautés de descendance. Comme si la classification devait effacer le schéma porteur de source d'information initiale : l'hypothèse de parenté. L'hypothèse : c'est sans doute cette notion qui est au centre du problème. La descendance et son image ne sont pas des observations mais des hypothèses et pour nombre de naturalistes le statut de l'hypothèse est l'affaire des philosophes et non des scientifiques.

Chez les cladistes

Les débats autour de la cladistique au début de années 1970 sont principalement initiés dans la revue *Systematic Zoology* (devenue depuis *Systematic Biology*) par GARETH NELSON qui voit dans le livre de HENNIG le remède pour sortir du carcan de la systématique de SIMPSON et de MAYR (NELSON 1970, 1971, 1972a, 1972b). A la suite de HENNIG (1965, 1966) et de BRUNDIN (1966) on aurait pu penser que les années 1970 consacraient rapidement la « communauté de descendance » comme le concept clé de la phylogénétique. Il n'en a pas été ainsi. CROWSON (1970 : 95) dans le chapitre 9 de son livre *Classification and Biology*, consacré à la phylogénie et au fondement de la classification, explique ce peuvent être une classification naturelle et un groupe naturel en se référant à la monophylie selon HENNIG, définie de façon rigoureuse (« stringently way »). Le chapitre s'ouvre cependant sur la citation de DARWIN selon laquelle les classifications deviendront des généalogies ; mais point de citation de la « community of descent ». Dans une analyse anatomique de téléostéens, GREENWOOD & ROSEN (1971 : 39) appliquent la notion de monophylie en référence à la « propinquity of descent » mais pas à la « community of descent ». Même chose avec la synthèse de BONDE (1975 : 295) qui impressionna plus d'un paléontologue mais qui cite la « recency of common ancestry » au travers de BIGELOW et de HENNIG, non de DARWIN.

NELSON, de son côté, sort des sentiers battus et relie HENNIG à DARWIN en réfutant l'emphase faite par la systématique évolutionniste sur la somme des modifications au détriment de la parenté. Si aucun systématicien n'ignore alors l'anticipation darwinienne (nos classifications deviendront des généalogies), NELSON (1972b : 370) cite explicitement la « community of descent » dans le passage évoqué plus haut (section « les parentés » de la troisième partie) et ajoute : « there is little basis for equivocation about the meaning of his [DARWIN] argument ». Mauvaise anticipation : l'école évolutionniste ne se souciera pas de retourner au chapitre XIII de *L'Origine des espèces*. MAYR (1997) continuera de batailler contre la « cladification » de la biologie.

A propos de la monophylie, les cladistes se restreindront à se réclamer à HENNIG (ou à HAECKEL en insistant sur la parenté entre les deux (voir notamment les souvenirs polémiques de FARRIS (2018 :

697) et critiqueront SIMPSON et MAYR avec constance, sans éprouver le besoin de remonter à DARWIN comme si l'évolutionnisme néodarwinien avait définitivement phagocyté la généalogie darwinienne, ou bien comme s'il fallait éviter, en se référant à DARWIN, de donner un coup de vieux à la jeune cladistique. Il s'agit alors d'explorer les perspectives offertes par les ouvrages de HENNIG (1966) et de BRUNDIN (1966), pas de remonter aux calendes. Les articles, fort pédagogiques, de SCHAEFFER *et al.* (1972), de CRACRAFT (1981) et d'ELDREDGE & NOVACEK (1985) en sont la parfaite expression. DARWIN, l'homme de la descendance, n'est présent qu'en toile de fond et lorsqu'il est cité (ELDREDGE & NOVACEK 1985 : 67) c'est par le prisme de l'analyse cladistique contemporaine en affirmant que Darwin a montré que les homologues étaient subordonnées, imbriquées (« homologues are nested »), expression que l'on ne trouve pas de façon explicite chez DARWIN. La « communauté de descendance », nécessairement sous-entendue par l'affirmation d'ELDREDGE & NOVACEK, n'est pas évoquée.

En 1983 j'avais remarqué que ce qu'il manquait à la notion de communauté de descendance était le degré d'ancienneté de l'ascendance commune (« propinquity of descent ») (TASSY 1983 : 263). J'avais tort puisque DARWIN lui-même relie les deux notions. De fait, le degré d'ancienneté de l'ascendance commune (« propinquity of descent ») est le critère d'identification du groupe, la communauté de descendance (« community of descent ») étant le groupe lui-même. DUPUIS (1986 : 231) le souligne avec force lorsqu'il conclut de sa lecture de DARWIN qu'une fois admise l'extrapolation d'une lignée à partir d'un organisme porteur de caractères (la base de la construction taxinomique), les affinités réelles sont l'expression de la continuité par héritage, c'est-à-dire la communauté de descendance.

Evoquant les pratiques des systématiciens évolutionnistes (« gradistes ») et phénéticiens en lien avec leur lecture du darwinisme, DUPUIS (1986 : 220) trouve quelques clés dans l'œuvre de DARWIN elle-même : « Ces malentendus tiennent peut-être à ce que DARWIN, après avoir longuement démontré la descendance, ne s'est pas assez arrêté aux présupposés et détails des procédures taxinomiques, qu'il renvoie au surplus à son avant-dernier chapitre. Son plaidoyer en faveur de l'arrangement généalogique exigeait, à tout le moins, plus de précisions sur la nature des unités passibles d'arrangements ». Cela suffit-il pour expliquer l'oubli dans lequel était tombée la communauté de descendance ?

Si DARWIN a d'abord été mal lu, il a été relativement oublié au moment de la mise en place des concepts phylogénétiques hennigiens, comme si le naturaliste du 19<sup>e</sup> siècle ne pouvait être au cœur des controverses de la fin du 20<sup>e</sup>, sauf à cultiver l'anachronisme. D'autre part, pour ceux qui l'ont lu, peut-être à la suite de l'injonction de NELSON (1972b), il était difficile d'admettre que, sur le plan de la phylogénétique, le siècle du néodarwinisme était un siècle d'inadvertance, voire d'ignorance.

La sociologie et la psychologie jouent un rôle certain dans les débats autour de la phylogénétique. La lecture de DARWIN a été tellement marquée par le plaidoyer pour la sélection naturelle que la part phylogénétique a été minorée voire ignorée. Les pontifes de l'évolutionnisme n'ont manifestement jamais voulu admettre qu'il existait une autre lecture des chapitres IV et XIII de *L'Origine des espèces*, non seulement autre mais surtout plus appropriée. Les remarques de NELSON dans les années 1970 étaient celles d'un jeune systématicien qui, pour certains collègues attirés par la facilité, n'avait d'autre but de « se faire les dents » sur des sommités incontestables, un moyen spectaculaire de se faire connaître : la contestation des figures de premier plan de la théorie synthétique de l'évolution n'était pas de mise. Selon des modalités comparables dans tous les pays (pour la France voir TASSY 2005, 2016) les arguments d'autorité ont caractérisé une vingtaine d'années de débats autant, sinon plus, que la réflexion.

### **Conclusion : *Bis repetita***

Lorsque HENNIG publie en anglais *Phylogenetic Systematics* (HENNIG 1965, 1966) toute une génération de systématiciens, d'évolutionnistes anglophones découvre une autre façon de pratiquer la systématique, bien différente des approches évolutionniste et phénétique qui dominaient à l'époque, notamment aux USA. (Rappelons que *Phylogenetic Systematics* n'est pas la traduction de *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (HENNIG 1950) mais une nouvelle version écrite par HENNIG au début des années soixante.) Cela a donné la cladistique qui doit beaucoup aux textes fondateurs des cladistes américains NELSON, WILEY, CRACRAFT, FARRIS, etc.

La communauté de descendance selon DARWIN (1859 : 420-426), composée de tous les descendants d'une espèce, telle qu'elle est analysée dans le présent article permet trois conclusions :

- 1) elle décrit un cladogramme inscrit dans la dimension temporelle ;
- 2) elle affirme la totalité de descendance (« all the modified descendants from A » : DARWIN anticipe le groupe monophylétique, le clade ;
- 3) en reliant la parenté aux caractères, c'est-à-dire aux caractères partagés par les descendants et hérités de l'ancêtre commun (« something in common »), il pointe vers la notion de synapomorphie – même si elle est au-delà de sa vision des caractères – et qui attendra près d'un siècle avant de cristalliser (HENNIG 1953).

En cladistique le rôle du caractère à son niveau d'apomorphie permet à la fois d'identifier un clade par un caractère (ou plus) et d'assimiler identification et diagnose ; un rôle qui est probablement en droite ligne de l'approche darwinienne, un point de vue partagé par des visions contradictoires de la classification phylogénétique (WENZEL *et al.* 2004 ; LAURIN 2005). Les évolutionnistes non

cladistes, à l'instar de MAYR, s'intéressent aux effets de la sélection naturelle, c'est-à-dire à la production de la diversité sans chercher à identifier le résultat qui se trouve être la communauté de descendance, autrement dit, le clade.

*In fine*, DARWIN (1859 : 421) ne craint d'énoncer ce qui nous apparaît aujourd'hui comme un truisme. Si les descendants de A ou de I (Fig.1) ont éprouvé des modifications telles qu'elles ont effacé les caractères hérités de A ou de I, « in this case, their places in a natural classification will have been more or less completely lost, – as sometimes seems to have occurred with existing organisms ». Autrement dit, si c'est le cas pour des formes actuelles, des fossiles avec leurs différentes combinaisons de caractères peuvent en principe remplir les vides. C'est une nouvelle façon de pointer l'analyse des caractères. Un siècle plus tard, HENNIG (1966 : 211-212 ; fig. 63) n'hésitera pas non plus à proposer un modèle où les caractères hérités ne peuvent pas être décelés par l'analyse et par voie de conséquence l'hypothèse phylogénétique ne peut pas être émise. HENNIG aurait pu conclure par une citation de DARWIN (1859 : 486) : « We possess no pedigree or armorial bearings; and we have to discover and trace the many diverging lines of descent in our natural genealogies, by characters of any kind which have long been inherited' ». On peut voir dans cette façon de penser le véritable empirisme des phylogénéticiens.

Que le grade ait plus d'attrait que le clade pour les tenants de la classification dite évolutionniste est une chose, que ces derniers aient été incapables de définir clairement ce qu'est un clade en est une autre, bien différente (TASSY & FISCHER 2021). Un siècle d'incompréhension et d'omission mérite une tentative d'explication, qui tient à l'épistémologie et à la psychologie. Les naturalistes qui se sont intéressés à l'évolution étaient avant tout des pragmatiques, cherchant le « fait » avant tout. Les fossiles et la position stratigraphique sont les « faits » des paléontologues mais non les liens, contrairement à ce qu'avait enseigné DEPERET (1907) – voir notamment TASSY (1991, 2018). Les liens sont affaire d'hypothèse et participent à la construction d'une théorie. La communauté de descendance est donc une inférence qui induit une hypothèse. Tout, en phylogénétique, est hypothèse : hypothèse sur les états de caractère, sur leur partage et sur les parentés. Longtemps les naturalistes n'ont pas adhéré à cette conception de la connaissance scientifique appliquée à la théorie de l'évolution.

Sur le plan psychologique la majorité des évolutionnistes du 20e siècle étaient des progressistes, en ce sens que l'évolution était vue comme une accumulation de progrès biologique, d'où la construction de groupes évolués émergents de groupes primitifs (et non de groupes frères, de communautés de descendance), d'où les Psychozoa de JULIAN HUXLEY, les anagenèses de BERNHARD RENSCH, l'orthogenèse de TEILHARD DE CHARDIN.

DARWIN a été révolutionnaire. Non seulement avec son élaboration de la sélection naturelle mais

aussi en matière de filiation. Sans doute est-il possible de répéter le mot de PROVINE (1983 : 113), « la révolution darwinienne doit encore s'effectuer », en l'appliquant à l'histoire des sciences. L'incompréhension en systématique de la notion de « community of descent » est ancienne mais se pare régulièrement de nouveaux développements au travers des vicissitudes des acceptions des notions de clade et de cladogramme (BROWER 2016). Il reste à vérifier si cette incompréhension – le grand mystère de la littérature évolutionniste postdarwinienne, non véritablement résolu malgré les quelques pistes avancées dans cet article – n'a pas perduré dans la biologie du 21<sup>e</sup> siècle, au-delà des cercles restreints des systématiciens et des phylogénéticiens, voire en leur sein.

## Remerciements

Cet article est issu de conversations riches et enthousiastes (et peut-être kantiennes) avec MARTIN FISCHER sur ce que nous pouvons savoir sur les notions de clade et de cladogramme. Plus concrètement il est né de la fusion d'une conférence donnée à l'Académie des sciences, inscriptions de belles-lettres de Toulouse le mars 2022, à l'invitation d'YVES LE PESTIPON et de MARC LAFONTAN, intitulée « L'évolution biologique : pourquoi la cladistique ? » et d'un article non publié intitulé « Darwin et le premier cladogramme » ; ce dernier avait bénéficié à divers stades de son élaboration des commentaires de PIERRE-OLIVIER ANTOINE, PHILIPPE JANVIER, MICHEL LAURIN, GUILLAUME LECOINTRE et JOHN WENZEL. Quoique totalement opposés à ma lecture de la notion de « communauté de descendance », KEVIN PADIAN et KEVIN DE QUEIROZ m'ont apporté des critiques constructives concernant le manuscrit « Darwin et le premier cladogramme » dont le présent article a certainement bénéficié. Tous mes remerciements à ANNE HAURADOU pour son aide bibliographique au Muséum de Toulouse. Merci à CHLOE BASILE-BARRIEL pour son aide artistique. La dernière version du présent article a pu être formalisée grâce à l'aide efficace et bienveillante de VERONIQUE BARRIEL.

## Références

- ARCHIBALD, J.D. 2014. – *Aristotle's ladder, Darwin's tree. The evolution of visual metaphors for biological order*. Columbia University Press, New York.
- BIGELOW, R.S. 1956. – Monophyletic classification and evolution. *Systematic Zoology* 5 : 145-146.
- BONDE, N. 1975. – Origin of "higher groups": viewpoints of phylogenetic systematics. *In : Problèmes actuels de paléontologie – Evolution des vertébrés*. Colloque international du C.N.R.S. n°218 (Paris, 4-9 juin 1973), Editions du C.N.R.S., Paris, 293-324.
- BROWER, A.V.Z. 2016. – What is a cladogram and what is not? *Cladistics*, 32 : 573-576.
- BROWER, A.V.Z. & R.T. SCHUH. 2021. – *Biological Systematics: Principles and applications. Third edition*. Cornell University Press, Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- BRUNDIN L. 1966. – Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteninae and the austral Heptagytiae. *Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar*, ser. 4, 11 : 1-472
- CAMIN, J.H. & R.R. SOKAL. 1965. – A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19 : 311-326.
- CAMP, C.L. 1923. – Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural*

*History* 48 : 289-481.

CRACRAFT, J. 1981. – Pattern and process in paleobiology : the role of cladistic analysis in systematic paleontology. *Palaeobiology* 7 : 456-468

CROWSON, R.A. 1958. – Darwin and classification. In : S.A. BARNETT (ed.) *A Century of Darwin*, Harvard University Press, Cambridge, pp. 102-129 (cité par NELSON 1972b).

CROWSON, R.A. 1970. – *Classification and Biology*. Heinemann Educational Publishers, London.

DARLU, P., P. TASSY, C. D'HAESE & R. ZARAGUËTA I BAGILS R. 2019. – *La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes (nouvelle édition revue et augmentée)*. Editions Matériologiques, Paris.

DARWIN, C. 1859. – *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.

DARWIN, C. 1862. – *De l'Origine des espèces ou des lois du progrès chez les êtres organisés*.

Guillaumin et Cie et Victor Masson et fils, Paris (traduit par CLEMENCE ROYER sur la 3ème édition anglaise).

DARWIN, C. 1871. – *The Descent of Man, and selection in relation to sex. Volume 1*. John Murray, London (fac simulé de 1981 en un seul volume, introduit par J.T. BONNER & R.M. MAY, Princeton University Press).

DARWIN, C. 1872. – *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. 6<sup>th</sup> Edition. John Murray, London.

DEPÉRET, C. 1907. – *Les transformations du monde animal*. Flammarion, Paris.

DONOGHUE, M.J. & J.W. KADEREIT. 1992. – Walter Zimmermann and the growth of phylogenetic theory. *Systematic Biology* 41 : 74-85.

DUPUIS, C. 1984. – Haeckel or Hennig? The gordian knot of characters, development, and procedures in phylogeny. *Human Development* 27 : 262-267.

DUPUIS, C. 1986. – Darwin et les taxinomies d'aujourd'hui. In : P. TASSY (ed.) *L'Ordre et la Diversité du Vivant*. Fayard/Fondation Diderot, Paris, pp. 215-240.

DUPUIS, C. 1993. – Permanence et Actualité de la systématique – III. Regards épistémologiques sur la taxinomie cladiste. Adresse à la XIe session de la Willi Hennig Society (Paris 1992). *Cahiers des naturalistes* 48 (1992) : 29-53.

DURIS, P. 2019. – Flourens lecteur de Darwin (ou de Clémence Royer ?) : à propos de son examen du livre de M. Darwin sur l'origine des espèces (1864). In : G. SEGINGER & T. KLINKERT (eds) *Littérature française et savoirs biologiques au XIXe siècle*. De Gruyter, Berlin-Boston, pp. 61-77.

ELDREDGE, N. & NOVACEK M.J. 1985. – Systematics and paleobiology. *Paleobiology* 11 : 65-74.

FARRIS, J.S. 1990. – Haeckel, history and Hull. *Systematic Zoology* 39 : 81-88.

FARRIS, J.S. 2018. – Processed science. *Cladistics* 34 : 684-701.

- FISCHER, M.S. & P. TASSY P. (eds) 2014. – *Analyse cladistique : le débat Mayr-Hennig de 1974*. Biosystema 29, Editions Matériologiques, Paris.
- FRAYSSE, G. 1983. – Clémence Royer (1902), lecture de Darwin et regard féministe. *Raison présente* 67 : 87-101.
- GAUDRY, A. 1866. – *Considérations générales sur les animaux fossiles de Pikermi*. F. Savy, Paris.
- GAUDRY, A. 1873. – Vertébrés fossiles du mont Léberon. In : A. GAUDRY, P. FISCHER & R. TOURNOUËR, *Animaux fossiles du Mont Léberon (Vaucluse)*, F. Savy, Paris, pp. 5-112.
- GAUDRY, A. 1878. – *Les Enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires*. F. Savy, Paris.
- GAYON, J. 2009. – Mort ou persistance du darwinisme ? Regard d'un épistémologue. *Comptes Rendus Palévol* 8 : 321-340.
- GHISELIN, M.T. 1969. – *The triumph of the Darwinian method*. University of California Press, Berkeley.
- GHISELIN, M.T. & L. JAFFE. 1973. – Phylogenetic classification in Darwin's Monograph on the subclass Cirripedia. *Systematic Zoology* 22 : 132-140.
- GOULD, S.J. 2002. – *The Structure of evolutionary theory*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- GOULD, S.J. 2006. – *La structure de la théorie de l'évolution*. Gallimard, Paris. (Traduction par MARCEL BLANC de la référence GOULD 2002).
- GREENWOOD, P.H. & D.E. ROSEN. 1971. – Notes on the structure and relationships of the Alepocephaloid fishes. *American Museum Novitates* 2473 : 1-41.
- GREGORY, W.K. 1951. – *Evolution emerging: a survey of changing patterns from primeval life to man*. The Macmillan Company, New York.
- HAECKEL, E. 1866. – *Generelle Morphologie*. Reimer, Berlin.
- HAECKEL, E. 1884. – *Histoire de la création naturelle*. Reinwald, Paris (3e édition française, traduite par C. LETOURNEAU sur la 7<sup>e</sup> édition allemande de *Näturlische Schöpfungsgeschichte* Reimer, Berlin).
- HALDANE, J. B. S. 1956. – Can a species concept be justified? In : P. C. SYLVESTER-BRADLEY (ed.) *The Species Concept in Palaeontology*, The Systematics Association, London, pp. 95-96.
- HAY, O.P. 1908. – The fossil turtles of North America. *Carnegie Institute of Washington Publication* 75 : 1-568.
- HENNIG, W. 1950. – *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. 1953. – Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beiträge zur Entomologie* 3 : 1-85.

- HENNIG, W. 1957. – Systematik und Phylogese. In : H.-J. HANNEMANN (ed.) *Bericht über die Hundertjahrfeier der Deutschen Entomologischen Gesellschaft Berlin, 1956*. Akademie Verlag, Berlin, pp. 50-71.
- HENNIG, W. 1965. – Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology* 10 : 97-116.
- HENNIG, W. 1966. – *Phylogenetic Systematics*. The University of Illinois Press, Urbana.
- HUXLEY, J. (ed.) 1940. – *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- HUXLEY, J. 1957. – The three types of evolutionary process. *Nature* 180 : 454-455.
- HUXLEY, J. 1958. – Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. In : O. HEDBERG (ed.), *Systematics of today*. Uppsala Universitets Årsskrift 6 : 21-39.
- HUXLEY, J. 1959. – Clades and grades. In : A.J. CAIN (ed.), *Function and taxonomic importance*. The Systematics Association, London, pp. 21-22.
- LAMARCK, J.B. MONET DE. 1809. – *Philosophie zoologique. Tome second*. Dentu, Paris.
- LAURIN, M. 2005. – Dites oui au Phylocode. *Bulletin de la Société Française de Systématique* 34 : 25-31.
- LECOINTRE, G. 2009. – Notion : Filiation. In : T. HEAMS, P. HUNEMAN, G. LECOINTRE & M. SILBERSTEIN (eds), *Les Mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*. Editions Syllepse, Paris, pp. 175-223 (réédition en 2011, Editions Matériologiques, Paris).
- LECOINTRE, G. 2015. – « Arbori-culture » : une typologie des « arbres » dans la culture phylogénétique, In : P. MARTIN, S. NADOT & C. DAUGERON (eds) *L'arbre du vivant, trente ans de systématique*. Biosystema 30, Editions Matériologiques, Paris : 113-132.
- LIEBERMAN, B.S. & E.S. VRBA. 2005. – Stephen Jay Gould on species selection: 30 years of insight. *Paleobiology* 31 (supplement) : 113-121.
- MAYR, E. 1964. – Introduction. In : *Charles Darwin, On the Origin of Species. A Facsimile of the first edition*. Harvard University Press, Cambridge : vii-xxvii.
- MAYR, E. 1965. – Numerical phenetics and taxonomic theory. *Systematic Zoology* 14 : 73-97.
- MAYR, E. 1969. – *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- MAYR, E. 1974. – Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 279-294.
- MAYR, E. 1985. – Darwin and the definition of phylogeny. *Systematic Zoology* 34 : 97-98.
- MAYR, E. 1991. – More natural classification. *Nature* 353 : 122.
- MAYR, E. 1997. *This is biology*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- MAYR, E. 2014. – Analyse cladistique ou classification cladistique ? In : M.S. FISCHER & P. TASSY (eds), *Analyse cladistique : le débat Mayr-Hennig de 1974*. Biosystema 29, Editions Matériologiques, Paris : 13-70 (traduction de MAYR 1974).

- MITCHELL, P.C. 1901. – On the intestinal tract of birds. With remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Transactions of the Linnean Society of London, Zoology* 8 : 173-275.
- NELSON, G.J. 1970. – Outline of a theory of comparative biology. *Systematic Zoology* 19 : 373-384.
- NELSON, G.J. 1971. – « Cladism » as a philosophy of classification *Systematic Zoology* : 373-376
- NELSON, G.J. 1972a. – Phylogenetic relationship and classification *Systematic Zoology* : 227-231
- NELSON, G.J. 1972b. – Comments on Hennig's 'Phylogenetic Systematics' and its influence on ichthyology. *Systematic Zoology* 21 : 364-374.
- NELSON, G.J. & N. PLATNICK 1981. – *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. Columbia University Press.
- NEUMAYR, M. 1873. – Die Fauna des Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. *Herausgegeben von der k. k. geologischen Reichsanstalt* 5 : 141-257.
- O'HARA, R.J. 1988. – Diagrammatic classification of birds (1819-1901): Views of the natural system in 19<sup>th</sup> century-British ornithology. *In* : H. OUELLET (ed.) Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, National Museum of natural Sciences, Ottawa, pp. 2746-2759.
- PADIAN, K. 1999. – Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Systematic Biology* 48 : 352-364.
- PADIAN, K., D.R. LINDBERG & P.D. POLLY. 1994. – Cladistics and the fossil record: the use of history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 22 : 63-91.
- PIETSCH, T.W. 2012. – *Trees of life*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- PROVINE, W.B. 1983. – Mécanisme, dessein et éthique : la révolution darwinienne inachevée. *In* : Y. CONRY (ed.) *De Darwin au Darwinisme : Science et Idéologie*. Vrin, Paris, pp. 113-121.
- RIEPEL, O. 2010. – The series, the network, and the tree: changing metaphors. *Biology & Philosophy* 25 : 475-496.
- RIEPEL, O. 2011. – Willi Hennig's dichotomization of nature. *Cladistics* 27 : 103-112
- ROMER, A.S. 1973. – L'origine des classes des vertébrés. *La Recherche* 33 : 347-361.
- SCHAEFFER, B., M.K. HECHT & N. ELDREDGE. 1972 – Phylogeny and paleontology. *In*: T. DOBZHANSKY, M.K. HECHT & W.C. STEERE (eds), *Evolutionary biology* 6, Springer, New York : 31-46.
- SIMPSON, G.G. 1961. – *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G.G. 1975. – Recent advances in methods of phylogenetic inference. *In* : W.P. LUCKETT & F.S. SZALAY (eds), *Phylogeny of the Primates: an interdisciplinary approach*, Plenum Press, New York, pp. 3-19.
- STANLEY, S.M. 1975. – A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 72 : 646-650

- STANLEY, S.M. 1979. – *Macroevolution. Pattern and Process*. W. H. Freeman, San Francisco.
- TASSY, P. 1983. – Actualité de la classification zoologique selon Darwin. *In* : Y. CONRY (ed.) *De Darwin au Darwinisme : Science et Idéologie*. Vrin, Paris, pp. 262-273.
- TASSY, P. 1991. – *L'Arbre à remonter le temps*. Christian Bourgois, Paris.
- TASSY, P. 2005. – La systématique contemporaine : les modalités de sa renaissance. *Bulletin d'Histoire et d'épistémologie des sciences de la vie* 11 (2004) : 193-217.
- TASSY, P. 2006. – Albert Gaudry et l'émergence de la paléontologie darwinienne au XIX<sup>e</sup> siècle. *Annales de Paléontologie* 92 : 41-70.
- TASSY, P. 2011. – Trees before and after Darwin. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49 : 89-101.
- TASSY, P. 2016. – Hennigian systematics in France, a historical approach with glimpses of sociology. *In* : D.M. WILLIAMS, M. SCHMITT & Q. WHEELER (eds), *The Future of Phylogenetic Systematics: The Legacy of Willi Hennig*. The Systematics Association, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 70-87.
- TASSY, P. 2018. – *Une histoire d'évolution*. Le Pommier, Paris.
- TASSY, P. 2020. – *L'évolution au Muséum. Albert Gaudry*. Editions Matériologiques, Paris.
- TASSY, P. & M.S. FISCHER. 2021. – Cladus and clade: a taxonomic odyssey. *Theory in Biosciences* 140 : 77-85.
- VAN PUTTEN, K. 2020. – Trees, coral, and seaweed: an interpretation of sketches found in Darwin's papers. *Journal of the History of Biology* 53 : 5-44.
- WEIDENREICH, F. 1943. –The skull of *Sinanthropus pekinensis*; a comparative study on a primitive hominid skull. *Palaeontologia Sinica*, N.S., D 10: 1-484.
- WENZEL, J.W., K.C. NIXON & G. CUCCODORO. 2004. – Dites non au Phylocode ! *Bulletin de la Société Française de Systématique* 31: 19-23
- WILLIAMS, D.M. & M.C. EBACH. 2009. – What, exactly, is cladistics? Re-writing the history of systematics and biogeography. *Acta Biotheoretica* 57 : 249-268.
- WILLIAMS, D.M. & M.C. EBACH. 2020. – *Cladistics. A Guide to Biological Classification. Third Edition*. Cambridge University Press-Systematic Association Special Volume Series, Cambridge, UK.
- WILLMANN, R. 2016. – The evolution of Willi Hennig's phylogenetic considerations. *In* : D.M. WILLIAMS, M. SCHMITT & Q. WHEELER (eds), *The Future of phylogenetic systematics: the legacy of Willi Hennig*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 128-199.

## Légende de la figure 1

L'image de la descendance avec modification tirée de DARWIN (1859). Sur onze espèces ancestrales (A-L), trois persistent (A, F, I) sous la forme de quinze descendants : les huit descendants de A ( $a^{14}$ - $m^{14}$ ), le seul descendant de F ( $F^{14}$ ) et les six descendants de I ( $n^{14}$ - $z^{14}$ ). Les lignes horizontales sont aussi bien des générations que des strates géologiques. Les branchements sont nombreux au cours de l'évolution de A et de I ; au contraire, F ne se subdivise pas et reste à l'identique. L'évolution est irrégulière en termes de branchements et d'extinctions mais le pattern de monophylie est le même, quelles que soient les époques : que, par exemple, la communauté de descendance de A, par exemple, ait deux descendants ( $a^1$  et  $m^1$  à l'époque I) ou huit ( $a^{14}$ - $m^{14}$ , à l'époque XIV).

## Légende de la figure 2

Relations de parenté des huit descendants de A ( $a^{14}$  à  $m^{14}$ ) vivant à l'époque XIV (voir figure 1) représentées sous la forme d'un cladogramme. Le pattern des ascendances et les communautés de descendance des figures 1 et 2 sont les mêmes ; les deux images sont congruentes. En cladistique, la trifurcation est le plus souvent signe d'une absence de résolution plutôt qu'une hypothèse de spéciation multiple. Elle correspond à la zone blanche de la figure 1 en raison de la simplification introduite par DARWIN (1859 : 118, « condensed and simplified form »). Les deux expressions de la non-résolution sont elles aussi congruentes.



