



HAL
open science

L'avènement du PhyloCode : La conséquence logique de millénaires d'évolution de la nomenclature biologique ?

Michel Laurin

► **To cite this version:**

Michel Laurin. L'avènement du PhyloCode : La conséquence logique de millénaires d'évolution de la nomenclature biologique ?. Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse, 2023, 159, pp.15-29. hal-04521911

HAL Id: hal-04521911

<https://hal.science/hal-04521911>

Submitted on 26 Mar 2024

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

L'avènement du *PhyloCode* : La conséquence logique de millénaires d'évolution de la nomenclature biologique¹ ?

par Michel Laurin

Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), UMR 7207, CNRS/MNHN/SU, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 (France)
E-Mail : michel.laurin@mnhn.fr

Tous les systématiciens utilisent la nomenclature biologique, soit pour déterminer quel est le nom correct du taxon auquel appartient un spécimen, soit pour nommer un nouveau taxon. Mais saviez-vous que notre système de nomenclature est le fruit d'une longue évolution qui se déroule encore sous nos yeux ? Tous les peuples indigènes vivant encore au moins en partie de chasse, pêche et cueillette dans des environnements à grande biodiversité ont des nomenclatures biologiques et des taxonomies (BERLIN 2014) très élaborées (bien plus que celle des citadins moyens). Les similitudes entre ces nomenclatures et taxonomies, qu'on peut considérer en quelques sorte des « synapomorphies culturelles », suggèrent une origine lointaine, probablement préhistorique et remontant à plusieurs millénaires, avant que ces peuples se dispersent sur tous les continents de la planète (sauf l'Antarctique). Selon quelques pionniers de l'ethnobiologie comme Brent Berlin et Peter Raven (entre autres), ces nomenclatures incluraient des rangs cryptiques, qui ne sont jamais mentionnés par les indigènes utilisant ces ethnotaxonomies (BERLIN 2014, LAURIN 2023). On les appelle généralement « rangs ethnotaxonomiques », même s'ils sont plutôt nomenclaturaux que taxonomiques. On reconnaît généralement des taxons de rangs variété, espèce, genre, et des taxons d'au moins trois rangs supérieurs (BERLIN 2014). Ceci rappelle vaguement les catégories linnéennes (RAVEN *et al.* 1971), mais les rangs des taxons dans ces deux types de nomenclature (linnéenne et ethnobiologique) ne correspondent pas (LAURIN 2023) ; ainsi, des taxons considérés comme des familles en nomenclature linnéenne pourraient être attribués, dans diverses nomenclatures indigènes, à des catégories variées. L'existence de tels rangs ethnotaxonomiques a été postulée chez divers peuples, tels que les Mayas Tzeltal du sud du Mexique et les Fore de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Mais existent-ils bien, ou sont-ils le fruit de l'imagination d'ethnobiologistes trop enclins à s'inspirer de la nomenclature linnéenne, qui incarnait alors seule la nomenclature biologique scientifique, faute d'alternatives (LAURIN 2023) ?

Sans doute bien plus tard, Aristote fonda la zoologie et proposa une taxonomie et une nomenclature qui influença profondément les zoologistes jusqu'au XVI^e siècle au moins. Pas surprenant, car par certains aspects, la taxonomie et la nomenclature zoologique d'Aristote étaient supérieures à celles de Linné ! Par exemple, son taxon *ichthyes* (qui a donné « ichthyen » et est devenu *Pisces*, par l'intermédiaire du Latin) incluait une dichotomie basale entre *kalymmata* (téléostéens) et *selache* (sélaciens), ce qui est assez proche de la taxonomie actuelle, qui reconnaît encore ces deux clades, sauf que les téléostéens sont plus proches des tétrapodes (au sein des ostiéchthyens) que des sélaciens. LINNÉ (1758 : 196) plaça les sélaciens parmi les amphibiens, dans le taxon *Nantes*, avec les lamproies et l'esturgeon, mélangeant ainsi des taxons dont on considère aujourd'hui qu'ils appartiennent à des taxons très distants, comme les cyclostomes (lamproie), chondrichthyens (sélaciens), actinoptérygiens (téléostéens et esturgeon) et tétrapodes (amphibiens) ! Aristote devait être un bon naturaliste, car une analyse phylogénétique par parcimonie d'une matrice de données codée d'après son *Histoire des Animaux* retrouve beaucoup de taxons qu'il reconnaissait, dont certains sont encore valides, tels que *Selachii* évoqué ci-dessus, mais aussi *Gnathostomata*, *Ruminantia*, *Diptera* et *Malacostraca* (entre autres), qui furent nommés différemment par Aristote (LAURIN & HUMAR 2022). Tout ceci est assez surprenant, car certains auteurs pensent qu'Aristote ne cherchait pas vraiment à proposer une nouvelle taxonomie (PELLEGRIN 1986), mais qu'il avait besoin de classer les animaux pour décrire leurs caractères. Une anomalie remarquée récemment est que les spécialistes d'Aristote n'évoquent pas de rangs ethnotaxonomiques (LAURIN 2023). C'est d'autant plus étrange que les ethnobiologistes ayant étudié la nomenclature des Romains de l'Antiquité pensent bien détecter de tels rangs (GUASPARRI 2022). Or, il est bien connu que les Romains ont été fortement influencés par la culture grecque, et donc, par la zoologie d'ARISTOTE. L'absence de discussion de rangs

¹ Accepté le 11 mai 2023

ethnotaxonomiques chez Aristote reflèterait-elle simplement une différence de communauté académique ? En effet, Aristote a été étudié par la communauté des philosophes, des lettres classiques et des historiens, qui a peut-être été moins influencée par la nomenclature linnéenne (avec quelques possibles exceptions, comme Pellegrin) que les ethnotaxonomistes.

Il semble donc que l'histoire précoce de la nomenclature biologique soit encore mal comprise. Plus récemment, il y a « à peine » deux siècles et demi, Linné introduisait la nomenclature binominale, ou du moins, il systématisa son usage, ce qui influença profondément ses successeurs. En effet, d'autres formes de nomenclature plus ou moins binominales avaient existé auparavant, à la fois parmi les systématiciens (LAURIN 2023) et dans une acception plus large, même parmi les peuples indigènes (BERLIN 2014 : 264-265). Suite aux travaux de Linné, la nomenclature binominale s'imposa en systématique, car suite aux découvertes des grands explorateurs, l'explosion de notre connaissance de la biodiversité s'était traduite par un allongement progressif des noms d'espèces, qui les décrivaient (assez pour les différencier des autres espèces attribuées au même genre). TOURNEFORT (1694 : 37-38) s'était plaint que certains noms étaient « si longs qu'on perd haleine en les récitant » ! Cependant, cette nomenclature binominale, qui avait séduit nombre de nos prédécesseurs du XVIII^e siècle par sa simplicité, pose maintenant problème car les noms binominaux incluent de l'information taxonomique (le nom du genre), qui doit changer avec la phylogénie de référence. Ainsi, le gros anoure anciennement initialement nommé *Rana marina* par Linné, qu'on a longtemps appelé *Bufo marinus* Linné 1758 est maintenant connu surtout sous le nom *Rhinella marina* (Linné 1858), même si certains auteurs appellent ce taxon *Chaunus marinus* (FROST *et al.* 2006 : 364). Pour trouver l'ensemble des articles pertinents sur ce taxon, il faut donc chercher sous ces quatre noms ; pas pratique pour les recherches bibliographiques !

Linné a créé d'autres problèmes, à long terme, en renforçant l'usage des fameuses « catégories linnéennes », expression un peu mal choisie car certaines existaient bien avant l'œuvre de Linné, alors que d'autres furent introduites longtemps après. Ainsi on considère généralement que MAGNOL (1689) a introduit l'usage du rang de famille en zoologie, alors que les embranchements furent introduits, sous le terme « phylum », par HAECKEL (1866). Pour Linné, chaque catégorie d'angiospermes était définie par un type de caractère donné. Ainsi, les classes étaient définies par le nombre et l'arrangement des étamines, alors que le nombre de pistils déterminait les ordres (SCHMITZ *et al.* 2007). Au contraire, le rang absolu (en systématique biologique, représenté par la catégorie linnéenne) des taxons d'animaux n'eut jamais une telle base objective, et même chez les angiospermes, de nombreux systématiciens contemporains de Linné n'acceptèrent jamais son système, qui fut abandonné peu après la mort de Linné. Ces rangs absolus sont donc maintenant (et même chez les angiospermes) artificiels et subjectifs. Or, les codes de nomenclature dits « linnéens » utilisent des types et des catégories linnéennes (rangs absolus) pour définir les noms de taxons. En effet, les diagnoses peuvent être révisées régulièrement (c'est d'ailleurs une pratique établie) et ne font

donc pas partie de la définition, contrairement aux types et aux rangs associés aux noms de taxons, qui sont fortement régulés et ne peuvent pas être changés facilement. Comme les catégories linnéennes n'existent pas, l'attribution d'un taxon à l'une d'elle relève d'une décision subjective ; ce système ne délimite donc pas les taxons (ou plutôt, cette délimitation ne vaut que dans le contexte d'une étude donnée). C'est d'ailleurs le but recherché par ces codes, comme l'indique le principe 2 de l'introduction du *Code Zoologique*, qui n'est disponible qu'en anglais (car la version française du code commence au préambule, qui suit l'introduction dans la version anglaise). Je la traduis donc ici :

« *La nomenclature ne détermine ni le caractère inclusif ou exclusif d'un taxon, ni le rang à accorder à un ensemble d'animaux, mais fournit plutôt le nom à utiliser pour un taxon, quels que soient les limites et le rang taxonomiques qui lui sont attribués.* » (Mon emphase dans toutes les citations sauf indication contraire ; toutes les traductions dans cet article sont de moi, sauf mention contraire.)

Le but avoué est donc, paradoxalement, de ne pas délimiter les taxons nommés et définis selon cette nomenclature ; cet exercice consiste donc à nommer des groupes à géométrie variable. Pari gagné ! En effet, malgré l'application des règles de ces codes par les systématiciens, les querelles sur les limites des taxons se poursuivent, même pour des taxons dont la phylogénie semble assez bien établie. Ces débats sont spécialement vifs en paléontologie, mais même chez des taxons actuels relativement bien connus, comme les bufonidés, la confusion nomenclaturale est grande.

Prenons ces cas séparément, à commencer par la paléontologie. Les lacunes phénotypiques qui séparent de façon évidente de nombreux taxons actuels les uns des autres reflètent simplement l'extinction des formes intermédiaires. Or, environ deux siècles de travaux paléontologiques ont partiellement comblé de nombreuses lacunes phénotypiques (du moins, parmi les taxons ayant un bon potentiel de fossilisation), dont celles qui séparent les oiseaux et mammifères de leurs plus proches parents éteints connus, ainsi que l'émergence des tétrapodes au sein des sarcoptérygiens (LAURIN 2008). Ainsi, divers dinosaures mésozoïques documentent l'émergence des oiseaux, la transformation du membre antérieur en une aile et le développement de plumes de plus en plus complexes (Fig. 1). On peut retracer l'origine des mammifères et des oiseaux jusqu'à leur dernier ancêtre commun au Carbonifère (CARROLL 1988, BENTON 2014), il y a environ 330 Ma (DIDIER & LAURIN 2020). Ceci explique en partie (mais seulement en partie) que le nom *Mammalia* ait été appliqué à de nombreux clades emboîtés, qu'on pourrait appeler, du plus petit au plus grand (liste non-exhaustive), *Theria*, *Mammalia*, *Mammaliaformes*, *Mammaliomorpha*, *Cynodontia*, *Therapsida*, et même *Synapsida* (ROWE & GAUTHIER 1992). Cette ambiguïté nomenclaturale, souhaitée par les organismes responsables de nos codes de nomenclature, est-elle bénéfique pour la systématique ?



Fig. 1. Dinosaures mésozoïques et origine des oiseaux. En haut, un *Ceratosaurus* se dispute une carcasse de théropode avec un *Allosaurus*. Cette scène se déroule vers la fin du Jurassique (Kimméridgien ou Tithonien) et met en scène des théropodes relativement basaux, mais dont la main avait déjà perdu deux des cinq doigts que possédaient les premiers amniotes ; le développement de l'aile des oiseaux montre toujours la présence de trois doigts (WAGNER & GAUTHIER 1999). En bas, *Balaur bondoc* (*Dromaeosauridae*, *Maniraptora*), plus étroitement apparenté aux oiseaux et plus tardif (Maastrichtien, fin du Crétacé). Deux caractères primitifs rappellent cependant ses origines : la longue queue et les griffes sur les ailes (qui sont assez petites). Reconstitution du haut par Brian Engh, initialement publiée par DRUMHELLER *et al.* (2020) sous la licence (CC BY 4.0). Téléchargée de Wikimedia Commons (https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Dry_season_at_the_Mygatt-Moore_Quarry.PNG&oldid=674093295). Reconstitution du bas par Emily Willoughby, téléversée dans les Wikimedia Commons en 2014 et publiée sous la licence (CC BY-SA 4.0). Téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Balaur_in_Hateg_environment.jpg

Ci-dessus, j'ai mis tous les noms de taxons (pas seulement ceux des séries genre et espèce) en italique. Ceci est conforme aux recommandations de la plupart des codes de nomenclature (botanique, ceux pour les procaryotes et pour les virus, ainsi que le *PhyloCode*), avec les seules exceptions du code zoologique (ICZN 1999) et de celui pour plantes cultivées (BRICKELL *et al.* 2016). Dans ce dernier cas, cette différence de recommandations typographiques reflète le fait que ce code gère des noms de groupes d'organismes (surtout de niveau infra-spécifique) modifiés par l'Homme et qu'il convient de distinguer des autres formes de vie ayant évolué naturellement.

Retournons maintenant à l'absence de délimitation délibérée en nomenclature linnéenne. Elle résulte en partie de la nature subjective des catégories linnéennes, puisque les définitions des taxons consistent en un type et un rang absolu. On a bien cherché des critères pour allouer objectivement les taxons à de telles catégories, mais aucun n'est satisfaisant. Ainsi, DUBOIS (1982) avait proposé de délimiter les genres en ne retenant à l'intérieur de chacun que le plus petit taxon composé des espèces pouvant donner des hybrides viables (féconds ou pas). Cette suggestion n'a pas connu beaucoup de succès, en partie à cause de la difficulté d'application (il faut tenter des croisements), mais peut-être plus encore à cause des changements drastiques de délimitation des genres qui en résulteraient. Par exemple, parmi les oiseaux, GONZALEZ *et al.* (2009 : 315) rapportèrent que 22 types d'hybrides (sur les 479 répertoriés) chez les anatidés impliquent des espèces parentales alors classées dans des sous-familles différentes ! Parmi des solutions plus générales (pas limitées à une seule catégorie linnéenne), HENNIG (1966) avait bien suggéré d'utiliser l'âge d'origine des taxons à l'aide du registre fossile et de l'échelle des temps géologiques (c'était avant l'ère des datations moléculaires) pour fixer leurs rangs (du genre à la classe). Cependant, il abandonna cette idée trois ans plus tard (HENNIG 1969), dans un livre avant-gardiste et trop peu connu, peut-être parce qu'il était rédigé en Allemand, et que les écrits de Hennig dans cette langue sont notoirement difficiles à comprendre, y compris par les germanophones ! Ce livre fut heureusement traduit en Anglais, une bonne décennie plus tard. On y lit (HENNIG 1981 : xviii), dans la traduction anglaise de la préface de la version allemande (de 1969), que je traduis à mon tour de l'Anglais au Français ici :

« Je me suis abstenu de donner un rang catégoriel (« ordre », « sous-ordre », etc.) aux groupes de rang supérieur. Je l'ai fait parce que j'ai constaté que [les débats sur] les questions fondamentales de la systématique phylogénétique s'enlisent souvent dans la question subsidiaire du rang de chaque groupe, et j'ai voulu éviter ce genre de débat infructueux. »

Étrangement, les auteurs ayant récemment suggéré d'utiliser l'âge géologique d'origine des taxons pour déterminer objectivement leurs rangs semblent ignorer ce revirement d'opinion très précoce de Hennig ! Ainsi, AVISE & JOHNS (1999), qui relancèrent cette idée, créditèrent HENNIG (1966) de sa paternité, mais semblent avoir ignoré que HENNIG (1969) l'avait ensuite rejetée. AVISE & LIU (2011) présentent le même historique incomplet de cette idée dans l'œuvre de Hennig.

Cette lacune bibliographique n'est pas unique à ces auteurs ; on retrouve le même problème chez ZHAO *et al.* (2016). Même LÜCKING (2019), dans sa discussion de cette idée, attribue sa paternité à Hennig et cite même HENNIG (1969), mais passe sous silence le revirement d'opinion de Hennig. Pour l'instant, la recherche d'objectivation des catégories linnéennes supraspécifiques s'avère vaine (MINELLI 2000, 2003 ; LAURIN 2023), ce que ne contestent d'ailleurs pas certains des adeptes les plus enthousiastes de la nomenclature linnéenne. Ceci peut être illustré par cette citation très claire de DUBOIS *et al.* (2021 : 5) :

We stress the fact that nomenclatural ranks do not have biological definitions or meanings and that they should never be used in an 'absolute' way (e.g., to express degrees of genetic or phenetic divergence between taxa or hypothesised ages of cladogeneses) but in a 'relative' way: two taxa which are considered phylogenetically as sister-taxa should always be attributed to the same nomenclatural rank, but taxa bearing the same rank in different 'clades' are by no means 'equivalent', as the number of ranks depends largely on the number of terminal taxa (species) and on the degree of phylogenetic resolution of the tree.

Nous insistons sur le fait que les rangs nomenclaturaux n'ont pas de définitions ou de significations biologiques et qu'ils ne doivent jamais être utilisés de manière 'absolue' (par exemple pour exprimer les degrés de divergence génétique ou phénétique entre les taxons ou les âges hypothétiques des cladogénèses), mais de manière 'relative' : deux taxons considérés phylogénétiquement comme des groupes-frères devraient toujours se voir attribuer le même rang nomenclatural, mais les taxons ayant le même rang dans des 'clades' différents ne sont en aucun cas 'équivalents', car le nombre de rangs dépend largement du nombre de taxons terminaux (espèces) et du degré de résolution phylogénétique de l'arbre.

On pourrait penser que déterminer objectivement le rang spécifique est plus facile, car de nombreux systématiciens voient dans l'espèce l'unité fondamentale de la biodiversité, un peu comme l'atome fut longtemps celle de la matière, avant d'être détrônée par des particules plus élémentaires. Malheureusement, ici encore, la réalité est bien plus complexe que le dogme établi le suggère. On verra que ce niveau taxonomique et nomenclatural semble aussi arbitraire que les autres, pour deux raisons principales. D'une part, il existe de nombreuses définitions de l'espèce, et d'autre part, même si on s'accordait sur le très populaire concept « d'espèce biologique » (CEB ci-dessous), on aurait bien du mal à utiliser ce concept pour délimiter objectivement les espèces.

Prenons ces problèmes un à un. Combien de concepts d'espèces y a-t-il en biologie ? LHERMINIER & SOLIGNAC (2005 : 111-123) ont répertorié 146 définitions d'espèces. Bien sûr, elles ne correspondent pas toutes à un concept différent, mais ces définitions expriment néanmoins de nombreux concepts d'espèces. Selon WILKINS (2011), il existe 27 concepts d'espèces, mais il les regroupe en sept types de concepts, dont

celui, classique, d'espèce biologique (CEB) défini comme une communauté de reproduction. Sept concepts d'espèces, c'est bien moins que 146, mais encore trop pour qu'on puisse prétendre qu'il y ait consensus sur la définition du terme « espèce » !

Attaquons-nous maintenant au second problème : si on parvenait à obtenir un consensus dans la communauté scientifique pour adopter le CEB, qui semble susciter le plus d'adhésion chez la plupart des systématiciens, comment l'appliquer ? En paléontologie, c'est impossible, car les fossiles s'accouplent rarement ! Mais ce l'est tout autant pour les bactériologistes et les virologues, car la reproduction sexuée semble être apparue près de la base des eucaryotes (MALIK *et al.* 2008, SCHURKO *et al.* 2009 : 211). D'ailleurs, quelques taxons d'eucaryotes sont retournés à une reproduction asexuée (ceci inclut, parmi nos plus proches parents, des squamates parthénogénétiques). Même si on restreint la question aux formes sexuées actuelles, l'application du CEB est difficile car l'interfécondité décroît graduellement avec la distance évolutive ; on ne trouve pas dans la nature que des groupes bien distincts d'organismes formant des communautés de reproduction complètement isolées d'autres communautés ; on constate plutôt que les flux géniques diminuent progressivement avec la distance évolutive. Ce phénomène fut remarqué par les botanistes il y a déjà plusieurs décennies (e.g., CARSON 1975) et fut énoncé de la façon la plus explicite par MISHLER (1999). Peut-être que notre propre isolement reproducteur nous conduit à penser (faussement) que ceci est un phénomène général chez les métazoaires. Même dans la lignée humaine, cet isolement est un phénomène récent, par rapport à l'origine de cette lignée il y a entre 6 et 7 Ma (BESENBACHER *et al.* 2019). En effet, des études incorporant des données sur l'ADN ancien et sur diverses populations actuelles conclurent que les néanderthaliens et les denisoviens se sont hybridés il y a environ 90 000 ans (SLON *et al.* 2018, ROGERS *et al.* 2020) et qu'ils ont contribué au génome de nombreuses populations humaines actuelles ; les derniers de ces échanges eurent lieu il y a quelques dizaines de milliers d'années seulement, après la sortie des *Homo sapiens* de l'Afrique (PRÜFER *et al.* 2014 : fig. 8). Bref, le niveau spécifique n'est pas plus objectif, plus réel, que les rangs supraspécifiques, comme l'avait déjà conclu ERESHEFSKY (2002).

Comme il n'y a pas de rangs absolus dans la nature, quels objets naturels les systématiciens (dont les paléontologues) peuvent-ils donc étudier ? Il y a des lignées évolutives, constituées de communautés reproductives qui se succèdent dans le temps, qui sont liées par une relation d'ancêtre à descendant, et qui peuvent soit s'éteindre, soit se scinder en deux lignées ou plus (c'est la cladogenèse). Il y a aussi des clades, constitués d'une lignée ou plus. Les lignées évolutives pourraient être considérées comme des espèces, car un des nombreux concepts d'espèce est justement la lignée évolutive, spécialement considérée entre deux cladogenèses ou une cladogenèse et une extinction (e.g., DIDIER *et al.* 2017 : 967). Mais impossible d'attribuer objectivement un rang aux clades ; au-dessus des lignées, il n'y a que des clades emboîtés les uns dans les autres (LAURIN 2023). Cette réalité biologique semble difficilement réconciliable avec les codes linnéens, qui ne sont conçus ni pour les lignées évolutives, ni pour les clades (ce mot n'est même pas mentionné dans le code de nomenclature zoologique, pas plus que celui de monophylie, d'ailleurs).

C'est pourquoi des systématiciens ont développé une nomenclature phylogénétique il y a déjà quelques décennies. Les premières bases de ce système nomenclatural remontent à Hennig qui, on l'a vu, a recommandé d'abandonner les catégories linnéennes dès 1969. De plus, dans la même publication (HENNIG 1969), il distingua clairement les concepts de groupe apical (« crown group » en anglais) et groupe total. Un groupe apical correspond au plus petit clade contenant au moins deux taxons actuels. Par exemple, le taxon *Amniota* est un groupe apical s'il est défini comme le plus petit clade qui inclut les mammifères, les tortues, les squamates et les archosaures. Ou encore, le taxon *Mammalia* est un groupe apical quand il est défini comme le plus petit clade qui inclut les monotrèmes, marsupiaux et placentaires (Fig. 2) Un groupe total inclut un groupe apical, plus tous les taxons éteints plus près de ce groupe apical que des autres groupes apicaux. Ceci peut être illustré par le taxon *Synapsida*, dans son **acception moderne (monophylétique)**, qui inclut les mammifères et tous les amniotes qui sont plus étroitement apparentés aux mammifères qu'aux reptiles actuels. *Synapsida* forme donc un groupe total. La partie du groupe total qui ne fait pas partie du groupe apical s'appelle le groupe-souche (Fig. 2). Ainsi, les synapsides pris dans leur **acception ancienne (paraphylétique)**, c'est-à-dire **sans** les mammifères, forment le groupe-souche des mammifères.

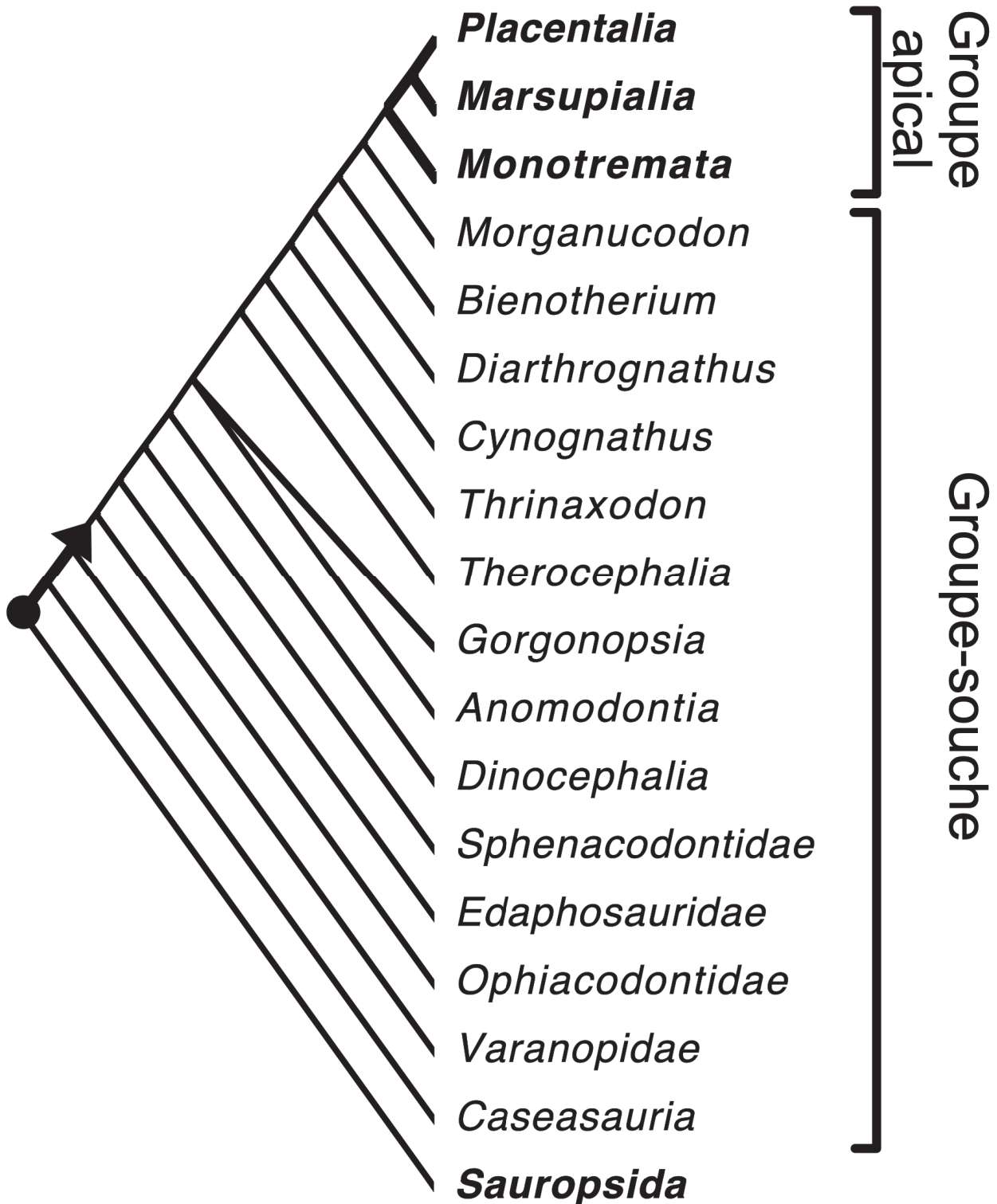


Fig. 2. Concepts de groupe apical, groupe total et groupe-souche, illustré par l'exemple des synapsides. Le taxon *Mammalia* correspond au groupe apical délimité par les monotrèmes, marsupiaux et placentaires (les taxons actuels sont en **caractères gras**). Le groupe-souche (paraphylétique par définition, donc ne correspondant pas à un taxon en nomenclature phylogénétique) inclut tous les taxons éteints (en caractères ordinaires) plus étroitement apparentés aux mammifères qu'aux reptiles actuels. Il correspond aux synapsides dans le sens ancien (paraphylétique) du terme, c'est-à-dire les « pélycosaures » (paraphylétiques ; de *Caseasauria* à *Sphenacodontidae*) et les thérapsides, pris aussi dans le sens ancien et paraphylétique du terme (de *Dinocephalia* à *Morganucodon*). Le groupe total inclut le groupe apical plus sa souche ; il inclut donc *Mammalia* et tous les taxons illustrés ici sauf *Sauropsida*, qui est le groupe total qui contient le groupe apical le plus proche, soit le taxon *Reptilia*.

Les groupes apicaux et totaux sont des cas particuliers de taxons définis par des nœuds et des branches, respectivement, qui ont récemment été renommés groupes minimaux et maximaux, respectivement (CANTINO & DE QUEIROZ 2020). Ces concepts furent initialement utilisés dans une thèse sur la phylogénie des diapsides (avec emphase sur les taxons mésozoïques) soutenue en 1984 et publiée deux ans plus tard (GAUTHIER 1986). Ils furent formalisés peu après (DE QUEIROZ & GAUTHIER 1990, 1992, 1994). Les définitions par nœuds (minimales) prennent la forme « le plus petit clade incluant A et B » (Fig. 3). Les définitions par branche (maximales) prennent la forme « le plus grand clade contenant A (ou B) mais pas Z ». Dans ces définitions, A, B et Z sont des espèces, ou leurs spécimens-types. Finalement, la définition par apomorphie prend la forme suivante « le clade diagnostiqué par l'apparition de l'apomorphie M synapomorphique avec A (ou B) » (Fig. 3). Dans le cas hypothétique où on ne connaîtrait que les taxons que A, B et Z dans ce clade, notez que les trois définitions délimiteraient des clades au contenu identique (A et B). Deux des trois taxons ainsi définis seraient redondants, mais ils ne seraient pas synonymes, car en nomenclature phylogénétique, les synonymes doivent appartenir au même type de définition. Si les taxons (éteints, dans cet exemple) C et D sont ultérieurement découverts, les trois clades définis ci-dessus sont différents ; il n'y a plus de redondance, mais les définitions n'ont pas changé. Et contrairement à ce qui survient en nomenclature linnéenne, déterminer l'appartenance des taxons nouvellement découverts (C et D) aux taxons définis de cette façon ne nécessite aucune décision arbitraire. L'application des définitions indique sans ambiguïté que C appartient au taxon défini par une branche, mais pas aux deux autres, alors que D appartient à la fois au taxon défini par une branche et à celui défini par une apomorphie. Remarquez qu'en nomenclature phylogénétique, l'équivalent des types en nomenclature linnéenne, qu'on appelle « spécifiers » en anglais et que j'ai traduit par le terme « déterminant » (LAURIN & CANTINO 2006), peut être soit un spécimen, soit une espèce, soit une apomorphie (mais dont l'utilisation est forcément accompagnée d'au moins un déterminant qui est soit une espèce, soit un spécimen). De plus, certains déterminants sont exclus du taxon, ce qui n'a pas d'équivalent en nomenclature linnéenne, mais ce principe existe dans un système alternatif de nomenclature linnéenne qui vise à assigner les noms aux taxons de façon plus objective que sous les codes linnéens établis (DUBOIS 2016).

La nomenclature phylogénétique se répandit parmi les systématiciens (initialement, surtout en Amérique du Nord et avec une prépondérance de vertébristes) à partir des années 1990 (e.g., LAURIN 1991, WOLSAN 1993, BRYANT 1996, HOLTZ 1996). La société internationale de nomenclature phylogénétique (ISPN) fut inaugurée en 2004 au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (LAURIN & CANTINO 2004); elle encadre depuis lors le développement du *PhyloCode* (le code de nomenclature phylogénétique qui régle cette nomenclature pour l'ensemble des taxons), qui prit effet en 2020 (CANTINO & DE QUEIROZ 2020), simultanément avec la publication de *Phylonoms*, la monographie qui inclut la première série de noms établis sous ce code (DE QUEIROZ *et al.*

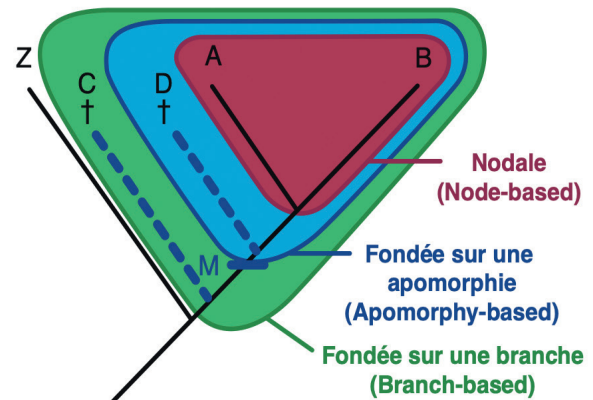


Fig. 3. Définitions phylogénétiques de taxons. On en distingue trois types : par nœud (aussi connue plus récemment sous le nom de « définition minimale »), par branche (aussi connue récemment sous le nom de « définition maximale »), et par apomorphie. Les taxons A, B et Z sont actuels ; C et D sont éteints.

2020). Cette monographie (*Phylonoms*) inclut 285 chapitres (et 1 324 pages) par des centaines d'auteurs. En effet, certains chapitres, comme celui sur le taxon *Lissamphibia* (LAURIN *et al.* 2020), furent rédigés par plusieurs auteurs (treize, dans cet exemple). Chaque chapitre est consacré à la définition d'un seul nom de taxon, avec diverses informations pertinentes, dont une synthèse sur l'historique du taxon montrant comment les idées sur sa composition ont évolué au fil du temps, et comment ceci justifie le choix de nom et de définition de ce taxon. En effet, le but du *PhyloCode* est de stabiliser la délimitation de chaque taxon au plus près possible de son usage récent et, si possible, de son usage plus ancien. Tout le vivant est représenté dans *Phylonoms*, mais le nombre de taxons définis dans cette monographie reflète à la fois la répartition des systématiciens (des taxons charismatiques comme les vertébrés et les angiospermes y sont bien mieux représentés que les eucaryotes unicellulaires) et les problèmes à établir et enraceriner l'arbre des procaryotes, qui sont mal représentés. Ainsi, parmi les taxons basaux, sont définis *Pan-Biota* (le groupe-total du vivant sur Terre), *Biota* (son groupe apical correspondant) et *Eukarya* (l'ensemble des eucaryotes). Aucun nom n'est donc défini pour les grands taxons basaux des bactéries et des archées. Au sein des eucaryotes, plusieurs taxons de formes unicellulaires sont définis, comme *Euglenozoa* et *Foraminifera*, mais tous ces taxons très basaux ne forment que la première des huit sections de *Phylonoms*. La seconde section inclut les eucaryotes photosynthétiques, comme *Rhodophyta* et *Chlorophyta*, alors que les embryophytes forment les deux sections suivantes, dont la quatrième est dédiée aux angiospermes. Dans ces deux sections, des noms de taxons bien connus comme *Embryophyta*, *Hepatica*, *Tracheophyta*, *Lycopodiophyta*, *Spermatophyta* et *Coniferae* (section trois), ainsi que *Angiospermae*, *Magnoliidae*, *Monocotyledonaea*, *Rosidae*, *Asteridae*, et *Campanulidae* (section quatre), entre autres, sont définis. Les quatre dernières sections traitent des métazoaires, dont les trois dernières sont réservées aux vertébrés. Parmi celles-ci, la septième section traite des synapsides et la huitième, des

reptiles (oiseaux inclus). Quelques-uns des noms de taxons familiers de métazoaires qui sont définis incluent *Metazoa*, *Porifera*, *Cnidaria*, *Bilateria*, *Protostomia*, *Lophotrochozoa*, *Brachiopoda*, *Cephalopoda*, *Nematoda*, *Insecta*, *Araneae*, *Deuterostomia*, *Chordata* et *Cephalochordata* (section cinq), *Gnathostomata*, *Osteichthyes*, *Actinopterygii*, *Teleostei*, *Tetrapoda*, *Amphibia*, et *Amniota* (section six), *Synapsida*, *Mammalia*, *Monotremata*, *Xenarthra*, *Primates*, *Chiroptera*, *Ungulata*, *Artiodactyla*, et *Carnivora* (section sept), et finalement *Reptilia*, *Diapsida*, *Testudines*, *Lepidosauria*, *Squamata*, *Serpentes*, *Archosauria*, *Dinosauria*, *Aves*, *Picidae* et *Apodiformes*, entre autres (dernière section). Cette sélection des noms des clades les plus grands et mieux connus donne une idée de la diversité des taxons représentés, qui couvrent donc l'ensemble du vivant, mais de façon assez inégale, avec la lacune évidente des procaryotes, à peu près absents de cette monographie.

Un grand soin a été apporté pour que certaines définitions ne s'appliquent que sous certaines phylogénies, pour mieux respecter la conceptualisation, parfois ancienne mais toujours vivace, de nombreux taxons. Ainsi, la définition du taxon *Lissamphibia* est « The smallest crown clade containing *Caecilia tentaculata* Linnaeus 1758, *Andrias japonicus* (Temminck 1836), *Siren lacertina* Österdam 1766, and *Rana temporaria* Linnaeus 1758 but not *Homo sapiens* Linnaeus 1758 or *Eryops megacephalus* Cope 1877 or *Diplocaulus salamandroides* Cope 1877 », soit, en Français, « Le plus petit clade apical contenant *Caecilia tentaculata* Linnaeus 1758, *Andrias japonicus* (Temminck 1836), *Siren lacertina* Österdam 1766, et *Rana temporaria* Linnaeus 1758 mais pas *Homo sapiens* Linnaeus 1758 or *Eryops megacephalus* Cope 1877 ou *Diplocaulus salamandroides* Cope 1877. » On remarque qu'en plus d'inclure comme déterminants internes un gymnophione (amphibien apode), deux urodèles (car les affinités des sirénidés ont longtemps été débattues) et un anoure, ce qui suffit à délimiter précisément le clade des lissamphibiens selon la plupart des phylogénies publiées, la définition inclut un amniote, un temnospondyle et un lépospondyle comme déterminants externes. Ceci garantit que sous des phylogénies « exotiques » auxquelles n'adhèrent pour l'instant que quelques systématiciens (e.g., ANDERSON *et al.* 2008, PARDO *et al.* 2017), le nom *Lissamphibia* ne s'applique pas. En effet, ce taxon a toujours été conceptualisé comme excluant les amniotes et les stégocéphales paléozoïques, notamment les temnospondyles et les lépospondyles, qui forment le groupe-souche des lissamphibiens sous diverses phylogénies (e.g., BOLT 1969, RUTA & COATES 2007, MANN *et al.* 2019, MARJANOVIC & LAURIN 2019, LAURIN *et al.* 2022). Cette possibilité de déterminer à l'avance les limites d'application d'un nom dans un cadre régulé est propre à la nomenclature phylogénétique, car en nomenclature linnéenne, chaque auteur détermine lui-même son acception de chaque taxon (et peut même changer sa délimitation d'une étude à l'autre, même en l'absence de découverte de nouveaux taxons pertinents ou de changements de la phylogénie de référence).

La nomenclature phylogénétique s'est bien développée pendant les dernières décennies, tant d'un point de vue méthodologique que d'adoption par les systématiciens, mais

beaucoup reste à faire, sur les deux fronts. Une très faible proportion des taxons régulés par les codes linnéens a été « convertie » (redéfinie selon le *PhyloCode*), et des controverses importantes subsistent en nomenclature phylogénétique. Par exemple, certains auteurs aiment les définitions par apomorphies car elles semblent intuitives et correspondre à la conceptualisation des taxons, mais l'histoire (pourtant brève) de la nomenclature phylogénétique montre que ce type de définition mène à une délimitation plus vague que celles par branche ou nœud. Ceci est lié à la fois à la conceptualisation des caractères, qui est propre (à l'intérieur de certaines limites) à chaque systématicien, à l'incertitude sur la distribution taxonomique des caractères, et à celle sur l'histoire de chaque caractère.

Deux exemples, un fondé sur un caractère qui se fossilise bien, et un autre sur un caractère se fossilisant plus rarement, peuvent illustrer les problèmes inhérents aux définitions par apomorphies. Le premier concerne l'origine du membre chiridien (pourvu de doigts), dont l'origine est bien documentée dans le registre fossile, car les os des membres se fossilisent aisément. Si on définit le taxon *Tetrapoda* comme étant le clade délimité par le membre chiridien synapomorphique avec celui de *Homo sapiens*, dans la nature actuelle, la délimitation ne pose pas problème, car une lacune morphologique assez considérable sépare ce type de membre des nageoires des autres gnathostomes. Cependant, cette lacune est nettement moindre si on considère le registre fossile (Fig. 4 ; les parties D à G représentent des taxons éteints). En effet, certains sarcoptérygiens dévonien ont des nageoires à axe métaptérygien assez long et dont certains éléments radiaux endosquelettiques pourraient éventuellement être homologues à des métacarpiens et même des phalanges (Fig. 4D–F), alors que les premiers stégocéphales (le taxon qui inclut l'ensemble des vertébrés munis de doigts, mais défini par une branche ; *Tetrapoda* désigne le clade apical sous le *PhyloCode*) ont des membres polydactyles (à plus de cinq doigts), tel qu'on n'en retrouve plus dans les tétrapodes actuels, sauf cas pathologiques. Or, CLOUTIER *et al.* (2020 : 553), dans leur étude du tétrapodomorphe frasien *Elpistostege*, choisirent de reconnaître une définition par apomorphie du taxon *Tetrapoda* (qui n'est pas valide sous le *PhyloCode*) en utilisant la présence du membre chiridien pour définir ce taxon. De plus, ils suggèrent (sans en être certains) que la nageoire pectorale d'*Elpistostege* possédait deux ou cinq doigts (l'homologie de trois de ces structures étant particulièrement incertaine). Ils concluent que « Si l'on adopte une interprétation des tétrapodes basée sur l'apomorphie et que l'on considère les radiaux distaux parallèles et non ramifiées de la nageoire d'*Elpistostege* comme de véritables doigts, alors *Elpistostege* représente le tétrapode connu le plus ancien et le plus primitif. » Notez ici que la position phylogénétique d'*Elpistostege* n'est pas considérée comme incertaine ; il apparaît toujours très près des stégocéphales dans les phylogénies. La source d'incertitude sur l'appartenance au clade défini par l'apomorphie est liée uniquement à l'incertitude sur l'homologie des radiaux distaux de la nageoire ; s'agit-il de métacarpes et de phalanges ? Y a-t-il donc des doigts ? Même les auteurs de l'étude ne peuvent en être certains, alors imaginez les autres systématiciens !

Même des définitions qui ne semblent pas problématiques initialement peuvent soulever des problèmes ultérieurement, lorsque la phylogénie change. Que dire d'une définition qui

pose problème même lorsque la phylogénie semble bien établie ?

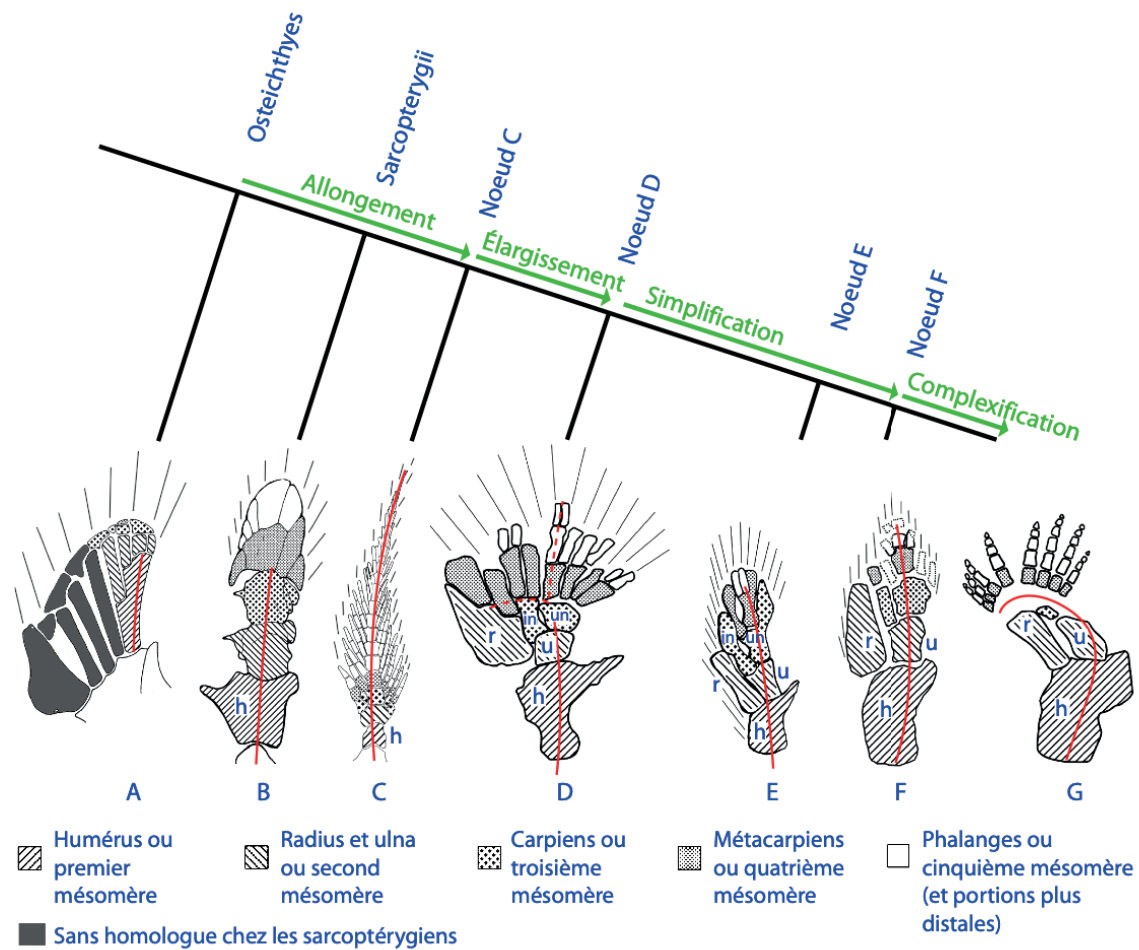


Fig. 4. Appendices antérieurs droits de gnathostomes en vue dorsale (antérieur à gauche). La texture indique l'hypothèse d'homologie maximale entre ces appendices (nageoires et membres chiridiens). Seule celle concernant les deux ou trois mésomères proximaux est bien établie ; les homologies plus distales sont très hypothétiques. A, l'actinoptérygien *Acipenser sturio* (l'esturgeon). B, l'actinistien *Latimeria chalumnae* (le coelacanthe). C, le dipneuste *Neoceratodus forsteri*. D, un rhizodontidé. E, le tristichoptéridé *Eusthenopteron fordi*. F, *Tiktaalik roseae*. G, le stégocéphale *Acanthostega gunnari*. A-C sont actuels alors que D-G datent du Dévonien supérieur (383–360 Ma). L'axe métapterygien est représenté par une ligne rouge (sa position distale chez les rhizodontidés est incertaine ; deux possibilités sont proposées). Légende : h, humérus ; r, radius ; u, ulna.

L'exemple du taxon *Avifilopluma* est encore plus instructif. GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001: 25) avaient défini ce taxon ainsi: « « *Avifilopluma* » désigne le clade issu du premier panavien à plumes homologues (synapomorphes) à celles des *Aves* (*Vultur gryphus* Linnaeus 1758). Le terme « plumes » désigne ici des appendices épidermiques filamenteux à base creuse, produits par des follicules ». Cette définition pose deux problèmes pratiques, comme l'avait souligné SERENO (2005 : 607). D'une part, on ignore si les plumes présumées de dinosaures mésozoïques étaient produites par des follicules et si elles avaient une base creuse. D'autre part, la distribution taxonomique de ce caractère à faible potentiel de fossilisation était très incertaine lorsque GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001) proposèrent leur définition. SERENO (2005 : 607) commenta

ainsi :

« Sans aucune inquiétude, les auteurs [Gauthier & de Queiroz] ont fait remarquer que leur taxon nouvellement défini pourrait en chevaucher une demi-douzaine d'autres : « *Avifilopluma* pourrait même contenir tous les théropodes, sauf les plus basaux, ainsi que des taxons plus éloignés des oiseaux, tels que les herrerasaures et *Eoraptor* » (GAUTHIER & DE QUEIROZ, 2001:25) ».

En fait, le problème pourrait être pire que GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001) l'imaginaient, car des proto-plumes plus simples furent ensuite trouvées chez le dinosaure ornithischien *Tianyulong confuciusi* (WITMER 2009), et plus

tard, des plumes simples (mais ramifiées) furent rapportées chez le ptérosaure *Tupandactylus* (CINCOTTA *et al.* 2022). Ceci soulève la possibilité que de telles plumes simples soient caractéristiques non seulement de l'ensemble des dinosaures, mais même du taxon *Aves*, qui inclut dinosaures et ptérosaures, entre autres. Bref, les définitions par apomorphies permettent de lier un nom de taxon à un caractère, mais le contenu de tels taxons peut varier substantiellement, même si la phylogénie est relativement bien établie, ce qui n'est pas un point positif !

Mais revenons aux différences fondamentales entre nomenclature linnéenne, fondée en partie sur les rangs absolus, et la nomenclature phylogénétique. Dans quelle mesure ces deux types de nomenclature ressemblent-elles aux nomenclatures des autres domaines ? Des comparaisons avec les ethnotaxonomies (évoquées au début de cet article), la stratigraphie, la biogéographie (dont la paléobiogéographie), la géopolitique, et la chimie ou physique (concernant le tableau périodique des éléments) montrent que dans plusieurs autres domaines, des rangs absolus sont utilisés, mais de façon souvent informelle (ils ne sont jamais mentionnés dans les ethnotaxonomies), ils ont souvent une base objective (spécialement en géopolitique et en chimie), et ils jouent toujours un rôle bien moindre qu'en nomenclature linnéenne (LAURIN 2023). De plus, dans quelques domaines, ces rangs peuvent varier soit dans le temps (le rang des entités paléobiogéographiques peut ainsi fluctuer dans le temps avec leur degré d'endémisme et leur étendue géographique) ou dans l'espace (le rang des entités lithostratigraphiques varie avec leur épaisseur, qui change latéralement).

Au contraire, le rang d'un taxon donné ne varie dans l'espace ou dans le temps selon aucun code linnéen. Ainsi, en nomenclature linnéenne (e.g., ROMER 1966), le taxon *Lissamphibia* est considéré comme une sous-classe dès son origine au Carbonifère ou au Permien (MARJANOVIC & LAURIN 2007, PYRON 2011), au moment où il n'était représenté que par deux lignées évolutives (qui n'ont pas été observées mais dont on peut inférer la présence par diverses méthodes de datation) et jusqu'à aujourd'hui, alors qu'on reconnaît 8 605 espèces (incluant celles qui se sont éteintes dans les derniers siècles à cause de notre impact environnemental), selon le site Amphibiaweb (consulté le 28 mars 2023).

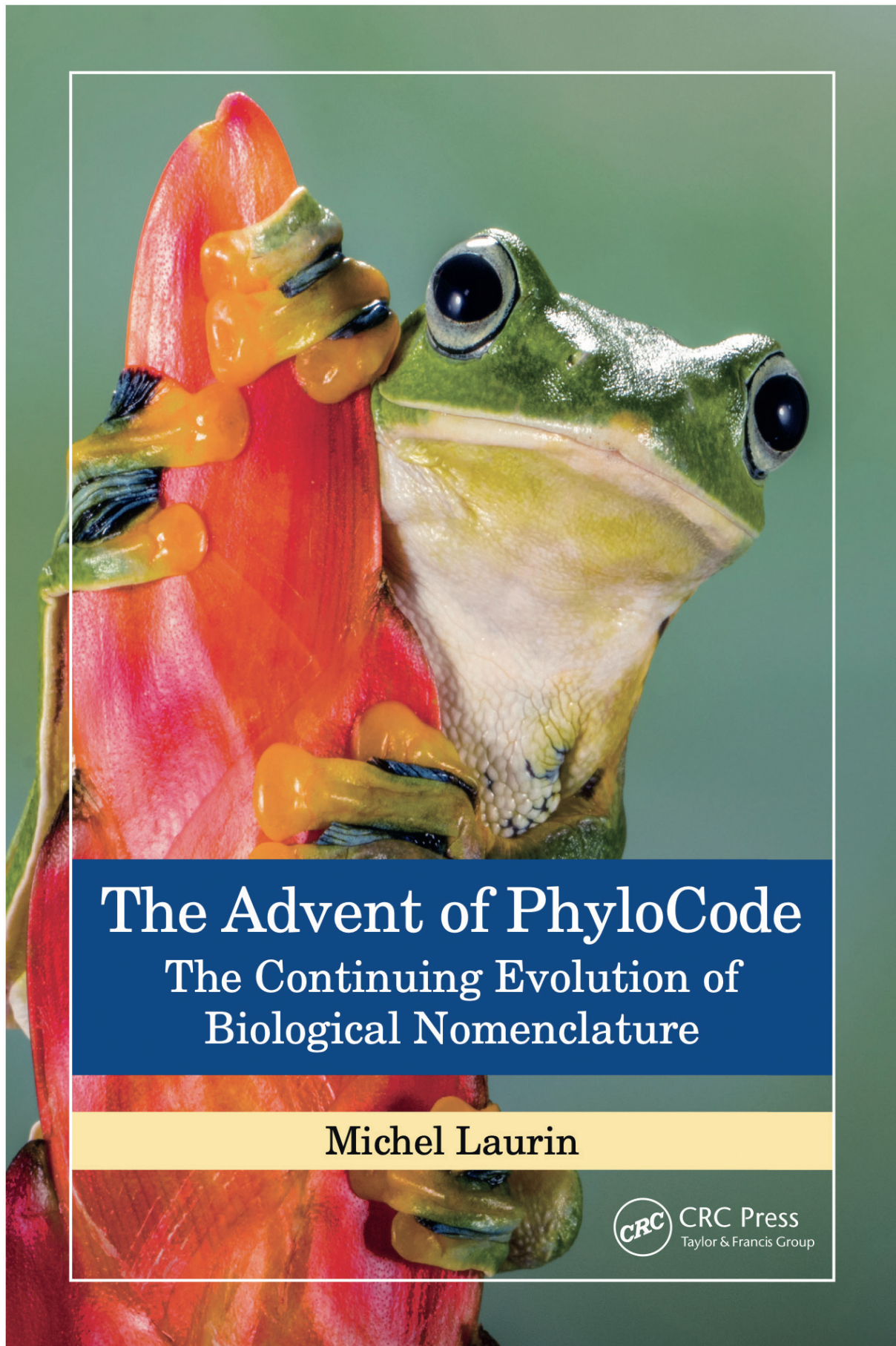
Des comparaisons avec les mêmes domaines montrent que les entités sont généralement mieux délimitées qu'en nomenclature linnéenne (LAURIN 2023). Ceci est particulièrement évident en géopolitique, où la délimitation est très précise et les tentatives de redélimiter les états résultent en des guerres, et ce, depuis au moins 4 500 ans, comme en témoigne la stèle des vautours (WINTER 1985). Les guerres, qui ont généralement une motivation territoriale, sont sans doute l'expression la plus intense qu'on puisse imaginer de l'attachement à une délimitation de quoi que ce soit. Le contraste avec la nomenclature linnéenne, dans laquelle chaque auteur délimite à sa guise (dans les limites imposées par les types, les rangs, et le principe de priorité) chaque taxon dans chaque étude, est frappant (voir l'exemple du taxon *Mammalia* ci-dessus). À l'inverse, les entités biogéographiques (incluant celles de la paléobiogéographie) sont mal délimitées, en partie à cause

de l'absence de codes de nomenclature dans ce domaine, qui résulte peut-être en partie de l'absence de sociétés savantes dédiées à la biogéographie (WESTERMANN 2000 : 2). Une tendance à une meilleure délimitation dans le temps semble pourtant visible, notamment en géopolitique (les frontières entre états sont maintenant bien plus précises qu'au XVIII^e siècle) et en géochronologie, car l'avènement des points stratotypiques mondiaux (PSM ; aussi appelés « clous d'or ») permet en effet de fixer pour la première fois des limites précises entre étages géologiques (COWIE 1986, REMANE *et al.* 1996). L'évolution de la géochronologie offre peut-être le parallèle le plus frappant avec celle de la nomenclature biologique, car dans les deux cas, on observe la transition entre des entités qui n'étaient pas précisément délimitées (taxons et étages géologiques) par une nomenclature fondée sur des types (spécimens ou localités, selon le domaine) vers une nomenclature qui délimite précisément ces entités (avec la nomenclature phylogénétique et les PSM, respectivement). En géochronologie, cette évolution a lieu au sein des principaux codes de nomenclature (e.g., NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE 2021), car ces codes ont évolué rapidement pendant les dernières décennies et ont ainsi profité des avancées scientifiques et technologiques. De ce point de vue, les géologues semblent gérer cette transition (vers une meilleure délimitation des entités) bien mieux que les systématiciens. En effet, les codes linnéens, particulièrement le *Code Zoologique* (ICZN 1999) et celui utilisé par les botanistes (TURLAND *et al.* 2018) ont très peu changé ; entre autres, ils ne requièrent toujours pas la monophylie des taxons (même pour les taxons supraspécifiques) et n'ont pas été révisés pour tenter de délimiter les taxons. Pourtant, dans la 1^{ère} édition de son livre sur l'origine des espèces, DARWIN (1859 : 486), entrevoyait déjà que nous devions chercher et nommer des clades (qu'il n'a pas nommé ainsi) :

*Our classifications will come to be, as far as they can be so made, **genealogies**; and will then truly give what may be called the plan of creation. The rules for classifying will no doubt become simpler when we have a definite object in view.*

*Nos classifications deviendront, dans la mesure où elles peuvent l'être, des **généalogies** ; elles donneront alors véritablement ce que l'on peut appeler le plan de la création. Les règles de classement deviendront sans doute plus simples lorsque nous aurons un objet précis en vue.*

Cette analyse historique, qui résume très brièvement mon livre paru l'été dernier (LAURIN 2023 ; Fig. 5), a tenté de démontrer que le développement de la nomenclature phylogénétique et l'avènement du *PhyloCode* sont des conséquences logiques, peut-être même inévitables, de l'histoire de la systématique, de la biologie évolutive, et plus globalement, des sciences en général. L'avènement du *PhyloCode* reflète les tendances qu'on observe dans l'évolution des nomenclatures de divers domaines (spécialement évidentes en géopolitique et en géochronologie). Cette évolution vers une nomenclature plus précise, qui délimite les entités, divise bien davantage la communauté des systématiciens que celle



The Advent of PhyloCode
The Continuing Evolution of
Biological Nomenclature

Michel Laurin

 **CRC Press**
Taylor & Francis Group

Fig. 5. Page-couverture du livre de nomenclature biologique récemment publié (M. LAURIN 2023).

des géologues. Les systématiciens seraient-ils plus attachés à leurs traditions que les géologues ? Sont-ils moins intéressés à faire progresser la science ? Ou sont-ils simplement victimes des circonstances, peut-être à cause d'une piètre organisation des sociétés ou comités qui régulent l'évolution des codes de nomenclature linnéens ? Peut-être, tout simplement, la division actuelle de la communauté systématique reflète-t-elle la difficulté de réviser les codes linnéens pour y incorporer des principes de nomenclature phylogénétique ? En effet, mener à bien de telles révisions serait plus difficile que de rédiger de nouveaux codes (comme le *PhyloCode*), et les stratigraphes ont décidé dès la fin des années 1970 de rédiger un nouveau code (publié en 1983), plutôt que de réviser l'édition précédente de 1970 (NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE 2021: 153).

Dans ce contexte, un profond renouvellement de la nomenclature biologique semble dans l'ordre des choses, d'autant plus que l'inadéquation entre la nomenclature linnéenne et la nature des taxons, dans une perspective évolutive, avait été notée il y a fort longtemps. En effet, on lit, dans un des premiers code de nomenclature biologique, qui fut adopté par la *American Ornithologists' Union* (1886 : 5):

*No one appears to have suspected, in 1842 [when the Strickland code was elaborated], that the Linnaean system was **not the permanent heritage of science**, or that in a few years a **theory of evolution was to sap its very foundations**, by radically changing men's conceptions of those things to which names were to be furnished.*

*Personne ne semble avoir soupçonné, en 1842 [lorsque le code Strickland a été élaboré], que le système linnéen n'était pas **l'héritage permanent de la science**, ou que, dans quelques années, une **théorie de l'évolution allait saper ses fondements mêmes**, en changeant radicalement les conceptions des hommes sur les choses auxquelles des noms devaient être donnés.*

Étrangement, plus d'un siècle après que ce code fut publié (en 1886), la plupart des adeptes de la nomenclature linnéenne ne semblent pas avoir saisi pleinement la portée de ce constat ! Pourtant, encore plus tôt, DE CANDOLLE (1867 : 10-11), dans ses « Lois » de nomenclature botanique, avait déjà prédit le remplacement de la nomenclature linnéenne par « quelque chose de tout différent » ! Les auteurs du code de l'*American Ornithologists' Union* (1886: 2) semblent avoir atteint les mêmes conclusions que De Candolle, sur ce point :

So radically, indeed, has the aspect of the science changed since the Linnaean period, and so profoundly do modern conceptions in biological science differ from those then held, that a strict binomial system has probably had its day, and may be abandoned, with great benefit to science, in the not distant future.

L'aspect de la science a si radicalement changé depuis la période linnéenne, et les conceptions modernes de la science biologique diffèrent si profondément de celles d'alors, qu'un

système binomial strict a probablement fait son temps et pourrait être abandonné, avec un grand bénéfice pour la science, dans un avenir assez proche.

Ces citations suggèrent que des pionniers de la nomenclature linnéenne et de la biologie évolutive de la seconde moitié du XIX^e siècle auraient pu apprécier le développement de la nomenclature phylogénétique, ou du moins, ils l'auraient sans doute vu bien plus favorablement que la plupart des membres de la commission de nomenclature zoologique ! Il y eut au moins une exception, car un ancien président de cette commission alerta ses collègues au sujet de ce problème à diverses reprises (MINELLI 2000, 2003), mais ces avertissements semblent avoir été largement ignorés par les autres membres de la commission. Le futur de la nomenclature biologique concerne l'ensemble de la communauté systématique et des utilisateurs de connaissances taxonomiques et nomenclaturales (en écologie évolutive, biologie de la conservation, paléontologie, etc.). Comment les membres de cette grande communauté scientifique se positionneront-ils dans la grande transition en cours ?

RÉFÉRENCES

- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1886. – *The Code of Nomenclature and Check-list of North American Birds Adopted by the American Ornithologists' Union*. American ornithologists' union: New York.
- ANDERSON, J.S., R.R. REISZ, D. SCOTT, N.B. FRÖBISCH & S.S. SUMIDA. 2008. – A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515- 518.
- ANDERSON, J.S., R.R. REISZ, D. SCOTT, N.B. FRÖBISCH & S.S. SUMIDA. 2008. – A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515- 518.
- AVISE, J.C. & G.C. JOHNS. 1999. – Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 7358-7363.
- AVISE, J.C. & J.-X. LIU. 2011. – On the temporal inconsistencies of Linnean taxonomic ranks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102: 707-714.
- BENTON, M. 2014. – *Vertebrate palaeontology*. John Wiley & Sons, 480 pp.
- BERLIN, B. 2014. – *Ethnobiological classification: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press: Princeton, NJ, 354 pp.
- BESENBACHER, S., C. HVILSOM, T. MARQUES-BONET, T. MAILUND & M.H. SCHIERUP. 2019. – Direct estimation of mutations in great apes reconciles phylogenetic dating. *Nature ecology & evolution*, 3: 286-292.
- BOLT, J.R. 1969. – Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science*, 166: 888-891.
- BRICKELL, C.D., C. ALEXANDER, J.J. CUBEY, J.C. DAVID, M.H.A. HOFFMAN, A.C. LESLIE, V. MALÉCOT & X. JIN. 2016. – *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*. International Society for Horticultural Science: Katwijk aan Zee, The Netherlands xvii + 190 pp.
- BRYANT, H.N. 1996. – Explicitness, stability, and universality in the phylogenetic definition and usage of taxon names: a case study of the phylogenetic taxonomy of the Carnivora (Mammalia). *Systematic Biology*, 45: 174-189.

- CANDOLLE, A. DE. 1867. – *Lois de la nomenclature botanique adoptées par le Congrès international de botanique tenu à Paris en août 1867: suivies d'une 2^e édition de l'introduction historique et du commentaire qui accompagnaient la rédaction préparatoire présentée au Congrès*. H. Georg: Genève, 64 pp.
- CANTINO, P.D. & K. DE QUEIROZ. 2020. – *International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode): A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature*. CRC Press: Boca Raton, Florida, xl + 149 pp.
- CARROLL, R.L. 1988. – *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman: New York, 698 pp.
- CARSON, H.L. 1975. – The genetics of speciation at the diploid level. *The American Naturalist*, 109: 83-92.
- CINCOTTA, A., M. NICOLAÏ, H.B.N. CAMPOS, M. MCNAMARA, L. D'ALBA, M.D. SHAWKEY, E.-E. KISCHLAT, J. YANS, R. CARLEER & F. ESCULLIÉ. 2022. – Pterosaur melanosomes support signalling functions for early feathers. *Nature*, 604: 684-688.
- CLOUTIER, R., A.M. CLEMENT, M.S. LEE, R. NOËL, I. BÉCHARD, V. ROY & J.A. LONG. 2020. – *Elpistostege* and the origin of the vertebrate hand. *Nature*, 579: 549-554.
- COWIE, J.W. 1986. – Guidelines for boundary stratotypes. *Episodes*, 9: 78-82.
- DARWIN, C. 1859. – *On the Origin of Species by Means of Natural Selection Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray: London.
- DIDIER, G. & M. LAURIN. 2020. – Exact distribution of divergence times from fossil ages and tree topologies. *Systematic Biology*, 69: 1068-1087.
- DIDIER, G., M. FAU & M. LAURIN. 2017. – Likelihood of tree topologies with fossils and diversification rate estimation. *Systematic Biology*, 66: 964-987.
- DRUMHELLER, S.K., J.B. MCHUGH, M. KANE, A. RIEDEL & D.C. D'AMORE. 2020. – High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem. *PLoS one*, 15: e0233115.
- DUBOIS, A. 1982. – Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 16: 9-65.
- DUBOIS, A. 2016. – The Duplostensional Nomenclatural System for higher zoological nomenclature: additional comments. *Dumerilia*, 6: 5-16.
- DUBOIS, A., A. OHLER & R. PYRON. 2021. – New concepts and methods for phylogenetic taxonomy and nomenclature in zoology, exemplified by a new ranked cladonomy of recent amphibians (Lissamphibia). *Megataxa*, 5: 1-738.
- ERESHEFSKY, M. 2002. – Linnaean ranks: Vestiges of a bygone era. *Philosophy of Science*, 69: S305-S315.
- FROST, D.R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R.H. BAIN, A. HAAS, C.F.B. HADDAD, R.O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S.C. DONNELLAN, C.J. RAXWORTHY, J.A. CAMPBELL, B. BLOTTO, P. MOLER, R.C. DREWES, R.A. NUSSBAUM, J.D. LYNCH, D.M. GREEN & W.C. WHEELER. 2006. – The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1-370.
- GAUTHIER, J. 1986. – *Saurischian monophyly and the origin of birds*. In: Padian K, ed. *The origin of birds and the evolution of flight*. San Francisco: California Academy of Sciences. 1-55.
- GAUTHIER, J. & K. DE QUEIROZ. 2001. – Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves". In: Gauthier J and Gall LF, eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. 7-41.
- GONZALEZ, J., H. DÜTTMANN & M. WINK. 2009. – Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae. *Journal of Zoology*, 279: 310-318.
- GUASPARRI, A. 2022. – The Roman classification and nomenclature of aquatic animals: an annotated checklist (with a focus on ethnobiology). *Anthropozoologica*, 57: 19-100.
- HAECKEL, E. 1866. – *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer: Berlin, 1036 pp.
- HENNIG, W. 1966. – *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press: Urbana, Chicago, London, 263 pp.
- HENNIG, W. 1969. – *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer: Frankfurt am Main, 436 pp.
- HENNIG, W. 1981. – *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons: Chichester, xi + 514 p.
- HOLTZ, T.R. 1996. – Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Paleontology*, 70: 536-538.
- ICZN. 1999. – *International Code of Zoological Nomenclature*. The International Trust for Zoological Nomenclature: London, 306 pp.
- LAURIN, M. 1991. – The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 101: 59-95.
- LAURIN, M. 2008. – *Systématique, paléontologie et biologie évolutive moderne : l'exemple de la sortie des eaux des vertébrés*. Ellipses : Paris.
- LAURIN, M. 2023. – *The Advent of PhyloCode: The Continuing Evolution of Biological Nomenclature*. CRC Press: Boca Raton, FL (sous presse).
- LAURIN, M. & P.D. CANTINO. 2004. – First international phylogenetic nomenclature meeting: a report. *Zoologica Scripta*, 33: 475-479.
- LAURIN, M. & P.D. CANTINO. 2006. – Second Congrès International de la Société de Nomenclature Phylogénétique : 28 juin-2 juillet, 2006, Université de Yale, USA. *Journal de l'Association Paléontologique Française*, 50: 18-21.
- LAURIN, M. & M. HUMAR. 2022. – Phylogenetic signal in characters from Aristotle's History of Animals. *Comptes Rendus Palevol*, 21 : 1-16.
- LAURIN, M., J.W. ARNTZEN, A.M. BÁEZ, A.M. BAUER, R. DAMIANI, S.E. EVANS, A. KUPFER, A. LARSON, D. MARJANOVIĆ, H. MÜLLER, L. OLSSON, J.-C. RAGE & D. WALSH. 2020. – Lissamphibia. In: de Queiroz K, Cantino PD & Gauthier JA, eds. *Phyloonyms: A companion to the PhyloCode*. Boca Raton, Florida: CRC Press. 773-778.
- LAURIN, M., O. LAPAUZE & D. MARJANOVIĆ. 2022. – What do ossification sequences tell us about the origin of extant amphibians? *Peer Community Journal*, 2: 1-35.
- LHERMINIER, P. & M. SOLIGNAC. 2005. – *De l'espèce*. Syllepse : Paris, XI + 694 pp.
- LINNÉ, C. 1758. – *Systema naturae*. Holmiae (Laurentii Salvii): Stockholm, 824 pp.
- LÜCKING, R. 2019. – Stop the abuse of time! Strict temporal banding is not the future of rank-based classifications in fungi (including lichens) and other organisms. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 38: 199-253.
- MAGNOL, P. 1689. – *Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*. Pech : Montpellier, 79 pp.

- MALIK, S.-B., A.W. PIGHTLING, L.M. STEFANIAK, A.M. SCHURKO & J.M. LOGSDON JR. 2008. – An expanded inventory of conserved meiotic genes provides evidence for sex in *Trichomonas vaginalis*. *PLoS one*, 3: e2879.
- MANN, A., J.D. PARDO & H.C. MADDIN. 2019. – *Infernovenator steenae*, a new serpentine recumbirostran from the ‘Mazon Creek’ Lagerstätte further clarifies lysorophian origins. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187: 506-517.
- MARJANOVIĆ, D. & M. LAURIN. 2007. – Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology*, 56: 369–388.
- MARJANOVIĆ, D. & M. LAURIN. 2019. – Phylogeny of Paleozoic limbed vertebrates reassessed through revision and expansion of the largest published relevant data matrix. *PeerJ*, 6: e5565.
- MINELLI, A. 2000. – The ranks and the names of species and higher taxa, or a dangerous inertia of the language of natural history. In: Ghiselin M.T. & Leviton A.E., eds. *Cultures and institutions of natural history: Essays in the history and philosophy of science*. San Francisco: California Academy of Sciences. 339-351.
- MINELLI, A. 2003. – Zoological nomenclature after the publication of the Fourth Edition of the Code. In: Legakis A., Sfenthourakis S., Polymeni R. & Thessalou-Legaki M., eds. *The New Panorama of Animal Evolution*. Sofia: Pensoft. 649-658.
- MISHLER, B.D. 1999. – Getting Rid of Species? In: Wilson R, ed. *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. 307-315.
- NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE. 2021. – North American stratigraphic code. *Stratigraphy*, 18: 153-204.
- PARDO, J.D., B.J. SMALL & A.K. HUTTENLOCKER. 2017. – Stem caecilian from the Triassic of Colorado sheds light on the origins of Lissamphibia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: E5389–E5395.
- PELLEGRIN, P. 1986. – *Aristotle's classification of animals: biology and the conceptual unity of the Aristotelian corpus*. University of California Press: Berkeley, xiv + 235 pp.
- PRÜFER, K., F. RACIMO, N. PATTERSON, F. JAY, S. SANKARAMAN, S. SAWYER, A. HEINZE, G. RENAUD, P.H. SUDMANT, C. DE FILIPPO, H. LI, S. MALLICK, M. DANNEMANN, Q. FU, M. KIRCHER, M. KUHLWILM, M. LACHMANN, M. MEYER, M. ONGYERTH, M.F. SIEBAUER, C. THEUNERT, A. TANDON, P. MOORJANI, J. PICKRELL, J.C. MULLIKIN, S.H. VOHR, R.E. GREEN, I. HELLMANN, P.L.F. JOHNSON, H. BLANCHE, H. CANN, J.O. KITZMAN, J. SHENDURE, E.E. EICHLER, E.S. LEIN, T.E. BAKKEN, L.V. GOLOVANOVA, V.B. DORONICHEV, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, B. VIOLA, M. SLATKIN, D. REICH, J. KELSO & S. PÄÄBO. 2014. – The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505: 43-49.
- PYRON, R.A. 2011. – Divergence-time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*, 60: 466 - 481.
- QUEIROZ, K. DE & J. GAUTHIER. 1990. – Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology*, 39: 307-322.
- QUEIROZ, K. DE & J. GAUTHIER. 1992. – Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 449-480.
- QUEIROZ, K. DE. & J. GAUTHIER. 1994. – Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 27-31.
- QUEIROZ, K. DE, P.D. CANTINO & J.A. GAUTHIER eds. 2020. – *Phylonoms: A Companion to the PhyloCode*. Boca Raton: CRC Press.
- RAVEN, P.H., B. BERLIN & D.E. BREEDLOVE. 1971. – The origins of taxonomy. *Science*, 174: 1210-1213.
- REMANE, J., M.G. BASSETT, J.W. COWIE, K.H. GOHRBANDT, H.R. LANE, O. MICHELSEN & W. NAIWEN. 1996. – Revised guidelines for the establishment of global chronostratigraphic standards by the International Commission on Stratigraphy (ICS). *Episodes*, 19: 77-81.
- ROGERS, A.R., N.S. HARRIS & A.A. ACHENBACH. 2020. – Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Science advances*, 6: eaay5483.
- ROMER, A.S. 1966. – *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press: Chicago, 468 pp.
- ROWE, T. & J. GAUTHIER. 1992. – Ancestry, paleontology, and definition of the name Mammalia. *Systematic Biology*, 41: 372-378.
- RUTA, M. & M.I. COATES. 2007. – Dates, nodes and character conflict: addressing the lissamphibian origin problem. *Journal of Systematic Palaeontology*, 5: 69-122.
- SCHMITZ, H., N. UDDENBERG & P. ÖSTENSSON. 2007. – *Linné – le rêve de l'ordre dans la nature*. Belin : Paris, 255 pp.
- SCHURKO, A.M., M. NEIMAN & J.M. LOGSDON. 2009. – Signs of sex: what we know and how we know it. *Trends in ecology & evolution*, 24: 208-217.
- SERENO, P.C. 2005. – The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 595-619.
- SLON, V., F. MAFESSONI, B. VERNOT, C. DE FILIPPO, S. GROTE, B. VIOLA, M. HAJDINJAK, S. PEYRÉNE, S. NAGEL, S. BROWN, K. DOUKA, T. HIGHAM, M.B. KOZLIKIN, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, J. KELSO, M. MEYER, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2018. – The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561: 113-116.
- TOURNEFORT, J.P. DE. 1694. – *Eléments de botanique ou méthode pour connoître les plantes*. L'Imprimerie Royale : Paris, 562 pp.
- TURLAND, N.J., J.H. WIERSEMA, F.R. BARRIE, W. GREUTER, D. HAWKSWORTH, P.S. HERENDEEN, S. KNAPP, W.-H. KUSBER, D.-Z. LI, K. MARHOLD, T. MAY, J. MCNEILL, A. MONRO, J. PRADO, M. PRICE & G. SMITH. 2018. – *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Koeltz Botanical Books: Glashütten, xxxviii + 254 pp.
- WAGNER, G.P. & J.A. GAUTHIER. 1999. – 1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 5111-5116.
- WESTERMANN, G.E. 2000. – Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 158: 1-13.
- WILKINS, J.S. 2011. – Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa*, 2765: 58-60.
- WINTER, I.J. 1985. – After the Battle Is Over: The *Stele of the Vultures* and the Beginning of Historical Narrative in the Art of the Ancient Near East. *Studies in the History of Art*, 16: 11-32.
- WITMER, L.M. 2009. – Fuzzy origins for feathers. *Nature*, 458: 293-295.
- WOLSAN, M. 1993. – Phylogeny and classification of early European *Mustelida* (Mammalia: Carnivora). *Acta Theriologica*, 38: 345-384.

ZHAO, R.-L., J.-L. ZHOU, J. CHEN, S. MARGARITescu, S. SÁNCHEZ-RAMÍREZ, K.D. HYDE, P. CALLAC, L.A. PARRA, G.-J. LI & J.-M. MONCALVO. 2016. – Towards standardizing taxonomic ranks using divergence times – a case study for reconstruction of the *Agaricus* taxonomic system. *Fungal diversity*, 78: 239-292.