



HAL
open science

Systematique et Biogeographie

Gareth Nelson, Norman Platnick, Paul Chatelain, Valentin Rineau, Paul Zaharias, Malcolm Sanders

► **To cite this version:**

Gareth Nelson, Norman Platnick, Paul Chatelain, Valentin Rineau, Paul Zaharias, et al.. Systematique et Biogeographie. 2024, 978-2-9593212-0-7. hal-04529990

HAL Id: hal-04529990

<https://hal.science/hal-04529990v1>

Submitted on 2 Apr 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 - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

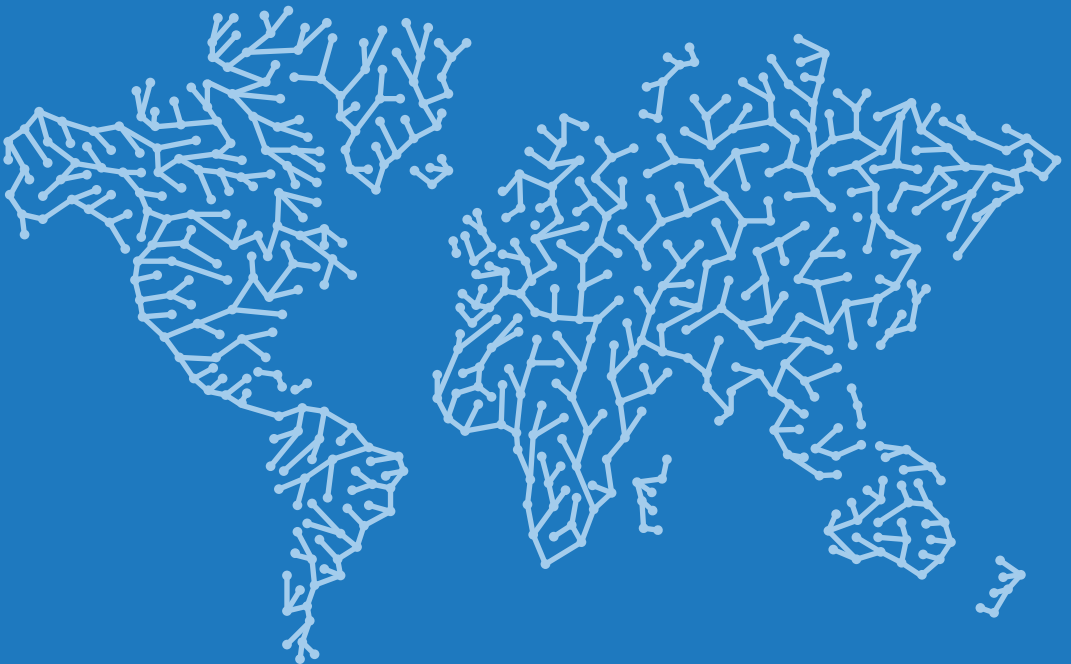
Gareth

Norman

NELSON & PLATNICK

**SYSTÉMATIQUE &
BIOGÉOGRAPHIE**

CLADISTIQUE & VICARIANCE



**SYSTÉMATIQUE
ET
BIOGÉOGRAPHIE
CLADISTIQUE ET VICARIANCE**

Gareth Nelson et Norman Platnick

Traduit de l'anglais par Paul Chatelain, Valentin Rineau et Paul Zaharias

Titre original :

SYSTEMATICS AND BIOGEOGRAPHY : CLADISTICS AND VICARIANCE
Gareth Nelson et Norman Platnick

(Columbia University Press, New York ; 1981.)

Remerciements des traducteurs — Nous remercions très chaleureusement Gareth Nelson et le regretté Norman Platnick pour nous avoir très gentiment autorisé à traduire cet ouvrage. Norman Platnick n'aura malheureusement pas pu voir cette traduction aboutir, décédé le 8 avril 2020, nous lui dédions cette édition.

Nous remercions également nos deux relecteurs : René Zaragüeta i Bagils (chapitre 8) et Daniel Goujet (totalité), pour leurs relectures scrupuleuses et pour leurs très nombreux commentaires qui ont contribué à améliorer cette traduction, bien qu'ils puissent peut-être ne pas partager tous nos choix. Un grand merci en particulier à Daniel Goujet qui a également accepté d'ajouter une postface à cette édition, nous livrant sa vision de cette oeuvre majeure qui a transformé la systématique et la biogéographie de son temps, et qui semble encore aujourd'hui inépuisable.

Enfin, ce projet n'aurait jamais vu le jour si René Zaragüeta, lors d'enseignements à Sorbonne Université et au Museum National d'Histoire Naturelle, ne nous avait pas fait découvrir ce texte fascinant, donné envie de le lire, et les moyens de l'interroger. Nous voulons lui exprimer avec respect et amitié, notre profonde reconnaissance et notre gratitude éternelle !

Impunitum numquam beneficium

Paul Chatelain, Valentin Rineau, Malcolm Sanders et Paul Zaharias
Paris, Mars 2024

Cette traduction est dédiée à Norman Platnick (1951 - 2020)

Traduit de l'anglais par Paul Chatelain, Valentin Rineau et Paul Zaharias
avec l'aimable autorisation de Gareth Nelson et Norman Platnick.

Illustrations reprises par Malcolm T. Sanders.

Auto-édité par Paul Chatelain, Valentin Rineau, Paul Zaharias et
Malcolm T. Sanders.

Copyright ©2024 Paul Chatelain, Valentin Rineau, Paul Zaharias,
Malcolm T. Sanders.

ISBN : 978-2-9593212-0-7



impunitum numquam beneficium

TABLE DES MATIÈRES

Préface	iii
---------	-----

INTRODUCTION

Chapitre 1. Biologie Comparative : Espace, Temps et Forme	3
La Science de la Biologie Comparative; Problèmes de Forme : Systématique; Problèmes de Temps : Ontogénie et Paléontologie; Problèmes d'Espace : Biogéographie	

FORME

Chapitre 2. Histoire de la Systématique : Types de Diagrammes de Branchements	57
Types Naturels; Stabilité des Classifications	
Chapitre 3. Patrons de la Systématique	157
Cladogrammes, Arbres et Composantes; Cladogrammes et Information; Arbres et Information; Un Post-scriptum sur la Parcimonie; Information, Phylétique et Phénétique; Information et Composantes; Information Incomplète, Branchements Multiples et Réticulation	
Chapitre 4. Résultats de la Systématique	247
Classification : Quelques Considérations Concrètes; Classification et Caractères Généraux	

TEMPS

Chapitre 5. Ontogenie, Phylogénie, Paleontologie, et la Loi Biogénétique	
305	
Le Triple Parallélisme ; Néoténie	

ESPACE

Chapitre 6. Histoire de la Biogéographie : Types de Questions	327
Historique ; Distribution ; Régions ; Relations Entre Régions	
Chapitre 7. Patrons de la Biogéographie : Analyse de Composantes	377
Erreurs de Prédiction ; Supposition 1 ; Supposition 2 ; Taxons à Large Répartition et Distributions Redondantes ; Un Post-scriptum sur la Redondance ; Le Monde Réel ; Évaluation des Suppositions	
Chapitre 8. Résultats de la Biogéographie : Régions	431
Relations Biogéographiques : l'Aspect Cladistique ; Niveaux d'Endémisme ; Similarité Biotique ; Relations de Dispersion ; Régions Biogéographiques ; Au-delà du Dispersalisme ; Epilogue	
Bibliographie	508
Postface	505

PRÉFACE

Les idées présentées dans ce volume prennent principalement leur source dans l'œuvre de deux biologistes, le regretté Willi Hennig, auteur d'un livre de 1966 intitulé *Phylogenetic Systematics*, et Léon Croizat, auteur d'un livre de 1964 intitulé *Space, Time, Form : The Biological Synthesis*, ainsi que dans les écrits d'un philosophe des sciences, Sir Karl Popper. Hennig et Croizat n'ont pas trouvé leurs œuvres particulièrement compatibles (Hennig n'a jamais cité Croizat, et Croizat [1976] a publié des commentaires négatifs sur Hennig), et ni l'un ni l'autre n'a manifesté le moindre intérêt pour les idées de Popper ni ne les a désignées comme étant compatibles avec les siennes.

Cependant, Hennig et Croizat ont tous deux apporté des contributions substantielles et substantiellement similaires, en (1) pointant des insuffisances majeures au sein de certaines méthodes conventionnelles en systématique et en biogéographie respectivement et (2) en proposant des méthodes considérablement améliorées pour ces deux domaines. Nous croyons que les contributions et d'Hennig et de Croizat peuvent être aisément (et fructueusement) appréhendées dans le contexte de la conception poppérienne de la nature et du développement des connaissances scientifiques, et que les idées de ces trois hommes sont largement compatibles. Et en même temps, s'il leur était possible à tous trois de lire ce livre, chacun pourrait être en désaccord avec de grandes parties de celui-ci. Au lecteur de juger dans quelle mesure nous avons réussi à synthétiser et à étendre leurs contributions, et de la valeur que ces nouvelles perspectives peuvent avoir.

La systématique et la biogéographie sont des sciences riches d'accomplissements passés et de perspectives futures — si riches, en réalité, que novices et professionnels pourraient ne pas réussir à saisir une quelconque unité dans la myriade de faits et d'interprétations établis ou dont il est possible de disposer. Dans ce volume nous expérimentons une perspective permettant aux travaux passés d'être reliés à des questions toujours ouvertes. Nos résultats sont à certains égards traditionnels :

Aristote, Linnaeus et Candolle père émergent toujours comme pionniers ; quand des commentaires bien plus modernes font pâle figure. Nos résultats sont à certains égards novateurs : les cladogrammes et leurs équivalents dans la dimension géographique apparaissent comme les clés du futur de nos sciences. Ces clés prennent leur source dans les anciennes notions de groupes naturels (taxons) et d'aires naturelles (régions). Combinées, elles illustrent simplement la maxime qui veut que la terre et le vivant évoluent ensemble, à la fois en général et en particulier.

Bien que notre tentative puisse être jugée réussie au sens qu'elle fournit des résultats et offre des perspectives, il est possible que le lecteur trouve ce texte difficile à suivre d'un bout à l'autre. L'introduction mise à part (chapitre 1), les considérations historiques (chapitres 2 et 6) présentent le moins de difficultés et sont les plus faciles pour commencer. Les résultats (chapitres 4 et 8) sont des commentaires sur l'état de l'art et seront mieux appréciés par des lecteurs ayant une certaine connaissance de la littérature actuelle. Les chapitres analytiques (3 et 7) sont susceptibles d'être obstructifs pour les lecteurs autres que ceux déterminés à maîtriser la logique qui sous-tend notre argumentation — telle que nous avons pu la formuler. Nous avons conçu le chapitre 5 comme une synthèse de ce qui le précède, en nous référant à la dimension temporelle, mais il nous apparaît plutôt comme un interlude digressif.

Nous sommes profondément reconnaissants envers James S. Farris, Charles W. Harper, Jr., et David L. Hull pour avoir commenté en détail de larges parties du texte. Nous remercions également les collègues suivants pour leur assistance pour divers aspects de ce projet : J. W. Atz, R. Batten, R. Birdsong, A. Boucot, R. Brady, D. Brothers, L. Brundin, H. D. Cameron, S. Coats, L. Constance, J. Cracraft, L. Croizat, R. A. Crowson, N. Eldredge, W. K. Emerson, W. Fink, E. S. Gaffney, S. J. Gould, M. Hecht, W. Hennig, L. H., Herman, R. F. Johnston, D. B. Kitts, A. Kluge, J. Larson, S. Løvtrup, J. G. Lundberg, N. Macbeth, L. Marcus, M. C. McKenna, C. D. Michener, M. F. Micevich, E. C. Olson, L. Parenti, C. Patterson, K. R. Popper, F. H. Rindge, D. E. Rosen, H. H. Ross, M. Ruse, B. Schaeffer, D. Schlee, R. Schmid, R. T. Schuh, H.-P. Schultze, M. D. F. Udvardy, F. Vuilleumier, H.-E. Wanntorp, E. O. Wiley, E. O. Wilson, P. Wygodzinsky et R. Zangerl. Enfin, nous remercions J. Barbaris et V. Morales de l'American Museum, qui ont effectué la plupart des illustrations, et Joe Ingram, Joan McQuary, Vicki P. Raeburn et leurs collègues aux Columbia University Press pour leur intérêt, leur jovialité et leur indulgence.

Gareth Nelson et Norman Platnick
American Museum of Natural History
New York City, Août 1980

INTRODUCTION

1

BIOLOGIE COMPARATIVE : ESPACE, TEMPS ET FORME

LA SCIENCE DE LA BIOLOGIE COMPARATIVE

LES DEUX BIOLOGIES

La biologie est aujourd'hui devenue un vaste conglomérat de sous-disciplines, chacune ayant son propre langage et sa propre littérature, et constituant un ensemble d'obstacles à la compréhension ou l'interprétation par le non-spécialiste. Il n'est donc pas surprenant que beaucoup de biologistes attentifs aient tenté de se faire une idée de leur science en regroupant ces nombreuses sous-disciplines, de diverses manières, en deux ou plusieurs branches principales de la biologie. Pour réussir, ces tentatives doivent démontrer l'existence de caractéristiques uniques unifiant chaque branche, des caractéristiques allant au-delà du simple truisme selon lequel tous ces domaines distincts concernent, d'une certaine manière, l'étude de la vie.

La voie la plus empruntée à cette fin est probablement celle qui implique le concept de niveaux d'organisation. Le monde vivant peut certainement être considéré comme une série de niveaux de plus en plus englobants et complexes, allant de la molécule et de la cellule en passant par l'organisme jusqu'à l'écosystème. Pour une raison quelconque, peut-être parce que nous sommes nous-mêmes des organismes, il semble naturel de diviser la biologie en sous-disciplines opérant au niveau des organismes et au-dessus (biologie des organismes) et celles qui ne concernent que des parties d'organismes. Que cette distinction puisse effectivement servir à séparer les biologistes en deux camps est attesté par le fait que de nombreux départements universitaires de biologie sont ainsi divisés. On peut toutefois se demander

si cette division s'est révélée saine, que ce soit pour les départements ou pour la biologie. Les regroupements ne semblent pas offrir beaucoup de caractéristiques unificatrices ; un biochimiste qui étudie une voie de synthèse protéique chez une bactérie a-t-il quoi que ce soit de plus en commun avec un morphologiste fonctionnel qui étudie la mécanique d'une mâchoire de tortue ou avec un éthologue explorant les rituels de parade d'un couple d'araignées ?

Une autre approche possible se concentre non pas sur les niveaux d'organisation mais sur la théorie de l'évolution. Pour Mayr (1961:1501 ; également Rosa 1933), par exemple, le terme « biologie » est une étiquette pour « deux domaines largement séparés », la biologie évolutionnaire et la biologie fonctionnelle. Mayr a opposé ces domaines par rapport aux types de questions posées et aux types de causes étudiées. La biologie évolutionnaire pose la question « pourquoi ? » et étudie les causes ultimes, les facteurs qui régissent les changements dans les programmes génétiques des organismes, tandis que la biologie fonctionnelle pose la question « comment ? » et étudie les causes immédiates, les facteurs qui déterminent la réponse des organismes et leurs parties à l'environnement. Ces regroupements de disciplines présentent des caractéristiques unificatrices et semblent donc offrir une perspective utile. Malheureusement, au moins un domaine important de la biologie est entièrement omis de cette classification ; comme Mayr l'a indiqué, les études « descriptives et structurelles » n'entrent dans aucun des deux champs. On pourrait remédier à cette omission en adoptant une « biologie structurelle et fonctionnelle » élargie, ou simplement une « biologie non évolutionnaire », mais les caractéristiques unificatrices de cette branche disparaissent dans les deux cas.

Peut-être alors que les biologistes peuvent être regroupés de manière heuristique, non pas tant par le niveau d'organisation des phénomènes qu'ils étudient, les causes de ces phénomènes ou les types de questions posées à leur sujet, que par les intentions sous-jacentes des diverses études biologiques. Les études peuvent de toute évidence s'interroger soit sur l'uniformité du vivant soit sur la diversité du vivant, aspects que l'on peut appeler respectivement biologie générale et biologie comparative. Le biologiste généraliste travaille d'ordinaire sur une unique espèce et la considère comme un outil expérimental, espérant découvrir des propriétés qui peuvent s'avérer générales. Pour ces biologistes, la diversité n'est qu'un obstacle ; on préférera souvent des souches de laboratoire d'une espèce, spécialement élevées pour montrer la plus petite variation possible parmi les individus.

Aussi louables que puissent être ces études, elles sont le plus souvent contrecarrées (au moins dans un sens ultime) ; sur le long terme, les propriétés découvertes par un biologiste généraliste chez une espèce se révèlent généralement vraies pour certaines autres espèces, mais pas toutes. Relativement peu de propriétés se révèlent vraies pour tous les organismes vivants. En conséquence, la poursuite de la recherche en biologie générale a été l'accumulation de données à la fois sur l'uniformité et sur la diversité de la vie, sur les similitudes et les différences entre les organismes vivants. Au biologiste comparatif incombe la tâche de tenter de comprendre cette

accumulation de données.

C'est de la biologie comparative, la science de la diversité, que ce livre traite. Ce livre a un double objectif : c'est une réflexion sur (1) la structure théorique de la biologie comparative, et (2) sur la nature de nos connaissances sur la diversité des organismes.

LA BIOLOGIE COMPARATIVE ET SES ÉLÉMENTS

Historiquement, la biologie comparative s'est développée grâce à l'accumulation constante de données sur la diversité des attributs des organismes, et ses premiers pratiquants ont différencié, décrit et nommé à profusion un nombre considérable de nouvelles entités et processus biologiques. Ces activités ont été d'une extraordinaire importance, mais elles ne sont pas une fin en soi. La simple compilation de données sur le monde dans lequel nous vivons, si ordonnée soit-elle, n'est pas suffisante pour le comprendre. Les données ainsi compilées et ordonnées ne sont encore que des données en quête d'interprétation.

Avec l'avènement de la théorie de l'évolution vers le début du siècle dernier, un moyen d'interpréter les données a été fourni. Si le vivant a évolué, nous pouvons en conclure que les phénomènes biologiques (entités et processus) sont divers, car ils se sont diversifiés. En d'autres termes, l'étude de la diversité du vivant, vue à travers le prisme d'une théorie de l'évolution, devient équivalente à une étude de l'histoire du vivant. Cette histoire a, bien entendu, deux dimensions : il existe une histoire de la vie dans le temps et une histoire dans l'espace. La biologie comparative, pour permettre de comprendre le monde vivant, doit donc traiter de trois éléments distincts : (1) les ressemblances et les différences dans les attributs des organismes, (2) l'histoire des organismes dans le temps, et (3) l'histoire des organismes dans l'espace. Le rôle que joue la biologie comparative dans la gestion des interfaces entre ces trois éléments ou facteurs est exprimé de manière concise dans le titre du livre de Croizat (1964), « Space, Time, Form : The Biological Synthesis ». La forme, dans ce contexte, se réfère non seulement à la structure des organismes, mais également à tous leurs attributs, qu'ils soient structurels, fonctionnels ou comportementaux.

Peu de sous-disciplines de la biologie, sinon aucune, ne peuvent fournir d'informations sur les attributs d'organismes pertinents pour la biologie comparative, mais il y a quatre sous-disciplines classiquement définies appartenant à la biologie comparative. Deux d'entre elles sont (1) la systématique, qui s'intéresse premièrement à la forme (au sens large) et secondairement au temps, et (2) la biogéographie, qui s'intéresse premièrement à l'espace et, comme la systématique, secondairement au temps. La systématique et la biogéographie forment ensemble le cœur de la biologie comparative. Deux autres sous-disciplines, l'embryologie (au sens large, englobant tous les processus de développement) et la paléontologie, diffèrent de la systématique et de la biogéographie en ce qu'elles s'intéressent premièrement au temps et secondairement à la forme (et, dans le cas de la paléontologie, à l'espace aussi).

L'ordre dans lequel les éléments d'espace, de temps et de forme (et les

disciplines respectives qui leur sont associées) sont traités dans ce livre est l'inverse de l'ordre qui vient d'être donné et de celui utilisé dans le titre de l'œuvre de Croizat. Il y a deux raisons à cette inversion. La première est que la systématique, en fournissant des classifications résumant les connaissances existantes sur les attributs des organismes, est un prérequis pratique nécessaire aux autres domaines. Si notre systématique est inadéquate, il ne sera que rarement possible de faire un travail adéquat en biogéographie, en paléontologie ou en embryologie. La seconde raison à cette inversion, et l'un des thèmes de ce livre, est que les hypothèses sur l'histoire des organismes dans le temps sont testées par des assertions sur leurs attributs, et que les hypothèses sur l'histoire des organismes dans l'espace sont testées par des assertions sur leur histoire dans le temps.

MÉTHODES EN BIOLOGIE COMPARATIVE

La majeure partie de ce livre est consacrée à des questions de méthode, à la manière dont nous pourrions analyser des quantités énormes de données qui sont disponibles sur la diversité du vivant. En conséquence, une grande partie du livre concerne des domaines qui sont (et restent sans aucun doute) intrinsèquement problématiques. La raison en est relativement simple : nous n'avons aucun moyen d'évaluer nos méthodes de manière scientifique. Il peut sembler paradoxal de suggérer que la biologie comparative (ou quelque autre science) doive adopter des méthodes sans pouvoir elle-même attester de leur efficacité. Mais le fait est que nous utilisons nos méthodes pour tenter de résoudre des problèmes. Si nous connaissions déjà les solutions correctes à ces problèmes, nous pourrions facilement évaluer et choisir parmi différentes méthodologies concurrentes : les méthodes qui fournissent systématiquement les solutions correctes seraient évidemment préférées. Mais bien sûr, si nous connaissions déjà les bonnes solutions, nous n'aurions pas besoin de méthodes.

Les considérations relatives à la méthodologie scientifique impliquent donc généralement des questions d'ordre philosophique plutôt que scientifique. De cela, nous pouvons conclure qu'une philosophie générale de la science peut grandement influencer les discussions et les décisions méthodologiques et qu'il incombe donc aux scientifiques qui participent à de telles discussions ou prennent de telles décisions de présenter aussi explicitement que possible le point de vue philosophique qu'ils soutiennent.

Certains biologistes comparatifs, par exemple, semblent adopter une position philosophique d'un empirisme extrême, voyant la science comme rien de plus que de l'observation ordonnée. Pour de tels chercheurs, une grande partie de ce qui est considéré ici comme de la biologie comparative semble tout simplement impossible à réaliser, et ils s'empressent de critiquer un tel travail au motif qu'il est spéculatif. Si notre connaissance se limite aux choses que nous pouvons (supposément) observer directement, la tâche de l'étude de l'histoire du vivant est en effet pleine de difficultés insurmontables, car nous pouvons difficilement observer directement l'histoire passée des organismes actuels. Mais une telle vision philosophique caractérise (le cas échéant) la technologie, pas la science : elle refuse à la

science précisément les processus qui la caractérisent le plus : la proposition et le test d'hypothèses.

Cette vue alternative, proposée et explorée par Popper (1959), souligne que toute connaissance scientifique est hypothétique, conjecturale et spéculative, et consiste soit en des déclarations générales (théories) qui ne peuvent jamais être confirmées ou vérifiées mais seulement falsifiées, ou des déclarations particulières qui utilisent des noms de classe et impliquent donc d'autres théories conjecturales et invérifiables. La tâche du scientifique, dans la pensée de Popper, est de proposer des solutions aux problèmes et de tester ces solutions le plus rigoureusement possible, dans l'espoir de montrer qu'elles sont fausses si elles le sont. Ces théories qui pourraient éventuellement être fausses, mais que nous n'avons pas encore réussi à réfuter, sont acceptées (à titre provisoire), non pas nécessairement comme étant vraies, mais comme étant possiblement plus proches de la vérité que les théories concurrentes déjà réfutées.

En général, les méthodes que nous préférons sont donc celles qui permettent la génération d'hypothèses testables (par opposition aux hypothèses irréfutables et donc non-scientifiques) et celles qui permettent la génération d'hypothèses testables plus sévères (plutôt que moins sévères). Comme Popper l'a montré, les conjectures les plus faciles à tester sont également celles qui ont le plus grand contenu en information et sont donc susceptibles d'être les plus utiles.

Le reste de ce chapitre consiste en une introduction aux problèmes de la biologie comparative, les méthodes utilisées pour tenter de résoudre ces problèmes, et certains des concepts de base impliqués dans ces tentatives. Le reste du livre abordera ces questions en détail.

PROBLÈMES DE FORME : SYSTÉMATIQUE

LES BUTS DE LA CLASSIFICATION

Si un biologiste découvre une propriété d'un organisme, une question qui se pose immédiatement est « à quel point est-elle générale ? » Souvent, la réponse est qu'elle a une certaine généralité, mais limitée : c'est vrai pour certains organismes, mais pas tous. Si une seconde propriété de ce type devait être découverte, nous pourrions demander non seulement « à quel point est-elle générale ? » mais aussi « est-elle plus ou moins générale que la première propriété ? ». Si l'on peut répondre à ces questions, on peut reconnaître des ensembles d'organismes pour lesquels il est possible de formuler des assertions générales telles que « Tous ces organismes (1, 2, 3, 4, 5), et aucun autre, ont la propriété A » et « Tous les organismes ayant la propriété B forment un sous-ensemble (1, 2, 3) de ceux qui ont la propriété A ». De cette façon, des ensembles et des sous-ensembles d'organismes peuvent être définis. Lorsque ces ensembles et sous-ensembles reçoivent un nom, une classification en résulte.

On constate souvent que deux propriétés ou plus ont exactement le même

degré de généralité, c'est-à-dire que tous ces organismes, et aucun autre, possédant la propriété A possèdent également les propriétés B, C et D. Lorsque que cela se produit, le nom de cet ensemble d'organismes acquiert une utilité en tant que moyen de stockage de l'information. En se référant à l'ensemble par son nom, nous pouvons indiquer qu'il existe un ensemble d'organismes sur lesquels des assertions générales peuvent être faites, sans avoir à répertorier toutes les propriétés connues chez les organismes appartenant à l'ensemble. Si nous organisons ensuite nos données sur ces propriétés en les associant au nom de l'ensemble, nous disposons également d'un moyen de récupérer les données, le cas échéant.

Ainsi, les classifications remplissent évidemment une fonction essentielle dans le stockage et la récupération des informations. Elles nous permettent de traiter d'énormes quantités de données en regroupant un nombre extraordinaire d'informations en un seul mot (les noms d'ensembles d'organismes), de sorte que nous ne soyons pas obligés de traiter simultanément toutes les données dont nous disposons. Mais cette tâche d'organisation des données est-elle la fonction essentielle de la classification? Si tel était le cas, ne laisserions-nous pas, en tant que scientifiques, la tâche de construire des classifications, d'organiser notre énorme pile de données, à des techniciens, tout comme nous confions la tâche d'organiser notre énorme pile de publications aux bibliothécaires?

Pourquoi, alors, les scientifiques se préoccupent-ils de la construction de classifications? Peut-être parce-que les classifications servent non seulement à résumer les informations dont nous disposons déjà, mais également à prédire des informations que nous ne possédons pas encore. Par exemple s'il existe un ensemble d'organismes qui partagent tous des propriétés (A, B, C, D, E) qu'aucun autre organisme ne possède et que nous trouvons un autre organisme dont nous savons seulement qu'il a les propriétés A et B, ne pouvons-nous pas prédire qu'il possède aussi les propriétés C, D et E? De même, si nous savons déjà que nous pouvons faire des assertions générales sur certaines propriétés d'un ensemble d'organismes (1, 2, 3, 4, 5) et sur un sous-ensemble de cet ensemble (1, 2, 3), ne pouvons-nous pas prédire que pour d'autres propriétés que nous ne connaissons pas encore, certaines peuvent être vraies pour l'ensemble (1, 2, 3, 4, 5), d'autres peuvent être vraies pour le sous-ensemble (1, 2, 3), mais aucune ne devrait être vraie pour d'autres sous-ensembles incongruents comme (3, 4, 5)?

Dans la mesure où il existe de l'ordre dans la nature, dans la mesure où la classification existante est une hypothèse précise sur cet ordre, et dans la mesure où nos hypothèses sur les propriétés et leur répartition entre les organismes sont correctes, de telles prédictions seront fructueuses. S'ils ne réussissent pas, nous avons découvert un problème intéressant, soit dans notre perception des propriétés et de leur distribution, dans notre classification, ou dans la nature. Les classifications sont donc utiles non seulement en tant que résumés de données, mais également en tant qu'hypothèses sur l'ordre dans la nature. Ces hypothèses, une fois testées et corroborées, peuvent être utilisées dans des études d'aspects de la nature autres que les attributs des organismes. C'est en tant qu'hypothèses que les

classifications sont en définitive utiles.

LES ÉLÉMENTS DE LA CLASSIFICATION

La classification biologique est une entreprise très ancienne, résultant de la capacité de l'Homme à généraliser sur le monde naturel. Ce genre de généralisations peut être appelé types*. Par exemple, on peut observer un organisme particulier et lui donner un nom : « chat ». Dès le début de leur vie, les humains apprennent que des noms tels que « chat » ne s'appliquent pas à un organisme en particulier, mais plutôt à un type d'organisme. Il n'y a pas qu'un seul chat, il y en a beaucoup. Et il en existe même différentes variétés.

La classification biologique tente de spécifier tous les différents types d'organismes. Sous sa forme moderne, elle est fondamentale pour comprendre le monde naturel. Mais l'entreprise de la classification est problématique. La nature est riche en différents types d'organismes, et les gens sont en désaccord sur ce qu'ils sont exactement. Quand un désaccord apparaît, une personne est susceptible de réfléchir à la nature de ce désaccord et peut demander : qu'est-ce qu'un « type » ? La plupart des biologistes ont été trop occupés pour réfléchir à cette question générale. Pour la plupart des problèmes pratiques de l'humanité et des sciences, cela n'a pas d'importance. Concernant un type en particulier, une réponse appropriée est généralement disponible. Quand on lui demande « qu'est-ce qu'un mammifère ? », un biologiste est susceptible de répliquer avec une définition : « un vertébré tétrapode avec homothermie, poils, fécondation interne, glandes mammaires et articulation dentaire-squamosal ». Ou bien la réponse peut consister en des exemples : « un monotrème, un marsupial ou un placentaire ». Un questionnement plus approfondi peut s'écarter de la question générale « qu'est-ce qu'un type ? » à des questions plus particulières, comme « qu'est-ce qu'un poil ? » ou « qu'est-ce qu'un monotrème ? ». On peut généralement donner des réponses à ces questions particulières qui satisfont la plupart des curiosités quotidiennes. Mais s'il doit y avoir une théorie générale de la classification, il faut répondre à la question générale. La plupart des biologistes pourraient y répondre de manière préliminaire en affirmant qu'il y a deux sortes de « types » : les espèces et les groupes d'espèces. Par conséquent, la question initiale (qu'est-ce qu'un type ?) peut être reformulée sous deux formes : (1) « qu'est-ce qu'une espèce ? » et (2) « qu'est-ce qu'un groupe ? ».

La deuxième question sera examinée en détail dans ce livre, mais la première question ne sera examinée qu'ici, et seulement brièvement. Contrairement à la question générale (qu'est-ce qu'un type ?), la question « qu'est-ce qu'une espèce ? » a longuement été débattue par les biologistes. De nombreux concepts d'espèces différents ont été proposés : il y a l'espèce biologique, l'espèce évolutive, l'espèce morphologique, l'espèce polytypique, l'espèce phénétique, l'espèce écologique, l'espèce paléontologique, l'espèce essentialiste, l'espèce nominaliste et sans doute bien d'autres. La plupart des considérations sur ce sujet ont été des tentatives de définir le mot « espèce »,

* Ndt. "kinds"

mais comme Popper l'a souligné, les controverses sur les définitions possibles des termes ne sont pas productives en elles-mêmes, parce-que toute les définitions utilisent d'autres termes qui ont eux-mêmes besoin de définition, résultant en un processus sans fin (une régression infinie). Par exemple, presque toutes les définitions du mot « espèces » qui ont été proposées utilisent le mot « population » — les espèces sont des populations, ou des groupes de populations, qui répondent à un ou plusieurs critères. Mais le mot « population » a lui-même besoin de définition, et est aussi difficile à définir que le mot « espèce ».

Tous ces concepts d'espèces variés partagent certains éléments communs. Tous admettent que nous ne pouvons jamais étudier les espèces comme tous, mais seulement des échantillons, et que tous fournissent des critères permettant, dans certains cas, de dire qu'un échantillon donné d'organismes représente non pas une mais deux espèces (ou plus). Cependant, aucun d'eux ne peut jamais garantir l'intégrité d'un échantillon ; aucun ne peut jamais garantir qu'un échantillon ne contient seulement qu'une espèce. Tout ce que nous pouvons dire, c'est que nous n'avons pas encore été en mesure de différencier les espèces au sein de l'échantillon. Alors, peu importe le concept d'espèce qu'un biologiste prétend utiliser, il y a une limite supérieure au nombre d'espèces, définie par le nombre d'échantillons pouvant être différenciés par quelque manière que ce soit. Dans une très large mesure, c'est le concept d'espèce réellement utilisé dans la pratique : ces échantillons qu'un biologiste peut distinguer, et dire aux autres comment distinguer (diagnose), sont appelés espèces.

Toutefois, ceci n'est pas en soi un concept suffisant, car il existe des échantillons qui peuvent être distingués mais qui ne semblent pas exister de manière indépendante dans la nature. Dans de nombreux groupes d'organismes, par exemple, nous pouvons distinguer des échantillons représentant des mâles et des femelles ; ou bien des œufs, des larves, des pupes et des adultes. Nous constatons cependant que les mâles ne produisent pas d'autres mâles, ni les larves d'autres larves, de sorte que ces échantillons en eux-mêmes n'ont pas d'existence indépendante dans la nature. Ainsi, le concept d'espèce doit inclure un critère d'autoperpétuation : mâle, femelles ensemble ; œufs, larves, pupes et adultes ensemble ; forment des espèces s'auto-perpétuant.

Si nous appelons caractère tout attribut d'un organisme au moyen duquel nous pouvons distinguer des échantillons, nous pouvons dire que, pour être diagnosticable, un échantillon de spécimens doit avoir un ensemble unique de caractères. Il n'est pas nécessaire qu'il ait un seul caractère qui lui soit propre, mais l'ensemble complet de ses caractères connus doit être différent de celui de tous les autres échantillons connus, auquel cas nous ne pourrions pas le distinguer. Dans ce livre, les espèces ne sont donc que les plus petits échantillons d'organismes auto-reproducteurs que l'on ait détectés et qui possèdent des ensembles de caractères uniques. En tant que telles, elles incluent comme espèces les « sous-espèces » des biologistes qui utilisent ce terme.

LA STRUCTURE DES CLASSIFICATIONS

La classification, au sens utilisé ici, est le système biologique ou scientifique de groupes et de sous-groupes nommés des différents types d'organismes. Les groupes nommés ont leur propre nom scientifique, p. ex. Eukaryota (organismes nucléés), Angiospermae (plantes à fleurs), Metazoa (animaux multicellulaires). Dans le système biologique, les groupes sont ordonnés hiérarchiquement : les Eukaryota peuvent être considérés comme un règne, les Metazoa un phylum, et les Angiospermae une classe. Quels groupes devraient être reconnus, et comment ils devraient être subdivisés sont les préoccupations principales d'une théorie de la classification (la systématique). Les noms et les rangs que devraient avoir les groupes et sous-groupes sont des préoccupations importantes mais secondaires. Celles-ci affectent non seulement les biologistes qui créent les classifications, mais également toutes les personnes qui doivent les apprendre et les utiliser.

Depuis l'époque de Linné, le système biologique a été conçu comme une hiérarchie avec des niveaux, ou rangs, spécifiés. Les rangs couramment utilisés aujourd'hui incluent :

Règne
 Phylum
 Classe
 Ordre
 Famille
 Tribu
 Genre
 Espèce.

Les rangs fournissent un système de catégories contenant des groupes d'organismes. Les groupes intégrés dans ce système, de sorte que chaque groupe ait un nom unique et un rang spécifié, sont appelés taxons. Un exemple est fourni par la classification des mammifères de Simpson (1945), qui ont le rang de classe. Sa classe Mammalia est un taxon, qui comprend tous les mammifères, et qui se subdivise en deux sous-taxons :

Classe Mammalia
 Sous-classe Prototheria (monotrèmes)
 Sous-classe Theria (marsupiaux et placentaires).

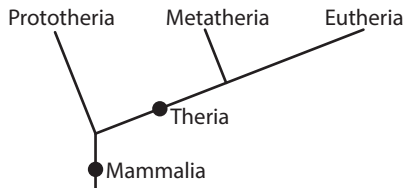
Les rangs, ou catégories, des genres et espèces ont une signification particulière, car ils constituent la base de la nomenclature binominale. Le but de la nomenclature binominale est de donner un nom différent à chaque espèce d'organismes individuelle et de permettre à différentes espèces d'être regroupées : plusieurs espèces peuvent être regroupées dans un genre. Dans ce système, le nom de chaque type d'organisme est un binôme, composé de deux parties, générique et spécifique. *Homo sapiens* (l'Homme) est un exemple de binom (la partie générique du nom est *Homo* et la partie spécifique *sapiens*). Ensemble, les deux parties forment un seul nom. Les binoms, une fois créés, ne restent pas nécessairement constants. Bien qu'*Homo sapiens* soit le nom de la seule espèce vivante actuellement placée dans le genre *Homo*, son usage futur pourrait changer. On pourrait concevoir

que le chimpanzé (*Pan troglodytes*) et le gorille (*Gorilla gorilla*) puissent rejoindre l'Homme dans le genre *Homo*, auquel cas ils seraient connus respectivement sous les noms d'*Homo troglodytes* et d'*Homo gorilla*. Des règles de nomenclature binominale ont été élaborées pour les plantes (ICN, 1978), les animaux (ICN, 1964) et les bactéries (ICN, 1975) dans l'espoir de stabiliser finalement les noms des différents types d'organismes, mais ces règles n'ont pas vocation à restreindre les limites des genres et autres taxons de rang supérieur (tribu, famille, etc.). L'utilisation de rangs ou catégories supérieures est une question d'interprétation et de tradition.

Hormis les règles de la nomenclature binominale et certaines conventions relatives à la constitution de noms de taxons supérieurs, il n'y a pas de théorie unique de la classification qu'un biologiste soit obligé d'accepter et d'utiliser, et la pratique classificatoire varie. Considérons des groupes tels que les familles conventionnelles Hominidae (contenant une espèce, *Homo sapiens*) et les Curculionidae (contenant plus de cinquante mille espèces de coléoptères). Ces familles partagent-elles une propriété, autre que leur appartenance spécifiée et leur nom scientifique, qui en fait des groupes du système biologique ? Ces familles partagent-elles certaines propriétés qui en font des familles plutôt que, par exemple, des ordres ou des genres ? A ces deux questions, aucune réponse qui soit acceptée de façon générale dans le monde scientifique n'est possible, car il n'existe pas de théorie de la classification généralement acceptée. Une caractéristique est cependant commune à toutes les classifications hiérarchiques : elles peuvent être représentées par des diagrammes de branchements. Par exemple, la hiérarchie suivante :

Classe Mammalia
 Sous-classe Prototheria
 Sous-classe Theria
 Infra-classe Metatheria
 Infra-classe Eutheria

peut être représentée par un diagramme de branchements, ou dendrogramme :



Si nous appelons contenu primaire l'information dans la classification sur ce que sont les groupes et comment ils sont subdivisés ; et contenu secondaire les informations sur les noms et les rangs des groupes et des sous-groupes ; nous pouvons voir que tout le contenu primaire et la moitié du contenu secondaire (les noms) de la classification sont également contenus dans le diagramme de branchements. Le dendrogramme spécifie que le groupe Theria doit avoir un rang supérieur à celui des groupes Metatheria

et Eutheria, et que les Mammalia doivent avoir un rang supérieur à celui des Prototheria et Theria, mais il ne précise pas quels rangs particuliers doivent avoir ces groupes.

La majeure partie de ce livre traite des diagrammes de branchements et de leur signification dans le domaine de la biologie comparative. Leur utilisation la plus évidente est de décrire les généalogies évolutives, et sont connus, dans ce rôle, sous les noms d'arbres évolutifs ou phylétiques. Ils sont également utilisés dans un sens plus général pour décrire la structure de la connaissance, en particulier la connaissance des ressemblances et des différences entre organismes. Une terminologie cohérente est adoptée dans ce livre afin de différencier ces usages :

1. Les *arbres phylétiques* représentent la généalogie évolutive.
2. Les *cladogrammes* représentent des éléments structuraux de la connaissance.

L'un des thèmes de ce livre est que le sens d'un dendrogramme est mieux compris non pas dans un sens généalogique (comme un arbre phylétique), du moins pas au début, mais plutôt dans un sens général relatif à la structure de la connaissance (comme un cladogramme). Ce thème peut être appréhendé en considérant un exemple impliquant des comparaisons du squelette axial de trois types d'organismes différents, une lamproie, un requin et une perche :

Lamproie : une notochorde

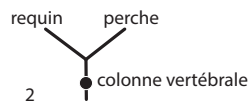
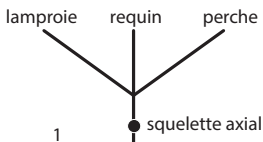
Requin : une colonne vertébrale de cartilages articulés

Perche : une colonne vertébrale d'os articulés.

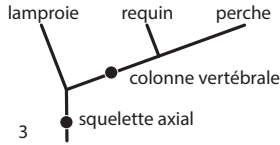
La comparaison des caractéristiques de ces trois espèces montre qu'il existe deux caractères généraux :

1. Les trois espèces ont un squelette axial
2. Le requin et la perche ont un squelette axial de la forme d'une colonne vertébrale.

Les caractères généraux peuvent chacun être représentés par un diagramme de branchements :



Et les deux diagrammes de branchements peuvent-être combinés :



Les caractères généraux peuvent également être résumés sous la forme d'une hiérarchie :

- I. Organismes possédant un squelette axial (lamproie, requin, perche)
 - IA. Organismes possédant une notochorde (lamproie)
 - IB. Organismes possédant une colonne vertébrale (requin et perche).

Et les différents termes de la hiérarchie peuvent se voir attribuer des noms scientifiques appropriés et présentés dans une classification formelle :

- Phylum Chordata (organismes avec un squelette axial)
 - Sous-phylum Cyclostomata (notochorde)
 - Sous-phylum Gnathostomata (colonne vertébrale)

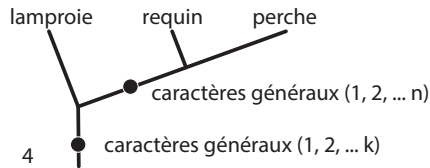
Le diagramme de branchements (3), la hiérarchie, et la classification peuvent tous être considérés comme des résumés identiques des deux mêmes caractères généraux. Les résumés sont utiles car ils transmettent la connaissance qu'il existe des caractères généraux. Cette connaissance est utile car sans elle, il n'existerait que des éléments d'informations spécifiques, tels que :

- Lamproie : une notochorde
- Requin : une colonne vertébrale de cartilages articulés
- Perche : une colonne vertébrale d'os articulés

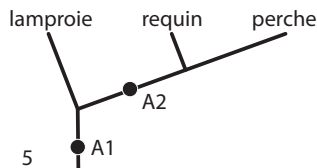
La connaissance des caractères généraux est utile pour une autre raison : elle est la base de nos attentes concernant l'ordre dans la nature. Les deux caractères généraux spécifient un certain patron d'ordre qui peut être résumé d'une autre manière, car des assertions générales peuvent être faites pour deux groupes :

- Groupe 1 : Lamproie + Requin + Perche
- Groupe 2 : Requin + Perche

Ce qui est attendu de ces assertions est que les patrons qu'elles contiennent soient vrais non seulement pour deux caractères généraux du squelette axial, mais le seront également pour tous les autres caractères généraux qui pourraient par la suite être découverts. C'est cette *attente de généralité* — que la nature est ordonnée selon un certain patron spécifiable — qu'est l'hypothèse matérialisée par un cladogramme. C'est le cladogramme qui spécifie le patron :



Depuis que la théorie de l'évolution organique est devenue globalement acceptée dans deuxième moitié du XIXe siècle, des diagrammes de branchements ont été utilisés comme représentations de l'évolution, de sorte que les lignées du diagramme représentent des lignées s'étendant dans le temps. Le diagramme de branchements simple de la lamproie, du requin et de la perche peut être considéré dans une perspective évolutionnaire. Dans cette perspective, le diagramme précise que le requin et la perche ont évolué à partir d'une espèce ancestrale commune (A2), et que cette espèce ancestrale et la lamproie ont évolué à partir d'une espèce ancestrale plus ancienne (A1) :



Dans cette perspective, l'espèce ancestrale A1 a finalement évolué en deux espèces : la lamproie et l'espèce ancestrale A2. Et l'espèce A2 a elle-même évoluée en deux espèces : le requin et la perche. Par conséquent, le diagramme spécifie les relations évolutionnaires entre les espèces. Le diagramme est un arbre phylétique. La comparaison entre le cladogramme (4) et l'arbre (5) ne révèle qu'une différence : dans le cladogramme, les lignes représentent des caractères généraux, alors que dans l'arbre les lignes représentent des espèces ancestrales communes. La différence peut sembler minime ou considérable, selon le point de vue et le système de valeurs de chacun.

La différence sera longuement discutée dans ce livre, dont l'un des principaux thèmes est qu'un arbre phylétique est un concept dérivé d'un cladogramme et lui est subsidiaire. Un arbre phylétique est un cladogramme interprété dans un contexte évolutionnaire. Le reste de cette discussion préliminaire ne portera toutefois que sur les cladogrammes — sur la manière dont ils résument les arguments, sur les problèmes éventuels concernant ces arguments et sur leur succès en tant qu'hypothèses sur l'ordre de la nature.

LES ARGUMENTS POUR LES CLASSIFICATIONS

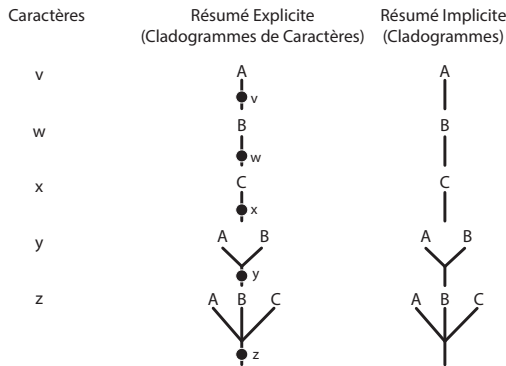
Les diagrammes de branchements, les réflexions à leur sujet et leurs interprétations ont une histoire complexe. Nous avons vu que les diagrammes de branchements ont le même contenu primaire en information que les classifications hiérarchiques. Cependant, à moins que les diagrammes de

branchements ne soient liés au monde réel des organismes, ils peuvent ne pas sembler très utiles. La présente section explore les diagrammes de branchements dans leur rôle de résumés de l'information réelle.

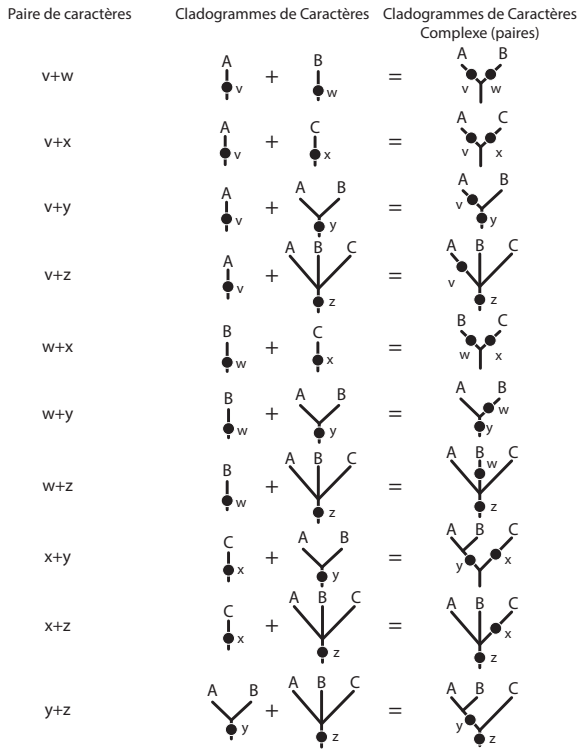
Prenons un exemple de trois espèces (A, B, C) et cinq caractères (v, w, x, y, z) répartis entre les espèces comme suit (les signes plus indiquant qu'une espèce possède l'attribut) :

Espèces	Caractères				
	v	w	x	y	z
A	+	-	-	+	+
B	-	+	-	+	+
C	-	-	+	-	+

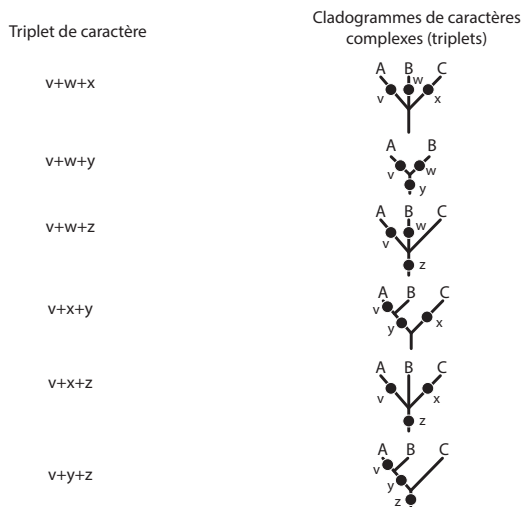
Dans le but d'explorer les diagrammes de branchement dans leur rôle de résumés, il n'est pas important de savoir ce que les espèces A, B et C pourraient être, où ce que les caractères v, w, x, y et z pourraient être. Etant donné l'information que ces espèces existent, et qu'elles possèdent les caractères indiqués, certaines assertions vraies peuvent être faites, les assertions peuvent être représentées par des éléments de diagrammes de branchements, et les assertions peuvent être assemblées, résumées et représentées dans des diagrammes plus complexes. Deux types de résumés seront considérés : un résumé explicite, qui spécifie toute l'information ; et un résumé implicite, qui ne spécifie pas toute l'information, mais qui est cohérent avec l'information. Les résumés explicites sont appelés ici cladogrammes de caractères ; les résumés implicites ne sont que des cladogrammes au sens ordinaire. Les informations fournies par chacun de ces cinq caractères peuvent être résumés comme suit :

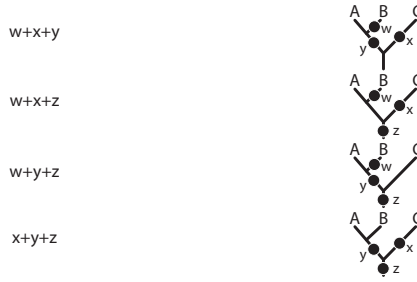


Le caractère v indique qu'il existe un taxon A, caractérisé (défini) par v ; le caractère y indique qu'il existe un groupe AB, caractérisé (défini) par y. Ces cladogrammes de caractères peuvent être assemblés de différentes manières pour produire des cladogrammes de caractères complexes. Il y a dix possibilités pour les paires de caractères :

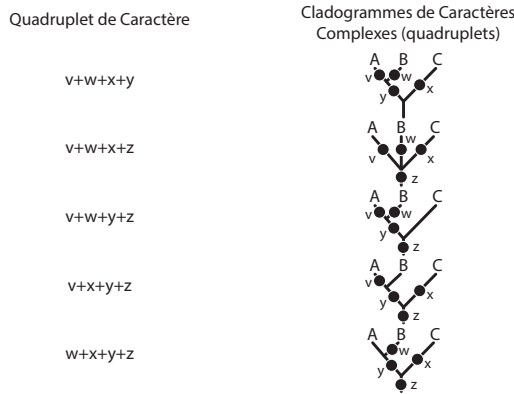


Il y a également dix possibilités pour les triplets de caractères :

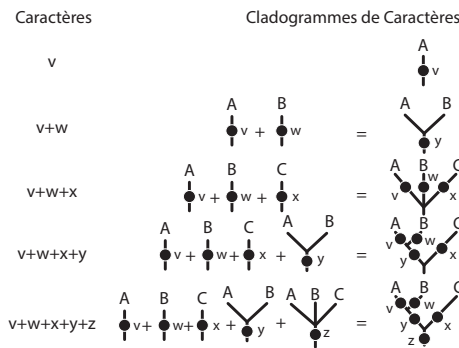




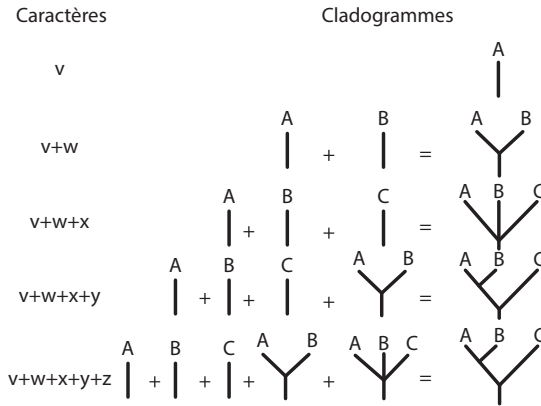
De manière similaire, il y a cinq possibilités pour les quadruplets de caractères :



Il n'y a cependant qu'une possibilité pour l'ensemble des cinq caractères. Cette possibilité sera illustrée en assemblant les caractères, et les cladogrammes de caractères, les uns après les autres :



Finalement, la même information sera ajoutée, avec la même séquence par étapes, mais cette fois avec les éléments implicites et les cladogrammes :



Il y a ainsi de nombreux cladogrammes de caractères vrais possibles même pour une quantité de données plutôt faible. Tous les différents cladogrammes de caractères sont vrais, dans la mesure où ils représentent les données. Mais il n'y a qu'un seul cladogramme impliqué. Le cladogramme est défini par deux caractères généraux (y et z), chacun d'eux définissant un groupe (AB et ABC, respectivement). Le cladogramme est un vrai résumé des données. On peut le voir en ajoutant deux caractères plus généraux au jeu de données :

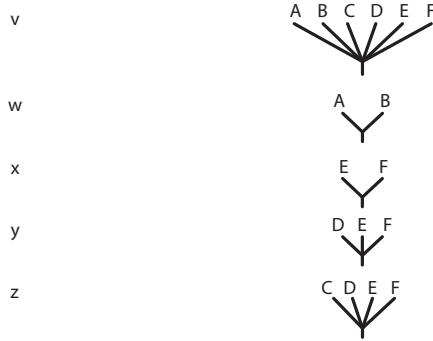
Espèces	Caractères						
	t	u	v	w	x	y	z
A	+	+	+	-	-	+	+
B	+	+	-	+	-	+	+
C	+	-	-	-	+	-	+

De nombreux cladogrammes de caractères additionnels peuvent maintenant être construits, mais il n'y a toujours qu'un seul cladogramme impliqué, dont les groupements (AB et ABC) sont définis par les caractères généraux (t, u, y et z). En fait, un nombre infini de caractères supplémentaires peut être ajouté au jeu de données, et tant qu'ils ont les mêmes distributions de caractères v, w, x, y ou z, le cladogramme sera toujours un vrai résumé des données.

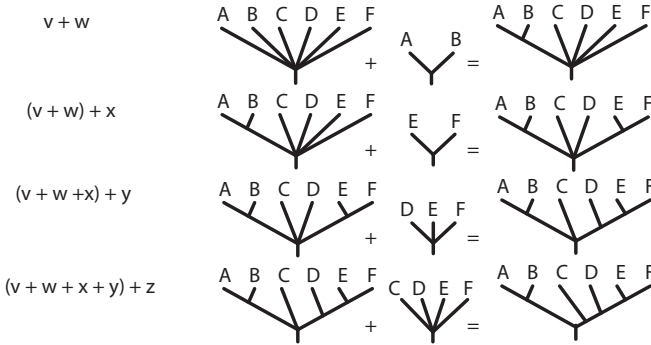
Des cladogrammes plus complexes résultent de la même manière qu'avec des jeux de données sur de grands nombres de taxons. Par exemple, compte tenu des données suivantes :

Espèces	Caractères				
	v	w	x	y	z
A	+	+	-	-	-
B	+	+	-	-	-
C	+	-	-	-	+
D	+	-	-	+	+
E	+	-	+	+	+
F	+	-	+	+	+

l'information peut implicitement être résumée :



et assemblée pour produire un cladogramme :



A nouveau, l'ajout d'un nombre infini de caractères distribués comme les caractères v, w, x, y ou z ne produit toujours qu'un unique cladogramme, qui reste un vrai résumé des données existantes, et une prédiction sur la structure de toute nouvelle donnée que nous pourrions acquérir sur les espèces A-F.

LES PROBLÈMES DE CLASSIFICATION

Des problèmes peuvent émerger dans les classifications si des données additionnelles échouent à se conformer aux patrons montrés par de l'information connue antérieurement, c'est-à-dire, si au lieu de trouver des répétitions de l'ordre attendu, nous trouvons des caractères généraux incongruents comme p ou q dans l'exemple suivant :

Espèces	Caractères						
	v	w	x	y	z	p	q
A	+	-	-	+	+	+	-
B	-	+	-	+	+	-	+
C	-	-	+	-	+	+	+

Si la nature est ordonnée et que nos hypothèses sur les caractères généraux et leur distribution sont correctes, l'incongruence ne devrait pas exister. Comment pourrions-nous décider où est le problème ? Il est possible que la nature, dans ce cas, ne soit pas ordonnée, et que les caractères comme y, p et q reflètent tous des aspects réels (mais aléatoires) de la nature. Nous n'avons pas de moyen direct de déterminer effectivement si le désordre que nous percevons existe dans la nature ou seulement dans nos propres hypothèses. Le but de la science, cependant, est de découvrir et d'expliquer les régularités dans la nature, et si nous laissons tomber la recherche des régularités, nous laissons également tomber le jeu de la science*. Nous pouvons alors supposer que l'ordre existe réellement et que c'est nous qui sommes responsables du désordre apparent, et non la nature.

Cela signifie que soit nos hypothèses initiales sur les caractères généraux distribués étaient fausses, et que notre groupement (AB) est par conséquent faux, soit nos hypothèses sur les caractères généraux distribués comme p ou q sont fausses. Nous pouvons, par conséquent, essayer de réexaminer les caractères généraux et tenter de trouver lesquels sont les responsables. Comment, après tout, avons-nous pu faire l'(les) erreur(s) ? Il semble y avoir trois possibilités, lesquelles seront examinées en détail à l'aide d'exemples concrets.

Supposons, par exemple, que nous prenions quatre espèces (un rouge-gorge, un pic, une chauve-souris et une souris) et que nous observions les caractères généraux suivants : (a) le rouge-gorge et le pic ont tous deux des plumes ; (b) le rouge-gorge et le pic pondent tous deux des œufs ; (c) le rouge-gorge, le pic et la chauve-souris ont tous des ailes ; (d) la chauve-souris et la souris ont tous deux des poils ; et (e) la chauve-souris et la souris ont tous deux des glandes mammaires. Les données peuvent être résumées comme suit :

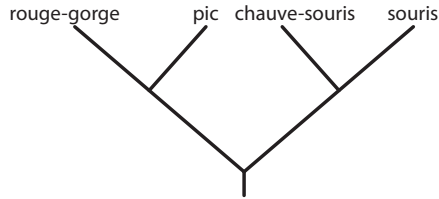
Espèces	Caractères				
	a	b	c	d	e
Rouge-gorge	+	+	+	-	-
Pic	+	+	+	-	-
Chauve-souris	-	-	+	+	+
Souris	-	-	-	+	+

Nous pouvons voir que les caractères généraux a, b, d et e définissent ensemble un seul cladogramme, mais que le caractère c est incongruent avec d et e. Peut-être que quelque chose ne va pas avec un ou plusieurs de ces caractères. Si nous étudions les ailes des rouges-gorges, des pics et des chauves-souris de manière plus approfondie, nous pouvons trouver qu'elles sont très différentes : les os dans les deux ailes d'oiseaux sont creux et ont des arrangements et des formes très différents de ceux présents dans l'aile de chauve-souris. Il peut donc y avoir deux caractères impliqués, plutôt qu'un : les ailes des oiseaux (avec des os creux) et les ailes des chauves-souris (sans os creux et avec une structure différente). Si c'est le cas, les données sont réellement :

* Ndt. "game of science"

Espèces	Caractères					
	a	b	c	c'	d	e
Rouge-gorge	+	+	+	-	-	-
Pic	+	+	+	-	-	-
Chauve-souris	-	-	-	+	+	+
Souris	-	-	-	-	+	+

et le cladogramme est :



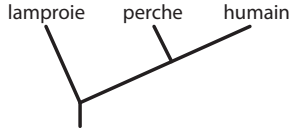
Supposons, à la place, que nous prenions trois espèces (une lamproie, une perche et un humain) et observons les caractères généraux suivants : (a) la lamproie et la perche ont toutes deux des branchies ; (b) la perche et l'humain ont tous deux une colonne vertébrale d'os articulés ; (c) la perche et l'humain ont tous deux des mâchoires ; et (d) la perche et l'humain ont tous deux des appendices pairs. Les données peuvent être résumées comme suit :

Espèces	Caractères			
	a	b	c	d
Lamproie	+	-	-	-
Perche	+	+	+	+
Humain	-	+	+	+

Nous pouvons voir que les caractères généraux b, c et d ont la même généralité mais que le caractère a est incongruent avec les autres. Peut-être que quelque chose ne va pas avec notre caractère général « branchies ». Contrairement à notre caractère général précédent « ailes », il ne semble pas y avoir un seul caractère « branchies », impliquant des fentes branchiales et des arcs aortiques. Peut-être que notre erreur était d'une autre sorte : sommes-nous sûrs que l'assertion générale sur la lamproie et la perche n'est pas également vraie pour l'humain ? Les humains n'ont-ils pas des branchies eux aussi ? Si nous étudions l'embryologie des humains, nous trouvons qu'il y a un stade de développement dans lequel les embryons humains ont en effet des fentes branchiales et des arcs aortiques. Nous ne percevons pas de branchies chez les humains adultes, parce qu'elles ont été transformées, durant le développement, en d'autres structures, mais les humains ont, néanmoins, des branchies. Ils les ont simplement dans une forme modifiée. Les données sont donc en réalité :

Espèces	Caractères			
	a	b	c	d
Lamproie	+	-	-	-
Perche	+	+	+	+
Humain	+	+	+	+

et le cladogramme est :



Ici encore nous pouvons dire qu'il y a un second caractère (a') impliqué, à savoir les « branchies modifiées » des humains adultes, mais cela ne saurait être un caractère général dans un cladogramme de ces trois espèces.

Dans le premier type d'erreur, avec les ailes, nous pensions initialement à des caractères différents (ailes d'oiseaux et ailes de chauves-souris) comme étant fondamentalement les mêmes ; dans le second type d'erreur, avec les branchies, nous pensions initialement aux mêmes caractères (branchies de perche et branchies d'humain) comme étant fondamentalement différents. Dans les deux cas, c'est l'incongruence entre deux caractères ou plus qui nous dit que nous avons fait une erreur, en étudiant insuffisamment en détail le caractère (ailes) ou en ignorant la possibilité d'une transformation de caractère (branchies). Le deuxième type d'erreur est bien plus commun que le premier dans les classifications actuelles. Dans certains cas, comme avec les branchies, nous pouvons être suffisamment chanceux pour trouver une preuve ontogénétique de la transformation de caractère ; dans d'autres cas, nous devrions peut-être détecter les transformations de caractères d'une manière différente.

Par exemple, deux types de mâchoires ont été trouvées chez les araignées : certaines araignées ont des mâchoires qui fonctionnent par un mouvement de haut en bas, tandis que d'autres ont des mâchoires qui fonctionnent par un mouvement de gauche à droite. En conséquence, les araignées ont fréquemment été divisées en deux groupes : les mygales (avec des mâchoires orthognathes*) et les araignées vraies (avec des mâchoires labidognathes**). Lorsque d'autres caractères sont examinés, cependant, des incongruences sont trouvées : certaines mygales, par exemple, ont les caractères des organes filant la soie et du système nerveux qu'ils partagent avec les araignées vraies plutôt qu'avec les autres mygales. Nous avons par conséquent trois groupes d'araignées (deux groupes de mygalomorphes et les araignées vraies) qui partagent les caractères généraux suivants (a) des mâchoires, (b) des organes filant la soie et (c) du système nerveux :

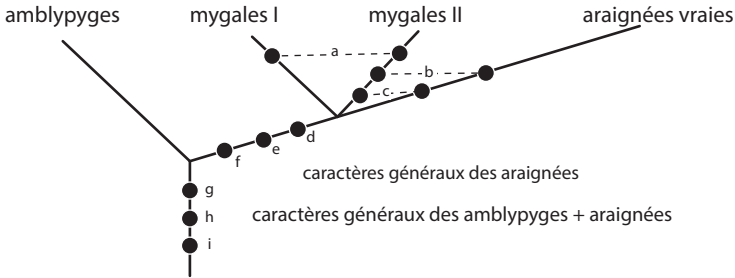
* Ndt. mâchoires à mouvement vertical

** Ndt. mâchoires à mouvement horizontal

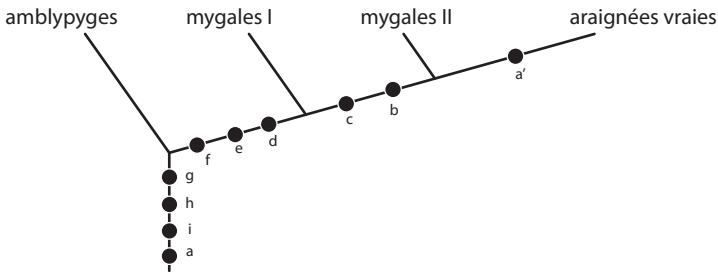
Groupes	Caractères		
	a	b	c
Mygales I	+	-	-
Mygales II	+	+	+
Araignées vraies	-	+	+

Nous pouvons voir que le caractère général a est incongruent avec les autres. Nous pouvons premièrement nous demander si les mâchoires orthognathes des deux groupes de tarentules sont en réalité le même caractère, mais nous ne trouvons aucune preuve de leurs différences dans leurs structures ou leurs fonctions. Nous pouvons alors nous demander si peut-être les jeunes araignées d'un ou plusieurs groupes ont un type de mâchoires différent des adultes de ces groupes, qui ont un type qui est par conséquent le résultat d'une transformation de caractère ontogénétique, mais aucune preuve d'une telle transformation n'a été trouvée par les embryologistes des araignées.

Y a-t-il une autre source possible de preuves de transformations de caractères ? Nous pourrions nous demander, par exemple, quels sont les plus proches parents des araignées, et quel type de mâchoires ils possèdent. Il y a de nombreux caractères (appelons-les d, e et f) qui indiquent qu'il y a un groupe incluant toutes les araignées, et d'autres caractères (appelons-les g, h et i) qui indiquent qu'il y a un groupe plus grand incluant à la fois les araignées et les amblypyges (les phrynes des régions tropicales). Nous pouvons ainsi dessiner un cladogramme de caractères pour les amblypyges et les trois groupes d'araignées :



Le cladogramme de caractères montre l'incongruence entre le caractère général a et les caractères b et c. Si nous étudions les amblypyges, nous trouvons qu'ils n'ont pas les caractères b ou c, mais qu'ils ont le caractère a ! Par conséquent nous ne pouvons pas utiliser le caractère a pour définir un groupe « mygales I + mygales II », parce qu'il définit en réalité un groupe bien plus grand, incluant au moins « amblypyges + mygales I + mygales II ». Si les caractères généraux d jusqu'à i sont corrects, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'il y a eu une transformation de caractère dans un sens évolutionnaire : que les araignées vraies ont des mâchoires orthognathes, mais qu'elles les ont dans une forme modifiée (dans laquelle elles ont tourné de quatre-vingt-dix degrés de sorte qu'elles se meuvent horizontalement à présent), que nous pouvons appeler caractère a' :



Cette technique de formulation d'hypothèses de transformations de caractères est appelée « comparaison extra-groupe ». Son utilisation requiert que, pour l'objectif de l'analyse à un niveau du cladogramme (au sein des araignées, par exemple), nous supposons qu'un autre niveau du cladogramme (amblypyges + araignées, dans ce cas) est correct. Cette méthode est légitime seulement parce que les suppositions émises lors de l'analyse à un niveau du cladogramme peuvent être remises en question et testées indépendamment. Si, par exemple, il est subséquentement découvert que les caractères généraux d, e et f sont incorrects, et que d'autres caractères généraux unissent les mygales avec les amblypyges plutôt qu'avec les araignées vraies, alors nos conclusions sur les araignées à mâchoires peuvent également être prouvées incorrectes. De plus, la comparaison extra-groupe est juste un raccourci. Nous pourrions, après tout, examiner tous les autres organismes connus afin de voir si l'un d'entre eux possède le caractère a et arriver en fin de compte au même résultat.

Si nous examinons l'incongruence originale entre le caractère a et les caractères b et c, nous pouvons voir que le problème n'était pas que le caractère a est invalide, mais que nous l'utilisons au mauvais niveau du cladogramme (c'est-à-dire, tout comme avec les branchies, que nous avons originellement sous-estimé son degré de généralité). A partir de là, nous pouvons dessiner une conclusion générale : tout caractère peut être utilisé à un seul niveau du cladogramme, et quand nous trouvons que nous sommes en train d'utiliser un caractère deux fois (par exemple, en utilisant le caractère général a pour définir un groupe « mygales I + mygales II » quand il définit également un groupe plus large), nous avons trouvé une erreur.

Des erreurs sont donc possibles si nous percevons mal l'identité d'un caractère (aile d'oiseau et de chauve-souris) ou la généralité d'un caractère (branchies de perche et d'humain, mâchoires d'amblypyge et d'araignée). Il y a un autre type d'erreur ici, moins communément fait en pratique mais certes pas inconnu. Supposons que nous prenions encore une lamproie, une perche et un humain et ajoutions à notre jeu de données précédemment résolu un cinquième caractère (e), que la lamproie et la perche n'ont toutes deux pas de langage écrit :

Espèces	Caractères				
	a	b	c	d	e
Lamproie	+	-	-	-	+
Perche	+	+	+	+	+
Humain	+	+	+	+	-

Nous pouvons voir que le caractère e est incongruent avec b, c et d. Nous pouvons également analyser ce caractère en détail et découvrir que bien qu'il apparaît être le même caractère chez les lamproies et les perches, en un sens, il est également vrai pour les humains, étant donné que les embryons et enfants humains eux n'ont plus n'ont pas de langage écrit. Nous pouvons considérer que durant le développement humain le caractère « pas de langage écrit » est transformé en « langage écrit présent ». Nous pourrions également découvrir la transformation de caractère en observant que le caractère « pas de langage écrit » ne définit pas en réalité un groupe « lamproie + perche » mais un groupe bien plus grand incluant au moins tous les organismes non-humains. Nous pourrions alors voir que tous les organismes vivants soit n'ont pas de langage écrit soit ont ce qui peut être une forme modifiée de ce caractère (langage écrit présent), et que le caractère « pas de langage écrit » n'est par conséquent d'aucune utilité dans la construction de classifications. Mais le caractère peut également être remis en cause à un niveau plus fondamental : l'absence d'un attribut dans deux organismes ou plus est-elle un caractère général ? C'est certainement un caractère, dans le sens où l'absence peut être utilisée pour distinguer des échantillons d'organismes, et elle pourrait s'avérer très utile dans la tâche pratique de l'identification d'échantillons, mais nous est-elle d'une quelconque utilité dans la construction d'un cladogramme (et de ce fait d'une classification) ? La réponse est non ; l'absence d'un langage écrit chez les lamproies et les perches n'est pas plus un caractère général que ne l'est l'absence de moteurs Cadillac dans leurs estomacs ou de poteaux totems sur leurs crânes. Il y a un nombre infini d'attributs qui sont manquants chez tout organisme ; les caractères généraux doivent référer à la présence d'attributs, pas à leur absence.

Les exemples donnés ici peuvent sembler idiots, mais de tels caractères ont été utilisés pour définir des groupes par des biologistes comparatifs dans le passé. Les premiers chercheurs, par exemple, ont divisé les animaux en Vertebrata et Invertebrata, mais l'absence de vertèbres (comme l'absence de moteurs Cadillac) n'est pas un caractère général. Pendant de nombreuses années, les insectes étaient divisés en deux groupes, les Pterygota (les insectes ailés) et les Apterygota (les insectes non ailés), mais l'absence d'ailes n'est pas un caractère général. Il n'est pas surprenant que des groupes tels qu'Invertebrata et Apterygota aient été abandonnés par les systématiciens : puisqu'ils ne sont pas basés sur des patrons de caractères généraux, ils ont échoué à prédire la structure de données nouvellement accumulées sur les organismes qu'ils comprennent.

L'exemple des Apterygota fait émerger un problème intéressant, cependant. Le groupe Apterygota, tel qu'utilisé par des entomologistes plus modernes, incluait des insectes dépourvus d'ailes comme les collemboles

ou les poissons d'argent. Mais il y a d'autres groupes d'insectes, tels que les puces, qui n'ont pas d'ailes mais étaient néanmoins placées par ces chercheurs dans Pterygota, et pas dans Apterygota ! Ces systématiciens ont réalisé qu'il y a une différence entre l'absence d'un caractère et la perte d'un caractère, et ont soutenu que si les collemboles et les poissons d'argent n'ont tout simplement pas d'ailes, les puces les ont perdues. En d'autres termes, certains caractères qui pourraient sembler être de simples absences sont le résultat de transformations de caractères. Certains biologistes comparatifs ont soutenu que les caractères de pertes ne sont pas informatifs pour la classification, mais cela n'est vrai que pour les caractères absents, pas pour les caractères « perdus ». Les caractères que nous appelons « pertes » — caractères qui sont le résultat de transformations — peuvent toujours être reformulés comme modifications ; ils ont le même contenu en information que d'autres caractères généraux. Ces systématiciens qui placent les puces dans les Pterygota ont été capables d'argumenter que les puces ont des ailes qui ont été modifiées (à cause de leur mode de vie ectoparasitique) d'une telle manière que, pour l'observateur superficiel, ils paraissent ne pas avoir d'ailes. Si nous examinons en détail le thorax d'une puce, par exemple, nous trouvons qu'il a en effet les caractéristiques indicatives des ailes, caractéristiques qui sont manquantes chez les collemboles et les poissons d'argent. Les puces partagent ainsi des caractères généraux de Pterygota (ailes présentes, résultant en modifications thoraciques) et ont, de plus, un caractère général propre à elles (ailes modifiées).

Nous pouvons résumer tous ces arguments en disant simplement que si l'ordre que nous recherchons dans la nature existe, les caractères incongruents indiquent seulement que nous nous sommes trompés en considérant comme des caractères généraux des caractéristiques qui sont en réalité (1) un ou plusieurs caractères généraux, (2) des caractères généraux uniques mais utilisés au mauvais niveau, ou (3) ne sont pas des caractères généraux du tout.

LE SUCCÈS DES CLASSIFICATIONS

Le matériau de base des classifications présenté ci-dessus peut être résumé à l'aide de quelques concepts élémentaires pertinents par rapport à un aspect plus large du problème. Commençons avec une espèce A :

A

Nous pourrions observer certaines choses vraies la concernant :

A



Et nous pourrions les regrouper, de manière appropriée, dans une accumulation d'observations sur l'espèce A. Certaines de ces choses seraient cependant vraies pour d'autres espèces indépendamment de A. Nos observations seraient ainsi incomplètes, sans une assertion spécifiant que nos observations se rapportent à A uniquement ou, alternativement, à d'autres espèces.

Les autres espèces pourraient être rares ou nombreuses. Considérons-en deux :

A B

Quelles que soient les deux que nous choisissons, nous observerions certaines choses vraies concernant A uniquement, certaines vraies concernant B uniquement, et certaines vraies concernant les deux :

A B
 ● ●
 ● - - ●

Et que faisons-nous avec cette information ? La regrouper en trois accumulations, une pour A, une pour B, et une pour $A + B$? Eh bien, nous pourrions essayer, mais cela ne fonctionnerait pas, car nous ne sommes pas en meilleure posture qu'avant pour pouvoir spécifier la généralité de nos observations. En outre, il n'y a probablement pas d'accumulation spécifique aux espèces A et B.

Considérons trois espèces :

A B C

Quelles que soient les espèces que nous choisissons, nous pouvons observer certaines choses vraies concernant chacune d'entre elles, d'autres vraies concernant chaque paire possible, et encore d'autres vraies concernant l'ensemble des trois :

A B C
 1 ● 2 ● 3 ●
 4 ● - - ●
 5 ● - - ●
 6 ● - - - - ●
 7 ● - - ● - - ●

Nous ne demanderons pas quoi faire avec toutes ces observations, car à présent il devrait être évident qu'un nombre incroyablement grand d'accumulations serait requis pour gérer toute l'information possible de ce type.

Focalisons-nous plutôt sur le patron affiché par l'information. Le patron consiste en tous les éléments possibles. Le patron est aléatoire, dans le sens où il peut être dupliqué en lançant trois pièces (A, B, C). De temps en temps ils seront tous les mêmes, nous donnant l'élément 7. Si la pièce A nous donne pile, et les autres face, nous aurons les éléments 1 et 5, et ainsi de suite. Chacun des sept éléments a une probabilité égale de sortir, et à peu près huit lancers produiront tous les sept éléments, en moyenne.

Pour certaines personnes, ce type de patron est le monde réel : pour eux, la réalité ultime est chaotique. Ces personnes ne tendent pas à devenir

scientifiques, mais s'ils le font, ils tendent à devenir frustrés. Pour d'autres personnes, ce type de patron est insatisfaisant en tant que représentation du monde réel; ces personnes tendent à supposer que l'aléatoire s'enracine dans les fausses observations et les hypothèses incorrectes. Le problème est de voir l'ordre dans le chaos apparent par l'observation critique et le test d'hypothèses. Certaines de ces personnes deviennent scientifiques, et systématiciens.

Le postulat de base de la systématique est que ce qui peut être appris sur trois espèces illustre un patron de la forme : étant donné trois espèces, deux d'entre elles sont plus étroitement apparentées entre elles qu'aucune ne l'est d'une troisième. Dans le cas des espèces A, B et C, par exemple, nous pourrions avoir des raisons de penser que A et B sont plus étroitement apparentées entre elles qu'aucune ne l'est de C. Peu importe ce qui, précisément, est signifié par « apparentés ». Nous aurions quand même des choses qui sont vraies, pour chacune de A, B et C, et des choses vraies pour toutes les trois (un résidu, pour ainsi dire, d'aléatoire) :

A	B	C
1 ●	2 ●	3 ●
7 ● - -	● - -	●

Mais entre temps nous aurions simplifié l'image :

A	B	C
1 ●	2 ●	3 ●
4 ● - -	●	
7 ● - -	● - -	●

De manière intéressante, nous n'aurions toujours pas appris que, par exemple, l'élément 1 est réellement propre à A, ou l'élément 2 à B, ou l'élément 3 à C — il y a toujours la possibilité que ces observations soient vraies pour des espèces que nous n'avons pas encore examinées. Nous aurions cependant découvert un élément de patron — l'élément 4 — un élément d'un type différent que les observations que nous accumulons. L'élément d'un patron peut être reformulé dans une forme taxonomique, ou systématique : il y a un groupe, incluant A et B, mais excluant C. Maintenant, il y a une place — une accumulation, si vous préférez — pour l'information de ce type, et c'est la systématique dans sa forme traditionnelle.

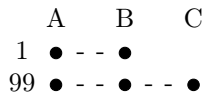
Jusqu'à présent, tout va bien, pourriez-vous dire. Mais qu'est-il arrivé, pourriez-vous demander, aux autres éléments, les éléments 5 et 6 ?

A	B	C
	5 ● - -	●
6 ● - -	- - - -	●

Il suffit de dire que, dans l'un des trois sens discutés dans la dernière section,

2. Branchies ? L'espèce A, lorsqu'elle est un embryon, a des fentes branchiales et des arcs aortiques. Pas exactement des branchies, mais pas loin.
3. Une peau visqueuse ? L'espèce A se développe de manière interne, dans son parent maternel. Et tant qu'il est dans l'utérus il est un peu visqueux.
4. Mode de vie aquatique ? L'espèce A dans l'utérus est immergé dans une mer miniature.
5. Pond des œufs ? Oui, mais de manière interne (et parfois externe, en écrivant des livres).
6. Sang froid ? Oui, dans l'utérus (et trop souvent aussi plus tard dans la vie).
7. Pas de langage parlé ? Oui, pour les jeunes, mais ce n'est pas un caractère général de toute façon.

Supposons, alors, qu'avec un peu d'attention, l'ensemble des 99 se révèle être vrai concernant l'ensemble des trois espèces. Cela donne l'image suivante :



Pas très intéressant, mais non problématique. Et qu'est-ce que cela apporte ? Juste une simple illustration de deux points : que la science est une manière de voir les choses comme problématiques ; et que la preuve de la classification est problématique et mérite d'être pensée comme telle.

En ce qui concerne notre problème et son dénouement, qu'avons-nous ? Les observations sont intéressantes en elles-mêmes, mais ce qui est plus impressionnant est le patron — la composante AB de celui-ci — comme résumé général de nos observations. Si nous avons bien fait notre travail, et que nous avons découvert le bon patron, il sera un résumé général de toute autre observation que nous faisons, maintenant ou dans le futur. Le patron, par conséquent, a une vérité qui lui est propre. La découverte de ce type de vérité est une tâche de la systématique, et même de la biologie. Pourquoi donc ? Parce que c'est une vérité du monde réel, ou du moins de ce que nous pouvons en déduire. L'alternative est d'accepter l'idée que le monde réel est organisé aléatoirement — que le monde réel, dans ce contexte, ne contient aucune vérité.

Par patrons, nous voulons dire diagrammes de branchements ou, alternativement, classifications. Dans ce cas, notre observation AB — poumons — est un caractère permettant de définir un groupe, ou taxon, de vertébrés — les Teleostomi (le groupe qui inclut dipneustes, humains, oiseaux, « reptiles », mammifères et amphibiens). Les groupes ou taxons sont le type d'éléments que les systématiciens accumulent, et nous en avons trouvé un dans nos comparaisons des espèces A, B et C. Les espèces ? Oui, en effet :

A	B	C
Humain	Dipneuste	Requin

Des patrons tels que celui-ci sont intéressants pour d'autres raisons. L'une d'elles est la mode de nos jours de discuter des processus de l'évolution. Certains biologistes glosent sur les processus comme si toute la connaissance générale d'intérêt était contenue dedans. Maintenant, pourrait-on se demander, que sont les processus de l'évolution ? Ne présupposent-ils pas l'existence d'un patron non aléatoire tel que celui que nous avons considéré ? Pas de patrons — en général, pas de processus. Pas de patrons, rien à expliquer en invoquant n'importe lequel des concepts de processus. Pour faire court, un processus est ce qui est la cause d'un patron. Ni plus, ni moins. L'analyse des patrons est, en elle-même, à la fois primaire et indépendante des théories des processus, et est un prérequis nécessaire à toute analyse de processus.

De manière intéressante, bien que les systématiciens puissent être en désaccord les uns avec les autres au regard du problème présenté ci-dessus, et choisir le patron soutenu par le caractère isolé ou par les 99 caractères, ils seraient cependant d'accord sur le but ultime de leur entreprise : une classification stable. La stabilité a deux aspects, opérant pour l'essentiel au niveau de la nomenclature binominale ou au niveau de la classification supérieure. Il est évident que si les noms des espèces individuelles changent très fréquemment, ils perdront beaucoup de leur utilité comme moyens de stockage et de récupération de l'information. Mais comme nous l'avons vu, le stockage d'information est seulement l'une des fonctions de la classification, la prédiction, une autre. Les prédictions ne s'incarnent pas tant dans la dénomination des espèces individuelles que dans le groupement d'espèces — dans les taxons supérieurs. Il pourrait sembler qu'ici la stabilité n'est pas du tout un but en soi. Après tout, si les classifications sont des hypothèses sur l'ordre dans la nature, et que la systématique est une science, le but approprié est probablement la croissance de notre connaissance, pas sa stagnation ; et nous devrions toujours être prompts à abandonner nos classifications actuelles en faveur d'autres, améliorées, qui ont une plus grande valeur prédictive.

La solution à ce paradoxe apparent est simple. En réalité, la stabilité et la valeur prédictive ne sont pas en conflit l'une avec l'autre, elles sont une seule et même chose. La classification la plus stable est celle qui prédit avec le plus de succès la structure de données nouvellement acquises, et ces classifications qui ne sont pas efficaces dans la prédiction de nouvelles données n'auront pas de stabilité. Elles seront abandonnées en faveur de classifications plus efficaces — classifications qui ont une plus grande valeur prédictive et, de ce fait, à long terme, une plus grande stabilité.

Dans la discussion ci-dessus, plusieurs questions qui peuvent être considérées comme problématiques ont été survolées. Nous allons seulement les lister ici, car elles seront discutées plus tard dans ce livre :

1. Que sont les caractères généraux, et comment la connaissance de ceux-ci peut-elle être atteinte ?

2. Quels sont les contextes dans lesquels les diagrammes de branchements peuvent être interprétés ?
3. Quelle est la relation entre les classifications et les différents contextes dans lesquels les diagrammes de branchements peuvent être interprétés ?
4. Les caractères généraux sont-ils aussi bien résumés par des diagrammes de branchements et par des classifications lorsqu'interprétés dans différents contextes ?

Toutes ces questions appartiennent au champ de la science appelé systématique biologique, ou, plus simplement, systématique ou taxonomie. Ce champ de la science a vécu une effervescence inhabituelle au cours des dernières années, avec de nombreux arguments sur des questions de base telles que celles posées ci-dessus (voir Dupuis [1979] pour une étude et bibliographie de cette littérature récente). Au sein du champ de la systématique, il n'y a pas d'accord général sur comment ces questions devraient recevoir une réponse. D'une manière ou d'une autre, la première partie de ce livre, dévouée à la forme, est une tentative pour y répondre.

PROBLÈMES DE TEMPS : ONTOGÉNIE ET PALÉONTOLOGIE

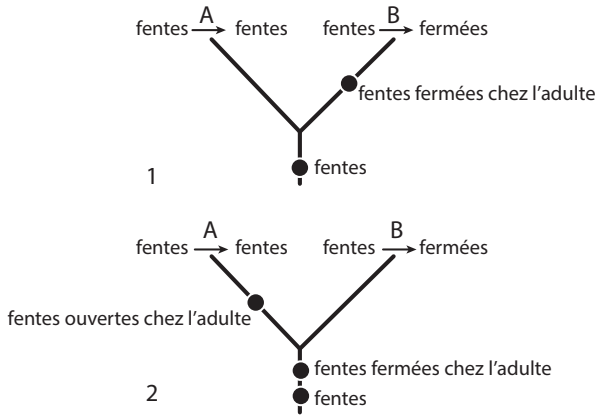
ONTOGÉNIE ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Nous avons vu que la systématique, même si elle est considérée dans un sens non phylétique (au niveau des cladogrammes plutôt que des arbres phylétiques), n'implique pas seulement l'élément de forme mais également l'élément de temps : le concept de transformation de caractère implique une transformation dans le temps. Si le concept de transformation de caractère est dérivé dans n'importe quel cas particulier de l'étude de l'ontogénie, il peut être considéré comme une technique de classification directe ; si le concept est dérivé de la comparaison extra-groupe, il peut être considéré comme une technique de classification indirecte, puisqu'il ne dépend pas seulement de l'observation des distributions de caractères ou de changements, mais également d'une hypothétique classification de plus haut niveau. Les périodes de temps impliquées dans ces deux techniques sont, bien sûr, très différentes : dans le premier cas, seule la durée de vie d'un unique organisme est impliquée ; dans le second, d'importants segments de l'histoire de la vie.

La comparaison extra-groupe résout les différents niveaux auxquels un caractère général (tel que les mâchoires orthognathes des amblypyges et des araignées) et un second caractère général, représentant une modification de la première (tel que les mâchoires labidognathes), peuvent être utilisés pour définir des groupes. On peut penser que les résultats indiquent que le premier caractère est primitif et le second avancé, ou dérivé, l'un relativement par rapport à l'autre. Des considérations similaires s'appliquent

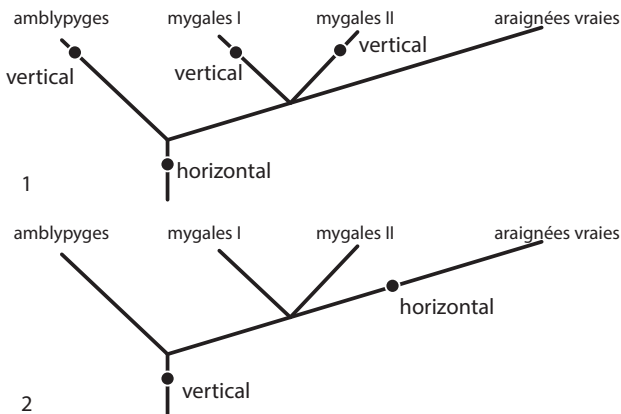
aux transformations de caractères ontogénétiques : des caractéristiques qui apparaissent tôt dans le développement peuvent être considérées comme primitives relativement aux modifications de ces caractéristiques qui apparaissent plus tard dans le développement. Cette symétrie d'arguments sur les caractères primitifs et dérivés a conduit Haeckel, au siècle dernier, à la soi-disant loi biogénétique : que l'ordre du développement reflète l'ordre de l'évolution. En effet, le mot « évolution » référait originellement au développement ontogénétique (Bowler, 1975). Mais l'utilisation des données ontogénétiques, ou de la comparaison extra-groupe, en classification ne nécessite pas d'être justifiée en référence à une quelconque théorie de la récapitulation ; les deux techniques peuvent être vues comme des applications d'un seul principe, la parcimonie, impliquant seulement la préférence pour les hypothèses les plus simples par rapport à d'autres plus complexes. Supposons, par exemple, que nous ayons deux espèces, une avec des fentes branchiales dans le pharynx de l'adulte (espèce A) et une sans fentes branchiales dans le pharynx adulte (espèce B). Evidemment, les deux espèces partagent un caractère général (le pharynx). Dans un contexte phylétique, nous pouvons supposer qu'ils partagent un ancêtre commun qui possède également un pharynx. Mais nous ne pouvons pas, avec cette seule information, rejeter les hypothèses que l'ancêtre commun de A et B avait ou non des fentes branchiales dans le pharynx des adultes (c.-à-d. que la présence, ou l'absence, de fentes branchiales est primitive).

Supposons, cependant, que nous étudions l'ontogénie des espèces A et B, et découvrons que tôt dans le développement les deux espèces ont des fentes branchiales pharyngiennes, qui par la suite soit restent des fentes (espèce A) soit se ferment (espèce B). Les jeunes stades de ces espèces partagent évidemment un second caractère général (fentes branchiales) ; dans un contexte phylétique, la présence de fentes branchiales dans les jeunes stades peut être considérée comme primitive pour les deux espèces. Mais qu'en est-il des adultes ? Il y a deux possibilités : (1) la présence de fentes branchiales chez les adultes, comme chez les jeunes stades, est primitive, ou (2) la présence de fentes branchiales chez les adultes est dérivée. En ce qui concerne les espèces A et B, la possibilité (1) requiert que l'espèce B ait acquis un attribut (fentes branchiales fermées chez les adultes) qui était manquante chez l'ancêtre commun, tandis que la possibilité (2) requiert que l'espèce A ait perdu un attribut (fentes branchiales fermées chez les adultes) qui était présent chez l'ancêtre commun. Bien évidemment, pour que l'espèce A ait perdu l'attribut, il doit premièrement avoir été acquis par l'ancêtre commun, et cette acquisition préalable requise de l'attribut soit équivalente au changement entier impliqué par la possibilité (1). Ces possibilités peuvent ainsi être schématisées :



et on peut voir que la possibilité (2) implique les deux transformations de caractères requises par la possibilité (1) : l'acquisition de fentes branchiales, et l'acquisition de fentes branchiales fermées chez les adultes, plus une troisième transformation de caractère, l'acquisition de fentes branchiales ouvertes chez les adultes. La possibilité (1) est la plus parcimonieuse, et peut être préférée sur cette base.

La comparaison extra-groupe est de manière encore plus évidente une application du critère de parcimonie. Pour utiliser une fois de plus l'exemple des mâchoires d'araignées, il est possible que les mâchoires orthognathes des amblypyges et des deux groupes de mygales représentent une forme modifiée de mâchoires labidognathes que l'on trouve chez les araignées vraies (possibilité 1) plutôt que la transformation inverse présentée ci-dessus (possibilité 2) :



Mais la possibilité (1) est moins parcimonieuse, et la possibilité (2) est donc à privilégier.

On pourrait se demander pourquoi un critère de parcimonie devrait être utilisé — après tout, comment savons-nous que l'évolution a effectivement

été parcimonieuse ? La réponse, bien entendu, est que nous ne le savons pas : nous ne savons pas si l'évolution était toujours, parfois ou même jamais parcimonieuse. Nous ne pouvons pas observer directement le chemin de l'évolution, mais seulement ses résultats, et nous pouvons seulement essayer de rejeter des hypothèses sur ce chemin en faveur d'autres. Mais il y a un nombre phénoménal d'hypothèses possibles ; prenons, par exemple, la présence de poils chez les mammifères. Il est possible que les poils aient été acquis indépendamment chez toutes les espèces de mammifères (c'est-à-dire, que l'ancêtre commun le plus récent de n'importe quelles deux espèces de mammifères n'avait pas de poils) ; il est également possible que deux espèces mammaliennes particulières aient acquis leurs poils ensemble, à partir de leur propre ancêtre commun le plus récent, mais que tous les autres mammifères ont acquis leurs poils indépendamment de ces deux-là et de tous les autres. Le nombre de telles hypothèses possibles pour ne serait-ce qu'un seul caractère est immense, et quand des jeux de caractères entiers sont considérés, il s'approche assez près de l'infini pour l'approximer à toutes fins pratiques. Aucune de ces hypothèses ne peut être rejetée pour le motif qu'elles sont impossibles, mais presque toutes peuvent être rejetées au motif que des alternatives plus parcimonieuses sont disponibles. En bref, si nous ne préférons pas l'hypothèse la plus parcimonieuse, nous n'avons pas de base pour préférer n'importe laquelle de ces nombreuses alternatives aux autres.

L'argument de la parcimonie, appliqué à ces techniques de classification directes et indirectes, peut sembler suffisant. Mais il n'est pas sans problèmes, problèmes qui proviennent de la néoténie. Certains biologistes (par exemple, Gould 1977) ont tenté de distinguer les phénomènes causés par un retard du développement somatique, résultant en un animal adulte qui a retenu des caractéristiques juvéniles (néoténie), des phénomènes causés par une accélération du développement gonadique, résultant en un animal juvénile précocement reproducteur (pédogenèse ou progenèse), et ont utilisé le terme *pédomorbose* pour inclure les deux types de phénomènes. Mais nous sommes d'accord avec la position de De Beer (1951:52) qui dit que « comme il n'y pas de distinctions fortes et rapides entre eux, ils sont tous inclus ici sous la néoténie ». Si, par exemple, nous savons que dans notre exemple avec les fentes branchiales, l'espèce A est néoténique, et que la présence de fentes branchiales ouvertes chez les « adultes » de A est le résultat d'une rétention néoténique, alors la possibilité (2) semblerait être la bonne, malgré l'argument de parcimonie. Un cas concret serait l'exemple classique de la néoténie, l'*axolotl*, se reproduisant en ayant toujours des branchies fonctionnelles (un caractère larvaire des salamandres). Mais qu'est-ce qui a été falsifié ici : la technique ontogénétique de classification, ou l'hypothèse que les axolotls reproducteurs à branchies sont adultes ? Après tout, la néoténie a été détectée dans ce cas par la découverte que sous certaines conditions, les axolotls se transforment (d'« adultes » à adultes). Ces problèmes seront étudiés dans la section de ce livre dédiée au temps.

PALÉONTOLOGIE ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Lorsque l'on commence à étudier les attributs d'organismes en relation avec leur histoire, et à interpréter des cladogrammes dans un contexte phylétique, des questions entrent en jeu au sujet des restes fossiles d'organismes, l'information qu'ils fournissent, et le rôle que leur étude (la paléontologie) joue en biologie comparative. Les paléontologues semblent se répartir en trois camps vis-à-vis de ces questions. Un groupe prétend que la paléontologie est la première subdivision historique de la biologie comparative, en ce que seul le registre fossile nous fournit des preuves directes du chemin de l'évolution. Pour ces chercheurs, les taxons qui apparaissent plus tôt dans le registre fossile sont les ancêtres des taxons qui apparaissent plus tard, et la vérité de l'évolution est ici, dans la roche, attendant patiemment d'être révélée. Si nous cassons suffisamment de roches, le vrai patron de l'évolution émergera. Un second groupe prétend que ce n'est pas le cas du tout, que le registre fossile fournit seulement des données sur la diversité des organismes, tout comme le fait l'étude des organismes actuels, et que ces données doivent être analysées et interprétées exactement de la même manière que les données néontologiques. Il y a encore un troisième groupe de paléontologues en grande partie d'accord avec le second groupe mais qui prétend que la paléontologie fournit une deuxième technique indirecte de classification (la « méthode paléontologique »). Cette technique indirecte est fondée sur l'hypothèse que ces caractéristiques (pas les taxons) qui apparaissent plus tôt dans le registre fossile sont « ancestrales » à (plus primitives que) ces caractéristiques qui apparaissent seulement plus tard. Pour ces chercheurs, il existe ce qu'Agassiz, au siècle dernier, a appelé le « triple parallélisme », impliquant les méthodes ontogénétique, comparative et paléontologique.

Étant donné n'importe quelles deux espèces, éteintes ou actuelles, elles doivent partager un ou deux types possibles de relations : (1) une relation d'origine commune, et (2) une relation ancêtre-descendant. Ces deux types de relations ne sont pas mutuellement exclusives ; la seconde est un sous-ensemble de la première. Si la vie sur terre avait une origine commune, alors n'importe quelles deux espèces que nous pourrions choisir seraient reliées par une origine commune à un niveau ou à un autre (A et B ont un ancêtre commun), même si le niveau est celui de tous les organismes. Certaines de ces paires d'espèces pourraient également avoir une relation ancêtre-descendant (A et B ont un ancêtre commun, et cet ancêtre est A). Certains paléontologues (appartenant au premier groupe mentionné ci-dessus) ont soutenu que le but ultime de la biologie comparative est de résoudre les relations ancêtre-descendant qui pourraient exister au sein de l'ensemble des organismes. Mais ce but peut être remis en question à un niveau fondamental, parce que seule la relation d'origine commune, et pas la relation ancêtre-descendant, peut être appliquée à tous les groupes d'organismes possibles. Deux problèmes sont donc soulevés selon le point de vue de ce groupe de paléontologues : (1) les études des relations ancêtres-descendants prévalent-elles par rapport à la biologie comparative ? et (2) Même si elles ne sont pas premières, peuvent-elles néanmoins être réalisées

avec succès ? Ces problèmes seront étudiés en détail dans le chapitre 3.

La notion de « méthode paléontologique » applicable uniquement au niveau des caractéristiques, plutôt que des taxons, peut également être vue comme problématique. Supposons, par exemple, que le plus ancien fossile connu d'un amblypyge ou d'une araignée possède des mâchoires labidognathes, et que les mâchoires orthognathes apparaissent seulement plus tard dans le registre fossile. Cela veut-il dire que nos conclusions à partir de la méthode comparative sont fausses ? Ou simplement que les amblypyges et araignées les plus anciennes n'ont pas encore été fossilisées, ou n'ont pas encore été trouvés ? Et que se passerait-il si, dans certains cas, les méthodes ontogénétique et comparative s'accordent, mais que la méthode paléontologique diffère ? On fait fréquemment référence à la qualité du registre fossile : si le registre est « bon », la méthode paléontologique est supposée être fiable ; s'il n'est pas si bon, elle n'est pas si fiable. Mais comment pouvons-nous dire quand le registre est « bon » ? Quand il s'accorde avec les techniques ontogénétique et comparative ? Les problèmes des possibles contradictions entre les techniques directes (ontogénétique) et indirectes (comparative et « paléontologique »), et les effets possibles de la néoténie sur chacune d'entre elles, seront explorés dans le chapitre 5.

PROBLÈMES D'ESPACE : BIOGÉOGRAPHIE

DISTRIBUTION ET HISTOIRE DE LA TERRE

Des trois éléments de la biologie comparative, l'espace s'est sans aucun doute avéré être l'élément le plus insaisissable dans l'histoire du domaine jusqu'à présent. Dire exactement pourquoi il devrait en être ainsi n'est pas chose aisée. Un facteur pourrait être le fait qu'au moins une tentative de classification doit être disponible avant que l'étude biogéographique ne puisse commencer : on doit d'abord savoir qu'il y a un taxon particulier avant que l'on puisse étudier soit sa distribution soit les causes de cette distribution. Dans une certaine mesure, donc, la biogéographie doit succéder à la systématique. Mais un facteur, peut-être plus important, a été l'absence d'une tâche bien définie, une question majeure autour de laquelle tous les biogéographes pourraient s'entendre est celle de l'objet de leurs diverses études. La tâche de la systématique, en comparaison, est bien claire : produire une classification adéquate des organismes vivants, une tâche impliquant l'analyse de patrons dans la distribution des attributs au sein des taxons. Mais quelle est la tâche de la biogéographie ? On pourrait répondre de manière similaire — l'analyse de patrons dans la distribution des taxons au sein des différentes régions du monde. Mais qu'est-ce qu'un patron biogéographique exactement ?

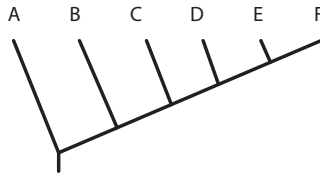
Il serait honnête de dire que deux sortes de réponses très différentes ont été données, et sont toujours données, à cette question. Une approche (la biogéographie écologique) consiste à examiner la distribution d'un taxon de manière à comprendre pourquoi il pourrait avoir les limites qu'il a. Essentiellement, ceci implique de poser la question de manière négative : comment se fait-il que le taxon ne soit pas réparti plus largement qu'il ne l'est réellement ? De nombreuses réponses sont possibles : les organismes ont des exigences de température, d'humidité, de nourriture, et la longue liste continue. Si nous regardons suffisamment attentivement, et suffisamment longtemps, nous trouverons toujours une « explication » pour l'absence d'un taxon de régions voisinant les aires où il est effectivement présent. Mais qu'apprenons-nous, en un sens positif, de ce processus, mis à part le truisme que les exigences des organismes sont satisfaites dans les aires qu'ils occupent effectivement ?

Tôt dans l'histoire de la biologie comparative on a reconnu que de telles réponses étaient inadéquates, puisque l'on peut trouver des régions sur différents continents, par exemple, qui se trouvent avoir les mêmes températures, précipitations, altitudes, et autres, mais qui sont néanmoins habitées par différentes espèces. Si les caractéristiques actuelles de l'environnement ne sont pas suffisantes pour expliquer les patrons de distribution, quelle pourrait être l'explication ? La seule alternative semble être l'histoire : nous pouvons conclure que les distributions actuelles sont le résultat de l'histoire des taxons et des régions dans lesquelles ils ont vécu. La biogéographie historique a ainsi deux composantes : l'histoire de la vie sur terre, et l'histoire de la terre en elle-même. C'est de ces deux composantes, et de leurs relations, dont la dernière partie de ce livre traitera.

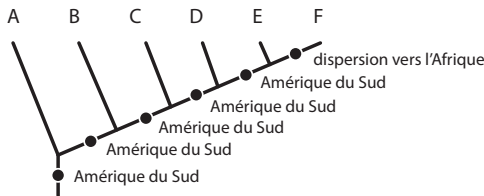
Pour traiter de l'histoire du vivant nous devons commencer par les attributs des organismes, résumés en cladogrammes, et interpréter cette information dans un contexte historique. La question émerge donc : devons-nous traiter de l'histoire du vivant au niveau des relations ancêtre-descendant, ou seulement au niveau des relations d'ascendance commune ? Puisque seules ces dernières peuvent être appliquées à tous les ensembles possibles d'organismes, nous pouvons à des fins biogéographiques nous restreindre, au moins initialement, aux phylogrammes qui indiquent uniquement la récence de l'ascendance commune, et non les détails de cette ascendance comme dépeinte par les arbres phylétiques. Les phylogrammes sont dérivés des, et subalternes aux, cladogrammes, et les études de biogéographie historique sont fondées sur les, et subalternes aux, phylogrammes.

Traiter de l'histoire de la terre est plus difficile. Ce sujet, après tout, est celui d'une science indépendante, la géologie historique. Pourtant une bonne partie de la biogéographie doit traiter de l'histoire de la terre, et les biogéographes du passé se sont souvent retrouvés piégés par le dogme de la géologie historique, telle qu'elle a été conçue au cours du temps. Ceci peut être vu comme un problème simple illustrant les relations entre phylogrammes et histoire de la terre.

Supposons, par exemple, que nous ayons un groupe de six espèces, pour lequel le cladogramme suivant a été construit :



et supposons encore que les espèces A, B, C, D, et E soient uniquement présentes en Amérique du Sud mais que l'espèce F ne le soit qu'en Afrique. Que pouvons-nous conclure quant à l'histoire de ce groupe ? De nombreux biogéographes du passé (et certains du présent) auraient vu cette situation comme non problématique : ici nous avons clairement un groupe d'origine sud-américaine, dont un membre s'est dispersé en Afrique. Dans un contexte phylétique, nous pouvons assigner des distributions aux ancêtres de ces taxons (quels qu'ils soient), exactement comme nous leur assignons des caractères :

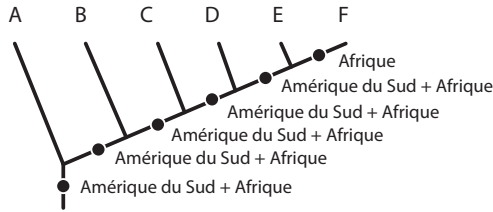


De ce point de vue, tout ce que l'on doit faire pour estimer l'histoire d'un groupe dans l'espace est d'estimer l'histoire de ce groupe dans le temps (un phylogramme) et de la projeter sur une carte. Il est vrai, l'on peut imaginer d'autres scénarios possibles de dispersion : l'ancêtre immédiat de F pourrait s'être dispersé d'abord en Amérique du Nord, puis ensuite à travers l'Atlantique Nord vers l'Europe, et seulement ensuite vers l'Afrique, mais assurément nous pouvons rejeter de telles explications comme étant non-parcimonieuses, du moins tant que des spécimens de ce groupe ne seront pas trouvés en Amérique du Nord ou en Europe.

Où donc réside le problème, et pourquoi ce type d'argument a-t-il été utilisé si fréquemment ? Pour la majorité du siècle passé, les chercheurs en géologie historique* ont argumenté que la géographie de base de notre planète, les continents et leurs positions relatives, est demeurée stable au cours de la longue histoire du vivant. Bien sûr, Wegener, et quelques autres âmes éclairées ont défendu une théorie singulière appelée *dérive continentale*, et cité la distribution des organismes comme en étant une importante preuve, mais cette théorie fut soigneusement classée par leurs collègues au fichier des « curiosités historiques ». Et il y eut quelques biologistes insoucians qui, malgré le scepticisme ambiant, maintinrent fermement que les distributions des groupes qu'ils étudiaient ne pouvaient être expliquées sans référence à des connections terrestres disparues. Mais en général, étant donnée une distribution comme celle montrée précédemment, et la « connaissance » qu'une Amérique du Sud et qu'une Afrique sont positionnées exactement là où elles l'ont toujours été, les biogéographes n'ont pas mis longtemps à construire des explications dispersalistes. Pour les groupes les plus populaires, particulièrement les vertébrés supérieurs, différents chercheurs développèrent différentes routes de dispersion, et défendirent en vociférant leurs propres préférences.

Les théories scientifiques ont parfois une faculté de sortir de l'oubli, même après qu'elles aient été soigneusement enterrées. Et avec la venue de la tectonique des plaques, nous « savons » tous maintenant que l'Amérique du Sud et l'Afrique n'ont pas toujours été telles qu'elles sont aujourd'hui. Dans l'intervalle, certains biogéographes ont réalisé que la dispersion n'est pas la seule possibilité pour expliquer les distributions disjointes. La sagesse commune lorsqu'il s'agit des processus, après tout, nous dit que la spéciation, au moins chez les animaux, implique habituellement un processus d'isolement géographique (c.-à-d. généralement *allopatrique*), et a lieu quand une population initialement continue est divisée par l'apparition d'une barrière (un processus appelé *vicariance*). Si nous trouvons des espèces apparentées dans différentes aires, nous n'avons pas besoin de supposer qu'il y a eu dispersion entre ces aires, seulement qu'une barrière est apparue entre elles :

* Ndt. "historical geologists"



Ce qui était vu dans le premier modèle comme un évènement de dispersion (de l'Amérique du Sud vers l'Afrique) est vu dans le second modèle comme l'apparition d'une barrière divisant l'Amérique du Sud (et les ancêtres de E) de l'Afrique (des ancêtres de F). Ceci implique qu'au moins un ancêtre plus ancien était présent en Amérique du Sud et en Afrique (c.-à-d. que ces deux aires ont partagé des taxons en commun).

DISPERSION ET VICARIANCE

Les hypothèses de dispersion sont de deux types généraux, dont l'un est une vicariance déguisée. Dans ce premier type d'hypothèse, une espèce ancestrale élargit son étendue au cours du temps qui est ensuite fragmentée en deux étendues disjointes, les populations se différencient au cours du temps, pour former finalement deux espèces filles allopatriques (séparées géographiquement). Un facteur causal est impliqué, l'apparition d'une barrière, responsable de la fragmentation de l'étendue de l'espèce ancestrale. La raison pour laquelle cet exemple de « dispersion » est en réalité de la vicariance est que la dispersion postulée arrive avant l'apparition de la barrière et avant la fragmentation de l'étendue de l'espèce ancestrale. L'effet de la postulée dispersion est seulement la création d'un cosmopolitisme primitif (requis dans le modèle de vicariance).

Le second, le modèle dispersaliste classique, postule une dispersion à travers une barrière préexistante. Dans ce cas, une espèce ancestrale, au moyen d'une « traversée accidentelle » de la barrière, élargit son étendue et, au cours du processus, fragmente simultanément son étendue. L'effet de la dispersion postulée est un isolement et une disjonction immédiats. Subséquemment, les populations dans les aires disjointes se différencient en deux espèces allopatriques.

Dans les deux cas, l'existence d'une barrière est impliquée. Dans le modèle de vicariance, la dispersion, si elle a bien lieu, advient en l'absence d'une barrière ; dans le modèle dispersaliste, la dispersion a lieu à travers une barrière. Les explications offertes par les deux modèles plaident en faveur d'une corrélation entre une disjonction particulière et une barrière particulière : selon le modèle de vicariance, la disjonction et la barrière ont le même âge ; selon le modèle dispersaliste, la disjonction est plus jeune que la barrière.

Les deux modèles permettent la possibilité d'un cosmopolitisme primitif établi par une espèce ancestrale élargissant son étendue par le moyen des caractéristiques de dispersion de l'espèce. Les modèles diffèrent en fonction des facteurs causaux invoqués pour expliquer les disjonctions et, de manière

ultime, la différenciation allopatrique. Dans le cas de la vicariance, la disjonction est causée par l'apparition d'une barrière qui fragmente l'étendue d'une espèce ancestrale ; dans le cas de la dispersion, la disjonction est causée par la dispersion d'une espèce ancestrale à travers une barrière préexistante. Les facteurs causaux peuvent ainsi être isolés : (1) vicariance : l'apparition d'une barrière ; (2) dispersion : dispersion à travers une barrière préexistante. Le modèle de vicariance prédit que si nous pouvions trouver un seul groupe d'organismes qui (1) avait une distribution primitive cosmopolite (c.-à-d. dont les ancêtres avaient une répartition mondiale), (2) avait répondu (par spéciation) à tout événement de vicariance géologique ou écologique ayant eu lieu (c.-à-d. à toute apparition de barrière) après l'origine de ses ancêtres, (3) n'avait subi aucune extinction, et (4) n'avait subi aucune dispersion, nous pourrions, en reconstruisant les interrelations de ses membres, arriver à une description détaillée de l'histoire du biote ancestral dans l'espace dont les ancêtres du groupe faisaient partie. Puisque nous serions également arrivés à une description détaillée de l'histoire du monde depuis le temps du premier événement de spéciation au sein du groupe jusqu'à aujourd'hui, nous pourrions, en corrélant la séquence des points de branchement ainsi reconstruits avec la séquence des événements indiqués par les études en géologie historique, arriver à une chronologie des événements biogéographiques.

Le fait que les patrons de distribution actuels soient divers, et qu'ils ne correspondent pas tous entre eux dans les moindres détails de manière évidente, est la preuve que les critères (2)-(4) au moins ne prévalent pas toujours dans la nature. Puisque sous le modèle de vicariance, la sympatrie (la présence de taxons dans la même aire) est la preuve de la dispersion, le fait que nous trouvons de nombreux taxons sympatriques dans toute localité donnée est la preuve que beaucoup de dispersions ont eu lieu. Le registre fossile fournit d'abondantes preuves de l'extinction. En fin de compte, le fait qu'au sein d'un biote quelconque certains taxons soient très largement répandus, et d'autres très localisés, est la preuve que tous les membres d'un biote n'ont pas besoin de répondre (par spéciation) à chaque événement de vicariance.

Clairement, donc, ni les explications de dispersion ni celles de vicariance ne peuvent être écartées a priori comme non pertinentes pour un groupe d'organismes quelconque, et il pourrait sembler qu'une méthode idéale d'analyse biogéographique nous permette de choisir objectivement entre ces deux types d'explications pour des groupes particuliers.

TESTER LES HYPOTHÈSES BIOGÉOGRAPHIQUES

Popper (1959) a présenté l'idée que les explications scientifiques diffèrent de celles non-scientifiques uniquement en vertu de leur falsifiabilité (c.-à-d. que nous devons être capables de tester et potentiellement de rejeter toute explication considérée scientifique). Puisque les modèles de vicariance et de dispersion diffèrent en fonction de l'âge des disjonctions et des barrières, un test critique pourrait être effectué en étudiant ces âges. Les deux modèles semblent être ouverts à la falsification par les assertions formulées au sujet

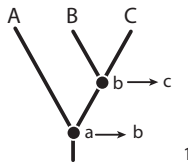
de l'âge d'une disjonction particulière et de l'âge d'une barrière particulière. Mais leur âge, dans un cas quelconque, est problématique. L'âge minimum d'un taxon est celui du plus ancien fossile qui lui est attribué ou du taxon qui lui est le plus étroitement apparenté (un âge qui peut toujours être augmenté par la découverte d'un fossile plus ancien). L'âge d'une barrière peut être estimé par des études de géologie historique. Les deux types d'études (la paléontologie et la géologie) sont sujets à de larges marges d'erreur. Les deux types d'études peuvent cependant falsifier une corrélation entre une disjonction particulière et une barrière particulière. La corrélation de type vicariance est falsifiée si l'un des taxons disjoints est montré plus ancien que la barrière ; la corrélation de type dispersion est falsifiée si l'un des taxons disjoints est montré du même âge que, ou plus vieux que, la barrière.

Les deux types de corrélation sont donc potentiellement falsifiés par la découverte de fossiles plus anciens. Mais dans chaque cas, c'est une corrélation particulière entre une disjonction et une barrière, et pas le modèle en lui-même, qui est falsifiée. Les deux modèles incluent une protection ad hoc contre la falsification par la découverte de fossiles plus anciens. Le principe ad hoc est le rejet d'une barrière particulière (apparemment du mauvais âge pour expliquer la disjonction) en faveur d'une autre (une barrière plus ancienne, si on peut la trouver ; ou sinon postulée).

Il apparaît que, dans tous les cas, aucun modèle n'est exposé à un test critique par la datation des barrières et disjonctions, et que les deux modèles incorporent approximativement la même protection ad hoc contre la falsification. En l'absence d'un test critique par la datation des barrières et des disjonctions, nous pouvons adopter un modèle et tenter de réfuter d'autres conséquences qu'il pourrait avoir qui ne soient pas partagées par le second modèle.

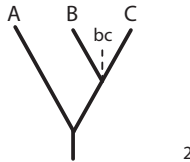
TESTER LES HYPOTHÈSES DE DISPERSION

Supposons que nous ayons trois taxons allopatriques (A, B et C) répartis en trois aires correspondantes (a, b et c), et que nous ayons testé et corroboré les hypothèses que les trois taxons forment un groupe et que les taxons B et C soient plus proches entre eux qu'aucun ne l'est de A. Nous pourrions construire une explication dispersaliste telle que l'ancêtre commun du groupe fut trouvé originellement dans l'aire a et y soit représenté aujourd'hui par le taxon A, que certains membres de ce taxon ancestral se soient dispersés vers l'aire b et y aient subséquemment donné lieu à spéciation, et que certains membres de ce second taxon se soient subséquemment dispersés vers l'aire c et y aient éventuellement donné lieu à spéciation (exemple 1) :



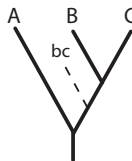
Comment pourrions-nous tester cette hypothèse ? Pour tester toute explication, nous devons être capables d'en déduire une prédiction avec laquelle des données supplémentaires puissent être en accord ou non. Que pouvons-nous déduire de l'explication précédente (1) ? Parce que les capacités de dispersion de ces organismes peuvent être similaires ou non à celles d'autres groupes, nous ne pouvons faire aucune prédiction au sujet des patrons que pourraient montrer d'autres groupes occupant ces aires. Parce que les événements postulés de dispersion impliquent seulement les déplacements des ancêtres des trois taxons, nous ne pouvons faire aucune prédiction au sujet de ce que pourraient être les capacités de dispersion des taxons actuels. Cependant, il semble que nous puissions être en mesure de faire certaines prédictions au sujet des distributions des spécimens fossiles du groupe que nous pourrions trouver.

Puisque nous avons fait l'hypothèse que le taxon C a évolué dans l'aire c, nous devrions vraisemblablement être capables de trouver des spécimens fossiles attribuables au taxon C dans l'aire c si des dépôts correspondants y existent. Supposons, toutefois, que nous trouvions un fossile attribuable au taxon C dans l'aire a ; cela falsifie-t-il l'hypothèse de dispersion ? La présence de C dans l'aire a pourrait être mise sur le compte d'une autre dispersion postulée ayant eu lieu après la spéciation de C, et nous pourrions faire correspondre les données supplémentaires sans abandonner l'hypothèse en faveur d'une explication de vicariance. Supposons qu'à la place nous ayons trouvé un taxon fossile dans les aires b et c qui ne puisse être attribué à aucun des taxons actuels mais qui, parce qu'il partage les caractères généraux unissant B et C et manque des attributs uniques les distinguant, doit être ajouté au cladogramme comme dans l'exemple 2 :



2

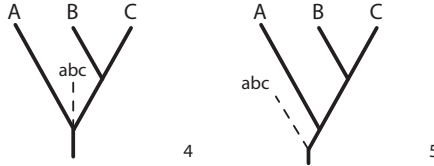
Notre hypothèse nécessite que B et C aient un ancêtre commun qui au moins pendant une certaine période fut présent dans les deux aires (puisque les « fondateurs » du taxon C n'ont pas donné lieu à spéciation en chemin), ainsi les fossiles sont cohérents avec notre explication. De manière similaire, si le taxon fossile trouvé dans les aires b et c avait partagé seulement une partie des caractères généraux unissant B et C, il devrait être ajouté au cladogramme comme dans l'exemple 3 :



3

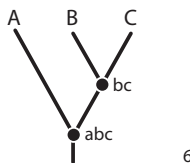
Notre hypothèse est toujours défendable puisqu'elle ne spécifie pas la durée de temps au cours duquel l'ancêtre commun de B et C aurait pu être présent dans l'aire c avant qu'il y ait donné lieu à spéciation. Un fossile similaire trouvé seulement dans les aires a et c pourrait aussi être accommodé dans une hypothèse de dispersion en postulant une dispersion initiale de a vers c et une seconde dispersion de c vers b.

Supposons, cependant, que nous trouvions un unique taxon fossile dans les aires a, b, et c qui doit être ajouté au cladogramme comme dans les exemples 4 ou 5 :



Notre hypothèse est que l'aire c était peuplée par un taxon ayant pour origine l'aire b (c.-à-d. ayant été isolé d'un taxon dans l'aire a) ; ainsi, il ne devrait jamais y avoir eu le moindre taxon trouvé dans l'ensemble des trois aires. Devons-nous maintenant abandonner l'hypothèse de dispersion ? Il est possible que la présence du taxon fossile dans les aires b et c représente un ensemble d'invasions indépendantes de ces aires à partir de l'aire a, et que le centre d'origine de l'ancêtre commun des quatre taxons fut en effet juste l'aire a. Si nous acceptons cette possibilité, il apparaît que tout patron de distribution quel qu'il soit peut être expliqué par la dispersion si nous sommes disposés à postuler un nombre suffisant d'évènements de dispersion distincts ; ceci voudrait dire que les explications dispersalistes ne peuvent jamais être rejetées et ne sont donc pas scientifiques selon le critère de Popper.

Pour éviter cette non-testabilité, nous pourrions adopter une règle méthodologique qui nécessite que nous minimisions le nombre dispersions parallèles (dispersions d'une aire donnée vers une seconde), de la même manière que nous cherchons à minimiser le nombre d'acquisitions parallèles de caractères généraux dans les cladogrammes en adoptant une règle méthodologique qui nécessite que nous choisissons l'hypothèse de relations la plus parcimonieuse quel que soit l'ensemble de distributions de caractère donné. Sous cette règle méthodologique, nous pourrions reconnaître que les exemples 4 et 5 nécessitent des dispersions parallèles de l'aire a vers l'aire b, et potentiellement également vers l'aire c, et que nous devons donc abandonner l'explication dispersaliste (1) en faveur d'une hypothèse de vicariance (exemple 6) :



En d'autres termes, pour de telles données, nous devrions abandonner l'hypothèse que l'aire a fut le centre d'origine du groupe en faveur de l'hypothèse d'un cosmopolitisme primitif (c.-à-d. que l'ancêtre commun du groupe était présent dans toutes les aires dans lesquelles ses descendants le sont aujourd'hui). On devrait noter que la règle méthodologique utilisée pour rendre les explications dispersalistes testables n'est pas liée à la parcimonie par rapport au nombre de dispersions postulées (ce qui nous mènerait toujours à une explication de vicariance) mais seulement par rapport au nombre de dispersions parallèles postulées.

Clairement, alors, un système dans lequel nous adoptons toujours une explication dispersaliste des patrons allopatriques et utilisons la découverte de taxons fossiles cosmopolites pour rejeter ces explications est possible. Mais est-ce suffisant pour notre objectif désiré, de distinguer tous les cas de vicariance des cas de dispersion? Puisqu'il peut y avoir de nombreux groupes dont les distributions sont dues à la vicariance seule, mais qui pourraient ne pas être résolues à cause de l'indisponibilité de fossiles pertinents, l'adoption initiale des explications dispersalistes peut grandement surestimer le nombre de groupes dont les distributions sont le résultat de la dispersion.

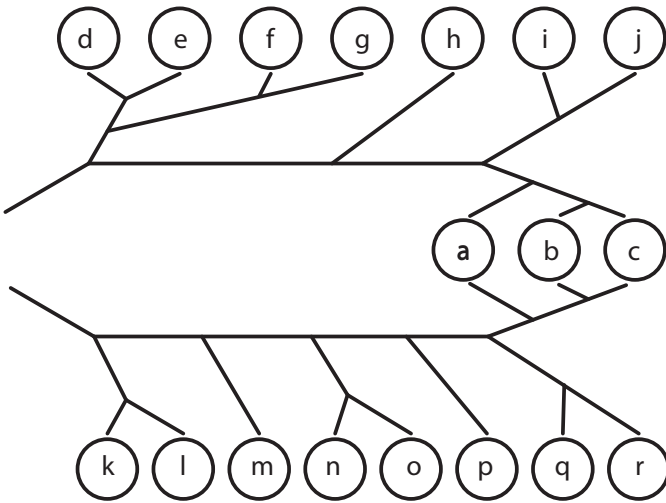
TESTER LES HYPOTHÈSES DE VICARIANCE

Peut-être devrions-nous donc choisir une hypothèse de vicariance comme notre explication initiale des patrons de distribution allopatrique. Comment testerions-nous une telle hypothèse pour les mêmes taxons et distributions considérés précédemment? De l'explication 6, nous pouvons déduire que deux événements de vicariance ont eu lieu, dont l'un a divisé l'aire abc en deux aires plus petites (a et bc) et dont l'autre a subséquemment divisé l'aire bc en deux aires plus petites (b et c). Si ces événements géologiques ou écologiques ont bien eu lieu durant l'histoire de la terre, ils ont dû affecter d'autres organismes vivant dans l'aire abc. Ainsi, si un événement de vicariance a en effet divisé l'aire abc, nous devrions trouver d'autres taxons vivant dans l'aire a ayant leurs plus proches parents dans l'aire bc, et d'autres taxons vivant dans l'aire b ayant leurs plus proches parents dans c. En d'autres termes, nous pouvons tester l'explication 6 en convertissant le cladogramme des taxons A, B et C (reflétant, lorsqu'interprété phylétiquement, la récence relative de leur ascendance commune) en un cladogramme des aires a, b et c (reflétant, la récence relative de leurs biotes ancestraux communs et la récence relative des événements géologiques ou écologiques impliqués). Le cladogramme ainsi converti stipule donc que les aires b et c partagent un biote ancestral commun plus récent que celui qu'ils partagent avec l'aire a, et que l'aire bc a été fragmentée uniquement après qu'elle a été isolée de l'aire a.

Si nous examinons les interrelations parmi les taxons d'autres groupes actuels, ou connus comme éteints, dans l'aire abc et trouvons que tous les groupes (ou plus qu'il n'en serait attendu par le seul effet du hasard) correspondent au cladogramme d'aires, l'explication 6 est corroborée. Puisqu'il y a seulement trois cladogrammes dichotomiques possibles pour

trois aires, on pourrait s'attendre à ce qu'un tiers des groupes examinés soit conforme à l'explication 6 par le seul effet du hasard. Cependant, plus les problèmes examinés sont larges (impliquant quatre, cinq aires ou plus), plus la proportion des groupes, pour lesquels on pourrait s'attendre à un partage de patron donné d'interrelations d'aires par le seul effet du hasard, décroît rapidement.

Il existe pourtant un autre aspect, lié à ces problèmes plus larges. Supposons qu'au cours d'une recherche ultérieure, nous trouvions que les groupes, qui correspondent effectivement à un certain patron allopatricque général, ne correspondent pas en revanche dans leurs relations de plus haut niveau. Supposons, par exemple, que nous ayons détecté un patron général parmi les taxons distribués dans l'aire abc correspondant à l'explication 6, mais que les cladogrammes de certains des groupes, partageant le patron, relient des taxons de l'aire abc uniquement à des taxons des aires septentrionales (disons les aires d à j, ci-dessous), et que les cladogrammes d'autres groupes, partageant ce patron, relient des taxons de l'aire abc uniquement à des taxons des aires méridionales (disons les aires k à r) :



En d'autres termes, nous trouvons que deux patrons généraux plus larges et mutuellement exclusifs partagent certains éléments dans une aire limitée (abc), où ils sont sympatriques. Ici la vicariance seule n'est pas une explication suffisante du patron, et de la dispersion est sous-entendue.

La façon dont nous pourrions résoudre la nature de la dispersion impliquée sera considérée ci-dessous ; est-il nécessaire de rappeler ici que (1) le patron le plus large requiert non seulement un unique cas de dispersion mais au moins un cas de dispersion biotique, c.-à-d. la dispersion de plusieurs éléments d'un biote dans la même nouvelle aire, promouvant le cosmopolitisme des taxons, (2) l'épisode de dispersion biotique peut être daté d'avant la division de l'aire abc mais d'après la division soit de l'aire hij soit de l'aire pqr soit des deux, (3) il y a des événements dans l'histoire de la terre (comme la fusion de l'Inde avec l'Asie continentale ou l'apparition de l'isthme de Panama) qui fournissent des opportunités aux épisodes de dispersion biotique, et (4) le modèle de vicariance requiert des épisodes de cosmopolitisme pouvant rendre compte de la sympatrie actuelle parmi les membres de nombreux groupes différents.

Clairement, alors, un système dans lequel nous adoptons toujours une explication de vicariance des patrons allopatriques et utilisons l'absence d'une correspondance générale (ou une correspondance plus générale qu'attendu par le seul effet du hasard) parmi d'autres groupes avec des distributions similaires, ou la découverte de sympatrie parmi les patrons généraux, pour rejeter ces explications est également possible. Mais est-ce suffisant pour notre objectif désiré, de distinguer tous les cas de vicariance des cas de dispersion ? Puisqu'il peut y avoir de nombreux patrons allopatriques généraux partagés par des groupes dont les distributions sont dues uniquement à une dispersion unidirectionnelle et séquentielle (« à tremplin », comme celle montrée dans l'explication 1), mais qui ne peuvent donc pas être résolus car la séquence et les destinations des événements de dispersion ont été les mêmes pour chaque groupe composant le patron, l'adoption initiale des explications de vicariance peut grandement surestimer le nombre de groupes dont les distributions sont le résultat de la vicariance.

PATRONS DE DISTRIBUTION

S'il est vrai que ni le test critique par la datation des barrières et des disjonctions, ni l'adoption initiale des explications de vicariance ou de dispersion, ne fournissent une méthode suffisante en théorie (bien moins en pratique) pour distinguer sans ambiguïté les instances de vicariance des instances de dispersion, quelles sont les conséquences ? Peut-être la question est-elle imperméable à une analyse directe parce que les résultats et de la dispersion et de la vicariance peuvent être exprimés d'une seule et unique manière : un patron de distributions de taxons au sein de différentes aires, et parce que les données empiriques disponibles nous permettent de n'en tirer directement que le patron et non sa cause. Si tel est le cas, et si nous ne souhaitons pas abandonner le problème entièrement, nous devons chercher une façon de répondre indirectement à la question.

Si, comme indiqué précédemment, un patron allopatrique général peut être produit par vicariance ou par dispersion biotique séquentielle, il n'y a qu'un seul type d'information pouvant être obtenu des données de distribution — information au sujet de la récence relative des connections (biotes ancestraux communs) au sein de différentes aires. S'il y a un patron allopatrique général correspondant à l'explication 1 ci-dessus, les aires b et c partagent une connexion plus récente qu'aucune des deux n'en partage avec l'aire a. Cette connexion pourrait en fait avoir impliqué, par exemple, une connexion terrestre (et de la vicariance) ou seulement des changements dans les distances relatives entre les aires à différents moments du passé (et les possibilités qui en résultent pour la dispersion biotique). Dans tous les cas, bien sûr, le patron général des interconnexions d'aires nous dit quelque chose à propos de l'histoire de ces aires. Ainsi, les données de distribution semblent suffisantes pour résoudre un patron d'interconnexions au sein d'aires qui reflètent leur histoire, mais pas pour spécifier la nature de ces interconnexions.

Les questions concernant l'histoire de la terre et les interconnexions d'aires sont cependant ouvertes à plusieurs tests dont la distribution biotique n'est qu'un exemple. La stratigraphie, le paléomagnétisme, la géochimie, et d'autres sources de données similaires issues de la géologie historique, contribuent indépendamment comme hypothèses historiques. La possibilité d'utiliser des données de distribution et des données géologiques existe donc, comme source de preuves s'illuminant réciproquement. Ainsi, ayant utilisé la distribution biotique pour spécifier un patron d'interconnexions entre les aires, nous devrions, au moins dans certains cas, être en mesure d'utiliser des données issues de la géologie historique pour spécifier la nature des interconnexions elles-mêmes.

Prenons, par exemple, le cas des patrons sympatriques généraux montrés précédemment (aires a-r). De quelle manière l'histoire de l'aire abc peut-elle rendre compte du patron d'interconnexions spécifié? Il semble y avoir quatre possibilités. Il est possible que la dispersion ait eu lieu uniquement au sein de l'aire abc; ceci pourrait arriver si l'aire abc est en réalité un composé de deux aires plus petites (chacune appartenant à l'un des patrons plus larges) qui ont été jointes ensembles, et qui ne sont plus discernables comme des aires séparées à cause d'un épisode de dispersion biotique entre les deux après leur fusion. Il est également possible que l'aire abc soit anciennement une partie de l'aire méridionale, et qu'un événement de vicariance ait provoqué un déplacement de l'aire abc ou une partie des terres septentrionales, permettant la dispersion d'éléments du biote septentrional vers l'aire abc (et possiblement vice versa). De manière similaire, l'aire abc pourrait être anciennement une partie de l'aire septentrionale avec une dispersion biotique à partir du sud facilitée par un événement de vicariance. Finalement, il est possible que l'aire abc représente une nouvelle terre ayant émergé entre les aires septentrionales et méridionales et fut peuplée par de la dispersion biotique en provenance des deux aires.

Les corrélations de la séquence des connections indiquées par les deux patrons biotiques généraux avec la séquence des connections indiquée par

les données géologiques peuvent nous permettre de dater l'épisode de dispersion biotique entre des bornes assez précises. Par conséquent il semble probable que les données géologiques nous permettent de résoudre la question de savoir lequel des quatre événements géographiques ou écologiques possibles fut réellement impliqué, et par là nous permettent de spécifier la nature des interconnexions entre l'aire abc et les aires unies par chaque patron général.

Clairement, alors, si la résolution de la nature des interconnexions entre les aires peut seulement être accomplie par l'utilisation de données indépendantes issues de la géologie historique, la première question que nous devrions poser lorsque confrontés aux patrons de distribution disjointe n'est pas, « Ce patron est-il le résultat de la vicariance ou de la dispersion ? » mais « Ce patron correspond-il à un patron général d'interconnexions d'aires (et ainsi reflète l'histoire de ces aires) ou non ? ». Ce dont on a besoin est une méthode d'analyse qui nous permettra de déterminer si deux patrons de distribution donnés correspondent entre eux ou non, de manière à pouvoir tester l'hypothèse que le patron de relations d'aires indiqué par un groupe est général. Après qu'un patron hypothétique est corroboré comme général (ou comme plus général que ne l'attendrait par le seul effet du hasard), nous pouvons être capables de l'assigner à la vicariance ou à la dispersion par l'utilisation de preuves indépendantes de l'histoire de la terre.

DISTRIBUTION ET GÉOGRAPHIE TERRESTRE

Les questions les plus élémentaires de la biogéographie historique concernent ainsi les aires d'endémisme et leurs interrelations. Nous pouvons d'abord nous demander s'il existe des aires d'endémisme, c'est-à-dire, si les aires auxquelles les taxons sont restreints sont géographiquement non-aléatoires. Cette question n'est pas vraiment problématique ; personne ne nierait qu'il existe des régions (qu'elles soient des îles comme Hawaï, la Nouvelle-Zélande et les Galápagos, ou des chaînes de montagnes isolées comme L'Himalaya ou les Andes, ou des déserts comme le Sahara ou celui du Namib) qui sont chacune habitée par des taxons de nombreux groupes d'organismes et qui ne sont présents nulle part ailleurs.

Mais alors la question surgit : étant donné une liste de certaines aires d'endémisme, les interrelations des taxons endémiques sont-elles géographiquement non-aléatoire, et, si oui, que nous dit le patron (ou les patrons) de relations d'aires sur l'histoire des aires et des taxons qui les habitent ? Si le monde n'avait eu qu'une unique histoire, après tout, nous pourrions nous attendre à trouver des patrons similaires, causés par les mêmes événements, de groupe en groupe ; il devrait y avoir un ensemble de patrons de grande généralité. Cette généralité peut être explorée en se référant à un problème hypothétique impliquant trois aires :

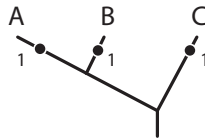
A B C

Dans chaque aire nous trouvons 100 espèces. Les 100 espèces de l'aire A ne sont présentes nulle part ailleurs. Parmi les 100 espèces de l'aire B, 99 sont

aussi présentes dans l'aire C, en n'en laissant plus qu'une exclusivement présente dans B et C :

	A	B	C
100	●	1 ●	1 ●
		99 ●	- - ●

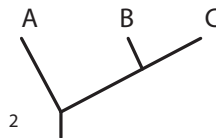
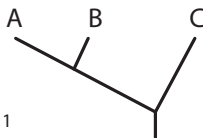
La question est : comment les trois aires sont-elles reliées entre elles ? Cela semble-t-il problématique ? Nous l'espérons, et nous espérons que vous vous demandez : « Eh bien, quelles sont les interrelations des espèces vivant dans ces aires ? » — une question cruciale. Voici une réponse possible. Il y a trois espèces reliées entre elles de la sorte :



Et il y a 198 espèces reliées ainsi :



Ainsi donc : est-ce toujours problématique ? Le problème semble-t-il familier ? Quelles sont alors les interrelations des aires ? Il y a deux possibilités à considérer :



Il n'y a pas de honte à choisir la possibilité (2). Ceux qui le feront se trouveront en la compagnie distinguée de la plupart des biogéographes ayant vécu et travaillé au cours des 200 dernières années. Nous espérons cependant démontrer dans ce livre que procéder ainsi est une erreur. Mais pour quel genre de problème plus vaste la décision entre ces deux possibilités est-elle pertinente ?

Des études actuelles indiquent que les plus vieilles roches résistant dans les bassins océaniques remontent seulement à l'âge du jurassique, il y a environ 150 millions d'années. Selon les concepts de tectonique des plaques déjà popularisés, depuis ce temps l'océan atlantique s'était déjà ouvert, séparant le Nouveau Monde de l'Europe et de l'Afrique. Durant ce processus,

l'Inde a dérivé vers le nord à partir d'une position le long de l'Afrique et est entrée en collision avec l'Asie. L'Australie s'est séparée de l'Antarctique et a dérivé vers le nord vers sa localisation actuelle. Si nous commençons par la configuration actuelle, et inversons la machine du temps, nous observerions l'Atlantique devenir plus petit et éventuellement disparaître; l'Inde, et peut-être d'autres terres bordant l'océan indien à l'est, s'unir, dans la partie occidentale de l'océan indien, à Madagascar; l'Australie venir au sud, éventuellement se collant à l'Antarctique.

Ce concept, donc, laisse aux continents leurs identités à peu près telles que nous les connaissons aujourd'hui, l'Inde et ses environs étant une exception notable. Et qu'en est-il de l'océan pacifique? Selon ce concept, le pacifique a toujours été là. En effet, il était plus grand, et est devenu plus petit avec le temps. Mais où est le vieux plancher océanique du pacifique — le plancher pré-jurassique? D'après l'idée commune, l'ancien plancher a été subduit. Disparu, pour toujours et à jamais.

Pourquoi tout ceci serait-il pertinent, si la tectonique des plaques laisse aux continents leurs identités modernes? Pendant près de 100 ans, les biogéographes ont eu un certain concept de patron, très stable — au moins parmi les zoologues. Le patron est celui spécifié par les concepts de régions biogéographiques: Néarctique, Paléarctique, Orientale, Néotropicale, Ethiopienne, et Australienne. Ces six régions classiques furent développées par Sclater et Wallace au cours du dernier siècle sur la base des distributions d'oiseaux et de mammifères, respectivement. Comme ils l'ont formulé, les régions sont conformes, principalement, à la géographie continentale moderne. La région Néarctique, par exemple, est principalement l'Amérique du Nord; la Néotropicale, principalement l'Amérique du Sud, et ainsi de suite. La base du concept de ces régions, tel que développé par Sclater et Wallace, peut être conforme à la possibilité (2) de notre problème: les régions ont pu être fondées sur les distributions de taxons largement répartis. Avec peu d'exceptions au cours des années, les arguments de Sclater et Wallace furent convainquant pour les autres biogéographes — Croizat étant une exception notable des temps récents. Il voyait les choses différemment, argumentant que les régions biogéographiques pour les organismes terrestres ne correspondent pas à la géographie continentale actuelle, mais plutôt aux bassins océaniques actuels. Qu'est-ce que cela veut dire? Cela veut dire, par exemple, que les organismes en Amérique du Nord sont de deux types: ceux avec des parents en Europe et ceux avec des parents en Asie. Cela veut dire que l'Amérique du Nord n'est pas une entité biogéographiquement unifiée. Cela veut dire que l'Amérique du Nord est un amalgame de parties de deux mondes: un atlantique et un pacifique. Cela veut dire que la région Néarctique n'est pas non plus une partie du monde réel.

Mais ceci n'est pas un livre sur la géophysique. Nous n'avons pas les réponses pour le Pacifique et son développement historique. Mais nous avons une question: si le Nouveau Monde et l'Ancien se sont séparés et ont dérivé dans le secteur atlantique; l'Inde et Madagascar dans l'indien; et l'Australie et l'Antarctique au sud, quelle quantité de matériau continental a été séparée dans le Pacifique? Une tentative de réponse est: une quantité

non négligeable. Une bonne partie de l'Amérique du Nord occidentale, de l'Amérique du Sud, et d'autres éléments et morceaux de la structure continentale bordant tout le bassin pacifique. La tentative de réponse est qu'il y a eu une masse continentale pacifique ou plus qui s'est fragmentée, et que les fragments se sont éparpillés et finalement attachés aux masses continentales autour de l'actuel bassin pacifique.

Qu'est-ce que cela voudrait dire, dans ce cas, pour le concept classique de régions ? Qu'elles sont toutes, probablement, hybrides ; qu'elles sont toutes des mélanges. Si tel est le cas, la grande question est : dans quelle mesure les mélanges peuvent-ils être séparés ? C'est un problème d'analyse de patrons par excellence*. C'est un problème qui doit être résolu par une analyse suivant les directions de la possibilité (1), impliquant les interrelations de taxons peu répandus, plutôt que largement. C'est un problème, il faut bien l'admettre, pour le futur. Mais tout semble indiquer que cela fonctionnera plutôt bien.

Ainsi, les sections suivantes sur la biogéographie, comme le reste du livre, posent des problèmes d'analyse de patrons. Notre but est de suggérer que de tels problèmes sont dignes de considération, en eux-mêmes et en lien avec les processus également. Les problèmes ne sont pas difficiles à comprendre en eux-mêmes. Ce qui est difficile est de se faire une opinion à leur sujet. Nous présentons nos propres opinions, mais nous connaissons assez l'histoire, la science, et la nature humaine en général pour ne pas nous attendre à un prompt assentiment, ou même à lui donner une valeur particulière. Mais nous ne posons pas ces problèmes d'analyse de patrons à la légère, car ils sont fondamentaux pour une grande partie de la biologie moderne.

* Ndt. en français dans le texte

FORME

2

HISTOIRE DE LA SYSTÉMATIQUE : TYPES DE DIAGRAMMES DE BRANCHEMENTS

TYPES NATURELS

L'origine historique de la systématique se trouve dans les débuts, sinon avant, du langage, de la connaissance, et de la pensée ; En bref, dans les débuts de l'humanité. Étant une vieille tentative, son histoire ne peut être connue et comprise dans tout son ensemble et avec exactitude. Tout ce que l'on peut espérer, même après une vie entière d'études spécialisées, c'est d'avoir une idée de son histoire et d'avoir atteint une certaine capacité à juger de sa pertinence.

Théophraste, né en Grèce en 382 av. J.-C., était à la fois un élève de Platon et d'Aristote. Il était également un étudiant de plantes avide, et tenta de synthétiser tout ce qui était connu des plantes à cette époque. Ses écrits révèlent des préoccupations sur des problèmes de systématique et de classification. Ses considérations sur le lierre, qu'il appelle *kittos*, en sont un exemple (Amigues, 1989) :

Le lierre est polymorphe car il rampe sur le sol [*epigeios*] mais sous une autre forme il s'élève à une certaine hauteur [*hyphos airomenos*] ; et parmi les plantes hautes on distingue plusieurs variétés. Les principales sont apparemment au nombre de trois : le lierre blanc [*leukos*], le noir [*melas*] et en troisième lieu le lierre grimpant [*helix*]. Chacune d'elles à son tour comprend plusieurs types : l'un n'est blanc que de fruits [*leukokarpous*], l'autre l'est aussi de feuilles [*leukophyllos*]. Et encore dans la seule catégorie

des lierres à fruits blancs, l'un a le fruit gros, serré, compact, comme une balle (c'est celui qu'on appelle parfois lierre à gros *corymbes* et à Athènes lierre d'Acharnes); l'autre l'a plus petit et diffus, comme le lierre noir. D'ailleurs le noir présente également des différences, mais moins évidentes.

Le lierre grim pant est le plus différencié : il se distingue principalement par ses feuilles, petites, d'aspect anguleux et de proportions plus harmonieuses (celles du lierre commun sont plus arrondies et sans découpures), par la longueur de ses sarments et en outre par sa stérilité. Certains soutiennent que c'est par le fait que le lierre grim pant a sa nature qui l'empêche de se changer en lierre commun, à l'inverse de la plante issue du lierre commun et arrivant au terme de son développement. Mais si tout lierre devient lierre commun, comme certains le prétendent, peut-être s'agit-il d'une différence d'âge et conditions, non d'espèce comme celle du poirier par rapport au poirier sauvage. Seulement, la feuille dans cette variété-là, diffère beaucoup de celle du lierre commun. Il arrive cependant – rarement et chez un petit nombre d'individus – qu'elle se transforme en vieillissant, comme pour le peuplier blanc et le ricin. Il existe plusieurs types de lierre grim pant – trois, à ne considérer que les plus remarquables et les plus importantes : le lierre vert clair ou plutôt couleur d'herbe [*poodes*], qui est aussi le plus fréquent, en second lieu le blanc [*leuke*], et en troisième le panaché [*poikile*] (c'est celui qu'on appelle parfois lierre de Thrace). (pp. 53-54)

La compréhension que Théophraste avait de la variabilité du lierre a été illustrée dans un diagramme (figure 2.1) par un commentateur récent. Son but était de montrer la structure de la classification de Théophraste. Pour autant que l'on sache, Théophraste lui-même n'a jamais dessiné de diagrammes de la sorte ; mais il aurait probablement reconnu le diagramme comme une vraie représentation de sa classification du lierre et ses variations.

La contribution de Théophraste comprend plusieurs problèmes intéressants. Un étudiant moderne pourrait se demander, par exemple, si tous les types de lierre sont des « espèces » bien distinctes, en accord avec telle ou telle définition de ce terme ; ou un autre pourrait être curieux de la structure de la classification. En effet, on peut se demander si la structure est simplement logique ou, alternativement, si elle a une existence réelle indépendante de la pensée de Théophraste.

Les composantes structurelles de la classification sont au nombre de quatre (numérotées de 0 à 3 dans la figure 2.2). Chaque composante peut être conçue comme représentant un groupe de types (ou d'espèces) de lierre. La composante 0 représente le spectre total des types ; la composante 1, seulement le type érigé (*hyphos airomenos*) ; la composante 2, le type blanc (*leukos*) ; la composante 3, le type hélicoïdal (*helix*).

Si la structure de la classification est spécifiée par ses composantes (0-3), alors la question de la nature de leur existence peut être reformulée : les composantes ont-elles une existence réelle indépendante de la pensée de Théophraste ? Ou, en d'autres termes, Théophraste a-t-il acquis une vraie connaissance des types et des interrelations du lierre *en plus* de ses observations, ou informations, que certains lierres sont couchés ; que

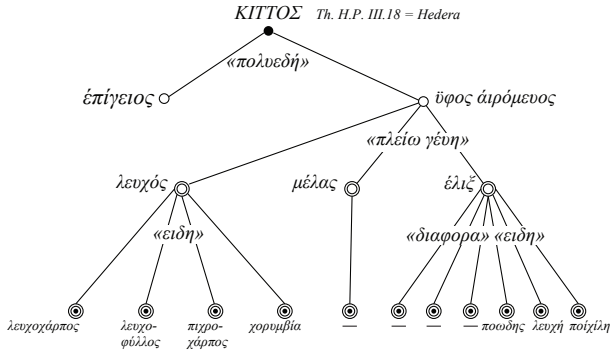


FIGURE 2.1. Un diagramme de branchements représentant les concepts d'espèces et de relations internes du lierre (son *kittos*) chez Théophraste, pour lequel il y a deux types de base, couché et érigé (*epigeios* et *hyphos airomenos*) ; de ce dernier il en existe trois types, blanc, noir et hélicoïdal (*leukos*, *melas*, et *helix*) ; du blanc il en existe quatre types, à fruits blancs, à feuilles blanches, à fruits pointus, et celui appelé *korymbia* (*leukokarpos*, *leukophylos*, *pikrokarpos*, et *kyrymbia*) ; de l'hélicoïdal, il y en a six types, dont trois sont nommées, herbacée, blanche et panachée (*poodes*, *leuke*, et *poikile*). D'après C. Váczi (1971), Les origines et les principes du développement de la nomenclature binaire en botanique. Taxon 20 :573-90 : figure 2, p. 583.

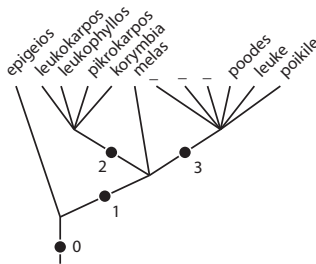


FIGURE 2.2. Les composantes structurelles de la classification du lierre par Théophraste (cf. figure 2.1). 0, *kittos* ; 1, *hyphos airomenos* ; 2, *leukos* ; 3, *helix*.

d'autres sont érigés, parmi lesquels certains sont blancs et d'autres noirs, et ainsi de suite ?

Il est difficile d'imaginer comment Théophraste aurait répondu à des questions sur les « espèces » ou à propos de sa classification du lierre. Il est peu probable que de telles questions lui soient venues sur son étude du lierre ou, d'ailleurs, sur toute autre plante. Il a toutefois affirmé que « puisque notre étude devient plus éclairante si nous distinguons différents types, il est bon de suivre ce plan là où il est possible » (Amigues, 1988:23). Mais il n'a pas commenté en détail ce qui pourrait être mis en lumière en distinguant les différents types, ou ce qui rend une telle classification possible ou impossible. Ces sujets avaient déjà été discutés, dans une certaine mesure,

par ses maîtres, Platon et Aristote, et l'on peut supposer que Théophraste avait peu ou rien de son propre cru à ajouter à leurs enseignements.

Platon ne considérait pas directement les organismes et leurs classifications, mais il considérait le problème des « types naturels » ayant une existence réelle. Son principal souci était d'expliquer leur existence au moyen de sa théorie des idées, ou formes, dont la connaissance est innée. La contribution de Platon se situe, en définitive, au niveau philosophique, et non méthodologique. Il n'a expliqué ni une méthode par laquelle les types naturels puissent être découvertes ; ni une méthode par laquelle les types que l'on pensait naturels puissent être découverts, en vérité, artificiels. Ses idées, toutefois, sont parmi les premières traitant des types naturels — un sujet d'intérêt toujours persistant parmi les philosophes jusque dans les époques modernes (Quine, 1969).

Tel qu'analysé par un commentateur moderne (Moravcsik, 1973), le schéma de regroupement de Platon permet quatre classes de groupes :

Classe 1 : groupes qui sont des touts, qui ont des parties, mais qui ne sont pas eux-mêmes des parties.

Classe 2 : groupes qui sont des touts, qui ont des parties, et qui sont eux-mêmes des parties.

Classe 3 : groupes qui sont des touts, qui n'ont pas de parties, mais qui sont eux-mêmes des parties.

Classe 4 : groupes qui ne sont pas des touts, et qui en conséquence, n'ont pas de parties*.

Avec la conception de Théophraste des différents types de lierre comme exemple (figures 2.1, 2.2), les membres des diverses classes peuvent être spécifiés :

Classe 1 : composante 0 (*kittos*).

Classe 2 : composantes 1, 2 et 3 (*hyphos airomenos, leukos, helix*).

Classe 3 : *epigeios, leukokarpos, etc.*

Classe 4 : aucun.

Si *kittos* est un tout, alors il a deux parties (*epigeios* et *hyphos airomenos*) ; et si *hyphos airomenos* est un tout, alors il a trois parties (*leukos, melas* et *helix*) ; aussi, si *leukos* est un tout, alors il a quatre parties (*keukokarpos, leukophyllos, pikrokarpou, et korymbia*) ; de même, si *helix*

* la Classe 3 pourrait être mieux définie comme suit : groupes qui ne sont pas des touts, qui n'ont pas de parties, mais qui sont eux-mêmes (entièrement) parties de touts. Et la Classe 4 par : groupes qui ne sont pas des touts, qui n'ont pas de parties, et qui ne sont pas eux-mêmes (entièrement) parties d'un tout. Ainsi, *kittos* est un tout qui possède des parties ; les composantes 1, 2 et 3 sont à la fois des touts (avec parties) et sont (entièrement) des parties d'un tout ; et *epideios, leukokarpos, etc.*, ne sont que des parties (mais sont également des touts de parties) de touts. Un groupe composé seulement d'*epigeios* et de *leukokarpos* n'est ni un tout (avec parties) ni ne fait (entièrement) partie d'un tout ; *epigeios* et *leukokarpos* ne sont pas des parties d'un tout autre que *kittos*.

est un tout, alors il a six parties (trois non-nommées et *poodes*, *leuke*, et *poikile*); enfin, si *epigeios*, *leukokarpos*, etc., sont des touts, alors ils n'ont pas de parties, ou du moins pas de parties nommées. Étant donné le concept initial, les relations parties-touts en découlent directement et de manière évidente (figure 2.1, 2.2).

Considérons un groupe (ou composante) composé seulement de *epigeios* et de *leukokarpos*. Est-ce un tout? A-t-il des parties? Par rapport au concept de Théophraste (figures 2.1, 2.2), *epigeios* peut être vu comme une partie de la composante 0; *leukokarpos*, comme une partie de la composante 2, qui est une partie de la composante 1, qui elle-même est une partie de la composante 0. Le seul tout dont on pourrait dire qu'il comprend *epigeios* et *leukokarpos* comme parties est la composante 0. Dit autrement, *epigeios* et *leukokarpos* ne forment pas d'eux-mêmes un groupe qui est un tout avec des parties. Ensemble, ils formeraient un groupe qui appartiendrait à la classe 4. Pour Platon, les groupes des classes 1-3 sont naturels et vrais, et valent donc la peine d'être nommés (parce qu'ils correspondent, en théorie, à de la connaissance innée). Les groupes de la classe 4, au contraire, ne sont ni vrais ni naturels, et ne valent donc pas la peine d'être nommés (parce qu'ils ne correspondent pas, en théorie, à de la connaissance innée).

En effet, argumente Platon, nommer un groupe de la classe 4 est tout simplement une erreur :

La même que si, entreprenant de diviser en deux le genre humain, on faisait la division à la façon dont la font la plupart des gens d'ici : en détachant les Grecs comme unité mise à part de tout le reste, tandis qu'à l'ensemble de toutes les autres races, alors qu'elles sont en nombre indéterminé et qu'elles ne se mêlent pas les unes avec les autres ni ne parlent la même langue, ils appliquent la dénomination unique de « Barbare », s'attendant que, à leur appliquer une seule et même dénomination, ils en fassent un seul genre. Ou encore, c'est comme si l'on se figurait diviser le nombre en deux espèces en détachant le nombre « dix mille » de tous les autres, en le mettant à part comme si c'était une seule espèce, et qu'on prétende que, à mettre sur absolument tout le reste un nom unique, cela suffise cette fois encore pour mettre à part un second genre du nombre. Or, la division serait je suppose mieux faite et on diviserait mieux selon les espèces et en deux, si on partageait le nombre en « pair » et en « impair » et si on partageait de même le genre humain en « mâle » et en « femelle », tandis qu'on ne mettrait à part de tout le reste les Lydiens, les Phrygiens ou n'importe quel autre groupe que lorsqu'il n'y aurait plus moyen de trouver une division dont chacun des deux termes fût à la fois genre et partie. (Brisson, 2008: 2496)

Comment peut-on décider qu'un groupe, tel que l'*helix* de Théophraste, est une vraie division ou un vrai groupe — un tout? Platon ne le dit pas :

Platon ne donne aucune procédure mécanique pour trouver les types naturels. Platon ne pense pas qu'il existe de telles procédures. Il ne donne pas de procédure de découverte, il explique les [...] configurations obtenues une fois que nous avons découvert les types naturels. Il ne nous dit pas

comment arriver jusqu'à elles ; il nous dit comment les choses se présentent *quand* nous sommes arrivés à elles. (Moravcsik, 1973:344)

Aristote était plus empiriquement orienté que Platon, plus intéressé dans le problème de la définition des groupes naturels, et plus actif dans l'étude du monde des plantes et, surtout, des animaux. Lui aussi, se préoccupait de l'explication causale des types naturels, mais pour lui l'explication ne réside pas dans la notion de forme ou d'idée (au sens de Platon) mais dans les notions d'essence et, en définitive, de cause finale — ce à quoi l'on pourrait dire qu'une essence sert.

Pour Aristote, en bref, un groupe est un groupe réel si (et parce que) il a une essence et une cause finale propre à lui-même. Cette possibilité peut être évaluée au travers d'études empiriques sur les organismes. Au travers d'études, les essences peuvent être découvertes et définies, au moins dans une certaine mesure, et les causes finales comprises.

Malgré ses études approfondies sur les animaux, Aristote n'a jamais établi une classification formelle de ces derniers. En outre, il semble ne jamais avoir totalement rompu avec la notion de connaissance innée des types naturels. Il écrit, par exemple (Pellegrin, 2014: 1813-1816) : « C'est à peu près par la configuration des parties et de l'ensemble du corps, suivant la similitude qu'ils ont, que l'on définit les familles, par exemple les membres de la famille des oiseaux ont entre eux ce genre de ressemblance, de même pour la famille des poissons... » Aristote reconnaissait plusieurs grands groupes d'organismes, que des commentateurs ont plus tard organisés en série en accord avec les notions d'Aristote d'honneur, d'excellence ou de noblesse (Ogle, 1882) :

Homme

Quadrupèdes vivipares (mammifères)

Cétacés (baleines)

Oiseaux

Quadrupèdes squameux (reptiles et amphibiens)

Poissons

Malacés (mollusques céphalopodes)

Malacostracés (crustacés)

Insectes

Ostracodermes (mollusques excepté céphalopodes)

Zoophytes

Plantes

Nature inanimée

La série d'Aristote peut être également décrite comme un diagramme de branchements incluant 12 composantes structurelles (figures 2.3 :0-11). Pour autant que l'on sache, Aristote n'a jamais dessiné de diagrammes de la sorte (ni même établi une classification formelle), mais il aurait probablement reconnu le diagramme, et la série sur laquelle il se fonde, comme une représentation vraie de ses idées.

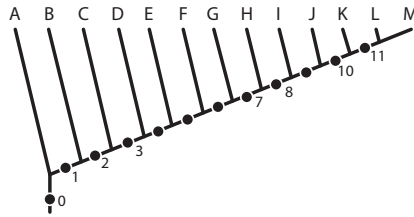


FIGURE 2.3. Les composantes structurelles suggérées par la série d'Aristote des types naturels. A, nature inanimée; B, plantes; C, zoophytes; D, Ostracoderma; E, insectes; F, Malacostracés; G, Malacés; H, poissons; I, quadrupèdes ovipares; J, oiseaux; K, Cétacés; L, quadrupèdes vivipares; M, Homme. 1, organismes vivants; 2, animaux; 3, animaux supérieurs; 7, animaux ayant du sang; 8, animaux ayant des poumons; 10, animaux vivipares.

Aristote n'était pas tout à fait clair sur le fait que les groupes désignés comme composantes doivent être compris comme ayant des essences; et si oui, quelles pourraient être ces essences. Mais il proposa tout de même des caractères qui pourraient être considérés comme des caractères les définissant. La nature vivante (composante 1) par exemple a au moins la faculté de se nourrir. Les animaux (composante 2) ont en plus des qualités sensibles et appetitives. Les animaux supérieurs (composante 3) ont en plus des facultés locomotrices; et ainsi de suite. L'Homme, évidemment, a toutes ces facultés en plus de la faculté intellectuelle qui lui est propre (Ogle, 1882).

Aristote soutint que chaque type vrai a une essence, et que son essence ne peut pas être définie par un seul caractère: « Aucune différence [caractère], je répète, à elle seule ou avec ses antécédents, ne peut exprimer l'essence d'une espèce » (Ogle, 1912: Livre 1, 644a). Ainsi, si les groupes (composantes) de la classification sont réels, et ont une essence au sens d'Aristote, ils ne peuvent être adéquatement définis par des caractères uniques. On ne peut non plus juger de la réalité d'un groupe en particulier à moins que son essence ne soit déjà connue avec une certitude et une complétude raisonnable. Cela nécessiterait des caractères définissants supplémentaires et une certaine compréhension des causes finales. Sans doute, alors, n'importe quel groupe pourrait être jugé réel s'il était défini par des caractères assez nombreux pour suggérer (toute) son essence en accord avec une cause finale intelligible, ou but, dans l'ordre, le fonctionnement et l'économie de la nature.

Parce qu'Aristote fait référence à des groupes tels que « animaux sans sang » (Anaima), certains commentateurs ont suggéré qu'une classification des animaux différente peut être attribuée à Aristote :

- Enaima (animaux à sang)
 - Vivipares : Homme
 - Cétacés
 - Quadrupèdes

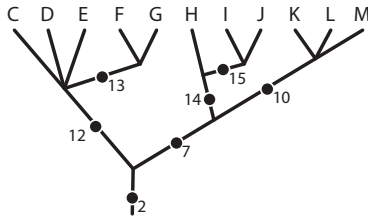


FIGURE 2.4. Les composantes structurelles impliquées par la classification donnée par divers commentateurs d'Aristote. 2, animaux ; 7, animaux à sang (*Enaima*) ; 10, animaux à sang vivipares ; 12, animaux sans sang (*Anaima*) ; 13, animaux sans sang à œufs parfaits ; 14, animaux ovipares avec sang ; 15, animaux ovipares avec œufs parfaits (cf. figure 2.3).

Ovipares :

 (œufs parfaits : Oiseaux

 Quadrupèdes squameux

Anaima (animaux sans sang)

 (œufs parfaits : Malacés

 Malacostracés

 (œufs spéciaux : insectes

 Générateurs de mucus : Ostracodermes

 Génération spontanée : Zoophytes

Cette classification peut aussi être représentée par un diagramme de branchements (figure 2.4). La comparaison entre les figures 2.3 et 2.4 révèle quelques différences dans les composantes structurelles. Si les composantes 2-11 sont vraies, on peut se demander si, les composantes 12-15 sont aussi vraies au sens d'Aristote, chacune ayant une essence qui lui est propre. Les commentateurs d'Aristote ne sont pas clairs sur ce point.

Aristote était clair, toutefois, sur le fait qu'un groupe comme Anaima (équivalent aux « Invertébrés » modernes) n'est pas défini de manière adéquate par un seul caractère (voir plus haut), et qu'un caractère tel que « absence de sang » n'est même pas un caractère adéquat. Il considère les caractères négatifs, tels que « absence de sang », dans une discussion de ce qu'il appelait « division dichotomique » (Ogle, 1912) :

De plus, on est forcé de diviser selon la privation, et c'est bien ainsi que divisent ceux qui pratiquent la dichotomie. Or il n'y a pas de différence de la privation en tant que privation, car il est impossible qu'il y ait des formes du non-être, par exemple de l'absence de pieds ou de l'absence d'ailes, comme il y en a de la présence d'ailes et de pieds. Et il doit y avoir des formes d'une différence générale, car s'il n'y en avait pas, pourquoi serait-elle générale et non particulière ? Or, parmi les différences, certaines sont générales et admettent des formes, par exemple le fait d'avoir des ailes. [...] mais si c'est le cas, il est clair qu'il est impossible qu'une privation soit une différence. (Pellegrin, 2014: 1809)

En justification de la division des animaux en « absence de sang »

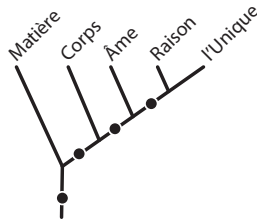


FIGURE 2.5. Les quatre composantes structurelles impliquées dans la série de Plotin (voir texte).

(Anaima) et « présence de sang » (Enaima), un commentateur écrit (Ogle, 1882) :

Ceux-là forment deux grands groupes, ceux qui ont du sang, et ceux dont le fluide nutritif n'est pas du vrai sang mais quelque chose d'analogue ; une division qui coïncide avec la division moderne, introduite par Lamarck, entre Vertebrata et Invertebrata. A cette division des animaux, en ceux qui ont du sang et ceux qui n'en ont pas, il est objecté qu'un de ces groupes n'a qu'un caractère négatif. Cette objection est tirée du propre carquois d'Aristote, et est également fatale aux Invertebrata de Lamarck. La division d'Aristote peut, toutefois, être exprimée de telle sorte à éviter cette critique. Les animaux dont le fluide nutritif est rouge, et les animaux dont le fluide nutritif est blanc ou sans couleur. (p. xxvi)

De ces classifications qui peuvent être attribuées à Aristote (figures 2.3, 2.4), certaines composantes structurelles entrent en conflit (ex : les composantes 3 et 12). Comment Aristote lui-même aurait résolu ce conflit est, heureusement ou non, de l'ordre de l'interprétation, celle-ci variant au gré de ses nombreux commentateurs (Balme, 1962).

Deux possibilités de résolution peuvent être considérées ici. Des deux composantes en conflit, l'une ou les deux peuvent être fausses (ou non-réelles) ou, alternativement, les deux peuvent être vraies (réelles). La première possibilité implique qu'il existe un système unique de types naturels ; la seconde possibilité implique deux systèmes ou plus de types naturels. La résolution, en conséquence, revient à dire que la nature, en ce qui concerne ses types naturels, est soit simple soit complexe.

La série de types naturels d'Aristote, de la matière inanimée jusqu'à l'Homme, reflète une progression, du simple vers le complexe, par rapport à la notion d'Aristote de force vitale (*psyche* ou âme). Dans cette progression, certains commentateurs voient la notion d'évolution, et voient Aristote comme un évolutionniste (par exemple : Nordenskiöld 1928). D'autres voient la progression comme une idée qui s'est incorporée dans la pensée humaine au fil des âges. Lovejoy (1937) appelait cette idée de progression, et ses nombreuses conséquences, « la grande chaîne des êtres » et la considérait comme une importante force organisatrice de l'histoire intellectuelle qui suivit. Il est fortement possible que la majorité de l'humanité actuelle perçoive encore le monde naturel comme une sorte de « grande chaîne ».

Une des raisons du « succès » de l'idée de progression fût son adaptation au monde spirituel et religieux, en particulier telle qu'élaborée par Plotin (205-270 ap. J.-C.). D'après ce dernier, l'existence illustre certains « types naturels » à un niveau plus abstrait que les plantes et les animaux de la nature vivante (Parker, 1967) :

L'Un
L'intelligence
L'âme
Le corps
La matière

Comparée avec celle d'Aristote, la série de Plotin est abrégée, et un élément supplémentaire (L'Unique) a été ajouté au sommet. Pour Plotin, l'idée de progression au travers des séries permet que les humains, grâce à un effort diligent, puissent progresser vers le haut et vers L'Unique (Dieu). Il est possible de voir la série de Plotin comme un diagramme de branchements comprenant quatre composantes structurelles (figure 2.5), et rechercher si les composantes spécifient des types naturels ayant une existence réelle. Ces questions et d'autres furent longuement discutées au Moyen-Âge. Pendant ce temps, l'étude des organismes végétait.

Un des diagrammes favoris du Moyen-Âge est l'Arbre de Porphyre, nommé d'après le principal disciple et promoteur de Plotin (figure 2.6). L'Arbre est dit avoir été présent « dans toutes les anciennes logiques » (Baldwin, 1911:714). Le sens de celui-ci est peut-être plus facilement compris lorsque il est représenté par un diagramme de branchements avec ses six composantes structurelles (figure 2.7). Certaines de ces composantes sont équivalentes à celles d'Aristote (figure 2.3 ; Corporea=0, Animatum=1, Sensibile=2). Il y a une nouvelle composante (Rationale) qui inclut les immortels. Quant aux mortels, seulement deux sont mentionnés (on dit que « Sortes » est une altération de « Socrates »). Le diagramme est intéressant, car il conforte dans ses principales caractéristiques la notion de « division dichotomique » d'Aristote, fondée sur des caractères uniques, présents ou absents.

Le Moyen-Âge s'estompa et disparut avec la découverte des cultures grecques et romaines classiques, avec un regain d'intérêt pour le monde naturel, qui se révéla rapidement plus complexe que les divisions de l'Arbre de Porphyre. Il en résultât notamment une nouvelle génération de diagrammes de branchements, qui furent appelés « tables ».

John Wilkins (1668) publia une des premières séries (mais pas la première) de ce type de tableaux (une série plus ancienne fut publiée par Fredericus Caesius en 1651). Wilkins tenta de montrer la nature et les relations de toutes les choses nommées, pour lesquelles il attribuait 40 « genres » (numérotés I-XL dans la figure 2.8) classés dans un schéma à 23 composantes structurelles (figure 2.9). Son traitement des organismes est particulièrement intéressant (genres VIII-XVIII, figure 2.10). Mis à part l'inclusion de certaines pierres et métaux avec les plantes, en tant que « végétatifs » (composante 9) car tous expriment une faculté végétative

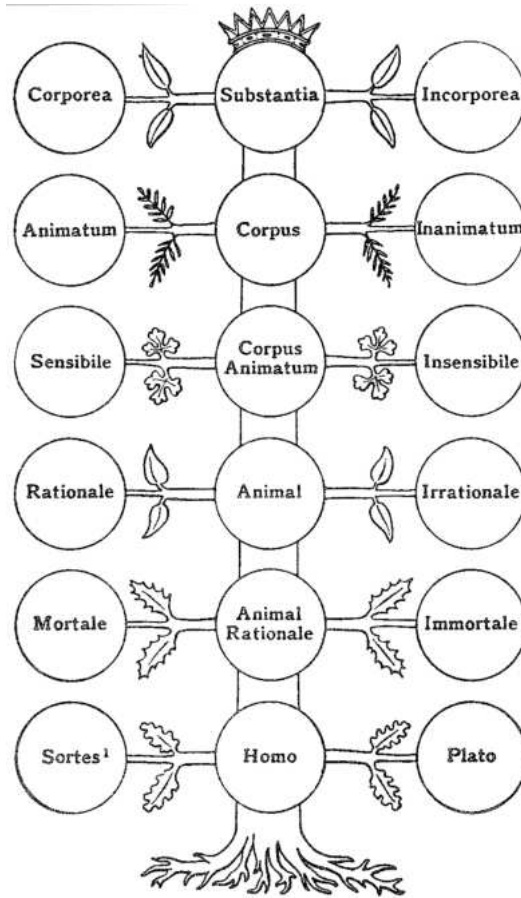


FIGURE 2.6. L'Arbre de Porphyre (*Baum des Porphyrius*; *Arbre de Porphyre*; *Scala Ternaria di Porferio*). D'après Baldwin (1911), figuré p. 714.

(croissance), la plupart des genres de Wilkins et des composantes sont ceux de Théophraste pour les plantes (herbes [composante 12], arbustes [genre XIII], et arbres [genre XIV]) et ceux d'Aristote pour les animaux (Anaima [genre XV] et Enaima [composante 14]).

Wilkins engagea deux naturalistes, John Ray et Francis Willughby, pour préparer ses tables sur les plantes et les animaux, respectivement. Wilkins insista pour que les tables soient organisées en groupes de trois, chacun avec trois subdivisions, et, si possible, en paires d'éléments contrastés, menant à des groupes de neuf. La table de Willughby des groupes majeurs de poissons (figure 2.11) illustre quelques-uns de ces points. Il divise les poissons en vivipares et ovipares, oblongs et plats, marins ou d'eau douce ; et de ses divisions résultent neuf groupes majeurs (I-IX).

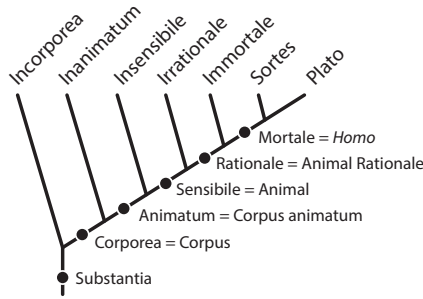


FIGURE 2.7. Les six composantes structurelles de l'Arbre de Porphyre (cf. figure 2.6).

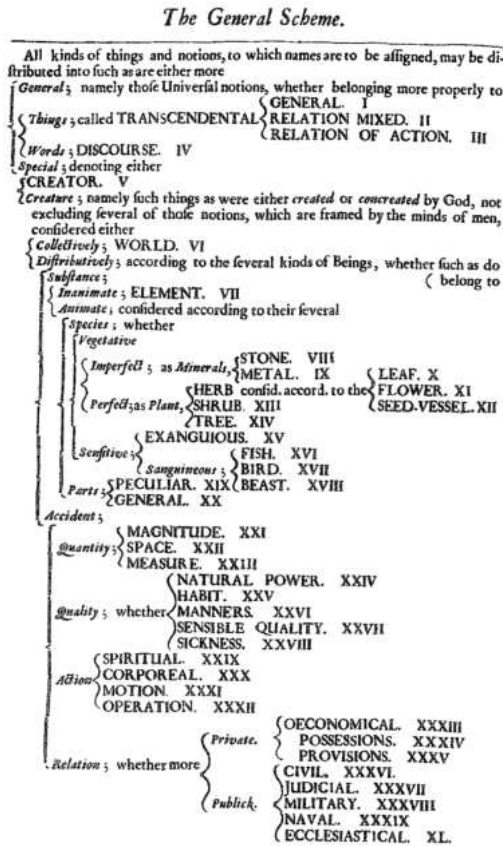


FIGURE 2.8. Une classification de « tous les types de choses et de notions. » D'après Wilkins (1668), table à la P. 23.

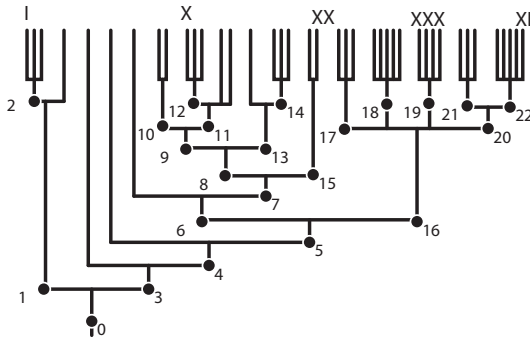


FIGURE 2.9. Les composantes structurelles de la classification de Wilkins. I-XL, les 40 genres de Wilkins. Composants : 0, Toutes les choses et notions ; 1, Générales ; 2, Choses ; 3, Spéciales ; 4, Créatures ; 5, Distributives ; 6, Substances ; 7, Animés ; 8, Espèces ; 9, Végétatifs ; 10, Imparfaites ; 11, Parfaites ; 12, Herbes ; 13, Sensibles ; 14, Sanguines ; 15, Parties ; 16, Accidents ; 17, Quantité ; 18, Qualité ; 19, Action ; 20, Relation ; 21, Privé ; 22, Public.

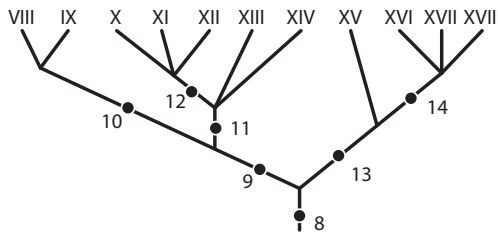


FIGURE 2.10. Classification de Wilkins des Espèces (composants 8). Genres : VIII, Pierre ; IX, Métaux ; X, Feuille ; XI, Fleurs ; XII, Fruits ; XIII, Arbustes ; XIV, Arbre ; XV, Exsangue ; XVI, Poissons ; XVII, Oiseaux ; XVIII, Bêtes. Composantes : comme dans la figure 2.9.

Ray, qui était le maître de Willughby mais aussi son ami et collègue, nota que cette organisation résultait en une classification artificielle plutôt que naturelle (Raven, 1942) :

J'étais contraint d'arranger les Tables sans suivre l'ordre de la nature, mais d'accommoder les plantes au système prescrit par l'auteur. Cela a exigé que je divise les herbes en trois escadrons, ou types, les plus égaux possibles ; je devais ensuite diviser chaque escadron en neuf « différences » comme il les appelle, qui sont des types subordonnés, de telle façon que les plantes ordonnées sous chaque « différence » n'excèdent pas un nombre fixé ; je devais enfin joindre des paires de plantes ensemble, les arranger en couples. Quel espoir y avait-il à ce qu'une méthode de ce genre puisse être satisfaisante, et non manifestement imparfaite et ridicule ? J'avoue franchement et ouvertement que c'était le cas ; car je me soucie plus de la vérité que de ma réputation. (lettre à Lister, 7 Mai 1669 ; p. 182)

La préoccupation de Ray pour les groupes naturels, opposés aux groupes

Of Fish.

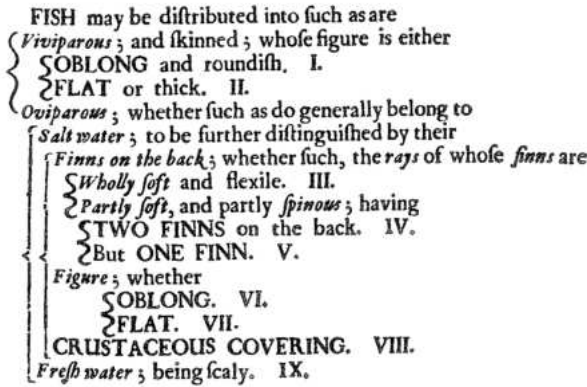


FIGURE 2.11. Table des poissons de Francis Willughby. D'après Wilkins (1668), table p. 132.

artificiels, est ancrée, bien sûr, dans un contexte historique remontant au moins à la Grèce antique. Dans son histoire de la botanique, Sachs, par exemple, commente (1890) :

La systématique [botanique], bien qu'elle n'ait commencé à se développer et à se perfectionner réellement qu'au dix-septième siècle, avait possédé de tout temps deux éléments absolument opposés l'un à l'autre : d'un côté, l'existence [...] d'une parenté naturelle; d'un autre côté, le système [...] qui consistait à établir la classification du règne végétal d'après des principes nets et clairs, qui pussent s'adresser à l'intelligence. Tout d'abord, on ne sut pas exactement quelle importance respective on devait assigner à chacun des deux éléments de l'investigation systématique : on manquait d'un moyen terme, tel qu'une classification des végétaux, fondée sur des principes a priori qui pussent à la fois répondre aux exigences du raisonnement, et satisfaire l'instinct qui faisait croire à l'existence d'une parenté naturelle, instinct qui persistait en dépit de la critique. [traduction de Varigny (1892:7)]

Il n'est donc pas surprenant que les tables des plantes de Ray fussent rapidement critiqués par un collègue botaniste, Robert Morison, qui publia plus tard ses propres tables et diagrammes (1672). Morison inclut neuf espèces dans un genre de plante qu'il appelait « Umbellae Semine rostrato » (figure 2.12). Les noms qu'il appliquait aux espèces sont intéressants, car ils illustrent la pratique, commune à l'époque, d'inclure de nombreux termes descriptifs — tous les termes, en réalité, apparaissant comme des articles dans ses tables :

Espèce 1 : Myrrhis perennis semine striato, alba, major, odorata.

A [Anglais]. *Sweet Chervill, or Cicely*. G. [Français]. Myrrhis ou

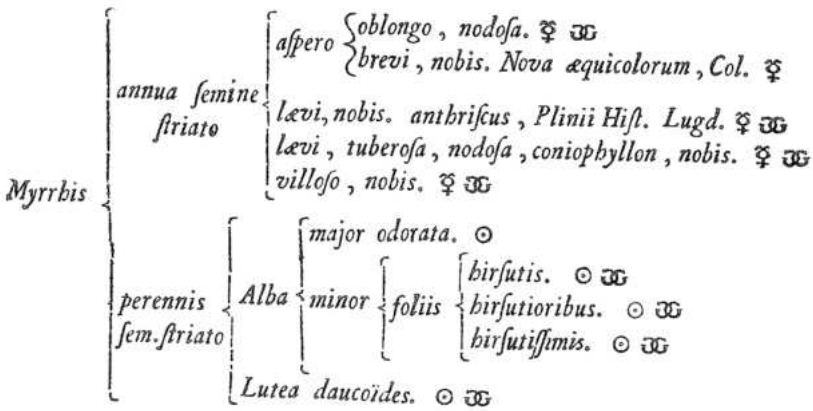


FIGURE 2.12. Tables d'espèces de quelques plantes ombellifères de Robert Morison. D'après Morison (1672a, table p. 44

cicutaire de *Matthiol.*

Espèce 2 : *Myrrhis perennis sem. striato, alba, minor, foliis hirsutis.*

A. *Lesser montaine Chervill, or Cicely with hairie leaves.* G. Petit
Myrrhis des montagnes aux feuilles veluës.

Espèce 3 : Etc.

Les diagrammes de Morison (figure 2.13) sont dans un style unique, similaire à l'Arbre de Porphyre, mais différant en ce qu'ils omettent les caractères purement négatifs, et en permettant des patrons de branchements complexes contenant plus de deux éléments terminaux. En plus des neuf espèces listées dans sa table (figure 2.12), Morison en inclut trois autres dans son genre VIII, sous le nom « *Umbellae Semine rostrato.* » Il inclut aussi deux espèces « Genre IX » apparenté — « *Umbellae Semine rotundo, seu testiculato.* » Le fait que les figures de Morison ressemblent à l'Arbre de Porphyre n'est pas étonnant, des figures similaires ont encore été publiées récemment (figures 2.14-2.15).

Ce style de diagramme en table fut largement utilisé par Ray dans ses publications ultérieures (par exemple : 1682) et par d'autres naturalistes, qui étaient à cet égard probablement influencés par lui. Sa notion d'artificialité dans les classifications ne découlait clairement pas des arrangements en tables eux-mêmes, mais des notions de Wilkins qui « était fasciné par les harmonies de la nature et le sens mystique de la signification des nombres ; et pensait que son arrangement trinitaire, trois escadrons et trois fois trois différences, correspondait à une symétrie inhérente à la nature des choses » (Raven, 1942:183).

Parmi les nombreux arrangements de plantes en tables de ces temps anciens, un des plus intéressants est celui de Carl Linnaeus, publié en 1735 dans la première édition de son *Systema Naturae* (figure 2.16). Quelques années plus tard (1738), il fut traduit du Latin en Anglais (figure 2.17).

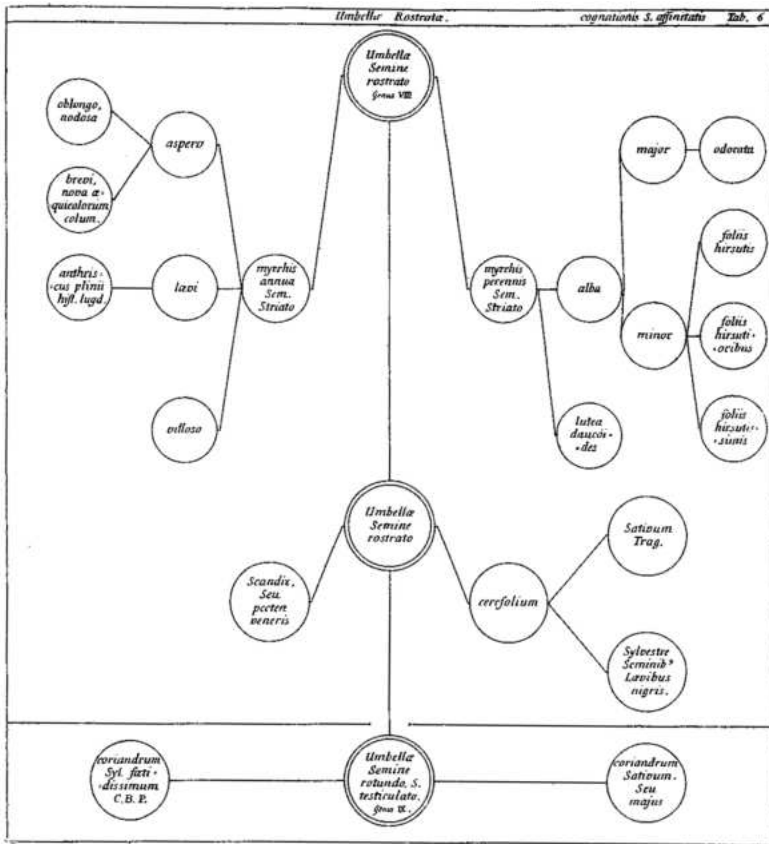


FIGURE 2.13. Diagramme des genres et d'espèces de quelques plantes ombellifères de Robert Morison. D'après Morison (1672), table [planche] 6.

Linné a intitulé sa table « Clef du Système Sexuel » et l'a conçu dans le but de permettre à quelqu'un d'identifier des spécimens d'espèces de plantes avec lesquels il n'est pas familier, à condition que la plante soit en fleurs. Le système comporte 24 classes (I-XXIV), chacune divisée en un ou plusieurs ordres. Au total, le système comprend 98 ordres, regroupés au moyen de 32 composantes structurelles, dont 24 classes (figure 2.18). Bien que le Systema de Linné comprenait également les pierres (3 ordres, 11 genres), les minéraux (3 ordres, 18 genres), les fossiles (3 ordres, 21 genres), et les animaux (figure 2.19; 6 classes, 25 ordres, et 200 genres), son intérêt portait sur les plantes, plus particulièrement leurs fleurs, qu'il utilisait comme moyen d'identification de ses 24 classes, 98 ordres, et quelques 800 genres de plantes. Les éditions ultérieures du Systema Naturae se sont distinguées par l'utilisation de la nomenclature binominale et de leurs listes exhaustives d'espèces, mais la première édition n'est pas binominale dans

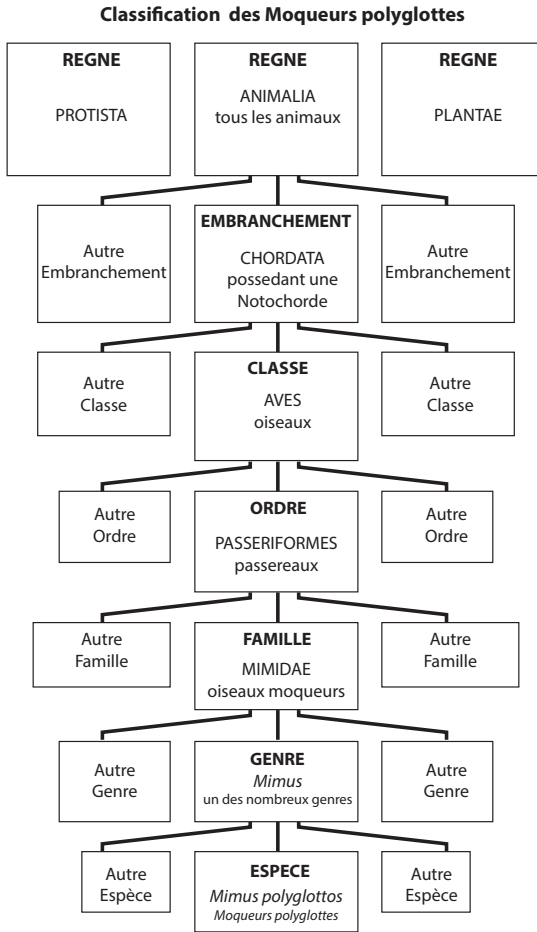


FIGURE 2.14. Une « classification du Moqueur polyglotte. » D'après L.L. Short (1975), Birds of the World (New York : Bantam Books), figure p. 16.

sa nomenclature, et ne liste que les genres de plantes.

Le système sexuel des plantes de Linné a excité l'intérêt général en partie parce que son langage présentait les plantes dans une nouvelle perspective qui reflétait sa conviction, inspirée par les découvertes récentes de la sexualité chez les plantes, que les parties reproductives de la fleur correspondent aux organes génitaux humains. En présentant les divers aphorismes des Fundamenta Botanica (1736) et Philosophia Botanica (1751) de Linné, Stafleu note :

La fleur précède le fruit comme la génération précède l'enfantement ([aphorisme] 141). Les aphorismes suivants contiennent une description détaillée des structures des anthères et du stigmate et une discussion sur la

Arte del pescador de caña

Arte de producción - arte de adquisición

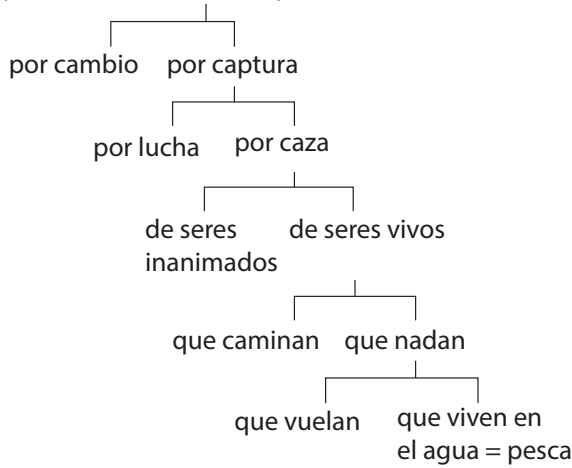


FIGURE 2.15. Un analogue moderne de l'Arbre de Porphyre. D'après O. A. Ghirardi (1972), *Tiempo y Evolucion* (Cordoba; Universidad Nacional de Cordoba), figure p. 15.

véritable preuve que le pollen fertilise le pistil. L'analogie entre les parties florales et les organes génitaux des animaux est donnée, et certaines des parties les plus subsidiaires sont parfois présentées à la lumière d'analogies frappantes : le calice est le lit nuptial (*thalamus*), la corolle les rideaux (*aulaeum*) [...] « le calice peut être vu comme les *labia majora* ou le prépuce ; on pourrait considérer la corolle comme les *labia minora* (146). (1971:56-57).

En listant les définitions de classes et d'ordres Linné a adopté un langage métaphorique fondé sur l'amour, le mariage et l'adultère. Les parties non répétitives de son schéma sont données ci-dessous dans leur intégralité :

Classe I. Monandria. un époux. une seule étamine dans une fleur hermaphrodite.

Classe II. Diandria. 2 époux. 2 étamines dans une fleur hermaphrodite.

Classe XI. Dodecandria. 12 époux. depuis 12 jusqu'à 19 étamines dans une fleur hermaphrodite.

Classe XII. Icosandria. 20 époux. 20 étamines, ou plus adhérentes au côté interne du calice.

Classe XIII. Polyandria. beaucoup d'époux. Depuis 20 jusqu'à 100 étamines dans la même fleur avec le pistil.

Classe XIV. Didynamia. 2 puissances. 4 étamines, dont deux petites et deux grandes.

Classe XV. Tetradynamia. 4 puissances. 6 étamines, dont deux petites et

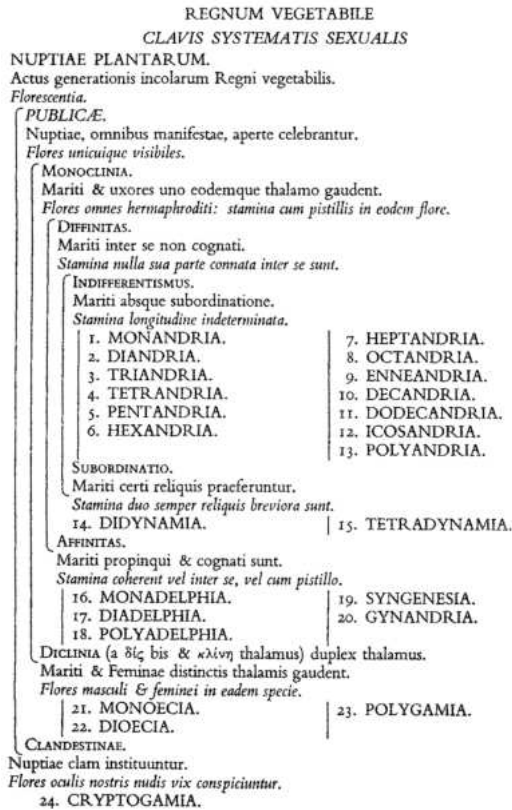


FIGURE 2.16. Le *Clavis Systematis Sexualis* de Linné, d'abord publié en 1735 dans la première édition de son *Systema Naturae*, mais reproduit ici dans un format moderne. D'après Stearn (1957), table p. 26.

- opposées, et quatre plus grandes.
- Classe XVI. Monodelphia. 1 frère. plusieurs étamines réunies en un corps par leurs filets.
- Classe XIX. Syngenesia. génération réunie. étamines réunies par leurs anthères, rarement par leurs filets.
- Classe XX. Gynandria. femme mari. plusieurs étamines insérées au pistil sans adhérer au réceptacle.
- Classe XXI. Monoecia. une maison. fleurs mâles et fleurs femelles, séparées sur un même pied.
- Classe XXII. Dioecia. deux maisons. fleurs mâles et fleurs femelles, séparées sur des pieds différents.
- Classe XXIII Polygamia. plusieurs noces. fleurs mâles, fleurs femelles et fleurs hermaphrodites sur un pied, ou sur des pieds différents.
- Classe XXIV. Cryptogamia. noces cachées. fleurs cachées, ou dont on ne

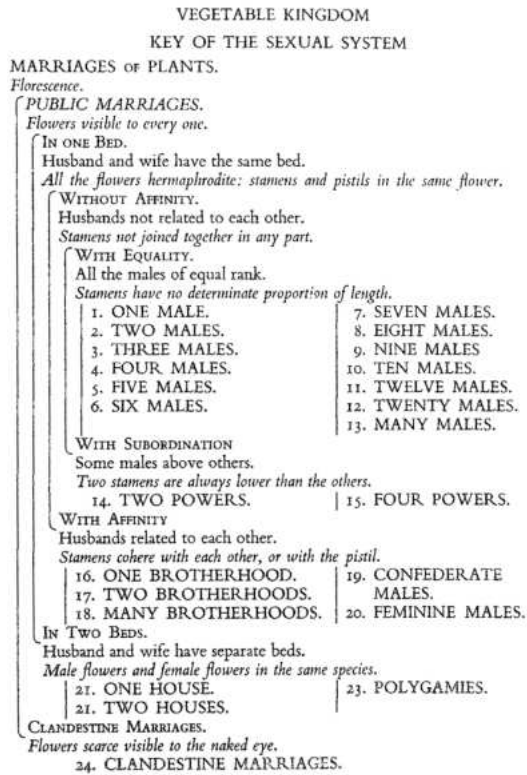


FIGURE 2.17. La traduction Anglaise de la *Clef du Système Sexuel* de Linné. D'après Stearn (1957), table p. 27.

découvre que difficilement les sexes.

Pour la plupart des classes (I-XIII) les ordres sont fondés sur le nombre d'éléments femelles :

Monogynia, Digynia, Trigynia, etc. Une femelle, deux femelles, trois femelles, etc. (selon le nombre de pistils).

Pour la classe XIV, Didynamia, il y a deux ordres :

Gymnospermia et Angiospermia (graines découvertes au fond du calice ou renfermées dans une capsule).

Pour la classe XV, Tetradyndamia, il y a deux ordres :

Fructu Siliculoso et Fructu Siliquoso (silique arrondie ou allongée)

Pour six classes (XVI-XVIII, XX-XXII), les ordres sont basés sur le nombre d'éléments mâles :

Monandria, Diandria, Triandria, etc; (selon le nombre d'étamines).

Pour la classe XIX, Syngenesia, il y a quatre ordres :

1. Monogamia. Monogamie*. Plusieurs mariages avec mœurs libres (de nombreux fleurons garnis d'étamines et de pistils; les fleurs de ceux-ci sont vulgairement appelés composites).
2. Polygamia Superflua. Polygamie superflue. Les femelles mariées sont fertiles, et pour cette raison les concubines sont superflues (les fleurs hermaphrodites du disque sont pourvues de stigmates, et produisent des graines, et les fleurs femelles, qui constituent la circonférence, produisent aussi des graines).
3. Polygamia Frustranea. Polygamie frustrante. Les femelles mariées sont stériles et les concubines fertiles (les fleurs hermaphrodites du disque sont pourvues de stigmates, et produisent des graines; mais les fleurons qui constituent la circonférence n'ont pas de stigmates et ne produisent pas de graines).
4. Polygamia Necessaria. Polygamie nécessaire. Les femelles mariées sont stériles et les concubines fertiles (les fleurs hermaphrodites, à cause du défaut du stigmate du pistil, ne produisent pas de graines, mais les fleurs femelles sur la circonférence produisent des graines parfaites).

Pour la classe XXIII, Polygamia, les trois ordres sont basés sur la disposition des fleurs hermaphrodites et mâles ou femelles sur des plantes individuelles identiques ou différentes d'une espèce :

Monoecia, Dioecia, et Trioecia (selon le nombre de types de plantes).

Pour la classe XXIV, Cryptogamia, il y a six ordres :

1, Arbores. 2, Filices. 3, Musci. 4, Algae. 5, Fungi. 6, Lithophyta.

Il ne fait guère de doute que le système sexuel des plantes de Linné a significativement stimulé l'étude des plantes et de leur systématique : « Par un coup de plume audacieux, le monde nébuleux des plantes fut mis en place pour jouer comme maris et femmes en une insouciant liberté, et tout le monde se préparait à saisir le sens de Monoecia et Dioecia, Syngenesia et Polygamia sans effort » (Croizat, 1945:55). Le système eut également ses détracteurs, le plus notable étant Johann Siegesbeck qui l'a

* Linné a plus tard divisé l'ordre Monogamia en deux ordres, en utilisant un nouveau terme (« Polygamia Aequalis » — polygamie égale) avec l'ancienne définition, et le vieux terme (Monogamia) avec une nouvelle définition : « Flosculus non composita, sed simplex » (Linné, 1754:345).

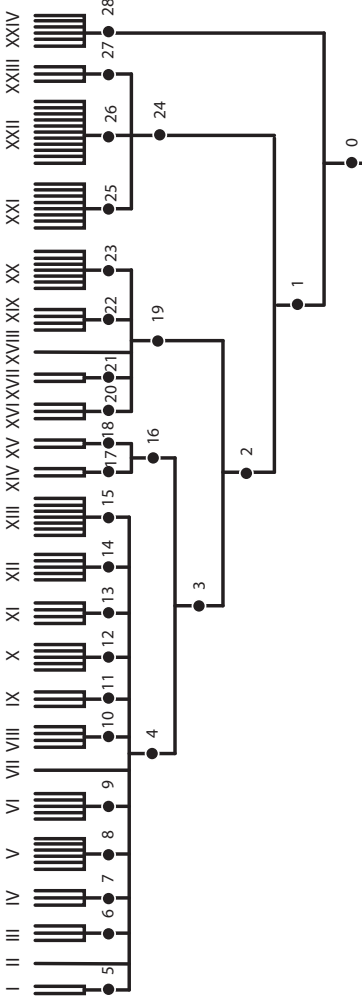


FIGURE 2.18. Les ordres, classes, et composantes structurelles du système sexuel des plantes de Linné tel que publiés dans la première édition de son *Systema Naturae* (1735). Les composantes (avec les noms et les nombres de classes et d'ordres entre parenthèses) : 0, Regnum Vegetabile ; 1, Publicae ; 2, Monoclinia ; 3, Diffinitas ; 4, Indifferentismus ; 5, Class (Pentandria, V ; Mono-, Di-, Tri-, Tetragynia) ; 11, Classe (Enneandria, IX ; Mono-, Tri-, Hexagynia) ; 12, Classe (Decandria, X ; Mono-, Di-, Tri-, Penta-, Polygynia) ; 15, Classe (Polyandria, XIII ; Mono-, Di-, Tri-, Tetra-, Penta-, Hexa-, Polygynia) ; 16, Subordinatio ; 17, Classe (Didynamia, XIV ; Gymno-, Angiospermia) ; 18, Classe (Tetradynamia, XV ; Fructu Siliculoso, Fructu Siliquoso) ; 19, Affinitas ; 20, Classe (Monadelphia, XVI ; Pent-, Dec-, Polyandria) ; 21, Classe (Diadelphia, XVII ; Hex-, Decandria) ; 22, Classe (Syngenesia, XIX ; Monogamia, Polygamia Superflua, Polygamia Frustranea, Polygamia Necessaria) ; 23, Classe (Gynandria, XX ; Di-, Tri-, Tetra-, Pent-, Hex-, Dec-, Polyandria) ; 24, Dichlinia ; 25, Classe (Monoecia, XXI ; Mon-, Tri-, Tetra-, Penta-, Polyandria, Syngenesia) ; 26, Classe (Dioecia, XXII ; Di-, Tri-, Tetra-, Pent-, Hex-, Oct-, Ene-, Dec-, Polyandria, Monodelphia, Syngenesia) ; 27, Classe (Polygama, XXIII ; Mon-, Di-, Trioecia) ; 28, Classe (Cryptogamia, XXIV ; Arbores, Filices, Musci, Algae, Fungi, Lithophyta). Classes non représentées par des composantes : II (Diandria ; Monogynia), VII (Heptandria ; Monogynia) ; XVIII (Polyadelphia ; Polyandria).

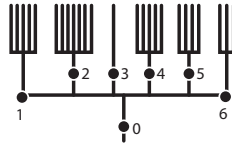


FIGURE 2.19. Les « ordres » et composantes structurelles du système des animaux de Linné, tel que publié dans la première édition de son *Systema Naturae* (1735). Les composantes (toutes sont des classes exceptée la composante 0, avec les ordres entre parenthèses) : 0, Regnum Animale; 1, Quadrupedia (Anthropomorpha, Ferae, Glires, Jumenta, Pecora); 2, Aves (Accipitres, Picae, Macrorhynchoe, Anseres, Scolopaces, Gallinae, Passeres); 3, Amphibia; 4, Pisces (Plagiuri, Chondropterygii, Branchiostegi, Acanthopterygii, Malacopterygii); 5, Insecta (Coleoptera, Angioptera, Hemiptera, Aptera); 6, Vermes (Reptilia, Testacea, Zoophyta).

attaqué durement sur le motif "qu'une telle prostitution répugnante" ("scortationes quasi detestabiles") comme plusieurs mâles pour une femelle n'aurait jamais été permise dans le règne végétal par le Créateur et a demandé comment quelqu'un pourrait enseigner sans offenser une « méthode si licencieuse » (« methodus talem lascivam ») à une jeunesse studieuse. On se souvient de lui aujourd'hui seulement par une herbe désagréable aux petites fleurs que Linné a nommé *Sigesbeckia*. (Stearn, 1957:25).

En présentant le système sexuel des plantes, Linné déclarait qu'il était artificiel, conçu pour l'identification des spécimens. Il affirmait également qu'un système naturel était souhaitable, qu'il avait été recherché par d'autres botanistes et lui-même, mais qu'il restait encore à atteindre. Plus tard (1738), il examina les différents systèmes de plantes qui avaient été précédemment proposés, traduisant chacun d'entre eux sous une forme tabulaire (peu des premiers auteurs l'avaient fait). Il analysa même leurs auteurs de la même manière, ce qui lui servit de table des matières (figure 2.20). Il donna ensuite ses propres « Fragments d'une Méthode Naturelle » — une liste de 65 ordres non-nommés et non-définis contenant divers nombres de genres — qu'il révisa par la suite (1751) puis agrémenta de noms dérivés du port des plantes (Larson, 1967).

Le premier ordre naturel de Linné (1738: ordo I) contient six genres (*Arum*, *Calla*, *Dracontium*, *Piper*, *Acorus*, *Saururus*). Les trois premiers sont des membres de la classe XX, *Piper* est un membre de la classe II, et *Acorus* et *Saururus* sont membres de la classe VI, du système sexuel (figure 2.21). Le second ordre naturel (Ordo II) contient six genres non représentés dans son système sexuel de 1735. Le troisième ordre naturel (Ordo III) contient neuf genres (*Alpinia*, *Amomum*, *Canna*, *Costus*, *Curcuma*, *Kaempferia*, *Maranta*, *Thalia*, *Musa*). Les huit premiers sont des membres de la classe I, et *Musa* est un membre de la classe XXIII, du système sexuel.

Pour les 15 genres énumérés ci-dessus, le conflit dans les groupements des systèmes sexuels et naturels peut être considéré dans la figure 2.21. Dans

cette comparaison, le système naturel (à droite) contredit les composantes 2 et 4 du système sexuel (à gauche), mais ne contredit aucune des classes et ordres nommés dans le système sexuel. L'ajout d'autres genres tels qu'arrangés dans les ordres naturels de Linné (1738) pourrait, toutefois, probablement causer des conflits avec les classes et ordres du système sexuel.

En examinant et en résumant les publications anciennes, et en proposant ses nouveaux systèmes artificiels et naturels, Linné peut être considéré comme celui qui a replacé l'étude de la systématique botanique sur des bases nouvelles et modernes. Le problème central, pour lui comme pour les futurs spécialistes, est le sens et la pertinence de ces systèmes artificiels et naturels. Pour reprendre les mots de Linné :

Lorsque nous construisons des Systèmes artificiels, nous supposons à notre gré un principe en accord avec celui par lequel nous avons construit notre classification, et ce faisant les caractères sont aisément discernés, et ainsi des noms donnant le caractère essentiel sont plus faciles à créer. Mais dans un Système Naturel il est plus difficile d'extraire à la fois les caractères essentiels et les noms essentiels pour les exprimer. (Hort et Green, 1938:112)
Selon les termes d'un botaniste-historien :

On a l'habitude de désigner certains systèmes, parmi lesquels on remarque ceux de Césalpin, Morison, Ray, Rivinus (Bachmann), Tournefort, sous le nom de systèmes artificiels, mais ces auteurs, bien au contraire, n'avaient aucunement l'intention de se borner à une classification factice dont le seul avantage aurait été de faciliter l'étude du règne végétal [...]. Quoi qu'il en soit, les reproches et les critiques que chacun d'eux adressait à son prédécesseur démontrent clairement qu'ils se proposaient tous, comme but et comme tâche principale, l'étude approfondie, systématique, de la parenté naturelle [...]. Cependant, grâce à Linné, un changement s'opéra dans cet état de choses. Il fut le premier à constater ce désaccord (Sachs, 1890:7-8).

Personne n'a jamais prêté plus d'attention aux systèmes artificiels que Michel Adanson, qui sur une période de quelques années construisit 65 systèmes de la sorte, chacun incluant toutes les plantes. Au même moment il élaborait ce qu'il pensait être 58 familles naturelles de plantes. Parmi ses 65 systèmes artificiels, il y avait environ 600 subdivisions (classes), chacune définie par un seul caractère. En comparant les familles naturelles avec les classes, il observait qu'aucune famille naturelle n'était définie uniquement par un des 600 caractères (Adanson, 1764).

La nature des comparaisons d'Adanson est illustrée dans la figure 2.22, qui représente son système numéro 33, simple avec seulement trois classes (représentées par les colonnes verticales dans la figure). La distribution des 58 familles est montrée par leurs inclusions dans une ou plus des trois colonnes. Certaines familles sont incluses dans seulement une seule colonne (les 35 familles numérotées à la droite des trois colonnes) ; les autres familles sont incluses dans deux ou trois colonnes (la distribution des familles 19, 30 et 31 est non spécifiée par Adanson). Ces trois classes laissent 35 familles intactes, et séparent les 20 autres familles. Mais aucune famille n'est le membre d'une seule classe. Adanson observa que cela était vrai pour toutes

Ordo secundum quem METHODI exhibentur.

U- NI- VER- SA- LES M E T H O D I P A R- TIA- LES.	Fructu	}	I CÆSALPINI	pag. 1		
			II MORISONI	33		
			III RAJI	65		
			IV KNAUTHII	105		
			V HERMANNI	125		
			VI BOERHAAVII	157		
	Flore ejus	}	Corol- lae	Numero	VII RIVINI	201
					VIII RUPPII	233
			Calyce	Figura	XI TOURNEFORTII	329
					XII PONTEDEERÆ	369
	Fructificatione tota	}	XIII MAGNOLII	377		
			XIV NOSTRA	405		
	Straminibus	}	XV LINNÆI	441		
			XVI FRAGMENTA	585		
	Compositorum	}	XVII VAILLANTII	517		
			XVIII PONTEDEERÆ	525		
	Umbellatarum	}	XIX ARTEDI	531		
			LXX MORISONI	533		
	Graminum	}	XXI RAJI	551		
			XXII SCHEUCHZERI	559		
XXIII MICHELII			575			
XXIV LINNÆI			577			
Mufcorum	}	XXV DILLENII	579			
		XXVI MICHELII	591			
Fungorum	}	XXVII DILLENII	593			
		XXVIII MICHELII	601			
Filicum	—	XXIX LINNÆI	605			

FIGURE 2.20. La table des botanistes de Linné, reflétant les bases de leur système général (universel) et leurs aires de spécialisation botaniques (partielles). D'après Linné (1738), table des matières.

les 600 classes de ses systèmes artificiels. Il conclut que la recherche de caractères définissant des groupes naturels était futile, car aucun ne semble exister.

Linné, Adanson, et d'autres anciens botanistes étaient d'accord sur le fait qu'il existe des groupes naturels — c'est-à-dire, que certains groupes d'espèces existent réellement dans la nature. Dans la tradition aristotélicienne de l'époque, leur existence ne pouvait avoir qu'une conséquence : à savoir, que leurs existences (essences) pourraient être connues par l'étude et saisies dans des définitions. Adanson était en désaccord avec cette implication, et cherchait par ses comparaisons et ses arguments à la démontrer fausse.

Assurément, ses comparaisons suggèrent que l'érection des systèmes artificiels seraient un moyen inefficace de définir des caractères de groupes naturels — une suggestion qui avait déjà été faite par Linné, bien qu'il n'ait pas poussé ses recherches à un degré d'élaboration tel qu'on peut le trouver

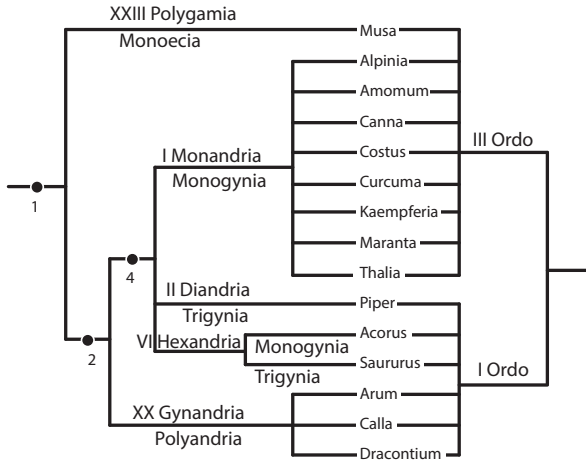


FIGURE 2.21. Comparaison entre les systèmes de classification naturelle et sexuelle de Linné de 15 genres de plantes. A gauche, le système sexuel ; à droite, le système naturel. L'arrangement des genres dans le système sexuel suit Linné (1754) ; et Linné (1738) dans le système naturel.

dans celles d'Adanson. Linné avait une vision différente du problème, car il pensait que les caractères définissant des groupes ne pouvaient être trouvés qu'après les groupes naturels, ainsi que la plupart sinon la totalité des espèces qui les constituent (Larson, 1967). Cette croyance était à la base d'un des aphorismes de Linné le plus souvent cité (Smith, 1814) :*

C'est le genre qui constitue le caractère, et non pas le caractère qui fait le genre ; ou, en d'autres termes, [...] une certaine concomitance de structures, comportements, et peut-être de qualités, parmi un certain nombre de plantes, devrait frapper le jugement d'un botaniste, avant qu'il ne fixe un ou plusieurs caractères techniques, pour marquer et définir les plantes comme un genre naturel. Beaucoup de personnes capables de percevoir un genre ne peuvent pas le définir. (pp. 276-77)

Rétrospectivement, il n'est pas facile de juger favorablement Adanson — que son échec à trouver un seul caractère définissant pour chacune de ses 58 familles naturelles soit une preuve décisive que de tels caractères n'existent pas.

Parmi les groupes supposés naturels de plantes reconnus par Linné, Adanson et d'autres pionniers de la botanique, il y a quelques variations mais peu de désaccords. Une comparaison récente des genres attribués à certaines familles, jugée selon la norme moderne de leur position systématique « correcte » montre une performance constamment élevée pour chacun d'entre eux (Stafleu, 1963: 218) :

* « Scias Characterem non constituere Genus, sed Genus Characterem » (Linné, 1751:119, par. 169).

CLASSES		I	II	III	
1. Bissus		■			1
2. Champignons					2
3. Fucus					3
4. Hépatiques			■		4
5. Fougères					5
6. Palmiers					6
7. Gramées				■	6
8. Liliacées					7
9. Jujambres					7
10. Orchis					8
11. Aristoloches					9
12. ELEGAMUS					9
13. Onagres					10
14. Myrtes					11
15. Ombellifères					12
16. Composées					12
17. Campanules					13
18. Brionnes					14
19. Aparines					14
20. Scabieuses					15
21. Chevreuilles					15
22. Airelles					16
23. Apocins					16
24. Bourache					17
25. Labiées					18
26. Verveines					19
27. Personées					20
28. Solanons					21
29. Jasmis					22
30. Anagallis					22
31. Salkères					23
32. Pourpiers					23
33. Joubarbes					24
34. Alsines					24
35. Blitons					25
36. Jalaps					25
37. Amarantes					26
38. Espargoutes					27
39. Persikères					27
40. Garou					28
41. Rosiers					28
42. Jujubiers					29
43. Légumineuses					29
44. Pistachiers					30
45. Titimales					31
46. Anones					31
47. Châtaigniers					32
48. Tilleuls					32
49. Geraniums					33
50. Mauves					33
51. Capriers					34
52. Crucifères					34
53. Pavots					35
54. Cistes					35
55. Renoncules					35
56. Arons					35
57. Pins					35
58. Mousses					35

FIGURE 2.22. Le système artificiel numéro 33 d'Adanson, comportant trois classes (colonnes verticales). La distribution de chacune de ses 58 familles naturelles est indiquée par un carré noir dans chaque classe pour laquelle la famille se trouve. Trente-cinq familles (à droite) sont restreintes à une classe.

Auteur	Année	Nombre de Genres	Nombre de genres dans		Pourcentages de genres dans	
			le/la bon(ne) : Famille	Ordre	le/la bon(ne) : Famille	Ordre
Linné	1751	142	118	131	83.1	92.2
B. de Jussieu	1759	172	138	157	80.2	91.2
Adanson	1763	204	170	182	83.3	89.2
A.-L. de Jussieu	1789	225	183	218	81.3	96.8

Jean-Baptiste de Lamarck s'est également intéressé aux systèmes artificiels dans leur rôle de dispositifs utiles, effectivement nécessaires, pour l'identification des spécimens d'espèces végétales avec lesquels d'aucuns ne seraient familiers. Il a soutenu que le système artificiel le plus efficace est celui dans lequel chaque division est dichotomique, avec des alternatives contradictoires et fondées sur des caractères simples facilement observables sur n'importe quelle partie de la plante. Ces critères, qui sont essentiellement ceux de la « division dichotomique » d'Aristote, sont depuis utilisés comme guide pour la fabrication de « clés » — terme ayant remplacé celui de « systèmes artificiels ». La clef des plantes de France de Lamarck, arrangée en table, a servi de table des matières à l'un de ses livres (figure 2.23). Des clefs plus détaillées peuvent être trouvées dans chaque section consacrée à chaque groupe en particulier.

La pensée de Linné sur les groupes naturels et la difficulté de trouver des caractères qui les définissent de manière adéquate ont changé au fil des ans. En 1764, il conçut quatre types de groupes naturels qui correspondent aux quatre niveaux de ses classifications hiérarchiques : ordres, genres, espèces et variétés. Convaincu que de tels groupes, arrangés hiérarchiquement, existaient dans la nature, il tenta sa propre explication causale (adapté de Bremekamp, 1953) :

1. Au commencement, le Créateur trois fois exalté a couvert la substance médullaire des plantes avec les principes dont sont constitués les différents types de cortex, et en est résulté autant d'individus qu'il y a maintenant d'Ordres Naturels.
2. Les prototypes de plantes (par. 1) ont été mélangés les uns avec les autres par le Tout-Puissant, et ils sont maintenant autant de Genres dans les Ordres que de nouvelles plantes furent formés.
3. Les prototypes de Genres (par. 2) ont été mélangés les uns avec les autres par la nature, et de cette façon dans chaque Genre autant d'espèces furent formées qu'il en existe à présent.
4. Les Espèces pour lesquelles l'origine est expliquée (par. 3) ont été mélangées les unes avec les autres au hasard, et de cette façon les Variétés ont surgi ici et là et se rencontrent. (1953: 243)

Certains commentateurs voient dans les remarques de Linné sur le mélange de prototypes génériques, qui produisent des espèces, et le mélange d'espèces, qui produit des variétés, un type d'évolutionnisme primitif. En effet, ses remarques ultérieures, publiées à titre posthume, semblent aller

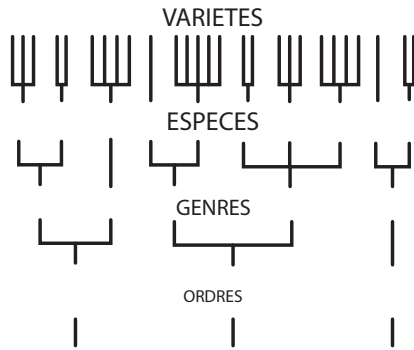


FIGURE 2.23. Le concept des quatre niveaux de groupes naturels de Linné : ordres, genres, espèces et variétés. Il pensait au début (1735) que chaque espèce avait été créée séparément. En 1764, il croyait que les espèces provenaient du mélange de prototypes génériques de la nature qui étaient eux-mêmes le produit du Tout-Puissant. Finalement, il limita l'influence du surnaturel à la création d'une « plante avec un pouvoir reproducteur » pour chaque ordre naturel, avec tous les genres, espèces et variétés résultants de mélanges naturels et de hasard (Larson 1967).

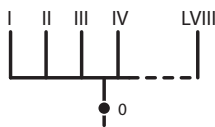


FIGURE 2.26. Un diagramme de branchements dérivé du tableau de Giseke (cf. figure 2.25).

dans cette direction, car il élimine l'influence du Tout-Puissant partout sauf pour l'origine des ordres (Larson, 1967: 317). Mais, prises ensemble, ses remarques contiennent une vision claire et simple du monde, facilement représentée par un diagramme de branchements, qui ne permettrait que quatre niveaux de groupes naturels (figure 2.24).

La vision stricte de Linné, ne permettant que quatre niveaux de groupes naturels, n'a pas permis ce qui, entre autres, semblait être de vraies relations entre ses ordres naturels. Plutôt que d'augmenter le nombre de niveaux hiérarchiques, il met l'accent sur la simple application d'une analogie, celle de la carte géographique : « Les plantes ont entre elles une affinité qui pourrait se comparer à celle des territoires sur une carte géographique » *. Linné lui-même n'a jamais publié une carte des affinités, mais un de ses derniers étudiants Giseke (1792) a créé une telle carte des ordres naturels de plantes de Linné (figure 2.25). Cinquante-six ordres sont représentés, chacun par une figure circulaire, dont le diamètre est à peu près proportionnel au nombre de ses genres inclus. Certains cercles sont en contact avec un ou plusieurs autres cercles, ou bien plus ou moins proches d'eux, indiquant diverses affinités entre eux.

A partir de la carte, un diagramme de branchements peut être dérivé, mais il n'est pas informatif concernant les interrelations des ordres (figure 2.26). La raison en est que deux ordres, si proches soient-ils, peuvent être moins proches entre eux que d'autres ordres. La carte, en somme, n'a pas de chemin, avec un début et une fin, interconnectant tous les territoires. Dans son explication de la carte, cependant, Giseke note que certains ordres particuliers sont plus proches entre eux qu'ils ne le sont d'autres. Tel est le cas de la « province monocotylédone » (un concept datant de Ray, 1703),

* « Plantae omnes utrinque affinitatem monstrant, uti Territorium in Mappa geographica » (Linné, 1751: 27, par. 77).

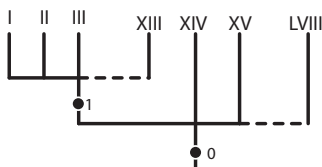


FIGURE 2.27. Un diagramme de branchements dérivé du tableau de Giseke, avec l'information supplémentaire (composante 1) « province de monocotylédones » que constituent les ordres I-XIII (Giseke 1792 :624).

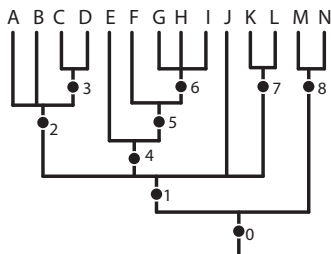


FIGURE 2.29. Un diagramme de branchements dérivé de Morison (cf. figure 2.13). Espèces (A-N) : A, *villosa* ; B, *anthriscus* ; C, *oblongo* ; D, *brevi* ; E, *lutea* ; F, *major* ; G, *hirsutis* ; H, *hirsutioribus* ; I, *hirsutissimis* ; J, *scandix* ; K, *sativum* ; L, *sylvestre* ; M, *dissimum* ; N, *sativum*. Composantes (0-8) : 0, *Umbellae* ; 1, *semine rostrato* ; 2, *myrrhis annua* ; 3, *aspero* ; 4, *myrrhis perennis* ; 5, *alba* ; 6, *minor* ; 7, *cerefolium* ; 8, *semine rotundo*.

incluant les ordres I-XIII, qui constitueraient en fait un groupe d'un rang nouveau et supérieur dans la hiérarchie (figure 2.27).

L'analogie de Linné avec une carte géographique semble être une originalité de sa part, mais il existe une similarité entre les diagrammes de Giseke (1792) et Morison (1672) (figures 2.13, 2.25), et entre ces derniers et l'arbre généalogique des races de chiens de Buffon (1755) (figure 2.28). De son arbre, Buffon écrit (1755) :

Pour donner une idée plus nette de l'ordre des chiens, de leur dégénération dans les différents climats, & du mélange de leurs races, je joins ici une table, ou, si l'on veut, une espèce d'arbre généalogique, où l'on pourra voir d'un coup d'œil toutes ces variétés : cette table est orientée comme les cartes géographiques, & l'on a suivi, autant qu'il étoit possible, la position respective des climats. (Buffon, 1755:225)

Buffon soutient que les effets climatiques ont produits les différentes races de chiens à partir d'une seule race ancestrale, qu'il pensait être le chien de berger :

Le Chien de Berger est la souche de l'arbre : ce chien transporté dans les climats rigoureux du Nord, s'est enlaidi & rapetissé chez les Lapons, & paroît s'être maintenu, & même perfectionné en Islande, en Russie, en Sibérie, dont le climat est un peu moins rigoureux, & où les peuples sont un peu plus civilisés. Ces changements sont arrivés par la seule influence de ces climats. (*Ibid.*) (Buffon, 1755:225)

Le diagramme de Giseke (figure 2.25) ne dispose pas d'un chemin, qui est présent, cependant, chez Morison (figure 2.13), duquel il est possible de dériver un diagramme de branchements (figure 2.29). Parce que Buffon a spécifié le chien de berger comme racine de son arbre, un diagramme de branchements peut en être dérivé, également (figure 2.30). Dans l'arbre de Buffon, les races pures sont interconnectées par des lignes pleines ; et les hybrides, en pointillés. Les mêmes composantes sont spécifiées, avec ou sans les races hybrides. Buffon n'a pas fourni une classification formelle des

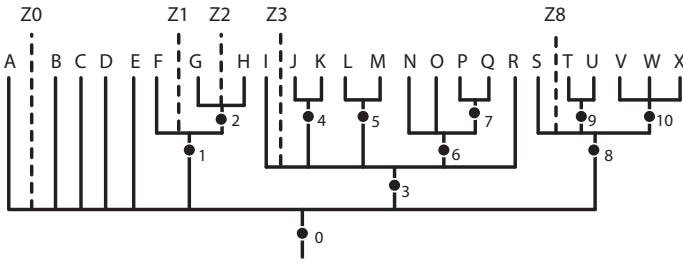


FIGURE 2.30. Un diagramme de branchements dérivé de l'arbre généalogique de Buffon (cf. figure 2.28). Races pures : A, Chien de Berger ; B, Chien-loup ; C, Chien d'Islande ; D, Chien de Laponie ; E, Chien de Sibérie ; F, Dogue ; G, Petit Danois ; H, Chien-turc ; I, Chien courant ; J, Basset ; K, Basset à jambes torses ; L, Braque ; M, Braque de Bengale ; N, Grand Epagneul ; O, Petit Epagneul ; P, Gredin ; Q, Pyrame ; R, Barbet ; S, Mâtin ; T, Grand Danois ; V, Chien d'Albanie ou d'Irlande ; W, Grand Levrier ; X, Levrier d'Italie. Races hybrides : ZO - Dogue de forte race (F × S) ; Chien de Kalabre (N × T) ; Chien d'Alicante ((F × G) × O) ; Chien-lion (G × N). Z1 - Roquet ((F × G) × G) ; Doguin (F × G) ; Artois ((F × G) × ((F × G) × G)). Z2 - Chien turc métis (G × H). Z3 - Bousse (N × R) ; Chien de Malte ou Bichon ((O × R) × 0) ; Burgos (J × N) ; Petit Barbet (O × R). Z8 - Lévrier métis (S × V). Composantes : 0, Chiens ; 1-2, Non nommé ; 3, Vrais chiens de chasse ; 4, Bassets ; 5, Braques ; 6, Epagneuls ; 7-9, Non nommé ; 10, Levriers. D'après C. de Buffon et L. Daubenton (1755), *Histoire Naturelle, Générale et Particulière, avec la Description du Cabinet du Roi* (Paris : Imprimerie Royale), vol. 5.

racés de chiens, mais une « classification » peut être construite à partir de sa discussion, et, avec les races hybrides omises pour des raisons de simplicité, la « classification » peut être représentée comme un diagramme de branchements (figure 2.31). La « classification » diffère de « l'arbre » par l'absence de certaines composantes (1 et 9) et par l'inclusion d'autres (11, 12, 13). Il est intéressant de noter que toutes les composantes de l'arbre et de la classification peuvent être combinées en un seul diagramme de branchements (figure 2.32), ce qui peut être considéré comme une synthèse des idées de Buffon sur les interrelations des races de chiens. Dans la synthèse (figure 2.32), les variétés hybrides ont les mêmes positions : les hybrides ZO se fixent à la base de la composante 0 ; Z1 à la base de la composante 1 ; Z2, composante 2 ; Z3, composante 3 ; et Z8, composante 8.

Un schéma plutôt fantasque fut publié en 1817 par Dunal (figure 2.33) dans un compte-rendu de 9 genres d'une certaine famille de plantes (« Anonacées »). Dans une interprétation moins élaborée, mais en accord avec l'esprit de l'analogie de la carte, les neuf genres pourraient être comparés aux villes, et leurs affinités pourraient être assimilées à des routes (figure 2.34). Ce que les affinités pourraient représenter exactement est difficile à déterminer à partir du compte-rendu de Dunal, mais il donne deux arrangements tabulaires (figures 2.35, 2.36) et un troisième arrangement qu'il appelle une série linéaire (figure 2.37). Malgré les nombreuses affinités

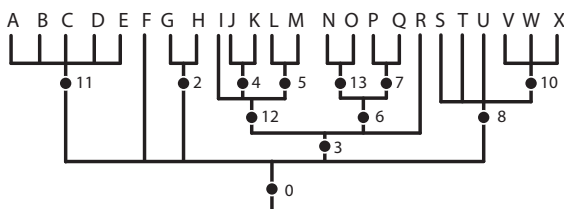


FIGURE 2.31. Un diagramme de branchements dérivé de la classification informelle des chiens par Buffon. Composantes : 0, Chiens ; 2, Non nommé – « le petit Danois (G) le Chien-turc (H) ne peuvent manquer d’aller ensemble » (Buffon, 1755 :219) ; 3, Vrais chiens de chasse ; 4, Bassets ; 5, Braques ; 6, Epagneuls ; 7, Non nommé – « Le Pyrame (Q) qui n’est qu’un Gredin noir comme les autres » (P ; 1755 :227) ; 8, Non nommé – « Le Mâtin (S), le Levrier (V, W, X) le grand Danois (T) le Chien d’Irlande (U) ont, outre la ressemblance de la forme du long museau, le même naturel » (1755 :218) ; 10, Levriers ; 11, Non nommé – « J’ai mis ensemble le Chien de berger (A), le Chien-loup (B), le Chien de Sibérie (E), le Chien de Laponie (D) le Chien d’Islande (C), parce qu’ils se ressemblent plus qu’ils ne ressemblent aux autres » (1755 :218) ; 12, Non nommé – « Le Chien courant (I), le Braque (L, M) le Basset (J, K) ne font qu’une seule même race » (1755 :226) ; 13, Epagneuls (petit et grand).

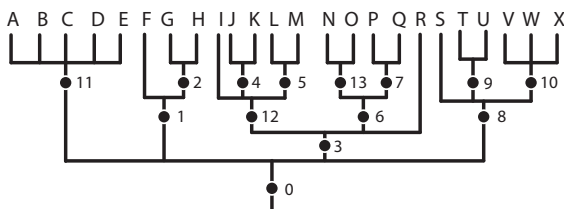


FIGURE 2.32. Une synthèse des vues de Buffon sur les relations entre races de chiens (cf. figures 2.30, 2.31).

(routes) reliant les neuf genres (villes), le tableau des affinités de Dunal ne peut pas être représenté dans un diagramme de branchements informatif similaire à celui dérivé du tableau de Morison (figure 2.29). La carte de Dunal (figures 2.33, 2.34), en somme, ne spécifie pas une voie unique avec un début et une fin, malgré ses objectifs annoncés :

Avant de passer à l’histoire et à la description de chaque genre en particulier, je vais présenter ici quatre tableaux de ces genres tels que je les conçois aujourd’hui. Les deux premiers sont des tableaux analytiques, semblables à ceux que M. Lestiboudois a donné dans son estimable *Botanographie Belgique* ; tableaux dont le but est de rendre saillantes les différences. Le troisième est la série linéaire des genres, ou l’ordre selon lequel je les décrirai. Le quatrième représente les fruits de chaque genre, disposés et liés selon leurs affinités naturelles. Ce dernier tableau est analogue à ceux qu’a publié Giseke, pour faire sentir les affinités multiples des familles des plantes. (1817: 22)

L’idée de groupes naturels disposés dans l’espace est apparemment

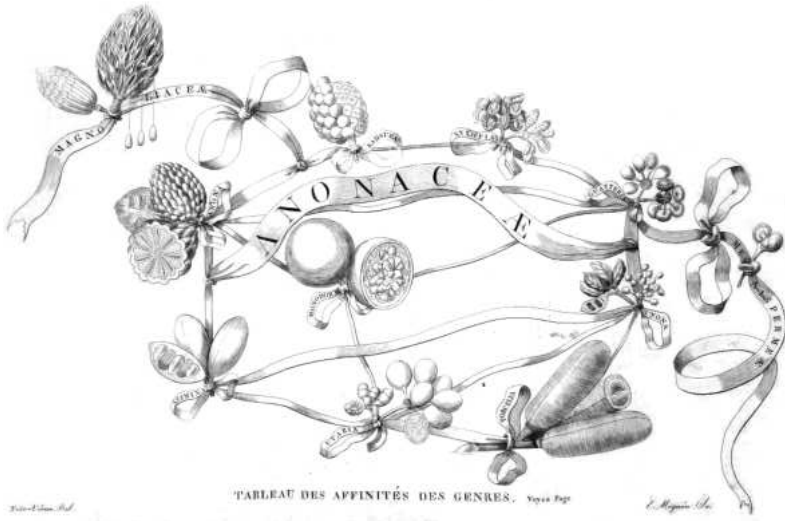


FIGURE 2.33. Tableau des affinités des genres d’une famille de plantes. D’après Dunal (1817), planche 1.

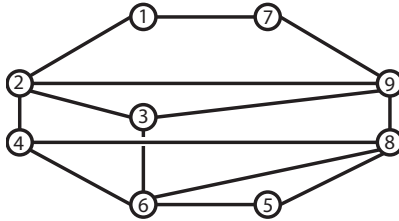


FIGURE 2.34. Tableau de Dunal simplifié à l’essentiel (cf. figure 2.33). Genres (énumérés en accord avec la table 3 de Dunal ; voir ci-dessous, figure 2.37) : 1, *Kadsura* ; 2, *Anona* ; 3, *Monodora* ; 4, *Asimina* ; 5, *Porcelia* ; 6, *Uvaria* ; 7, *Xylopia* ; 8, *Unona* ; 9, *Guatteria*.

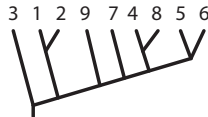


FIGURE 2.35. Une représentation du premier tableau analytique de Dunal, sans les caractères (genres énumérés tels que dans la figure 2.34).

d’importance, car elle a persisté, avec beaucoup d’élaborations, depuis ces temps anciens. Un des meilleurs commentaires sur cette idée est celui de A.-P. de Candolle :

Le fait principal qui se présente à nous, dans cette recherche, celui autour

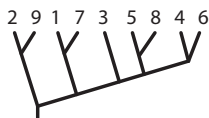


FIGURE 2.36. Une représentation du second tableau analytique de Dunal, sans les caractères (genres énumérés tels que dans la figure 2.34).



FIGURE 2.37. Une représentation de la série linéaire de genres de Dunal, sans les caractères (genres énumérés tels que dans la figure 2.34).

duquel tous les autres viennent se rattacher, c'est que certains êtres se ressemblent tellement entre eux, qu'ils paraissent, aux yeux du naturaliste, constituer un groupe distinct ; ces groupes eux-mêmes, considérés comme des êtres, se ressemblent et se groupent entre eux ; enfin, le règne végétal n'est autre chose qu'un vaste groupe composé d'une foule de groupes d'ordre inférieur. C'est sous ce point de vue que Linné a le premier, avec sa sagacité ordinaire, comparé le règne végétal à une carte géographique ; cette métaphore, indiquée dans son livre par une seule phrase, a été développée ensuite par Giseke, Batsch, Bernardin de Saint-pierre, L'Héritier, du Petit-Thouars, etc. Et quoiqu'on ne doive la prendre que pour une simple image, cette image est tellement juste, tellement féconde en conséquences utiles, qu'il est peut-être convenable d'entrer dans quelques détails ultérieurs. Je suppose pour un moment cette carte exécutée ; les classes répondent aux parties du monde, les familles aux royaumes, les tribus aux provinces, les genres aux cantons, et les espèces aux villes ou villages. Si nous jetons les yeux sur cette carte, nous y remarquerons son extrême similitude avec une carte géographique ordinaire. Les groupes y sont essentiellement inégaux : un royaume ou une famille n'en est pas moins distincte, quel que soit l'espace qu'il occupe sur la surface du globe ou dans l'ensemble du règne végétal. La distance qui sépare chaque espèce, chaque genre, chaque tribu, chaque famille, peut être réellement calculée, sinon d'une manière absolue, au moins d'après une méthode comparative, et indiquera à l'œil les rapports plus ou moins intimes des végétaux entre eux. Les genres non encore classés dans la méthode naturelle ; seront représentés sous la forme d'îles plus ou moins éloignées de certains continents. Mais dans les classes les mieux connues, nous remarquerons encore que, dans certaines parties, les genres et les espèces sont rapprochés et serrés les uns à côté des autres, tandis-que, dans d'autres, ils sont très-espacés : ainsi, par exemple, si l'on compare la famille des Composées et celle des Palmiers, qui certainement sont l'une et l'autre très-naturelles, on ne tardera pas à remarquer que les genres se touchent, pour ainsi dire, tous dans la première, tandis que, dans la seconde, ils offrent des différences ou des distances remarquables : c'est

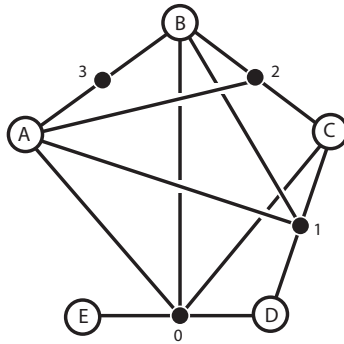


FIGURE 2.38. Affinités (0-3), ou ressemblances, entre cinq espèces (A-E). Les espèces A et B sont semblables à un certain degré (3) ; les espèces A, B, et C, à un autre degré (2) ; les espèces A, B, C, et D encore à un autre degré (1) ; et toutes les espèces à un degré final (0).

là ce que l'ordre linéaire établi dans nos livres, ne fait jamais sentir, et qui s'obtient facilement par la disposition d'une carte géographique. En second lieu, on ne tardera pas à sentir que, comme je l'ai déjà indiqué, chaque genre, chaque famille, ne ressemble pas seulement aux groupes qui le précèdent et qui le suivent, mais qu'il a encore des rapports multipliés avec plusieurs autres. L'ordre linéaire ne peut faire sentir ces rapports complexes, tandis qu'on peut les représenter sans peine dans la forme de carte géographique ; et c'est la connaissance plus intime de ces rapports multiples, qui constitue réellement la supériorité de tel classificateur sur tel autre. Je ne me hasarderai point encore à tracer moi-même une esquisse d'une pareille carte, vu que ce travail me paraît encore prématuré, et ne pourra s'exécuter avec quelque soin que lorsqu'on aura fixé d'une manière positive les divisions naturelles des Dicotylédones ; j'ai voulu seulement, par ces considérations générales, rappeler aux classificateurs le but vers lequel ils doivent se diriger, et faire comprendre aux commençants ce qu'ils doivent réellement entendre par la Méthode naturelle. (1844: 193-194)

Il convient de considérer les possibilités d'arrangements sous forme de cartes où les affinités, ou ressemblances, entre les entités sont représentées par des lignes tracées entre elles (ou simplement par des espaces qui les séparent). Considérons, par exemple, cinq espèces (A-E) et quatre affinités (0-3) : l'affinité 0 est commune à toutes les cinq espèces ; 1, aux espèces A-D ; 2 aux espèces A-C ; 3 aux espèces A-B (figure 2.38). Cette information pourrait également être représentée par un diagramme de branchements dans lequel les affinités servent de composantes structurales (figures 2.39), ou, alternativement, par une carte ayant une voie avec un début et une fin (figure 2.40). En effet, différentes voies sont possibles, sans altération des affinités dans leur rôle de composantes structurales (figures 2.41, 2.42).

Il est possible, bien entendu, que les entités et affinités puissent être cartographiées sans résultat informatif, à l'aide de composantes

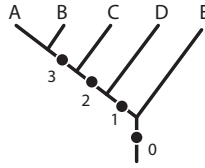


FIGURE 2.39. Les mêmes cinq espèces disposées dans un diagramme de branchements, dont les composantes structurelles sont les affinités, ou ressemblances, entre les espèces (cf. figure 2.38).

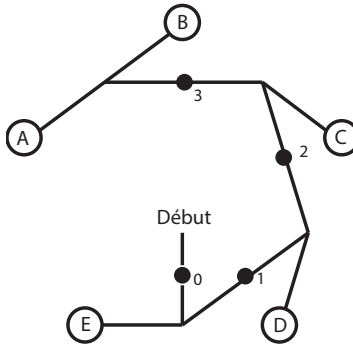


FIGURE 2.40. Affinités (0-3), ou ressemblances, entre cinq espèces (A-E), vues comme sur une carte avec un chemin spécifié (cf. figures 2.38, 2.39).

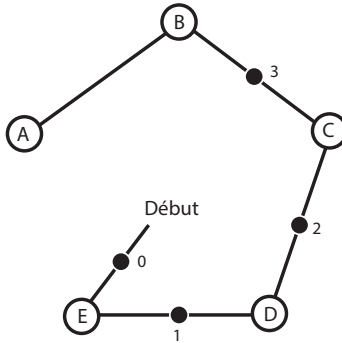


FIGURE 2.41. Affinités (0-3), ou ressemblances, entre cinq espèces (A-E), vues comme sur une carte avec un chemin spécifié (cf. figures 2.38-2.40).

structurelles (figures 2.43-2.45). Dans de tels cas, de nombreux chemins seraient possibles, mais aucun chemin ne serait spécifié.

Les chercheurs modernes ont cherché dans la représentation spatiale un moyen de résoudre les groupes naturels, plutôt que de simplement représenter les affinités de groupes déjà reconnus par d'autres moyens.

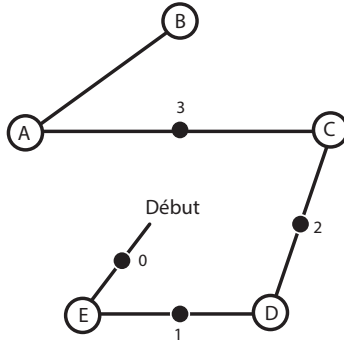


FIGURE 2.42. Affinités (0-3), ou ressemblances, entre cinq espèces (A-E), vues comme sur une carte avec un chemin spécifié (cf. figures 2.38-2 .41).

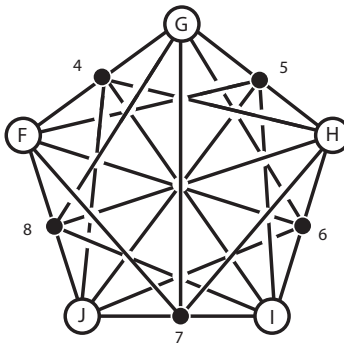


FIGURE 2.43. Affinités (4-8), ou ressemblances, entre cinq espèces (F-J), vues comme sur une carte avec de nombreux chemins possibles, mais sans aucun chemin informatif spécifié.

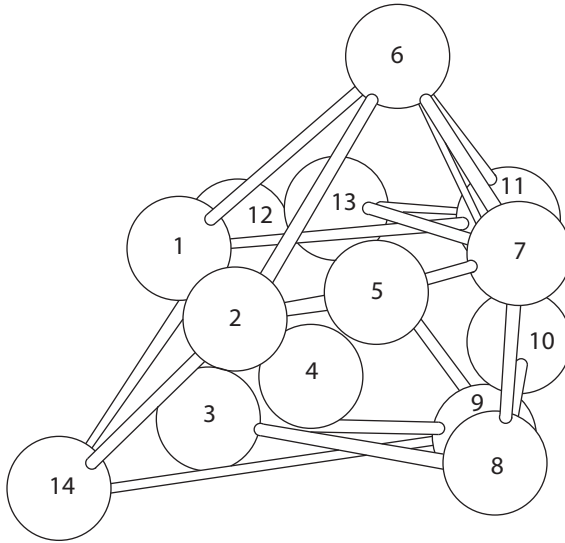


FIGURE 2.44. Modèle taxonomique des Enterobacteriaceae. Les espèces sont représentées par des sphères (boules) reliées par des tiges (bâtons) indiquant la distance taxonomique. D'après Sneath et Sokal (1973), figure 5-15, p. 260.

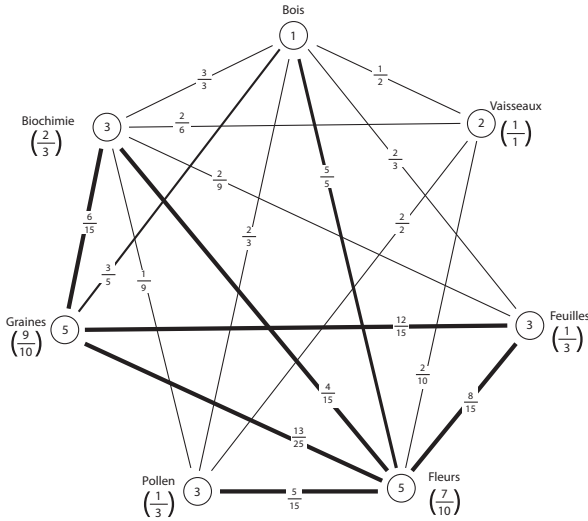


FIGURE 2.45. Corrélations, ou affinités, parmi 22 caractères de certaines plantes. D'après K. R. Sporne (1977), *Some problems associated with character correlations*. Dans K. Kubitzki, ed., *Flowering Plants : Evolution and Classification of Higher Categories. Plant Systematics and Evolution*, Supplément 1, pp. 33-51 (Vienna and New York : Springer-Verlag), figure 2, p. 44.

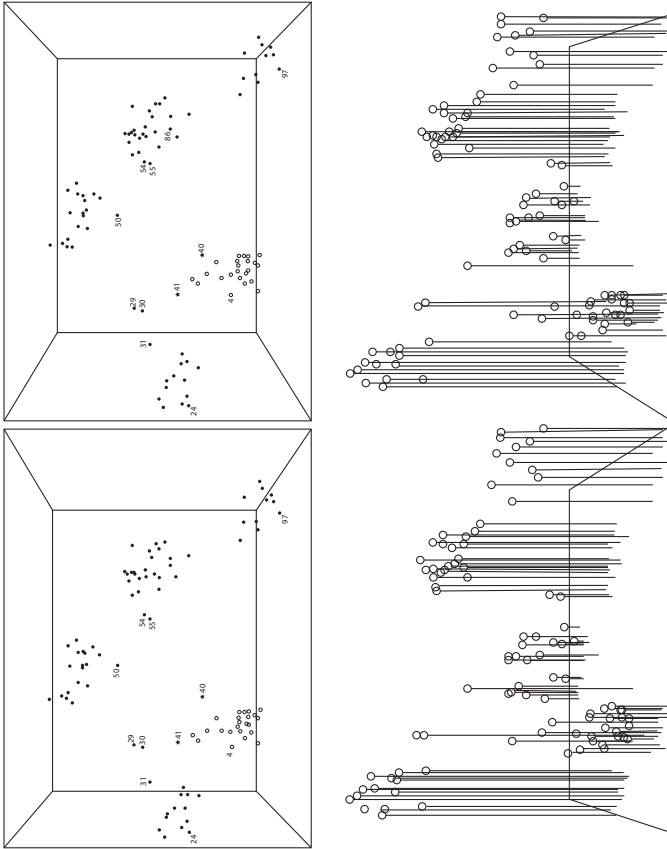


FIGURE 2.46. Etude spatiale de 97 espèces d'abeilles du complexe *Hoplitis*. La paire de diagramme supérieures, lorsqu'elle est visualisée dans une visionneuse stéréoscopique, montre les espèces comme des points dans un espace tridimensionnel; la paire inférieure, sous forme de billes sur des épingles, vu d'un angle différent. D'après F. J. Rohlf (1968), *Stereograms in numerical taxonomy*. Syst. Zool. 17 :246-55; figures 5, 7, pp. 252, 254.

L'analyse spatiale a été étendue à de nombreuses dimensions (Sneath et Sokal, 1973), et divers outils graphiques ont été développés pour représenter les affinités spatiales (figure 2.46). Pourtant l'objectif global — la résolution des groupes naturels — s'est avéré difficile à travers l'analyse et la représentation spatiale, dans la mesure où aucun chemin informatif ne semble spécifiable par ces seules considérations. Par conséquent, il est peut-être temps de considérer que Candolle a pu avoir raison de suggérer que les groupes naturels doivent d'abord être spécifiés avant que les affinités spatiales puissent être très bien appliquées.

Candolle, malgré sa réticence à faire le plan de l'ensemble du règne végétal, en a cartographié certaines parties (figure 2.47), par rapport à sa classification de la famille de plantes Crassulaceae (1828) par exemple :

I. Crassulaceae Legitimae

Isostemoneae

Polypetalae

Genera : *Tillaea*, *Bulliarda*, *Dasystemon*, *Septas*, *Crassula*, *Globulea*

Gamopetalae

Genera : *Curtogyne*, *Grammanthes*, *Rochea*

Diplostemoneae

Gamopetalae

Genera : *Kalanchoe*, *Bryophyllum*, *Cotyledon*, *Pistorinia*, *Umbilicus*, *Echeveria*

Polypetalae

Genera : *Sedum*, *Sempervivum*

II. Crassulaceae Anomale

Genera : *Diamorpha*, *Penthorum*

La plupart des informations de la carte de Candolle sont facilement représentables dans un diagramme de branchements (figure 2.48) ; à l'exception de l'arrangement circulaire des genres (Candolle, 1828: 11) :

Les genres centraux se suivent entre eux dans l'ordre de leurs affinités, d'une manière qui me paraît très exacte, et cette disposition circulaire, très adaptée aux familles parfaitement naturelles, fait, ce me semble, fort bien sentir l'analogie réelle des êtres, et l'impossibilité d'y établir aucune série bien régulière.

L'arrangement circulaire des genres au sein des familles était l'idée originale de W. Macleay (1819), qui fut bientôt élargie à une constellation d'idées connues plus tard sous le nom d'approche « quinaire » de la classification Swainson (1834). La base de cette approche est l'idée que chaque groupe naturel est composé de sous-groupes de population, disposés en cercle et interdisant des affinités régulières avec des sous-groupes d'autres groupes organisés de la même manière (figure 2.49, 2.50). Certains arrangements favoriseraient les étoiles plutôt que les cercles (figure 2.51). La caractéristique de chaque groupe est que ses sous-groupes forment des assemblages « aberrants » (sous-groupes 1-3) et « normaux » (sous-groupes 4-5), comme, par exemple, dans l'arrangement des poissons de Macleay

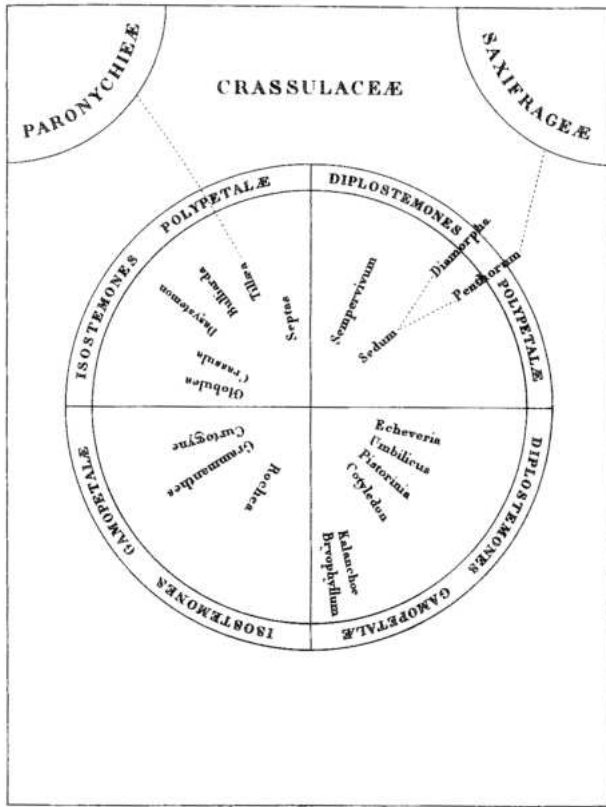


FIGURE 2.47. Affinités des genres de plantes de la famille Crassulaceae. D'après Candolle (1828), planche 2.

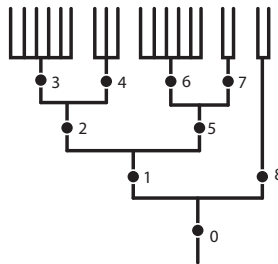


FIGURE 2.48. Un diagramme de branchements dérivé de la classification de plantes de la famille Crassulaceae par Candolle (cf. figure 2.47). Composantes : 0, Crassulaceae; 1, Crassulaceae Legitimæ; 2, Isostemoneae; 3, Polypetalae; 4, Gamopetalae; 5, Diplostemoneae; 6, Gamopetalae; 7, Polypetalae; 8, Crassulaceae Anomala.

(1842: 198) :

Poissons

Groupe aberrant

Ctenobranchii : Branchies pectinées

1. Plagiostomi
2. Sturiones
3. Ostinopterygii

Groupe normal

Actenobranchii : Branchies non pectinées

4. Lophobranchii
5. Cyclostomi

Ses divisions des Ostinopterygii suivent la même formule :

Ostinopterygii

Groupe aberrant

Acanthopterygii

1. *Balistina*
2. *Percina*
3. *Fistularina*

Groupe normal

Malacopterygii

4. *Pleuronectina*
5. *Clupeina*

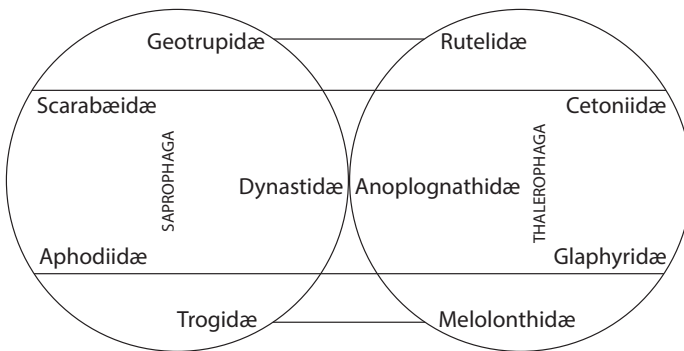


FIGURE 2.49. Deux groupes naturels (cercles) d'insectes (Saprophaga et Thalerophaga), chacun comprenant cinq familles disposées circulairement. Les lignes horizontales indiquent des affinités entre familles occupant des positions analogues dans différents groupes naturels (cercles). D'après Macleay (1819), figure p. 29.

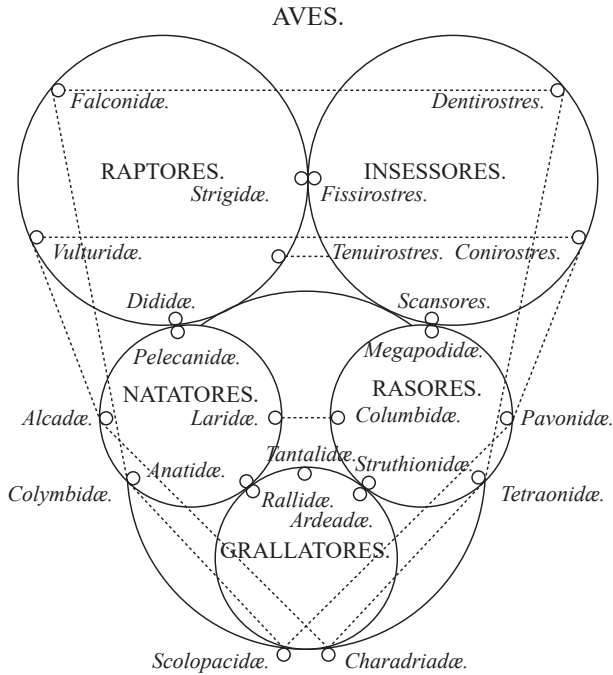


FIGURE 2.50. Les cinq ordres naturels (cercles) d'oiseaux (Insessores, Raptores, Natatores, Rasores, Grallatores), chacun comprenant théoriquement cinq familles disposées circulairement. Les pointillés indiquent des affinités entre familles occupant des positions analogues dans différents ordres naturels (cercles). Les ordres « aberrants » sont regroupés dans le grand cercle, en dessous. D'après W. Swainson (1837), *On the Natural History and Classification of Birds*, vol. 2 (London : Longman), figure p. 200.

Ainsi que sa division des Percina :

Groupe aberrant

1. Chaetodontidae
2. Percidae
3. Scorpaenidae

Groupe normal

4. Cirrhitidae
5. Sparidae

Et, enfin, sa division des Scorpaenidae :

Groupe aberrant

1. *Monocentris*

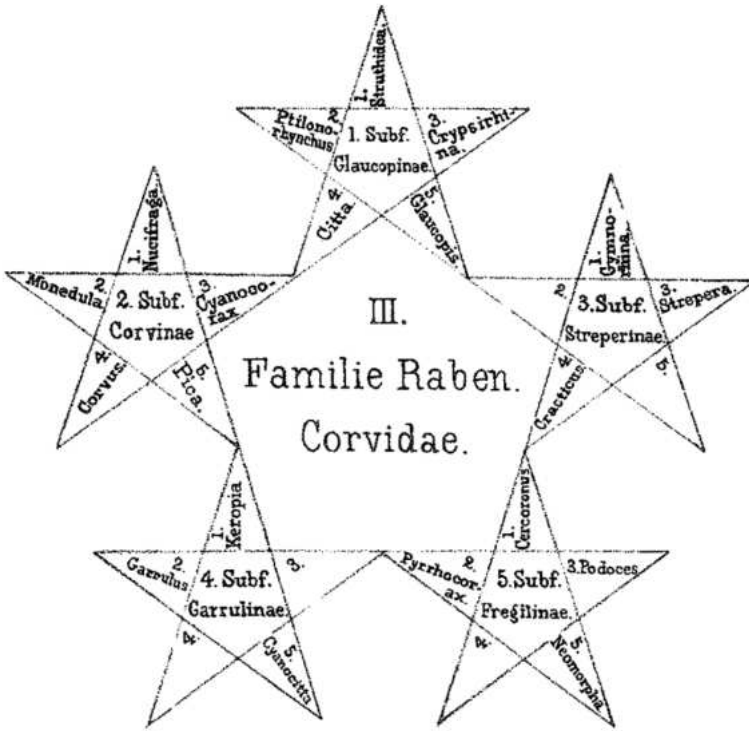


FIGURE 2.51. Affinités entre genres et sous-familles d'oiseaux de la famille des Corvidae. D'après J. Kaup (1854), *Einige Worte über die systematische Stellung der Familie der Raben, Corvidae*. *J. Ornithol.* 2 : xlvii-lvi ; planche II, figure 10.

2. *Trugla*

3. *Scorpaena*

Groupe normal

4. *Oreosoma*

5. *Gasterosteus*

Contrairement aux premières tentatives d'organisation numérique de Wilkins (1668), les quinariens croyaient que la subdivision quinaire et l'arrangement circulaire étaient des aspects réels de l'ordre naturel qui étaient auparavant passés inaperçus. Macleay fut bientôt critiqué, d'abord par Virey (1825) pour n'avoir pas prêté assez d'attention au développement antérieur des méthodes naturelles de classification en France, puis par Fleming (1829), qui préconisait un système purement dichotomique (comme l'illustre la clé de Lamarck) comme le plus naturel possible. Macleay a répondu à ses critiques dans un style rarement insufflé au le discours scientifique (MacLeay, 1830a,b,c,d). Il se dit (Wallace, 1855) qu'en

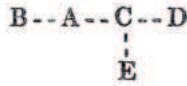


FIGURE 2.52. Cinq espèces et leurs affinités telles qu'elles pourraient apparaître dans le vrai système naturel. D'après Strickland (1841), figure p. 190.

Angleterre le coup de grâce aux quinariens a été porté par Strickland (1840) :

Le plan proposé [par moi-même] est de prendre n'importe quelle espèce, A, et poser la question, Quelles sont ses affinités les plus proches? Si, après avoir examiné ses points de ressemblance avec toutes les autres espèces connues, il apparaît qu'il y ait deux autres espèces, B et C, qui s'en approchent dans leur structure, et qu'A soit intermédiaire à elles, la question trouve sa réponse, et la formule BAC exprimerait une partie du système nature, dont l'étude est à présent complétée. Prenez ensuite C, et posez la même question. Une de ses affinités, celle de C à A, est déjà établie; et nous supposons que D est démontré former l'affinité la plus proche de l'autre côté. Alors BACD représentera quatre espèces, dont les affinités relatives sont déterminées. Par une répétition de ce processus, en supposant que notre connaissance de la structure de chaque espèce soit complète, et nos règles pour déterminer les degrés d'affinités correctes, l'ensemble de la création organisée pourrait être finalement arrangée par l'ordre de ses affinités, et notre étude du système naturel serait alors finalement réalisée. En revanche si chaque espèce n'a jamais eu plus de deux affinités, et celles en directions opposées, comme dans l'exemple ci-dessus, le système naturel formerait une ligne droite, comme certains auteurs l'ont supposé. Mais nous trouverons souvent, en réalité, qu'une espèce n'a qu'une affinité directe, et dans d'autres cas qu'elle en a trois ou plus, montrant l'existence de ramifications latérales au lieu d'une simple ligne; comme le montre cet exemple [figure 2.52], où C, outre son affinité avec A et D, possède une affinité avec une troisième espèce E, ce qui forme donc une ramification latérale.

C'est l'observation de ce fait qui a conduit certains naturalistes à adopter la théorie circulaire au lieu de linéaire, en adhérant toujours à l'hypothèse d'une figure symétrique, mais en changeant leur notion de forme. Maintenant, bien que nous trouvions des ramifications occasionnelles dans les affinités, et bien que ces ramifications puissent occasionnellement s'anastomoser et former un cercle, il a été démontré que la doctrine d'une figure régulière ne peut être soutenue... Le système naturel peut, peut-être, être réellement comparé à un arbre qui se ramifie irrégulièrement, ou plutôt à un assemblage d'arbres et d'arbustes détachés de tailles et de modes de croissance variés. [note de bas de page : Si cette illustration s'avérait juste, l'ordre des affinités pourrait être montré dans des musées d'une manière agréable en construisant un arbre artificiel, dont les ramifications devraient correspondre à celles d'une famille donnée d'oiseaux, et en plaçant ensuite sur ses branches, un spécimen empaillé de chaque espèce dans leur véritable

ordre]. (Strickland, 1840: 189-190)

L'exemple en arbre de Strickland (figure 2.52) ne spécifie pas, malheureusement, de chemin. Il est donc, de fait, non-informatif dans le sens où il transmet peu d'informations supplémentaires autres que : il y a cinq espèces reliées entre elles d'une certaine manière. Son arbre n'est pas totalement non-informatif, car il interdit certains groupes. Par exemple ; il spécifie qu'il n'y a pas de groupe incluant B et D et excluant A et C. L'arbre, en somme, permet autant de chemins qu'il permet de possibles débuts.

Strickland continue :

Pour montrer que les idées maintenues ici ne sont pas chimériques, je présenterai ici une ou deux *esquisses* de différentes familles d'oiseaux, bien que je sache notre connaissance de l'histoire naturelle être encore trop imparfaite pour prétendre à l'exactitude [figure 2.53]. De tels croquis ne peuvent être comparés qu'aux grossiers efforts de cartographie des anciens, dont la Table de Peutinger est un exemple ; et il est probablement réservé à un futur distant d'introduire ce degré d'exactitude dans l'histoire naturelle, qui en géographie moderne est atteint par une étude trigonométrique. Par souci de simplicité, en faisant ces croquis, j'ai omis la considération des espèces, mais en supposant que les genres des auteurs modernes se composent uniquement d'espèces étroitement apparentées, j'ai procédé à leur regroupement dans ce qui semblait être leur vraie position en ce qui concerne leurs affinités. Pour placer ces groupes à leurs véritables distances, il est nécessaire de former une *échelle de degrés d'affinités*, pour laquelle les intervalles entre chaque genre doivent correspondre. Je suis conscient que cette échelle doit être, dans une certaine mesure, arbitraire ; mais pour cela il n'y a pas de remède. (pp. 190-191)

La carte des affinités de genres d'oiseaux de la famille des Alcedinidae de Strickland (figure 2.53) limite également le nombre de chemins possibles, mais n'en spécifie pas un plus informatif que les autres. Wallace commenta plus tard (1856) :

Dans ce cas, un *arrangement* peut être possible, mais une classification ne peut pas l'être. Il faut donc renoncer complètement au principe de la *division* et employer celui de l'*agglutination* ou de la juxtaposition. (Wallace, 1856: 195)

Wallace publia plusieurs de ses cartes dans le même style (figure 2.54), et commentait :

Nous pensons que la méthode de représentation des affinités ici adoptée est de la plus haute valeur. Elle est fondée sur la méthode suggérée par le feu M. Strickland, et que nous pensons que le Dr. Lindley a été le premier naturaliste à adopter, à savoir placer à droite et à gauche de chaque famille ou groupe les noms de qui est le plus proche. (p. 206).

C'est, peut-être, un point trop beau à souligner, mais Strickland et Wallace, d'une part, et les quinariens, d'autre part, s'engageaient dans une certaine mesure dans un dialogue de sourds. Pour les quinariens, les

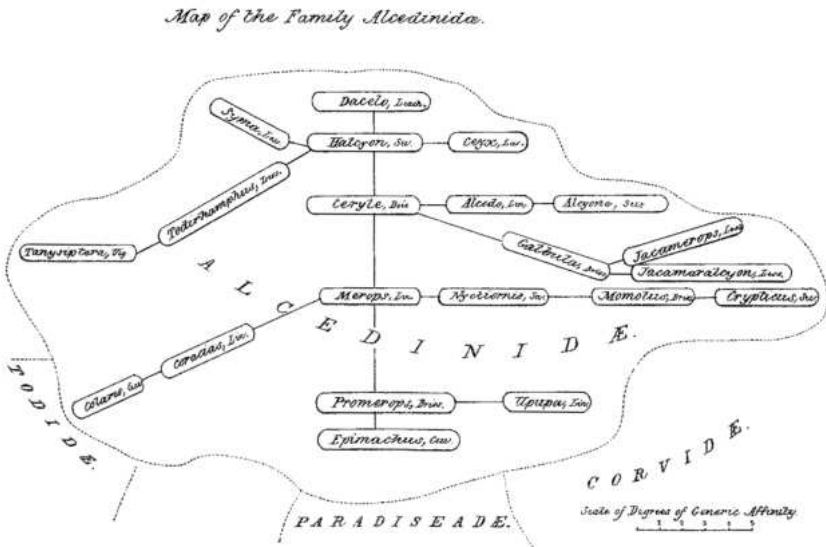


FIGURE 2.53. Affinités entre les genres de la famille d’oiseaux des Alcedinidae. D’après Strickland (1841), planche 8.

affinités circulaires étaient celles des groupes naturels déjà classés dans une classification. Pour Strickland et Wallace aussi, il s’avérait difficile de reconnaître les principaux groupes d’oiseaux ; leur concept d’affinité était donc plus inclusif, embrassant une gamme de possibilités à partir desquelles, espérons-le, un certain ordre (ou « *classification* » au sens de Wallace) pourrait émerger.

Ces visées contradictoires peuvent être illustrées par un exemple. Considérons un groupe de 10 espèces avec leurs relations (et composantes) tels qu’indiquées dans la figure 2.55. Un quinarien pourrait affirmer, à juste titre, qu’il y a deux sous-groupes de cinq espèces (figure 2.56). Un contradictoire pourrait affirmer, à juste titre également, qu’il existe un réseau d’affinités (figure 2.57) qui ne ressemble guère à deux groupes de cinq espèces chacun. Pourtant, ce réseau pourrait se transformer résolument dans cette direction avec l’ajout d’un chemin informatif avec un début approprié. Le résultat pourrait être un diagramme de branchement avec les composantes 2-4 et 6-8.

Enfin, il est toujours possible de diviser un groupe complexe en cinq sous-groupes sans artifice. Par exemple, le système sexuel de Linné pourrait être réduit à cinq groupes de plantes (figure 2.18 ; composantes 4, 16, 19, 24, 28). Si les groupes étaient naturels au départ, ils n’en seraient pas moins naturels s’ils étaient les seuls reconnus dans une classification.

Certains des points ci-dessus peuvent être évalués dans un diagramme de Milne-Edwards (figure 2.58), pour lequel un diagramme de branchements peut être spécifié (figure 2.59). Dans le cadre de cette classification

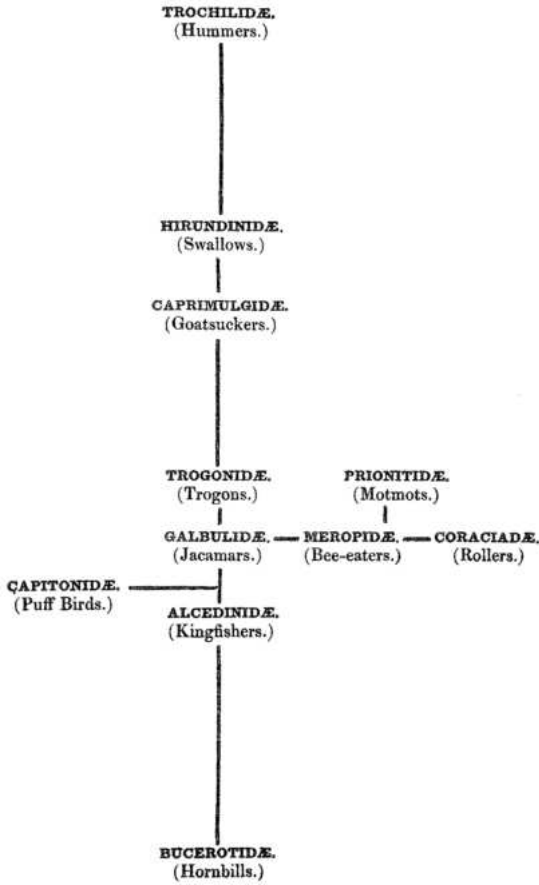


FIGURE 2.54. Affinités des familles de l'ordre des oiseaux Fissirostres. D'après Wallace (1856), figure p. 205.

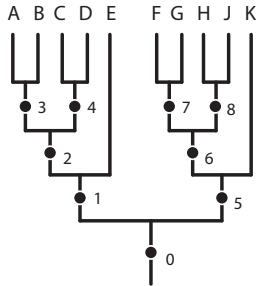


FIGURE 2.55. Dix espèces reliées entre elles par les composantes 0-8.

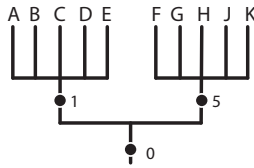


FIGURE 2.56. Un arrangement quinaire des dix espèces (cf. figure 2.55).

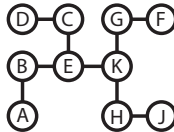


FIGURE 2.57. Un arrangement de type carte des dix espèces (cf. figure 2.56).

des grands groupes d'animaux vertébrés, des lignes d'affinités sont tracées entre requins (Chondroptérygiens) et baleines (Cétacés), entre grenouilles (Anoures) et tortues (Chéloniens), entre marsupiaux herbivores et rongeurs, etc. Ces lignes d'affinités traversent les principales divisions de la classification. Au mieux, elles représentent un résidu de ressemblance non-incorporé dans les composantes de la classification. Pour un groupe tel que les oiseaux de Strickland (figure 2.53), il existe des affinités de ce genre présentes en plus de toutes celles qui seraient incluses dans une classification si elle avait été élaborée. Il n'est donc pas étonnant que Strickland ait senti que ses affinités étaient plus intéressantes que celles des quinariens. Cependant, s'il avait établi une classification de ses oiseaux, de telles affinités qu'il aurait pu tirer des divisions de son classement auraient consisté sans doute au même type d'affinités que les quinariens.

La classification de Milne-Edwards est remarquable pour son regroupement des poissons et des amphibiens sous le nom de « Vertébrés anallantoïdiens » (« Anamniota » est un terme plus moderne) — un groupement, basé sur un caractère négatif, qui a depuis été largement abandonné.

La controverse quinarienne est finalement passée sans entrevoir une résolution à son problème. Cela marqua peut-être la fin d'une époque, car la systématique allait bientôt être influencée par de nouveaux types d'information tirés d'études sur le développement. Les études embryologiques ont eu une longue histoire en Europe continentale, avant que leur impact se fasse sentir dans le monde anglophone. Une première déclaration, remarquable par sa clarté, fût publiée par William Carpenter (1841) :

On vient de faire référence à la correspondance discernable entre les formes transitoires des embryons d'êtres supérieurs, et les conditions permanentes des inférieurs. Quand on l'a observé pour la première fois, il a été proposé comme loi générale que tous les animaux supérieurs dans la progression de leur développement passent à travers une série de formes

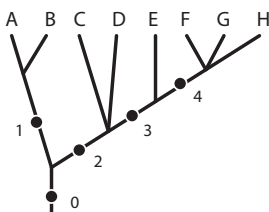


FIGURE 2.58. Le diagramme de branchements sous-tendu par la classification de Milne-Edwards (cf. figure 2.58). A, Poissons; B, Batraciens; C, Reptiles; D, Oiseaux; E, Didelphiens; F, Mammifères à placenta diffus; G, Mammifères à placenta zonaire; H, Mammifères à placenta discoïde. Composantes : 0, Animaux vertébrés; 1, Vertébrés anallantoidiens; 2, Vertébrés allantoidiens; 3, Mammifères; 4, Monodelphiens.

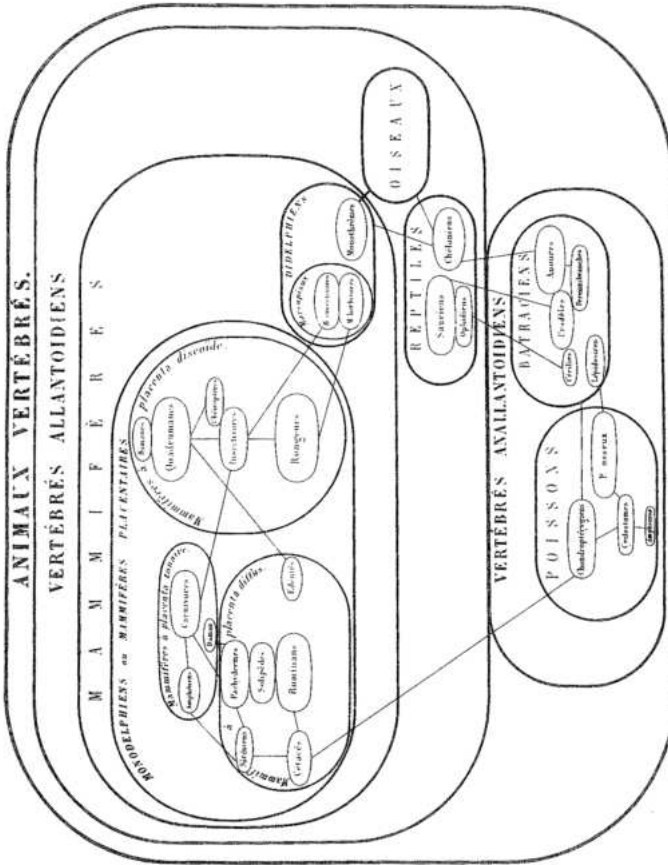


FIGURE 2.59. Affinités naturelles des animaux vertébrés. D'après M. Milne-Edwards (1844), Considérations sur quelques principes relatifs à la classification naturelle des animaux. Ann. Sci. Nat., ser. 3, 1 : 65-99 ; planche.

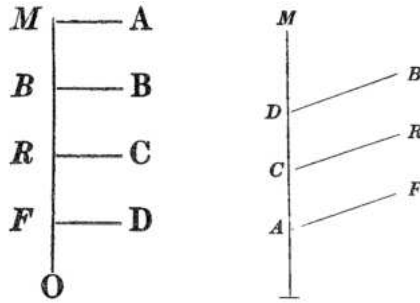


FIGURE 2.60. Diagramme de branchements des groupes principaux de vertébrés (Poissons, Reptiles, Oiseaux, Mammifères). A gauche, d'après Carpenter (1841), figure p. 197. A droite, d'après Chambers (1844), figure p. 212.

analogues à celles que l'on rencontre dans l'ascension de l'échelle animale. Mais ce n'est pas correct ; ... la correspondance est beaucoup plus étroite entre le Poisson embryonnaire et l'Oiseau ou le Mammifère fœtal, qu'entre celui-ci et le Poisson adulte ... le point de vue exprimé ici peut être élucidé à partir d'un simple diagramme [figure 2.60, à gauche]. Admettons que la ligne verticale représente le changement progressif de type observé dans le développement du fœtus, en commençant par le bas. Le fœtus du Poisson avance seulement jusqu'au stade F ; mais il subit ensuite un changement dans sa progression vers la maturité, qui est représenté par la ligne horizontale FD. Le fœtus du Reptile passe par les conditions qui caractérisent le Poisson *fœtal* ; puis, s'arrêtant court au grade R, il se transforme en Reptile parfait. Le même principe s'applique aux oiseaux et aux Mammifères ; de sorte qu'A, B et C, — les conditions *adultes* des groupes supérieurs, — soient très différentes des *fœtales*, et encore plus des formes *adultes* des inférieurs ; tandis qu'entre les formes embryonnaires de toutes les classes, il y a, à certaines périodes, une correspondance très étroite, résultant de la loi du progrès graduel d'une condition générale vers une condition particulière, sur laquelle nous nous sommes déjà beaucoup attardés. (Carpenter, 1841: 196-197)

Un diagramme similaire (figure 2.60, à droite) fut publié anonymement quelques années plus tard par Robert Chambers, qui remarqua : « ce diagramme ne montre que les ramifications principales, mais le lecteur doit supposer des différences mineures représentant les différences subalternes d'ordres, de tribus, de familles, genres, etc., s'il veut étendre ses vues à toutes les variétés de l'être dans le règne animal » (1853: 212-213).

De tels points de vue sur la divergence dans le temps ontogénétique ne constituaient qu'un petit pas vers la perception de la divergence dans le temps de l'évolution. Avant l'origine de la théorie évolutionniste, on pensait que, dans une classification naturelle, les espèces devraient être regroupées parce qu'elles partagent, ou devraient partager, une « affinité naturelle » (une similarité générale « naturelle » plutôt qu'« artificielle »). Mais il n'y avait pas de réponse claire à la question : « qu'est-ce que l'affinité

naturelle? ». A cette époque, deux réponses possibles étaient disponibles, toutes deux un peu vagues : (1) le plan de création, (2) les vraies affinités que les espèces ont, l'une à l'autre. Le plan de la création ne pouvait être deviné que par l'étude des façons dont les espèces se ressemblent et diffèrent les unes des autres. Et la notion de véritable affinité (ou ressemblance) restait toujours ouverte à la question : « qu'est-ce qui est une 'vraie' par opposition à une 'fausse' affinité? ». Dans une certaine mesure, toutes les choses se ressemblent, et, en ce sens, ont des affinités entre elles. Néanmoins, le principe d'affinité naturelle s'est avéré utile pour un temps. Les organismes ont été soigneusement étudiés afin de découvrir leurs affinités vraies ou naturelles. Des accords ont été atteints sur de nombreux points. Par exemple, la comparaison d'une abeille avec un colibri n'aurait laissé aucun doute, malgré la présence « d'ailes » dans les deux organismes, que l'abeille a une affinité naturelle avec les insectes et l'oiseau avec les vertébrés. Les abeilles ressemblent à des insectes de pleins d'autres façons, et les colibris ressemblent à d'autres oiseaux et vertébrés en général. Regrouper les abeilles et les colibris, parce que les deux volent et visitent les fleurs, aurait été considéré comme « artificiel », même si le groupe aurait pu avoir une utilité pratique pour décrire où ces organismes pourraient être trouvés et ce qu'ils pourraient être en train d'y faire.

Le concept d'affinité naturelle entre les espèces était nature-orienté, et était généralement considéré comme reflétant les relations réelles qui existaient dans la nature à la suite de la création. Ces relations, ou affinités, ne pouvaient pas être observées directement mais pouvaient être découvertes en étudiant les ressemblances et les différences entre espèces. Juger de l'affinité sur la base de la ressemblance d'un seul caractère, ou de seulement quelques caractères, était considéré comme peu fiable, car un groupe artificiel plutôt que naturel pouvait en résulter. Les caractères qui semblent présenter une véritable ressemblance, ou affinité naturelle, ont été qualifiés de caractères « homologues ». Et les caractères qui semblent présenter une similitude ou une affinité fausse ont été appelés « analogues ». Les ailes d'oiseaux différents étaient considérées comme « homologues ». Les ailes d'oiseaux et d'abeilles étaient considérées comme « analogues ». Le travail du taxonomiste, ou classificateur, consistait en quelque sorte à distinguer les homologues des analogues, et à découvrir ainsi les affinités naturelles. Une fois découvertes, les affinités naturelles pourraient être à la base d'un « système naturel » de classification qui s'harmoniserait avec le plan de création, aussi inconnu soit-il.

De tels concepts ne diffèrent pas vraiment des concepts modernes, bien que le langage dans lequel les concepts modernes sont exprimés et les concepts eux-mêmes soient plus précis. Un élément important des concepts modernes a été ajouté à la suite de la théorie de l'évolution, initiée par Lamarck au début du dix-neuvième siècle, et développée plus tard par Darwin au milieu du dix-neuvième siècle. Dans son livre sur l'origine des espèces, Darwin a déclaré : « la communauté de descendance est le lien caché que les naturalistes ont, sans en avoir conscience, toujours recherché, sous prétexte de découvrir, soit quelque plan inconnu de création, soit

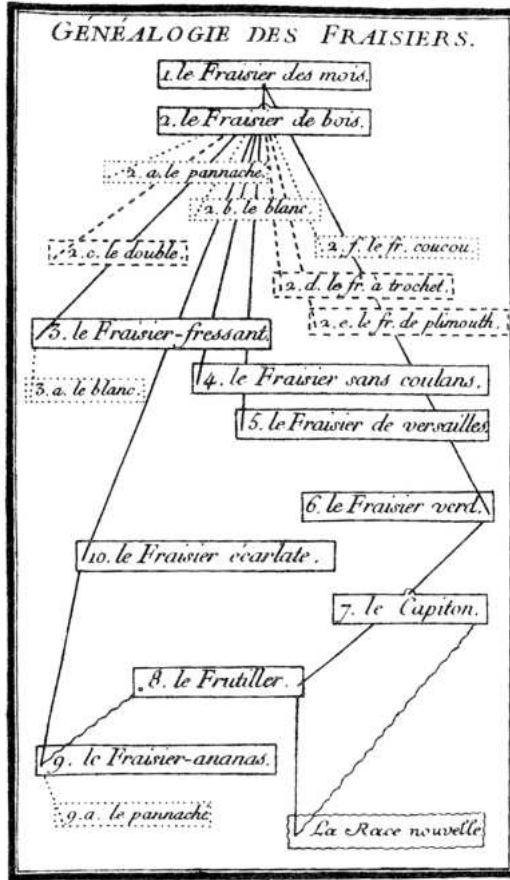


FIGURE 2.61. Un diagramme de branchements, publié par Duchesne en 1766, montrant les relations entre différents types de fraisiers, tels qu'il les concevait. D'après A. N. Duchesne (1766), *Histoire Naturelle des Fraisiers* (Paris : Didot), planche p. 228.

d'énoncer des propositions générales, ou de réunir des choses semblables et de séparer des choses différentes » (1859: 420).

Après que les scientifiques aient accepté le principe de l'évolution, l'affinité naturelle fut considérée comme le résultat de l'évolution plutôt que de la création. Mais l'idée d'affinité naturelle, et la manière de la découvrir, n'ont guère changé. Les groupes considérés comme naturels étaient toujours considérés comme tels, et pour les mêmes raisons : les similitudes et les différences observées entre les espèces. A la question, « qu'est-ce qu'un groupe ? » un scientifique pré-évolutionniste aurait pu répondre : « un groupe *naturel* — un groupe avec une affinité naturelle. ». Poussé vers la question, « qu'est-ce que l'affinité naturelle ? » on aurait pu ajouter :

T A B L E A U
Servant à montrer l'origine des différens animaux.

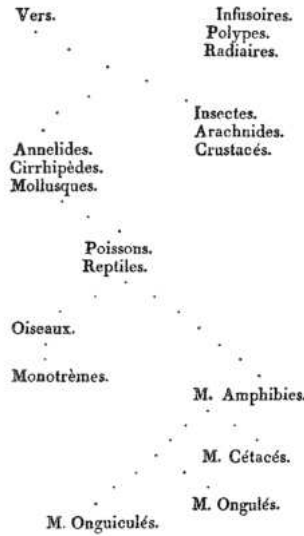


FIGURE 2.62. Un diagramme de branchements, d'abord publié en 1809 par Lamarck, montrant les relations évolutives entre certains animaux tels qu'il les concevait. D'après J.-B. Lamarck (1809), Philosophie Zoologique, vol. 2 (Paris : Dentu), figure p. 463.

« le plan de création. » A la même question (« qu'est-ce qu'un groupe ? »), les premiers évolutionnistes auraient répondu de la même façon : « un groupe *naturel* — un groupe avec une affinité naturelle ». Poussés plus loin, cependant, sur la question, « qu'est-ce que l'affinité naturelle ? », ils auraient ajouté : « la proximité par descendance ». Les groupes n'ont pas du tout changé entre les époques pré- et post-évolution. D'un point de vue pratique, en conséquence, les notions de « plan de création » et de « proximité par descendance » étaient, à toutes fins utiles, initialement synonymes. Elles ne devaient pas le rester, du moins pas entièrement.

L'idée d'« affinité naturelle » au sens de « proximité par descendance » se prête très tôt à la représentation graphique sous la forme d'un diagramme de branchement — bientôt appelé « arbre généalogique », « arbre phylogénétique », « arbre phylétique », etc. Un premier diagramme généalogique de ce genre a été publié par Duchesne en 1766 (figure 2.61), un autre par Lamarck en 1809 (figures 2.62, 2.63). Un diagramme semblable, le premier d'une longue série de diagrammes de ce style publiés au cours des 130 années suivantes, fut publié par Agassiz en 1844. Fait intéressant, le diagramme d'Agassiz (figure 2.64) n'était pas destiné à refléter les relations évolutives, car Agassiz n'était pas évolutionniste (Patterson, 1977). Un autre diagramme, entièrement théorique, a été publié par Darwin en 1859

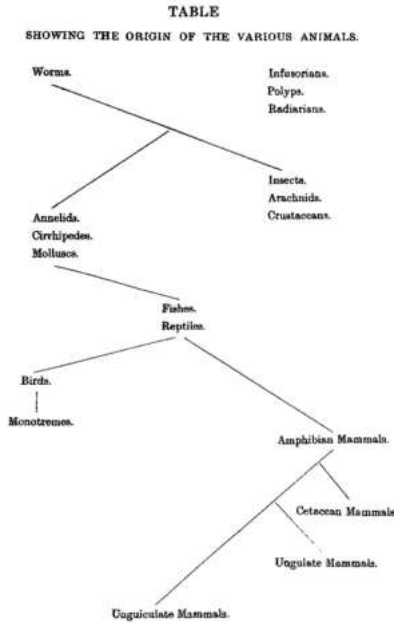


FIGURE 2.63. Le diagramme de Lamarck tel qu'il apparaissait dans la seule traduction anglaise de son travail. D'après J.-B. Lamarck (1914), *Zoological Philosophy*; trad., avec une introduction, par H. Elliot (London : Macmillan; reprint, New York : Hafner, 1963), figure p. 179.

(figure 2.65). Le premier diagramme complet relatif à de vrais organismes a été publié par Haeckel en 1866 (figure 2.66). Dans la figure de Haeckel, il y a une correspondance claire entre les groupes d'organismes et les lignes du diagramme — les « branches » de « l'arbre ».

Les diagrammes les plus modernes de ce genre sont inspirés de ceux d'Agassiz, de Darwin ou de Haeckel (par rapport à ceux de Duchesne et de Lamarck). Mais quelques-uns sont inspirés de Duchesne et Lamarck (figure 2.67). En réalité, cela ne fait aucune différence. Un arbre peut être à l'envers, à l'endroit ou tourné de côté (figure 2.68). Il reste toujours le même arbre, avec les mêmes branches dans les mêmes positions relatives. Les branches de l'arbre, bien sûr, ont pour objectif de représenter des lignées de descendance s'étendant dans le temps. En tant que tels, les arbres sont souvent considérés comme de simples représentations de l'histoire. Les bifurcations en particulier sont considérées comme représentant la division d'une espèce ancestrale en espèces descendantes qui évoluent, ou divergent, à leur manière à travers les âges. Certaines branches peuvent changer ou évoluer lentement dans le temps. D'autres pourraient se diviser, ou bifurquer, encore et encore, produisant de nombreux rameaux terminaux représentant des espèces actuelles. D'autres pourraient s'éteindre.

Avec l'avènement de la théorie de l'évolution et, surtout, des arbres

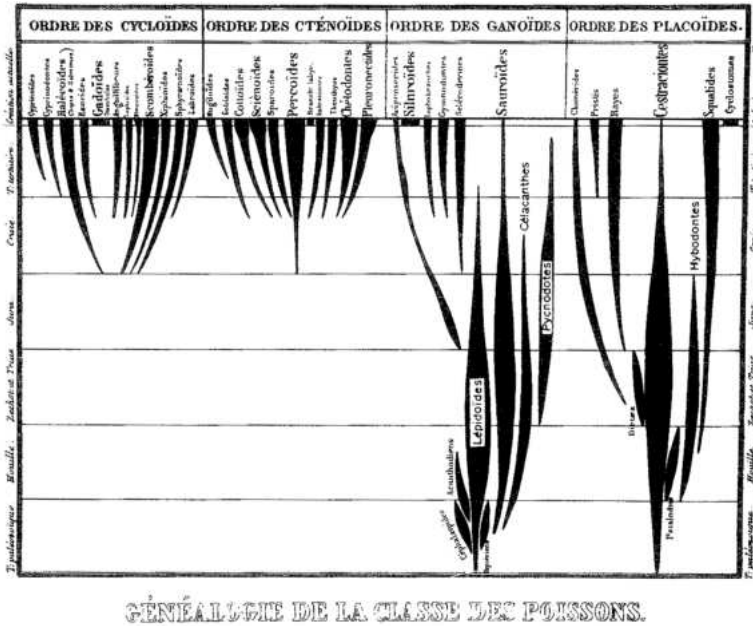


FIGURE 2.64. Un diagramme de branchements, publié par Agassiz en 1844, montrant la généalogie des classes de poissons. D'après Agassiz (1833-1844), Recherches sur les Poissons Fossiles, vol. 1 (Neuchatel), planche p. 170.

phylétiques, les scientifiques ont commencé à penser différemment aux groupes. Interrogés, « qu'est-ce qu'un groupe ? » ils ont commencé à répondre : « une branche d'arbre phylétique. » Poussés vers la question, « qu'est-ce qu'un arbre phylétique ? », ils pouvaient répondre : « un diagramme des relations phylétiques. » Poussés plus loin par la question, « qu'est-ce qu'une relation phylétique ? » ils pouvaient ajouter : « la proximité par ascendance ». Pour certaines personnes, les réponses semblaient de plus en plus vagues, menant de plus en plus loin vers le domaine théorique, loin des choses pouvant être touchées et observées. Il semble que quelque chose de mal était arrivé aux similitudes et différences tangibles manifestées par des espèces différentes. Où étaient les homologues et les analogues ? Ceux-ci, également, ont été redéfinis sous la théorie de l'évolution. L'homologie est devenue « ressemblance due à l'ascendance commune. » L'analogie est devenue « ressemblance due uniquement à la fonction commune ». Pourtant, les caractères considérés comme homologues pourraient toujours être démontrés comme justification ultime de l'entreprise de la classification évolutionnaire. Et dans la plupart des cas, ce seraient les mêmes caractères homologues, reconnus, vraisemblablement, de la même manière et pour les mêmes raisons. Ils pourraient être touchés et observés aussi clairement que dans les vieux jours de la biologie pré-évolutionnaire. Ainsi s'installa la théorie

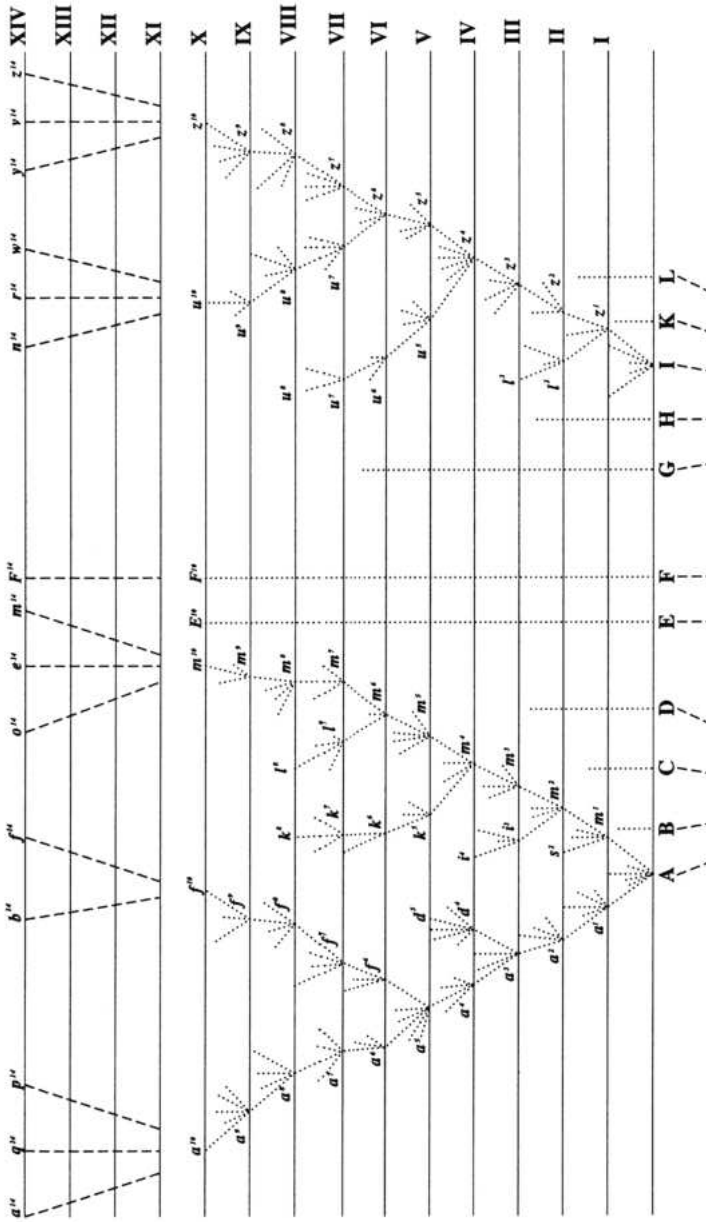


FIGURE 2.65. Un diagramme de branchements publié par Darwin en 1859, montrant le développement successif et la diversification théorique des espèces A-L, à travers les périodes de temps I-XIV. D'après Darwin (1859), planche p. 117.

évolutionniste, quoique difficilement, dans l'entreprise de la classification biologique. Le travail du taxonomiste était toujours de distinguer les caractères homologues des caractères analogues. Mais l'on pouvait penser aux homologues, si on le souhaitait, d'une manière différente — comme indicateurs de l'ascendance commune plutôt que du plan de création. Une fois déterminés, ils pouvaient être utilisés pour construire un arbre phylétique. Une fois construit, un arbre pouvait être disloqué pour en faire une classification. Le seul problème était de savoir où appliquer la hache. Le même arbre pouvait être coupé de différentes manières, ce qui fut souvent le cas.

STABILITÉ DES CLASSIFICATIONS

La stabilité en classification a toujours été souhaitable, mais il y a toujours eu un accord général sur le fait que la stabilité doit céder la place à une véritable avancée scientifique. La théorie de l'évolution était une avancée dont on ne devait pas refuser l'entrée au domaine de la classification biologique. Mais elle y est entrée à ses risques et périls, promettant de produire une classification stable fondée sur le principe de la proximité par ascendance. Comme la plupart des régimes révolutionnaires, elle promettait initialement beaucoup, et par la suite ne donna que peu en termes de stabilité. Mais la mise au point de la « Nouvelle Systématique » des années 1930 et 1940 retarda la prise en compte du problème de la stabilité, en mettant l'accent sur l'espèce en tant que véritable unité d'évolution. Pendant cette période, le travail du taxonomiste devint, disait-on, de détecter l'évolution à l'œuvre — par un examen minutieux, et des expérimentations, sur les unités réelles de l'évolution, les espèces évolutives. Dans le contexte de cette vision étroite de l'époque, le problème de la stabilité s'était évaporé ; personne ne s'en souciait vraiment.

Ce n'est qu'après la Seconde Guerre Mondiale que le problème de la stabilité fut examiné sérieusement. À cette époque, la classification évolutionniste, soutenue par les réalisations en apparence impressionnantes de la « Nouvelle Systématique », avait déjà une longue histoire de près de 100 ans. De nombreuses études avaient été menées. De nombreux arbres phylétiques avaient été construits. Et la hache du classificateur s'est abattue sur de nombreux arbres représentant, supposément, l'histoire de nombreux groupes de plantes et d'animaux. Les groupes les plus populaires avaient été étudiés et réétudiés par des générations d'évolutionnistes. Pour ces groupes populaires, il devint possible d'étudier les changements apportés par les générations successives de taxonomistes. Les arbres phylétiques changèrent au fil du temps tout comme, semblerait-il, les techniques de découpage des classificateurs. Les changements ne semblaient pas toujours représenter de véritables avancées scientifiques. Plusieurs scientifiques de pays différents en vinrent indépendamment à cette conclusion. Le régime révolutionnaire de la classification avait un problème et le problème ne disparaissait pas. Il

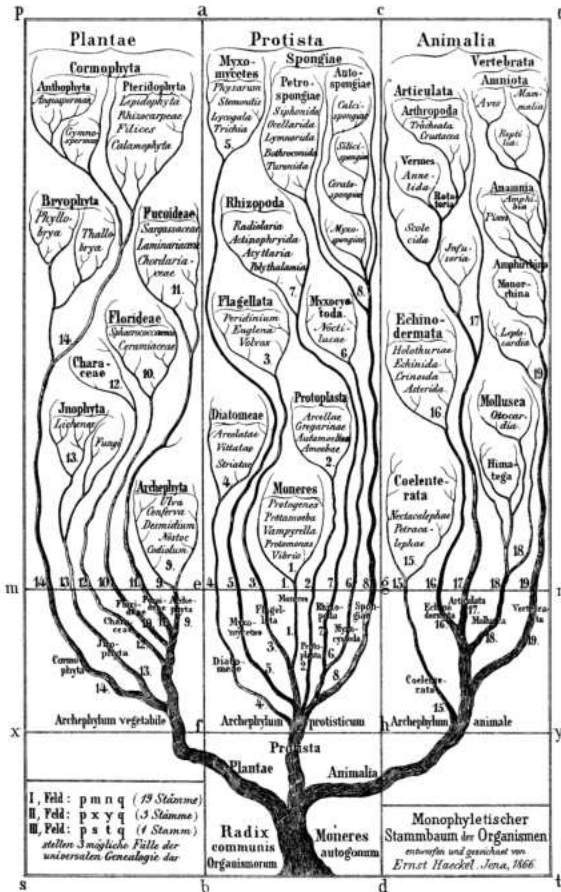


FIGURE 2.66. Un arbre phylétique des tous les organismes. D'après E. Haeckel (1866), Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen (Berlin : Reimer), planche 1.

grandissait.

ÉVOLUTIONNISME

Les diverses tentatives à longueur de livre de réponse à ce problème peuvent être mentionnées ici. L'une des réponses, la mieux représentée et de manière exceptionnelle par Simpson (1961), était d'essayer d'énoncer clairement les principes de la classification évolutive. Le livre de Simpson découle de sa longue expérience et de son expertise bien connue en paléontologie, mais peut-être plus que tout autre chose résume simplement la pratique des 100 dernières années. Ce faisant, son livre a marqué et peut-être hâté la fin de la théorie de l'évolution telle que traditionnellement appliquée à la

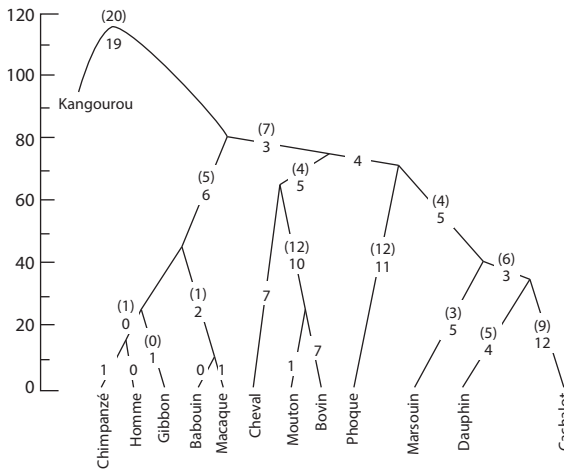


FIGURE 2.67. Un arbre des relations entre 13 mammifères différents, fondé sur la structure moléculaire des protéines (myoglobines). D'après M. Goodman et G.W. Moore (1974), *Phylogeny of hemoglobin*. *Syst. Zool.* 22 :508-32; figure 3, p. 514.

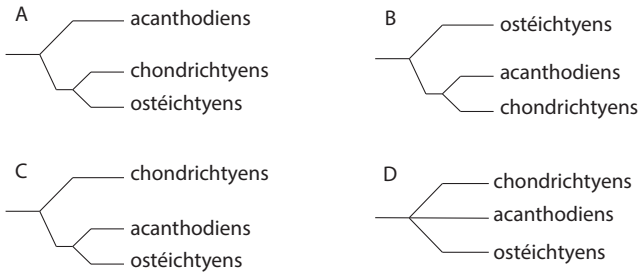


FIGURE 2.68. Cladogrammes alternatifs, montrant les relations possibles entre trois groupes : les acanthodiens (poissons fossiles connus seulement à partir de l'Ère Paléozoïque), les chondrichthyens (chimères, requins et raies) et les ostéichthyens (poissons osseux). D'après R. Miles (1973), *Relationships of acanthodians*. Dans P. H. Greenwood, R. S. Miles, and C. Patterson, eds., *Interrelationships of Fishes*. Supplement no. 1 to the *Zoological Journal of the Linnean Society* (London), 53 :63-103 (New York and London : Academic Press), figure 1, p. 65.

classification. C'était une « Bible » écrite rétrospectivement, pour ainsi dire, vers la fin plutôt qu'au début d'une tradition intellectuelle. Simpson a sans doute rendu un grand service en exposant au grand jour la théorie, telle qu'il était capable de la formuler, là elle pouvait être inspectée et critiquée par le monde entier. Le monde taxonomique ne tarda pas à réagir et, en réagissant, la taxonomie changea d'ère.

TAXONOMIE PRATIQUE

Une autre réponse, la mieux représentée par Blackwelder (1967 ; voir aussi Boyden 1973), soulignait que la théorie évolutionniste de la classification n'est, après tout, qu'une théorie ; et que les taxonomistes feraient mieux de s'en tenir aux faits plutôt que de dépenser leur énergie dans des théories futiles sur les ancêtres et autres. Ce faisant, les taxonomistes produiraient des classifications naturelles, comme ils l'avaient toujours fait par le passé, parce que, si suffisamment de faits étaient disponibles, aucune classification artificielle ne pourrait jamais résulter d'une entreprise taxonomique légitime. L'argument de Blackwelder a, bien sûr, du mérite. Les évolutionnistes ont tendance à considérer leurs interprétations comme des faits plutôt que comme des théories, en particulier en ce qui concerne les arbres phylétiques — surtout si les arbres ont été « documentés » par des « preuves fossiles ». Peut-être qu'aucun évolutionniste n'est allé jusqu'à prétendre que son arbre était complètement factuel, mais de nombreux évolutionnistes prétendaient que leurs arbres étaient aussi proches de la vérité que les preuves disponibles le permettaient, et il est difficile de voir une grande différence entre une revendication et une autre. Il ne fait aucun doute que Blackwelder avait raison de souligner que la taxonomie a un côté pratique, qui a endured, et continuera d'endurer des bouleversements théoriques de temps à autres. Il soutient, en effet, que la taxonomie est une question pratique indépendante de la théorie. Mais son argument laisse sur leur faim ceux qui croient que la taxonomie, et la science en général, impliquent à la fois des faits et des données théoriques et leur interprétation. Blackwelder ne tente pas de réfuter l'idée (par exemple, Popper 1959) que les faits dépendent de la théorie — une idée qui lui semblerait probablement absurde. Les critiques de Blackwelder (et de Boyden) paraissent donc principalement dirigées contre les évolutionnistes — qui étaient nombreux — insensibles à la théorie, à ses usages en science et à ses limites. Mais ni Blackwelder ni Boyden ne développent ces thèmes. Leurs livres ne sont pas des contributions à une théorie générale de la classification, mais se retirent plutôt de la théorie générale et de la théorisation, du moins dans le contexte évolutionnaire traditionnel.

PHÉNÉTIQUE

Une autre réponse, en quelque sorte plus impressionnante — la mieux représentée par Sokal et Sneath (1963 ; voir aussi Jardine et Sibson 1971 ; Sneath et Sokal 1973 ; Clifford et Stephenson 1975) — était une approche mathématique et informatisée, parfois appelée « taxonomie numérique ». Ici elle sera discutée dans son aspect « phénétiq ue », en tant que « taxonomie phénétiq ue ». C'était aussi un mouvement qui s'éloignait de la théorisation évolutionniste. Il mit l'accent sur le problème de « l'affinité naturelle » décelée par les similitudes et les différences réelles. Les spécimens pouvaient être observés et leurs caractères notés. S'ils étaient codés quantitativement, les caractères pouvaient être additionnés et moyennés. Les espèces pouvaient être discriminées et définies quantitativement. Une fois définies, elles pouvaient être comparées, et une valeur numérique

pouvait être calculée pour représenter la similarité entre deux espèces. Par des techniques appropriées, les espèces pouvaient être groupées, les groupes pouvaient être comparés et les valeurs de similarité calculées. En adoptant la stratégie consistant à regrouper les espèces les plus similaires et, par la suite, les groupes les plus similaires, une classification pouvait en résulter.

Les résultats des premiers cas de taxonomie phénétique étaient encourageants, car les groupes formés par ordinateur dans de nombreux cas étaient les mêmes que ceux que les taxonomistes non mathématiciens avaient définis quelques ou plusieurs années auparavant. On espérait que l'ordinateur pourrait un jour prendre le dessus, en préservant les meilleures pratiques de la taxonomie, tout éliminant les pires — en particulier l'arbitraire qui semblait sous-tendre, et parfois dominer, les approches traditionnelles non mathématiques de la classification.

Une des premières procédures de taxonomie phénétique, qui a persisté depuis, consistait à représenter les résultats des analyses phénétiques au moyen d'un diagramme de branchements (figure 2.69) — un diagramme ayant plusieurs propriétés identiques à celles d'un arbre phylétique. Il a été souligné que les arbres phénétiques et les arbres phylétiques ne diffèrent pas vraiment sauf dans la façon dont ils sont interprétés par les humains. Pour un groupe donné, les deux arbres étaient construits à partir de la même base de données : les similarités observées et les différences entre organismes. Mais il fut soutenu qu'un arbre phénétique était une meilleure interprétation, ou du moins plus empirique, des données, parce que mathématiquement exact, et parce qu'il n'encourageait pas ses interprètes à aller au-delà des faits dans le domaine spéculatif de l'histoire évolutionniste. En raison de la répétabilité potentielle des procédures mathématiques, telles que programmées dans l'ordinateur, la taxonomie phénétique offrait une promesse de stabilité ultime. Dites à l'ordinateur comment construire un arbre, et il construira le même arbre à partir des mêmes données maintes et maintes fois. Dites à l'ordinateur comment construire un arbre, et il construira tous les arbres de la même manière. Dites à l'ordinateur comment couper un arbre, et il le coupera de la même manière encore et encore si nécessaire. Dites-lui comment couper un arbre, et il va couper tous les arbres de la même manière. Du moins le semblait-il.

La taxonomie phénétique développa bientôt ses propres problèmes. Et la question que devait poser l'ordinateur (« comment couper l'arbre ? ») fut rarement résolue de manière explicite (figure 2.70). Au lieu de cela, de nouvelles méthodes mathématiques furent conçues pour construire de meilleurs arbres phénétiques. Et bientôt, semblait-il, il y eut plus de permutations de techniques phénétiques qu'il n'y avait jamais eu d'arbres, phénétiques ou autres. Chaque nouvelle technique, bien entendu, avait le potentiel de produire un arbre différent à partir des mêmes données. Et c'est ce qui se passa. Là survint une nouvelle question à poser par l'ordinateur : « quelle est la meilleure procédure pour construire un arbre ? ». Aucune réponse ne vint. Et, faute d'un objectif bien défini, la taxonomie phénétique se perdit dans le labyrinthe de sa propre inventivité technique. Et il en

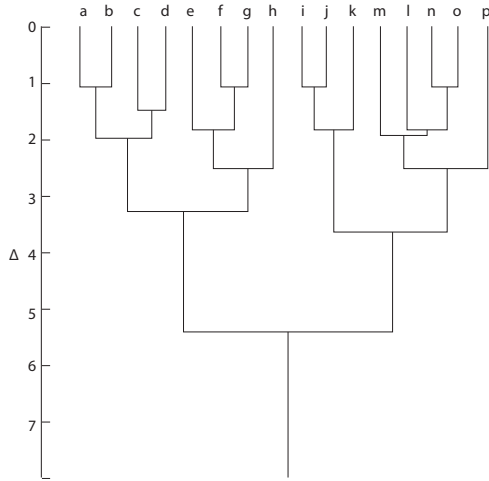


FIGURE 2.69. Un phénogramme montrant le patron de similitude globale entre les espèces a-p. L'ordonnée, en unités 0-7, est une échelle de similarité décroissante. D'après Sneath et Sokal (1973), figure 5-7, p. 231.

demeure ainsi, à l'avenir très incertain.

Quelles que soient leurs autres réalisations théoriques, les taxonomistes évolutionnistes et phénétiques ont prouvé qu'un diagramme de branchements était utile ou au moins intéressant — d'au moins deux façons. En effet, on pourrait soutenir qu'un accomplissement majeur de la taxonomie évolutionniste fut l'invention du diagramme de branchements et de son utilisation subséquentement répandue, avec ou sans succès, pour dépeindre la proximité par ascendance. De même, on peut dire qu'un accomplissement majeur de la taxonomie phénétique fut l'utilisation du diagramme de branchements pour représenter non pas la proximité par ascendance mais la proximité de relation phénétique (similitude « globale »). En conséquence, il est devenu possible de voir le diagramme de branchements d'une manière plus générale : comme un dispositif pour représenter la proximité (la similarité générale d'un groupe — qu'elle soit phylétique, phénétique ou autre). Soudainement, le diagramme de branchements a pris une nouvelle signification, indépendante de la théorie de l'évolution ou phénétique. Et il est devenu possible d'explorer le problème de la stabilité à un niveau nouveau et plus général en étudiant la relation entre le diagramme de branchements et la classification, indépendamment de toute affirmation ou préconception sur la nature de la proximité (similarité générale de groupe). Cette possibilité n'a été exploitée qu'après une autre réponse, et peut-être plus importante, au problème de stabilité.

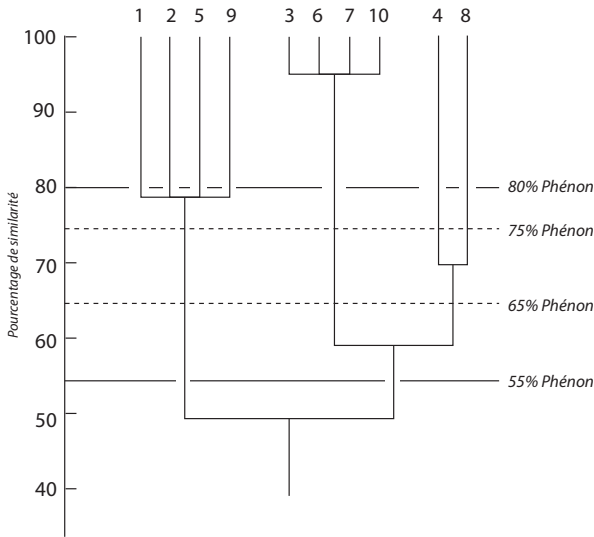


FIGURE 2.70. Un phénogramme qui, selon Sokal et Sneath, doit être coupé en morceaux (phénons) en traçant des lignes horizontales. Leur légende se lit comme suit : « Dendrogramme pour illustrer la formation de phénons (explication dans le texte) ». Leur texte se lit comme suit : « Un exemple de la délimitation des phénons est montré sur la figure [2.70]. Tracer une ligne horizontale à travers le dendrogramme à une valeur de similarité de 75% créé quatre 75-phénons, 1, 2, 5, 9; 3, 6, 7, 10; 4; et 8 ... Une deuxième ligne de phénons à 65% forme trois 65-phénons. L'avantage des phénons est qu'il est évident qu'ils sont des groupes arbitraires et relatifs. Ce n'est pas le cas du schéma nomenclatural linnéen. Si un investigateur a estimé que les taxons de la figure [2.70] devraient être divisés en deux groupes au lieu de trois, la ligne de phénon devrait être tracée à une valeur de similarité entre 50% et 60%; ou bien l'on pourrait sentir que les deux lignes de phénon étaient trop rapprochées et ne résumaient pas très bien les relations principales, à la suite de quoi il pourrait tracer la ligne au niveau 80%. » D'après Sokal et Sneath (1963), figure 9-1 et pp. 251-53.

PHYLÉTIQUE

Relations Cette réponse est la mieux représentée par Hennig (1950, 1966; voir aussi Crowson 1970; et, dans une certaine mesure, Ross 1974), bien que ses éléments de base avaient été clairement énoncés depuis de nombreuses années (Mitchell 1901, Rosa 1918, 1931). Hennig était préoccupé par l'inadéquation apparente de la théorie de l'évolution appliquée à la classification. Contrairement à Blackwelder ou Sokal et Sneath, il n'a pas fui l'inadéquation ni n'a proposé une alternative au système évolutionniste, ou phylogénétique. Il se confronta à l'inadéquation et essaya de la rectifier dans son propre contexte. Sa cause fondamentale, observa-t-il, était l'ambiguïté du concept d'« affinité naturelle » qui, dans le contexte de l'évolution, signifie « proximité par ascendance » ou « ascendance commune ». Il reconnaissait que tous les organismes pouvaient

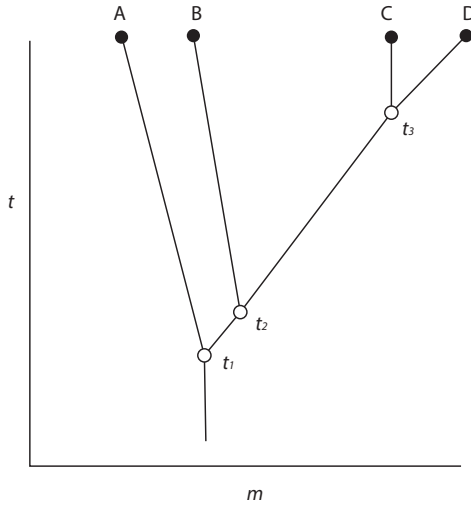


FIGURE 2.71. Un arbre phylétique illustrant le concept d'Hennig des relations entre quatre espèces hypothétiques (A, B, C, D); t est le temps, et m est une mesure de la similitude globale. Les espèces C et D sont plus étroitement liées les unes aux autres qu'aux espèces A et B. L'espèce B est plus étroitement liée aux espèces C et D qu'à l'espèce A. D'après Brundin (1966), figure 3, p. 16.

raisonnablement être considérés comme liés par l'ascendance commune. Il conclut, en conséquence, que l'« ascendance commune » en elle-même est insuffisante pour définir un concept utile de relation phylétique (dans le sens de la similarité générale de groupe). Par conséquent, il définissait la relation phylétique sans ambiguïté, et plus restrictivement, comme un degré d'ascendance commune, de sorte qu'une espèce C est plus étroitement apparentée à une espèce D qu'à une espèce B ou A, si C et D ont un ancêtre commun qui n'est pas également un ancêtre de B ou A (figure 2.71). Immédiatement, une grande partie de la taxonomie évolutionnaire passée devint plus nette. Il devenait possible de distinguer les arbres phylétiques précis des ambigus, et les assertions de relations de parentés précises des ambigües. Et il était immédiatement évident qu'une grande partie de la « meilleure » taxonomie évolutionnaire était interprétable selon la définition de relation de parenté d'Hennig — qui expliquait rétrospectivement, peut-être, pourquoi la « meilleure » taxonomie évolutionnaire avait été ainsi jugée.

Monophylie Son concept de relation de parenté amena Hennig à examiner d'autres concepts de taxonomie évolutionniste, par exemple le concept de monophylie. Dans le contexte de la taxonomie évolutive, un groupe était dit « naturel » ou « monophylétique » si l'on croyait que ses espèces incluses avaient un ancêtre commun. Il souligna que tout groupe est « monophylétique » selon cette définition. Il a par conséquent défini

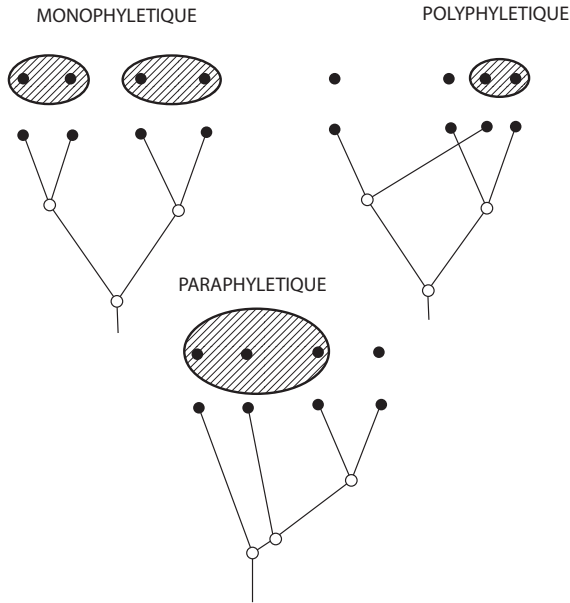


FIGURE 2.72. Diagrammes illustrant le concept de monophylie d'Hennig. Les points noirs représentent des espèces; les cercles, des ancêtres communs. Les espèces d'un groupe monophylétique ont un ancêtre commun exclusif. Les groupes non-monophylétiques peuvent être soit paraphylétiques (fondés sur la symlésiomorphie) ou polyphylétiques (fondés sur la convergence). Modifié d'après Hennig (1969), figure 1, p. 18.

le concept sans ambiguïté, et de manière plus restrictive, de telle sorte qu'un groupe est « monophylétique » si ses espèces incluses ont un ancêtre en commun exclusivement (figure 2.72). Il est donc devenu possible d'exiger que l'arbre phylétique, quelle que soit sa forme, donne des groupes conformes à ce critère général et non ambigu de monophylie. Et il était immédiatement évident que de nombreux groupes des groupes « les mieux fondés » dans la classification évolutive existante se conformaient à ce critère — ce qui expliquait rétrospectivement, peut-être, que les groupes « les mieux fondés » avaient été ainsi jugés.

Synapomorphie Hennig considéra également la nature de la preuve de la relation de parenté, et il conclut que seuls les caractères avancés partagés, ou dérivés, qu'il appelait « synapomorphies », constituent des preuves (figure 2.73). Le concept de synapomorphie était sans ambiguïté et plus restrictif par rapport au concept traditionnel d'homologie, qu'il remplaçait dans le système d'Hennig; car toutes les ressemblances homologues peuvent être considérées comme des synapomorphies à un niveau ou un autre de relations phylétiques. Il est donc devenu possible d'examiner, en tenant compte du concept de synapomorphie, les « preuves » de la

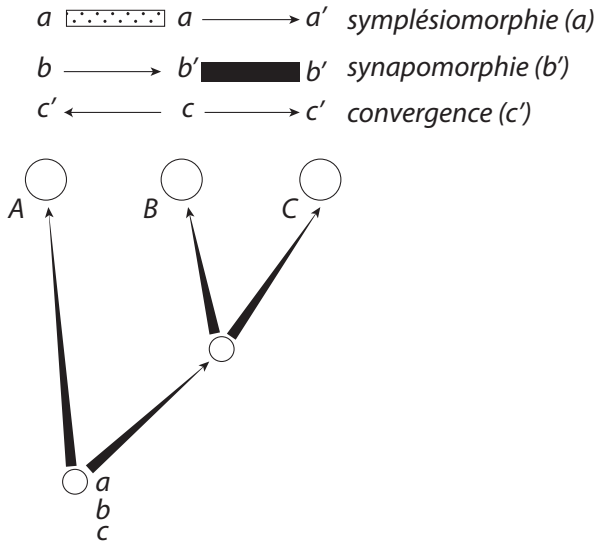


FIGURE 2.73. Diagramme illustrant le concept de ressemblance d'Hennig, qui peut être divisé en synapomorphie, symplesiomorphie et convergence. A, B, C sont des espèces ; a, b, c sont des caractères qui évoluent dans le temps en caractères dérivés a' , b' , c' . D'après Hennig (1966), figure 44, p. 147.

relation de parenté — les homologies — accumulées au cours de l'histoire de la taxonomie évolutionnaire. Certaines de ces « preuves » ont été immédiatement reconnues comme n'étant pas constituées de caractères dérivés partagés (« synapomorphies »), mais plutôt de caractères primitifs partagés (« symplesiomorphies »), qui sont en réalité des synapomorphies associées au mauvais niveau de relation. Un exemple peut illustrer ce point : le chimpanzé et l'orang-outan, qui ont plus de poils que les humains, ne sont donc pas plus proches entre eux qu'ils ne le sont des humains, car la présence de cheveux est la preuve que toutes les trois espèces sont des mammifères ; ce qui peut sembler être une ressemblance homologue entre le chimpanzé et l'orang-outan est symplesiomorphique, c.-à-d. la rétention d'un caractère primitif de mammifère — une synapomorphie des mammifères. Mais il était aussi immédiatement évident qu'une grande partie des « meilleures », ou « plus importantes », preuves était constituée de synapomorphies — ce qui expliquait rétrospectivement, peut-être, pourquoi les « meilleures » preuves avaient été ainsi jugées.

Les concepts de relation de parenté, de monophylie et de synapomorphie de Hennig semblaient initialement constituer une critique puissante et révolutionnaire de la taxonomie évolutionniste traditionnelle, du moins telle qu'elle était présentée dans le résumé de Simpson. Mais à bien des égards, les concepts de Hennig — contrairement à ceux de Simpson — permettaient une compréhension plus profonde et plus critique des efforts

taxonomiques passés, en particulier pourquoi certains réussissaient mieux ou étaient plus convaincants que d'autres. La critique d'Hennig commença donc à ressembler à un manifeste révolutionnaire, et plus à une présentation incisive du meilleur de la pratique et de la théorie taxonomique passées. En effet, elle apparaît maintenant comme une tentative, plutôt couronnée de succès, de resserrer toute la structure théorique de la taxonomie évolutionnaire. Et la question qui se pose est de savoir si la vision vraiment la plus traditionnelle est celle de Simpson ou d'Hennig.

Cladogrammes Une caractéristique unique des concepts de Hennig est qu'ils sont en grande partie compréhensibles et, en fait, définissables uniquement en référence à un diagramme de branchements, qui joue également un rôle dans la spécification de la nature de la classification telle qu'il la comprend. En effet, il recommande que le degré d'ascendance commune soit la seule et unique similarité générale du groupe. En d'autres termes, tous les taxons devraient être des groupes monophylétiques (figure 2.74). Parce que tous les groupes monophylétiques peuvent être spécifiés dans la structure d'un arbre phylétique, tout ce qu'une classification peut faire est de refléter cette structure, en partie ou complètement. Ce concept de classification, et sa relation avec un arbre phylétique, a souvent été mal compris, peut-être même parfois par Hennig lui-même. L'idée, en effet, est qu'un arbre à proprement parler phylétique ne nécessite aucun découpage pour être converti en classification. Conceptuellement, par conséquent, cet arbre diffère de l'arbre traditionnel de la taxonomie évolutionnaire.

L'idée d'un arbre phylétique — qui ne nécessite pas de découpage pour être converti en classification — semble avoir été le fruit d'une expérience de la pratique taxonomique d'Hennig, comme cela semble être également le cas pour Mitchell et Rosa. Ni Hennig, ni Mitchell, ni Rosa n'ont développé l'idée dans sa pleine généralité, et il y a une certaine incohérence dans les diagrammes de Hennig (par exemple, 1966 : figure 15). En tout cas, les critiques d'Hennig, sentant la nature apparemment nouvelle et unique de son arbre phylétique, l'ont étiqueté en tant que « cladogramme », et les idées de Hennig dans leur ensemble comme « cladisme ». Ces termes étaient malheureusement destinés à avoir une signification explicitement évolutive se rapportant aux embranchements réels, ou événements de spéciation, de la phylogénie. Bien que de tels événements soient une conséquence des diagrammes d'Hennig, ils sont une conséquence, également, des arbres phénétiques, qui pourraient, ainsi, être considérés comme des cladogrammes dans ce sens. Le terme « cladistique » s'appliquerait également à une classification conçue pour refléter la structure de ramification d'un arbre phénétique, car l'arbre phénétique habituel est semblable à celui d'Hennig en ce qu'il ne nécessite pas de découpage pour être converti en classification. En effet, les taxonomistes phénétiques en sont venus à considérer leurs arbres phénétiques comme des « classifications », car les arbres eux-mêmes spécifient tous les groupes qui, du point de vue phénétique, pourraient légitimement être reconnus comme taxons (figure 2.75).

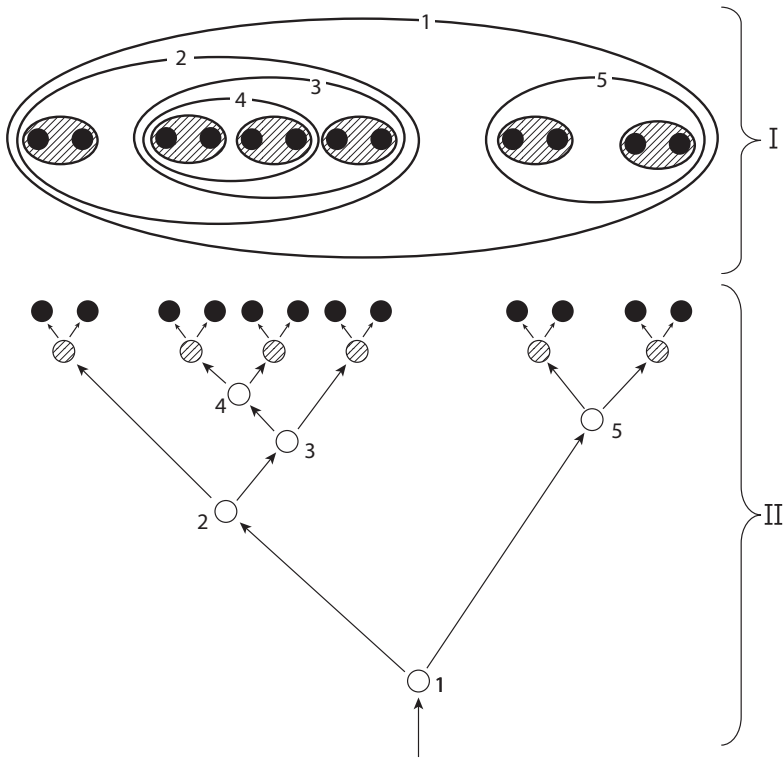


FIGURE 2.74. Diagramme illustrant le concept d'Hennig de la relation entre un arbre phylétique et les taxons d'une classification. II.1-5 sont des ancêtres hypothétiques dont les espèces descendantes (points noirs) forment des groupes monophylétiques I.1-5. D'après Hennig (1966), figure 18, p. 71.

Patrons de synapomorphies La majorité des groupes monophylétiques spécifiés par les types d'arbres d'Hennig (cladogrammes) pourraient être considérés comme évolutifs, reflétant des événements de spéciation réels — ramifications du processus historique. Et il pourrait en être ainsi des groupes spécifiés par des arbres phénétiques. Mais *tous* les groupes d'Hennig correspondent par *définition* à des patrons de synapomorphies. En effet, les arbres d'Hennig sont fréquemment appelés schémas de synapomorphies. Le concept de « patrons dans le patron » semble donc être une généralisation empirique largement indépendante de la théorie évolutionnaire, mais, bien sûr, compatible avec la théorie de l'évolution et interprétable en référence à celle-ci. Le concept repose sur la même base empirique que tous les autres systèmes taxonomiques (similitudes observées et différences d'organismes). Mais le concept n'est pas totalement indépendant de la théorie évolutionnaire, car l'un de ses éléments de base (la nature de la preuve) est la synapomorphie, ou caractère dérivé

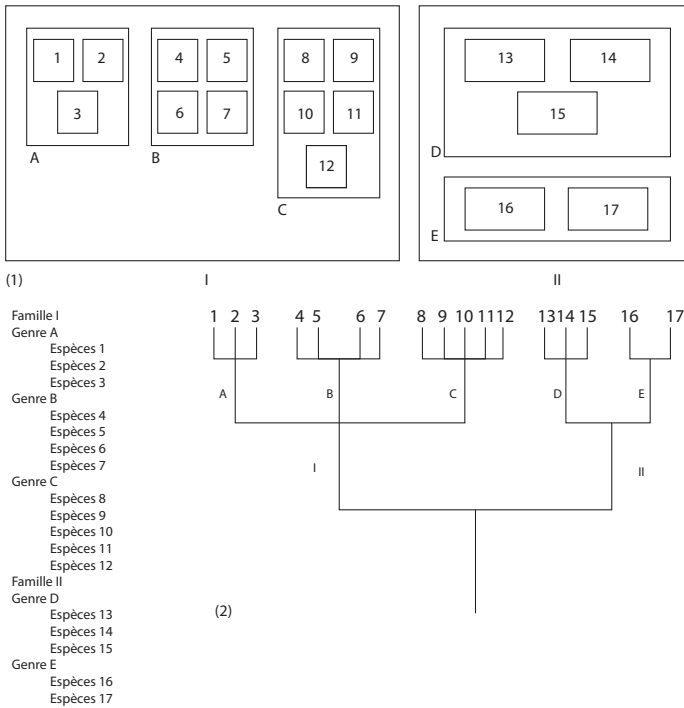


FIGURE 2.75. Un phénogramme considéré comme une classification par Heywood. Sa légende se lit comme suit : « Deux formes de présentation de la même classification hiérarchique de deux familles, cinq genres et dix-sept espèces énumérés : (1) un arrangement en emboîtement, (2) un phénogramme semblable à un arbre. » D'après After V. H. Heywood (1973), *Chemosystematics-an artificial discipline*. In G. Bendz and J. Santesson, eds., *Chemistry in Botanical Classification*, pp. 41-54 (London and New York : Academie Press) ; figure 1, p. 46.

partagé. Les autres éléments de base, à savoir la relation (ce qui est mis en évidence) et la monophylie (ce qui est résolu), ne sont définissables que par référence au diagramme de branchement, et ne portent aucune connotation évolutionnaire nécessaire. En effet le concept de synapomorphie peut être strictement défini comme un élément de patron — une unité de résolution, pour ainsi dire. Si c'est le cas, le système de Hennig serait compréhensible non seulement comme la théorie de la taxonomie « phylétique », mais comme la théorie générale de la taxonomie de n'importe quelle sorte. Les propriétés générales du système de Hennig — les éléments de base et leurs interrelations logiques telles qu'affichées par le diagramme de branchements — sont, peut-être, les propriétés les plus intéressants de ce système.

Arbres et Classification La relation entre arbre phylétique et classification a traditionnellement été conçue comme une relation entre un continuum temporel (l'arbre) qui est « connu » dans une certaine mesure (figure 2.76), et une hiérarchie de taxons discontinus à construire sur la base de ce qui est « connu ». Le problème de la construction d'une classification a traditionnellement été conçu comme impliquant la division (découpage) d'un continuum temporel en morceaux discrets (taxons). La façon dont la division est effectuée a toujours été considérée comme impliquant un certain arbitraire (dans l'application de la hache). Le diagramme de branchements d'Hennig, différent d'un arbre phylétique traditionnel, n'est ni plus ni moins continu que la classification qui reflète sa structure. Il est donc d'intérêt général de déterminer si le type de diagramme de branchements d'Hennig est une représentation plus appropriée de l'information concernant les relations de parenté (groupes de similarité générale quelconque) que l'arbre traditionnel — qu'il soit phylétique, phénétique ou autre. Ce sujet sera examiné plus en détail ci-après. Mais on peut mentionner ici que la conception traditionnelle de l'arbre en tant que continuum temporel a probablement été la cause première, peut-être totalement inutile, de la plupart de l'aspect arbitraire dans les classifications passées. Si c'est le cas, le type d'arbre d'Hennig, ou cladogramme, détient la clé d'une solution générale au problème de stabilité.

Arbres et Cladogrammes Certaines différences entre un arbre phylétique traditionnel et un schéma de synapomorphie peuvent être évaluées en référence aux figures 2.77 à 2.80. Supposons qu'une phylogénie réelle soit illustrée dans la figure 2.77, et qu'elle a été échantillonnée par la collecte de spécimens, et la découverte de 13 espèces pouvant être diagnostiquées (fossiles et actuelles), à quatre moments différents, A, B, C et D. Un schéma de synapomorphie pour les 13 espèces, s'il pouvait être construit dans tous ses détails, serait celui de la figure 2.78 (un arbre phénétique construit pour 13 espèces aurait la même forme générale, avec les 13 espèces aurait la même forme générale, avec les 13 espèces en positions terminales sur l'arbre). Le schéma (figure 2.78) peut être absolument correct dans ce qu'il dit des « patrons dans le patron » de synapomorphie. Mais le schéma n'a pas besoin de, et dans ce cas hypothétique ne peut pas, être correct dans l'estimation de la ramification réelle qui a eu lieu. Le schéma surestime le nombre de points de branchement de 240 pour cent et n'indique pas en soi quels points sont des artéfacts au sens historique. Vu comme un schéma de synapomorphie, le diagramme peut être supposé correct. Considéré comme un arbre phylétique, le diagramme peut être considéré comme approximant, à un degré ou à un autre, une réalité historique inconnue (le « connu » étant dans ce cas hypothétique celui de la figure 2.77).

Le schéma (figure 2.78) inclut 13 espèces (1-13) et 12 points de ramification (a-l). La signification de chaque branche est que les espèces distales ont une ressemblance synapomorphique. Les espèces (8, 13) distales du point I, par exemple, présentent probablement certains caractères dérivés partagés seulement entre elles. Considéré simplement comme un

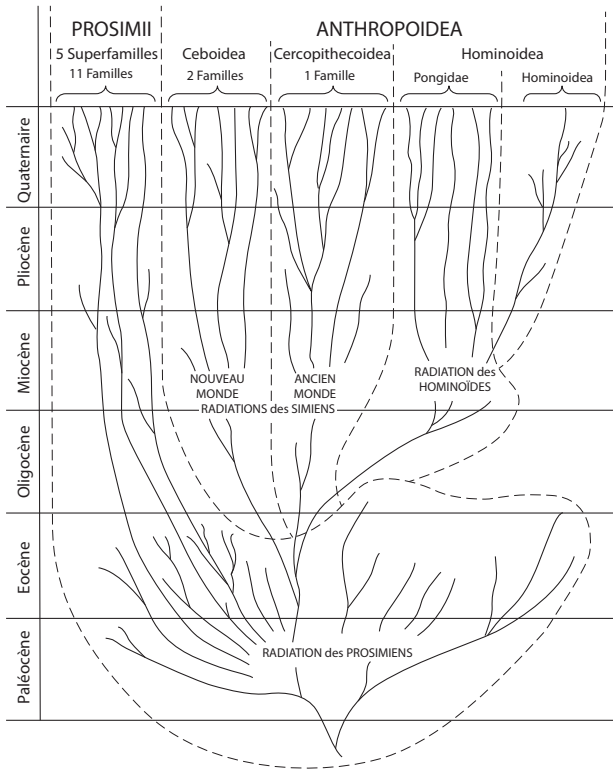


FIGURE 2.76. Un arbre phylétique décrit comme un continuum (lignes pleines), arbitrairement divisé (lignes pointillées) en deux groupes principaux (Prosimii et Anthropoidea) qui sont reconnus comme taxons. D'après Simpson (1961), figure 28, p. 213.

schéma de synapomorphie, le diagramme n'a pas plus de sens que ce qui précède. Considéré comme un arbre traditionnel, le diagramme a une signification *supplémentaire* : chaque point de branchement représente un évènement historique (une spéciation). Bien que la différence réside principalement dans le point de vue, la différence sera soulignée dans ce qui suit en distinguant deux types de diagrammes : les cladogrammes (par exemple, un schéma de synapomorphie) et les arbres (par exemple, un arbre traditionnel) :

Cladogramme : point de ramification = ressemblance de synapomorphie

Arbre : point de ramification = ressemblance de synapomorphie + évènement de spéciation

On peut supposer qu'un cladogramme, s'il est construit correctement et dans son ensemble, inclut dans sa structure de branchement tous les

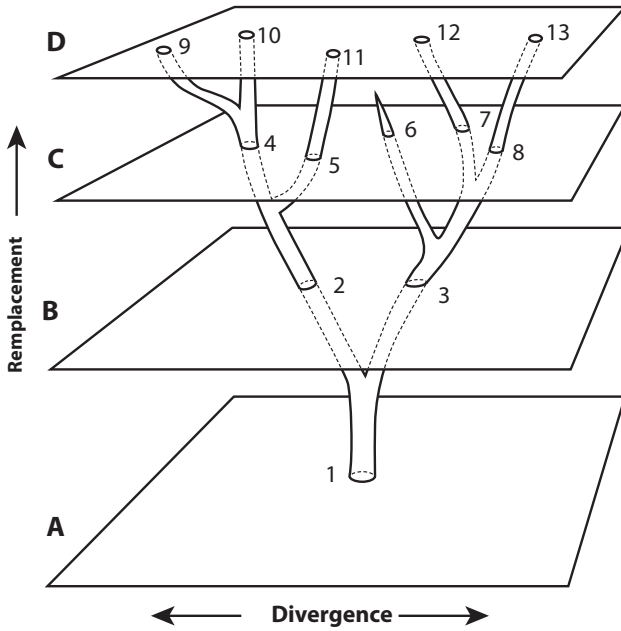


FIGURE 2.77. Histoire réelle supposée d'un groupe d'espèces évoluant dans le temps (axe vertical), connue à partir d'échantillons de spécimens à quatre niveaux temporels différents (A, B, C, D). Les spécimens comprennent 13 échantillons, chacun définissable et identifiable en tant qu'espèce par l'observation de ses caractères. D'après N. D. Newell (1956), Fossil populations. In P.C. Sylvester-Bradley, ed., *The Species Concept in Paleontology*, pp. 63-82 (London : Systematics Association, pub. no. 2) ; figure 2, p. 68.

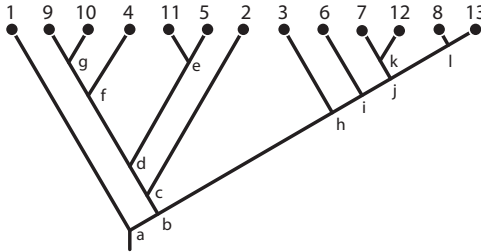


FIGURE 2.78. Un cladogramme pour les espèces 1 à 13, dérivé de la figure 2.77 ; a-l sont des points de branchement.

points de ramification (événement de spéciation) de la phylogénie réelle, ou histoire évolutive, de ses espèces. Les spéciations de la figure 2.77, par exemple, sont incluses dans la figure 2.78 en tant que points b, d, g, i et j. On peut supposer aussi qu'un cladogramme peut inclure des points de ramification supplémentaires, qui seraient des artéfacts dans un

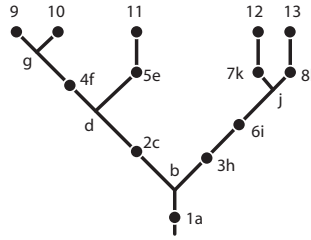


FIGURE 2.79. Un arbre de premier ordre, dérivé du cladogramme de la figure 2.78.

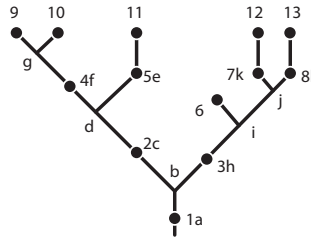


FIGURE 2.80. Un arbre de second ordre, dérivé de l'arbre de premier ordre de la figure 2.79.

contexte historique. Les points supplémentaires représenteraient fidèlement la ressemblance synapomorphique, mais ils ne représenteraient pas les spéciations. Le cladogramme peut néanmoins être considéré comme un point de départ pour arriver à un arbre précis — une meilleure estimation de l'histoire réelle. Tout ce qui est nécessaire pour convertir un cladogramme en un arbre précis est d'éliminer les points de ramification artificiels.

L'élimination d'un point de ramification peut être effectuée si une espèce donnée est retirée de sa position terminale et placée à un point de ramification. Par exemple, le point de ramification peut être éliminé en plaçant l'espèce 1 au point de ramification. L'élimination d'un point de ramification peut être réalisé, en effet, en réduisant la longueur de la ligne s'étendant du point a à l'espèce 1 jusqu'à ce que l'espèce 1 et le point a coïncident. Dans un contexte historique, placer l'espèce 1 au point de ramification a désigné l'espèce 1 comme l'ancêtre des espèces 2-13. L'élimination des points de ramification d'un cladogramme équivaut donc à désigner les espèces comme ancêtres. Et un cladogramme, par conséquent, est un diagramme de branchement dans lequel aucun ancêtre n'est désigné.

La désignation des ancêtres peut impliquer un ou plusieurs critères, tels que : (1) l'ancêtre devrait être une espèce, plutôt qu'un groupe d'espèce ; (2) l'ancêtre ne devrait être connu que dans le registre fossile. Il est possible de désigner des groupes comme des ancêtres, mais cette possibilité n'est pas nécessaire pour cet exemple, dans lequel tous les ancêtres sont en fait des espèces. Qu'un ancêtre ne soit connu que du registre fossile découle du fait que tout point de ramification impliqué par deux espèces contemporaine

ne sera pas éliminé par la découverte de spécimens fossiles de l'une ou l'autre espèce. Dans tous les cas, la liste des critères ci-dessus n'est pas définitive ; elle suggère plutôt certains critères qui permettraient de désigner les ancêtres en référence à l'exemple hypothétique de la figure 2.78. En tenant compte des critères ci-dessus, tous les « ancêtres possibles » peuvent être désignés, et le cladogramme (figure 2.78) peut être transformé en arbre (figure 2.79). Cet arbre est une approximation de premier ordre de la réalité historique vraie (figure 2.77), car il n'élude que le nombre minimum d'événements de spéciation, représentés par des points de branchement. Le nombre minimum peut être calculé indépendamment en comptant le nombre maximum d'espèces contemporaines (5 dans ce cas) et en en soustrayant une ; si toutes les espèces sont contemporaines, ce qui serait vrai si toutes les espèces étaient des espèces récentes, ou si toutes les espèces étaient des espèces fossiles du même horizon temporel, le nombre minimum et le nombre maximum sont les mêmes, un de moins que le nombre d'espèces.

L'approximation de premier ordre définit une limite (minimum) au nombre de points de points de branchement ; le cladogramme définit l'autre limite (maximum). À condition que le cladogramme reflète correctement les « patrons dans le patron » de synapomorphies ; la réalité historique vraie (figure 2.77) doit être décrite soit par les figures 2.78 ou 2.79, soit quelque part entre les figures 2.78 et 2.79. Une approximation de premier ordre (figure 2.79) a été dérivée du cladogramme (figure 2.78) par un processus de désignation de « tous les ancêtres possibles ». Une approximation de second ordre peut être obtenue en rejetant un ou plusieurs des « ancêtres possibles », s'il y a des arguments pour le faire.

Le rejet d'« ancêtres possibles » peut impliquer des critères tels que : (1) un ancêtre doit être primitif (par rapport à tous les descendants supposés) pour tous les caractères connus ; (2) un ancêtre doit apparaître plus tôt que ses descendants. Ne pas satisfaire à l'un ou l'autre critère pourrait être considéré comme un motif de rejet. Appliqués correctement à la figure 2.79, ces critères sont suffisant pour rejeter l'espèce 6 comme « ancêtre possible » (l'espèce 6 n'est pas primitive pour tous les caractères ; en tout état de cause, l'espèce 6 est contemporaine des espèces 7 et 8). L'approximation de second ordre peut ainsi être obtenue (figure 2.80).

Les arbres peuvent donc être classés comme des arbres de premier ordre ou de second ordre :

Arbre : point de ramification = synapomorphie de ressemblance + événement de spéciation

- A. Arbre de premier ordre : tout « ancêtre possible » désigné (le minimum de spéciations)
- B. Arbre de second ordre : tout ancêtre rejetable qui a été rejeté (estimation finale des spéciations).

Le fait qu'un arbre de premier ordre ou du second ordre puisse être conçu ne signifie pas que l'arbre soit correct, même si dans ce cas la figure 2.80 reproduit exactement les branchements de la réalité hypothétique

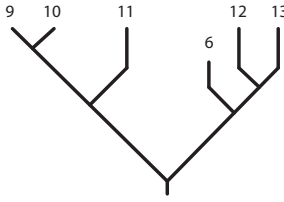


FIGURE 2.81. Un arbre idéal (arbre de troisième ordre), dérivé de l'arbre de second ordre de la figure 2.80.

(figure 2.77). Cela signifie seulement que, si le schéma de synapomorphie est correct, une approximation correcte pourrait être obtenue par un processus en deux étapes. Mais le processus en deux étapes ne garantit pas un résultat correct même si le processus est correctement appliqué à un schéma de synapomorphie correct. Tout ce que l'on peut dire du processus, c'est que son résultat est à peu près aussi proche de la réalité que le permettent les preuves et les méthodes disponibles. Mais proche à quel point ? Si la figure 2.77 n'était pas disponible, comment évaluer la vérité de la figure 2.80 ? Y a-t-il vraiment cinq points de ramification ? Ne serait-ce pas plutôt six, sept, huit ou même douze ? La faiblesse du processus réside dans la seconde étape : rejeter les « ancêtre possibles ». Est-ce qu'assez a été rejeté ? Le rejet nécessite des informations pouvant être considérées par rapport à un ensemble de critères. Même si les critères peuvent être solides, les informations disponibles peuvent être insuffisantes. Y a-t-il un moyen de tester si l'information est suffisante ? Est-ce que trop d'« ancêtres possibles » ont été rejetés ? Les critères sont-ils adéquats pour le rejet ? Ces questions seront examinées dans le prochain chapitre, car elles ne permettent pas de clarifier la nature des cladogrammes, des arbres, ou de la classification, les sujets actuellement abordés.

La distinction établie ici entre un cladogramme et un arbre est une distinction sur laquelle Hennig n'a pas insisté. Mais il a insisté sur le fait qu'un cladogramme, en tant que résumé des « patrons dans le patron » de synapomorphies, est d'une importance fondamentale pour la théorisation de l'évolution (voir ci-dessus) et pour la classification (voir ci-dessous). Son importance comme base pour les deux, mais surtout pour la classification, découle de ses propriétés structurelles et, finalement, de ce que ses propriétés structurelles représentent : les « patrons dans le patron » observés. Contrairement à un arbre traditionnel (par exemple les figures 2.66 et 2.76), le cladogramme n'est pas un continuum temporel, dans lequel une espèce doit être séparée d'une autre, et un groupe d'un autre, de façon arbitraire, d'une manière analogue à la coupe d'un arbre en sections de tronc et de branches. Comme indiqué, cependant, un cladogramme peut servir de base pour estimer une réalité historique en deux étapes. Une troisième étape peut être ajoutée : la transformation de l'arbre de second ordre (figure 2.80) en un arbre de troisième ordre, un continuum temporel non perturbé par des discontinuités d'échantillonnage (figure 2.81).

Arbres idéaux Un continuum aussi imperturbé est, bien sûr, l'arbre idéal de l'évolutionniste traditionnel, car il s'agit de l'estimation ultime de la réalité historique. Et, pour cet exemple, il l'est — comme le montre la comparaison des figures 2.77 et 2.81. Pour le taxonomiste évolutionnaire, c'est le type de concept que l'on s'efforce d'atteindre avant de construire une classification, car c'est le meilleur type de concept en accord avec cette vision sur lequel baser la classification. Et selon cette croyance, le seul obstacle à une classification stable — aussi stable que puisse l'être la classification — est le manque d'informations nécessaires pour parvenir à un véritable concept du continuum historique dans son état naturel imperturbé.

Le mérite de Hennig est d'avoir indiqué que l'arbre idéal (figure 2.81) est en réalité un concept dérivé d'un cladogramme (figure 2.78); que l'arbre idéal, bien qu'il nécessite plus d'information et de critères accessoires (le processus en trois étapes) que le cladogramme, masque en réalité les informations résumées par le cladogramme et les bases empiriques de ce dernier; que l'arbre idéal est sujet à une mauvaise compréhension chronique de si l'information est suffisante (voir plus haut); et que, en tant que base pour la classification, l'arbre idéal est inférieur au cladogramme, car l'arbre idéal impose une exigence supplémentaire en invitant le taxonomiste à effectuer des actions arbitraires (couper l'arbre).

Bien qu'Hennig ait indiqué ces propriétés des cladogrammes, il n'a peut-être pas anticipé leur importance. D'autres auteurs commentant son travail ont considéré l'arbre idéal comme la base idéale pour la classification au sens de Hennig (figure 2.82). Griffiths (1974), par exemple, a proposé de couper l'arbre idéal de manière non arbitraire, non pas en coupant les branches, mais en passant par les points de ramification. Cette proposition a été largement discutée (par exemple par Mayr 1974:109) et la conséquence a été que, selon ce point de vue, une espèce ancestrale cesse d'exister une fois divisée en deux ou plus d'espèces descendantes (figure 2.82a). Cette proposition, appliquée aux figures 2.77 à 2.81, signifierait que les espèces 5, 7 et 8 ne sont pas des espèces « réelles » — une conclusion qui peut être intéressante d'un point de vue théorique, mais qui contredit la détermination empirique précédente selon laquelle 5, 7 et 8 existent. La conclusion dépend d'un résultat correct du processus en trois étapes de la construction des arbres idéaux. Fait intéressant, le résultat peut être incorrect, et la conclusion fautive, même si le cladogramme à partir duquel l'arbre finalement dérivé est absolument correct dans les schémas de synapomorphies. Quel est donc l'intérêt d'imposer une conclusion qui peut être fautive sur la base empirique de la conclusion — modifier les données pour les adapter à la théorie? Le seul objectif serait la cohérence dans l'utilisation de l'arbre idéal. Mais l'arbre idéal n'a pas du tout besoin d'être utilisé.

Considéré comme base pour former des groupes (figure 2.82b), l'arbre idéal, même s'il est coupé à des points de branchements, produit un ou plusieurs des mêmes groupes que le cladogramme (voir ci-après). En tout état de cause, l'arbre idéal ne produit aucun groupe différent de

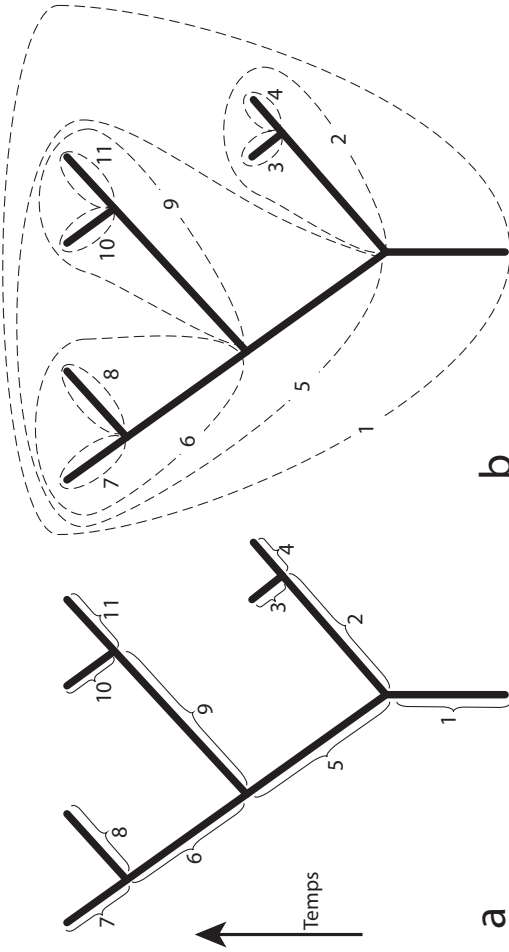


FIGURE 2.82. Un arbre idéal, haché par une méthode non arbitraire tel que recommandé par Griffiths (1974). Sa légende se lit comme suit : « Deux méthodes pour appliquer des noms à une phylogénie donnée : (a) la dénomination d'espèces étendues dans le temps (chaque nombre indique une espèce nommable) et (b) la dénomination de groupes monophylétiques (chaque nombre indique un groupe monophylétique nommable). » D'après Griffiths (1974), figure 3, p. 117.

ceux produits par le cladogramme. L'arbre idéal n'est donc pas la base idéale pour la classification. Il impose un certain concept d'espèces, mais autrement fonctionne comme un cladogramme, mais peut-être pas d'une manière aussi détaillée.

Le cladogramme, en effet, satisfait le souci présent dans les théorisations futiles de Blackwelder, Sokal et Sneath, et d'autres taxonomistes, car ces théorisations, ou du moins une grande partie, appartiennent au processus en trois étapes consistant à dériver un arbre d'un cladogramme.

Synapomorphie et Homologie Qu'est-ce que la synapomorphie, exactement? Comme indiqué précédemment, la synapomorphie est une restriction du concept traditionnel d'homologie. Mais qu'est-ce que l'homologie? C'est un concept clé de l'anatomie comparée depuis plus de cent ans. En tant que concept, il eut une histoire tortueuse et controversée. Il y eut de nombreuses tentatives pour le définir et de nombreuses tentatives pour spécifier exactement comment le reconnaître. Il en existe même des types différents : homologie spéciale, homologie sérielle, etc. Heureusement, les assertions d'homologie sont faciles à reconnaître : par exemple, les paires de nageoires de poissons sont homologues aux bras et aux ailes des vertébrés terrestres. Mais que signifie le mot « homologue »? Cela peut vouloir dire différentes choses pour différentes personnes. Mais peut-être pour tous les biologistes, cela signifie au moins « comparable ». Mais que signifie « comparable »? Toutes les choses ne sont-elles pas « comparables »? Potentiellement oui, mais en réalité les biologistes ne comparent pas les bras avec les globes oculaires ou les nez (bien qu'il n'y ait pas de règle selon laquelle les biologistes ne peuvent pas le faire). Ils comparent, par exemple, les bras d'un homme ou les ailes d'un oiseau aux pattes avant d'une grenouille ou aux nageoires pectorales des poissons. Pour un biologiste, ces organes présentent des similitudes et des différences intéressantes, intéressantes peut-être uniquement parce qu'un biologiste peut les généraliser. Et en déclarant qu'ils sont homologues, cela signifie au moins que des assertions générales peuvent être faites à leur sujet. Si l'on pouvait généraliser sur les nez et les bras, on pourrait aussi les appeler homologues. Une assertion d'homologie peut être établie sous une autre forme :

(1) Paire d'Appendices Homologues

Nageoires Pectorales

Bras (membres antérieurs)

Ailes

Bien que nageoires, bras, et ailes puissent différer à certains égards, on peut aussi y observer des propriétés communes telles que la forme, le mode de développement embryonnaire, la structure interne des muscles, les nerfs, les vaisseaux sanguins, le squelette, le mouvement et la fonction, etc. Dans la mesure où ils ont des propriétés communes, les propriétés communes définiraient le concept de « Paire d'Appendices Homologues ». Mais les

propriétés communes ne définiraient pas le terme « homologue ». Peut-être le terme signifie-t-il que certaines propriétés communes, par exemple les nageoires, les bras, et les ailes, sont connues ou peuvent être découvertes, de sorte que l'union de ces trois types de structures en tant que « Paire d'Appendices Homologues » puisse servir de base à une discussion — une base peut-être plus utile que tout autre, et une discussion plus utile que, par exemple, une discussion sur les similitudes et les différences entre les ailes, nez et globes oculaires. Faire une assertion d'homologie, donc, c'est présumer, supposer, ou s'attendre à ce que tel soit le cas.

Homologie et Classification. Une assertion d'homologie est une tentative de généralisation et, en un sens, de classification. Indiquer que certaines structures sont homologues revient à dire que certaines espèces appartiennent au même genre. Dans la discussion précédente, il y a véritablement quatre assertions d'homologie, qui comprennent un ensemble avec trois sous-ensembles. Et l'on pourrait supposer que les quatre ensembles, ou plus exactement l'ensemble et ses trois sous-ensembles, pourraient constituer une base pour la classification des organismes possédant les structures homologues :

(2) Assertions d'Homologie	Classification
Ensemble : Paire d'Appendices Homologues	Taxon : Vertebrata
Sous-ensemble : Nageoires Pectorales	Sous-taxon : Pisces
Sous-ensemble : Bras	Sous-taxon : Tetrapoda
Sous-ensemble : Ailes	Sous-taxon : Aves

L'hypothèse, ou prédiction, de ce qui sous-tend la classification est que d'autres homologies (généralisations) congruentes sont connues, ou peuvent être trouvées, pour correspondre aux quatre groupes (Vertebrata, Pisces, Tetrapoda, Aves) définis par les quatre énoncés d'homologie. Les poissons (Pisces), par exemple, vivent dans l'eau et respirent avec des branchies. Les animaux à quatre pattes (Tetrapoda) rampent ou courent sur la terre et respirent avec des poumons. Et les oiseaux (Aves) ont des plumes et volent. Dans la mesure où ces généralisations et d'autres pourraient être faites à propos de ces groupes, on pourrait dire que les groupes sont fondés sur, ou illustrent, des homologies, ou de la ressemblance homologue. Tel a été l'usage traditionnel et la signification de l'homologie.

Avec une connaissance accrue, l'hypothèse, ou la prédiction, de la généralisation congruente est, ou n'est pas, réalisée dans un cas donné. La connaissance accrue des vertébrés, par exemple, a révélé deux types fondamentaux de reproduction. Les œufs sont soit déposés dans l'eau, où ils sont maintenus humides : ou bien sont disposés hors de l'eau, auquel cas ils développent rapidement un complexe de membranes qui créent en fait un habitat aquatique pour l'embryon en développement. Les poissons et certains tétrapodes (amphibiens) présentent le premier type de reproduction ; les autres tétrapodes (reptiles et mammifères) et les oiseaux présentent le deuxième. Ce schéma de généralités incongruentes

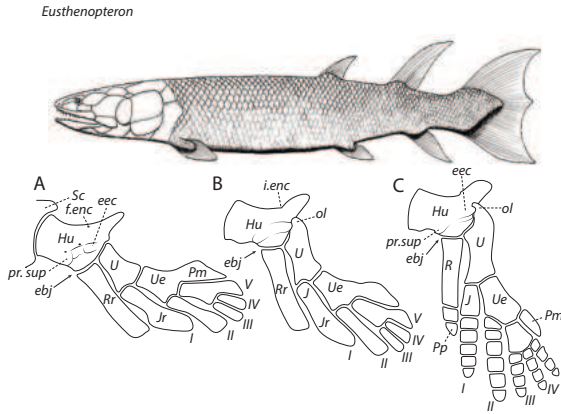


FIGURE 2.83. Ci-dessus, un fossile, *Eusthenopteron foordi*, de la période dévonienne. En bas, le squelette du bras gauche, vu de côté. A, *Eusthenopteron*; B, intermédiaire hypothétique; C, tétrapode primitif. Hu, humérus; I, rayon intermédiaire; Pm, postminimus; Pp, prepollex; Sc, ceinture scapulaire endosquelettique; U, ulna; Ue, ulnare; eby, articulation du coude; eec, processus entépicondylaire; f. enc, foramen entépicondylaire; i. enc, sinus correspondant à f. enc; ol, processus olécranien de l'ulna; pr. Sup, processus supinateur; I, II, III, IV, V, doigts I-V. En-dessus, d'après E. Jarvik (1960), Théories de l'Évolution des Vertébrés (Paris : Masson), figure 12, p. 42. En-dessous, d'après E. Jarvik (1964), Specializations in early vertebrates. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique 94 :11-95; figure 27, p. 78.

est problématique, car il contredit l'hypothèse, ou prédiction initiale, qui sous-tend la classification fondée sur les appendices.

Un autre type de problème en contradiction avec l'hypothèse, ou prédiction, initiale est parfois créé par la découverte d'organismes auparavant inconnus. Le fossile Dévonien *Eusthenopteron*, par exemple, possède une « nageoire pectorale » avec un squelette interne de bras, plutôt que de nageoire (figure 2.83). Et le fossile Jurassique *Archaeopteryx* possède une « aile » à plumes avec des « doigts » suggérant un bras plutôt qu'une aile (figure 2.84). A certains égards, donc, *Eusthenopteron* possède une ressemblance homologue avec Pisces, et à d'autres égards avec Tetrapoda; et *Archaeopteryx*, à certains égards avec Tetrapoda, et à d'autres avec Aves.

Ces deux types de problèmes, que l'on peut appeler l'incongruence et l'indétermination, offrent différentes approches d'une même solution. On peut accepter une classification traditionnelle et déclarer simplement que les contradictions sont des exceptions : « *Eusthenopteron* peut posséder le squelette de bras au lieu d'une nageoire, mais c'est toujours un poisson. » Ou bien on peut développer une philosophie phénétique et chercher à maximiser le nombre de généralisations en choisissant parmi des classifications contradictoires ou des parties de classifications : « *Eusthenopteron* a plus de caractères de poissons que de tétrapodes, c'est donc un poisson et non un tétrapode. » Hennig a suggéré que le problème est

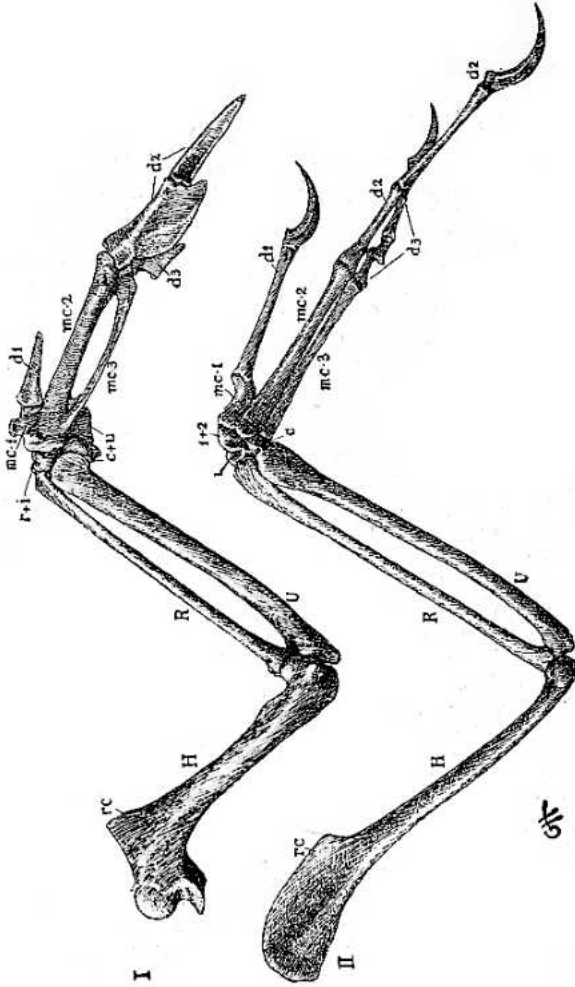


FIGURE 2.84. Squelette de l'aile droite d'un pigeon (au-dessus) et de l'*Archaeopteryx* du Jurassique (en-dessous), vu de dessus. H, humérus ; R, radius ; U, ulna ; c, carpal ; i, intermedium ; mc 1-3, métacarpiens 1-3 ; r, radial ; u, ulnaire ; i+i2, carpes distaux soudés 1-2. D'après G. Heilmann (1927), *The Origin of Birds* (New York : Appleton), figure 17, p. 25.

lié à la nature même du concept d'homologie, plutôt qu'à des informations véritablement contradictoires.

Synapomorphie et Classification Dans un contexte phylétique, Hennig attribuait à un ensemble de caractères homologues la notion de « série de transformation », qui pourrait être plus tard analysée en caractères relativement primitifs et relativement dérivés. Et bien que tous les caractères soient primitifs à certains degrés, et dérivés à un autre, seuls les caractères dérivés définissent des ensembles congruents d'utilité finale dans la classification. A ce niveau avancé, les caractères deviennent des synapomorphies dans la terminologie d'Hennig. Concernant les vertébrés, les ailes peuvent être considérées comme des bras modifiés, les bras, comme des nageoires modifiées : les nageoires, comme modification d'une paroi de l'organisme plus primitive ; et les membranes embryonnaires, comme modifications d'un type de développement encore plus primitif. Dans cette perspective, les deux séries de transformation ne sont pas contradictoires, et le problème de l'incongruence disparaît :

Paroi Normale de l'Organisme	
Paroi de l'Organisme Modifiée (Nageoires)	Vertebrata
Nageoires Normales	
Nageoires Modifiées (Bras)	Tetrapoda
Développement Normal	
Développement Modifié (Membranes)	Amniotes
Bras Ordinaires	
Bras modifiés (Ailes)	Aves

Vu sous cet angle, *Eusthenopteron*, malgré quelques caractères primitifs (synapomorphies des vertébrés), est un tétrapode ; et *Archaeopteryx*, malgré quelques caractères primitifs (synapomorphies des tétrapodes), est un oiseau. De ce point de vue, les caractères de « type poisson » (synapomorphies des vertébrés) d'*Eusthenopteron* indiquent seulement qu'*Eusthenopteron*, comme tous les tétrapodes, est un vertébré. Et les caractères de « type reptile » (synapomorphies des tétrapodes) d'*Archaeopteryx* indiquent seulement qu'*Archaeopteryx*, comme tous les oiseaux, est un tétrapode.

Les Synapomorphies comme Sous-ensembles Qu'est-ce qu'une synapomorphie, exactement ? Hennig définit la synapomorphie comme un caractère dérivé partagé, ou apomorphie. Il est contenu en tant qu'élément d'une assertion telle que : les bras de vertébrés sont un caractère dérivé par rapport aux nageoires. Par conséquent, les organismes avec des bras partagent cette apomorphie et sont synapomorphes à cet égard. Les énoncés de ce genre (les bras sont des nageoires modifiées) abondent dans la littérature en anatomie comparée, même dans période pré-évolutionniste des dix-septièmes et dix-huitièmes siècles. Pourquoi en aurait-il été ainsi ? Les premiers anatomistes auraient pu se contenter d'énoncés moins

argumentatifs ou moins théoriques, tels que : des appendices de vertébrés, il en existe deux types, les nageoires et les bras.

(3) Appendices	(4) Nageoires
Nageoires	Nageoires Normales
Bras	Nageoires modifiées (Bras)§

Les deux types d'assertions contiennent un élément d'homologie (les deux assertions spécifient un ensemble qui inclut les nageoires et les bras). Une assertion, (3), ne comprend apparemment qu'un élément d'homologie : les nageoires et les bras constituent un ensemble (d'appendices). L'autre assertion, (4), comprend un élément d'homologie plus un élément évident de synapomorphie § : les bras sont des nageoires modifiées. L'assertion (3) est discutable dans la mesure où la réalité de l'ensemble pourrait être contestée. L'assertion (4) est discutable dans le même sens et dans l'autre sens aussi : la réalité de l'ensemble pourrait être acceptée, mais quelqu'un pourrait défendre que les nageoires sont des bras modifiés.

(5) Bras

- Bras Normaux
- Bras Modifiés (Nageoires) §

Dans une certaine mesure, cette différence d'argumentation n'est qu'un problème de mots, car les deux assertions sont plus semblables qu'elles ne le semblent.

Considérons deux types de structures, X et Y, qui sont affirmées comme homologues et, par conséquent, forment un ensemble S :

- (6) Ensemble S : a, b, c
- Sous-ensemble X : a, b, c
- Sous-ensemble Y : a, b, c, d, e§

Si les propriétés de X sont a, b et c et que les propriétés de Y sont a, b, c et e, les propriétés définissantes de l'ensemble S sont donc a, b et c. L'ensemble S est synonyme du sous-ensemble X. Et Y est une synapomorphie. Y est modifié de X.

L'assertion comme quoi X et Y sont homologues signifie qu'il existe un ensemble S comprenant X et Y comme sous-ensembles. L'assertion comme quoi Y est modifié de X signifie que par rapport aux caractères définissant X, X est synonyme de S.

Les concepts d'homologie et de synapomorphie ont donc une base empirique. Et ces concepts sont interdépendants. L'homologie implique la généralité (qu'il y a un ensemble qui inclut ...), et la synapomorphie implique une généralité relative ou restreinte (qu'il y a un sous-ensemble inclus dans ...). Cette base empirique était, bien entendu, évidente pour les biologistes pré-évolutionnistes, qui considéraient les « modifications »

comme des modifications d'idées, ou types (archétypes), plutôt que comme des modifications historiques de la descendance (modifications évolutives au sens moderne). Les biologistes pré-évolutionnistes ont invoqué le Plan de la Création pour expliquer ces « modifications », mais en réalité c'était le patron des « modifications » (synapomorphies) qui rendait manifeste le Plan de la Création. Et c'est le même patron (ou patron dans les patrons) que les premiers évolutionnistes cherchaient à expliquer par la théorie de la descendance, mais en réalité c'est le patron de synapomorphies qui a rendu manifeste la théorie de la descendance. Dans le monde de la taxonomie, les deux explications étaient équivalentes : il ne pouvait y avoir qu'une Création et, alternativement, il ne pouvait y avoir qu'un seul processus de descendance historique. Il ne pouvait donc y avoir qu'un seul système naturel — un patron hiérarchique de synapomorphies englobant tous les êtres vivants.

Dans certains cas, les assertions d'homologie et, en particulier, les synapomorphies, peuvent sembler problématiques.

(7) Ensemble S : b, c, d

Sous-ensemble X ; a, b, c, d§

Sous-ensemble Y : b, c, d, e§

Compte tenu de l'information de l'assertion (7), qu'il existe des structures X et Y avec les propriétés a, b, c, d et B, c, d, e, respectivement, on pourrait conclure qu'il existe un ensemble S défini par b, c et d, mais rien ne permet d'affirmer que X est modifié de Y, ou que Y est modifié de X. Toutefois, on pourrait affirmer que X et Y sont tous deux modifiés de S — que X et Y sont tous deux des synapomorphies.

En considérant la synapomorphie comme restreinte, ou relative, la généralité rend possible une analyse abstraite supplémentaire, qui ne sera pas détaillée ici. L'argument présent vise à montrer que la synapomorphie a la même base empirique que l'homologie, que les deux concepts sont interdépendants, qu'ils peuvent être considérés sans référence à l'évolutionnisme, et qu'un élément d'interprétation évolutive peut leur être ajouté sans nécessairement modifier leur base empirique. L'homologie n'existe pas indépendamment de la synapomorphie, pas plus qu'un ensemble n'existe indépendamment de ses membres (sous-ensembles).

Nous pouvons nous demander pourquoi les premiers anatomistes considéraient la nature comme un système hiérarchique de patrons au sein de patrons (ou d'ensembles dans des ensembles). Nous pouvons demander, mais nous ne pourrions peut-être pas y répondre, du moins pas de manière définitive. La raison pour laquelle ils ont choisi de le faire était peut-être la conviction que la nature était mieux décrite de cette manière ? Dans une certaine mesure, la croyance peut avoir une base empirique. Un cœur, par exemple, peut être considéré empiriquement comme un vaisseau sanguin modifié par quiconque observe le processus embryologique du développement vasculaire.

Transformations Ontogénétiques Le processus de développement embryono-

logique a souvent été considéré comme important pour les assertions d'homologies. Les structures homologues, dit-on, devraient présenter un patron de développement commun. Mais les patrons de différenciation embryologique ont certainement également joué un rôle dans la résolution des principales synapomorphies des premiers biologistes, mêmes pré-évolutionnistes. Car ce n'est que dans le processus embryologique que les structures peuvent se transformer d'un état d'organisation à une autre. Ce n'est pas une coïncidence si le mot « évolution » se réfère à l'origine au processus ontogénétique.

Dans les temps modernes, il n'a jamais été mis en doute que la vie a évolué du simple vers le complexe, du moins en ce qui concerne ses degrés de cellularité. Les organismes unicellulaires ont toujours été considérés comme primitifs vis-à-vis des organismes multicellulaires. L'une des principales raisons de cette croyance, pourrait-on penser, réside dans l'observation que les organismes multicellulaires présentent généralement un stade unicellulaire qui, par un processus de développement, se transforme en adulte multicellulaire. Un adulte est sans doute un œuf modifié (ou, plus précisément, un zygote modifié). Que le stade multicellulaire puisse donc être considéré comme un caractère dérivé ne découle pas nécessairement de la croyance en la loi biogénétique, à savoir que le processus ontogénétique récapitule l'histoire phylétique. Cela provient plutôt de la plus grande généralité du stade unicellulaire.

(8) Ensemble : Organismes Unicellulaires

Organismes Unicellulaires Normaux (unicellulaires tout au long de leur vie)

Organismes Unicellulaires Modifiés (avec adultes multicellulaires)§

L'importance des transformations de caractères ontogénétiques est parfois rejetée car tendant parfois vers l'énigmatique. Par exemple, comment un zygote peut-il être « homologue » à un adulte. Ou, mieux, comme une amibe peut-elle être homologue à un *Homo sapiens* adulte? Mais de telles questions n'ont pas d'intérêt, car elles se rapportent à la nature de la cellularité et à sa corrélation taxonomique, le groupe des organismes cellulaires (les Eukaryota) — sujet qui, malheureusement, ne peut être approfondi ici. Ce qui est important c'est de noter que les transformations de caractères ontogénétiques ont joué un rôle dans la résolution des synapomorphies au début de l'histoire de la taxonomie; et que ces premières résolutions, en grande partie de nature empirique, fournissaient une base aux résolutions ultérieures plus finement détaillées des patrons de synapomorphies manifestés par le monde vivant.

Le sens de la synapomorphie est donc qu'un caractère est moins général, ou plus restreint, que ses homologues, par rapport à une source empirique de référence.

Synapomorphie et Similarité Générale de Groupe Si un certain nombre d'espèces, 1, B, C, etc., sont dites synapomorphes à certains égards, disons par le fait d'avoir des ailes plutôt que des bras ordinaires, ou

nageoires, ou une paroi corporelle non modifiée sans appendices, ou pas de paroi corporelle du tout (comme chez une organisme unicellulaire), les espèces A, B, C, etc., sont synapomorphes relativement non pas à certains mais à tous les organismes. Ainsi, une synapomorphie implique une comparaison, et donc une homologie, entre certains caractères d'un groupe déterminé et certains caractères de tous les autres organismes, des caractères tels que des organes, des parties plus inclusives de tous les autres organismes, ou même des organismes dans leur ensemble. Parmi les vertébrés, des appendices appariés tels que les ailes, les bras, et les nageoires peuvent être comparés entre eux, mais comment ces structures peuvent-elles être comparées aux parties d'un amphioxus sans membre, d'un ver plat, d'un coelentéré, ou d'un protozoaire? De telles comparaisons sont possibles, mais seulement à des niveaux plus généraux (plus inclusifs). Par exemple, la paroi corporelle des vertébrés, y compris ses appendices appariés, peut être comparée à celle de l'amphioxus ou d'un ver plat dépourvu d'appendices, avec la résolution d'appendices appariés (ou d'une paroi avec appendices appariés) comme synapomorphie :

(9) Paroi de l'Organisme

Pas d'Appendices

Appendices§

La comparaison de la paroi corporelle de ces organismes permettrait la résolution du mésoderme (ou une paroi du corps avec mésoderme) en tant que synapomorphie :

(10) Paroi de l'Organisme

Pas de Mésoderme

Mésoderme§

Pas d'Appendices

Appendices§

Une comparaison entre les métazoaires et les protozoaires résoudrait la multicellularité (ou un cycle de vie avec un adulte multicellulaire) comme une synapomorphie (assertion 8). On pourrait donc soutenir qu'il existe une chaîne ininterrompue d'homologies de toutes les structures, telles qu'un organe de vertébré (l'aile), à un protozoaire entier, par le biais de niveaux d'organisation biologique de plus en plus inclusifs. Telle semble être la nature de l'homologie (et de la synapomorphie) : une assertion d'homologie (synapomorphie) semble impliquer, en fin de compte, toute la vie en ne désignant, peut-être, qu'un ou quelques sous-ensembles restreints.

Donc, en réalité, supposer une homologie entre deux structures (ou d'autres types de caractères) implique au moins deux synapomorphies : une synapomorphie pour le sous-ensemble restreint, et une synapomorphie pour l'ensemble inclusif (cf., assertion 6) :

(11) Nageoires§

Nageoires ordinaires }
 Nageoires modifiées§ } Assertion d'Homologie

Et il y a une possibilité que les trois synapomorphies puissent être impliquées (cf., assertion 7) :

(12) Nageoires§

Nageoires Modifiées A§ }
 Nageoires Modifiées B§ } Assertion d'Homologie

Bien que deux ou plusieurs synapomorphies puissent être impliquées, elles n'ont pas besoin de toutes être explicitement reconnues ou explicitement énoncées. Mais même quand aucun sous-ensemble ne peut être appréhendé comme une synapomorphie, l'ensemble inclusif peut l'être explicitement (cf., assertion 3) :

(13) Nageoires§

Nageoires A }
 Nageoires B } Assertion d'Homologie

ou bien

(14) Appendices§

Nageoires }
 Bras } Assertion d'Homologie

Il est donc impossible de faire une assertion d'homologie sans faire une assertion explicite de synapomorphie. Ou, en d'autres termes, tous les ensembles peuvent être conçus comme des sous-ensembles restreints (synapomorphies) d'autres ensembles.

Bien sûr, on peut faire des assertions de synapomorphies quelconques sans grand effet. Malgré que les assertions pussent avoir une base empirique, elles ne sont donc pas nécessairement vraies, ni même en général significatives. Interpréter une synapomorphie dans un contexte évolutif, en tant que caractère dérivé partagé, ne garantit pas qu'il en soit réellement un. Quelle est alors la signification des assertions de synapomorphie, et comment leur importance doit-elle être évaluée, selon quelles normes de pertinence ?

Il y a, peut-être, plusieurs normes de pertinence possibles. L'une, peut-être la plus importante, est la généralité. En effet, si une synapomorphie a une importance réelle, elle peut consister en la généralisation que certaines espèces sont synapomorphes non seulement à certains égards, mais également à d'autres égards encore inconnus. Cette généralisation peut être énoncée comme une prédiction : qu'un groupe d'espèces en particulier, observées comme synapomorphes à certains égards, seront observés

synapomorphes à d'autres égards encore non découverts ; ou, autrement dit, qu'on ne découvrira pas de synapomorphies qui ne soit partagée que par certaines espèces du groupe et une ou plusieurs espèces extérieures à ce groupe. Cette prédiction, en effet, est que les nouvelles synapomorphies découvertes peuvent être plus inclusives, ou moins inclusives, mais ne seront en aucun cas incompatibles avec celles déjà découvertes. Cette prédiction peut être appelée l'hypothèse de congruence, ou l'hypothèse de la synapomorphie générale. Un cladogramme, par conséquent, peut être considéré comme une hypothèse de synapomorphie générale pour les espèces ou les groupes inclus dans le cladogramme dans le patron spécifié par les structures de ramification. Le cladogramme de la figure 2.71, par exemple, est une hypothèse de synapomorphie générale entre (1) C et D, (2) B, C, et D, et (3) A, B, C, et D, dont le patron peut être résumé ainsi :

(14) ABCD
 BCD
 CD

Prédire qu'un schéma de synapomorphie est général n'est pas la même chose que de le prouver. Une telle prédiction est, cependant, ouverte aux tests avec de nouveaux échantillons d'information. Et les tests peuvent être effectués de manière non biaisée si les synapomorphies peuvent être résolues à partir de nouvelles informations indépendamment des précédentes résolutions de synapomorphies.

En tant que similarité générale de groupe, la synapomorphie, par conséquent, n'est ni plus ni moins qu'une généralité : ce qui peut être formulé comme vrai de manière générale pour des groupes d'espèces. La synapomorphie n'est pas un concept nouveau, car elle inclut toutes les généralisations valides qui ont été faites jusqu'à présent sur des groupes d'espèces. Le mot « valide » est utilisé ici dans un sens qui pourrait sembler inhabituel. Par exemple, il peut sembler parfaitement « valide » d'affirmer que les abeilles et les colibris ont tous deux des ailes et visitent des fleurs. Et cette généralisation peut, en conséquence, sembler comme une synapomorphie « valide » au sens de généralisation. Mais le sens de la synapomorphie est que les espèces véritablement synapomorphes sont synapomorphes en général (par rapport à d'autres caractéristiques également). Les informations disponibles indiquent que les abeilles et les colibris ne sont pas synapomorphes en général — une conclusion qui peut être testée en échantillonnant les connaissances disponibles sur ces organismes ou en accumulant de nouvelles informations.

Une assertion de synapomorphie est, en conséquence, une hypothèse de synapomorphie générale. Les hypothèses rejetées de synapomorphies générales (ou congruence) ne sont pas des affirmations de synapomorphies valides : elles ne sont que des hypothèses de généralité non valides, ou rejetées. Elles sont communément appelées convergences (figure 2.73).

Dans la mesure où les assertions de synapomorphie peuvent être réalisées, testées, et corroborées, il en résulte un patron de synapomorphies

congruents. La congruence des généralisations sur le monde vivant est perçue, à un degré ou un autre, depuis des centaines, voire des milliers d'années. Et elle a été interprétée de nombreuses façons ; comme révélant, par exemple, le Plan de la Création ou l'histoire phylogénétique de la vie. Cette congruence, une fois perçue (quel qu'en soit le degré), peut être interprétée dans un contexte ou un autre, qui peut sembler plus ou moins intéressant ou important (selon le point de vue de l'interprète), et n'a pas de lien nécessaire avec le patron de congruence, ou même avec la manière dont le patron est découvert. Cela ne veut pas dire que l'interprétation ne peut jouer aucun rôle utile dans la découverte du patron, mais seulement que l'interprétation peut n'avoir aucun rôle nécessaire. Malgré les nombreux écrits des évolutionnistes, comme quoi l'évolutionnisme est inséparable du processus taxonomique (de la reconnaissance du patron), il y a fort à douter qu'un rôle nécessaire ait été démontré jusqu'ici. Et la question du rôle, s'il existe, que joue l'évolutionnisme dans la perception du patron reste ouverte à l'étude. Cette question ne sera pas poursuivie ici car cette explication est axée sur la structure logique du patron, et jusqu'à présent, cette structure semble compréhensible dans des termes largement indépendants de la théorie de l'évolution. Dans leur sens le plus général, par conséquent, les synapomorphies ne sont que les caractères définissants un groupe.

Synapomorphie et Évolutionnisme Quant aux formulations modernes de la synapomorphie, elles ne se distinguent que par une connotation explicitement évolutive. Il est vrai, bien sûr, qu'en ayant cette connotation évolutive, les assertions de synapomorphie sont mises en relation avec d'autres assertions de la science moderne, par exemple, celles qui concernent les relations intraspécifiques et celles qui concernent les processus et mécanismes de la génétique, l'hérédité et le changement évolutif. Et il devient possible que ces formulations puissent altérer, ou avoir un impact sur, la base empirique de la résolution de la synapomorphie. Pourtant cela semble ne se produire que dans une certaine mesure, voire pas du tout. Par exemple, il n'est généralement pas possible de résoudre les synapomorphies par l'étude des processus génétiques qui les produisent. Et il semble douteux que l'étude d'un processus et l'étude d'un patron n'aient plus besoin de fusionner qu'ils ne le sont actuellement.

Il y a, bien sûr, le danger que, une fois associée à la théorie de l'évolution, l'entreprise taxonomique puisse perdre contact avec une partie de sa base empirique. Mais ça n'est pas le cas. En effet, la base empirique de la taxonomie semble plus claire aujourd'hui que jamais, en grande partie grâce aux efforts de Hennig et d'autres pour énoncer clairement les principes de la taxonomie phylogénétique. La clarification qui en a résulté dans les concepts de la taxonomie ne devait pas se limiter au domaine de l'interprétation phylogénétique, car elle s'est étendue à un niveau plus général, comme, on peut l'espérer, ce livre le démontrera.

Ainsi, le cladogramme, en tant que résumé du patron de synapomorphies, satisfait également, ou presque, le besoin d'empirisme souligné par Blackwelder, Sokal et Sneath, et de nombreux autres taxonomistes (sans

parler de l'humanité dans son ensemble, car les « patrons dans le patron » sont en grande partie, ou de façon ultime, empiriques dans leur nature. Il est vrai que le concept de synapomorphie, tel qu'il est couramment défini, peut être considéré comme ayant un élément non-empirique (la partie « dérivée » du « caractère dérivé partagé ») ; cependant, comme indiqué ci-dessus, la synapomorphie peut être considéré de manière alternative en termes purement empiriques. Mais, plus important encore, les patrons de synapomorphie, s'ils émergent à plusieurs reprises, comme c'est le cas, d'études indépendantes avec différents échantillons de caractères de différents niveaux de différents systèmes structurels et fonctionnels, ont eux-mêmes une généralité qui est assez empirique. Le concept de synapomorphie, même dans un contexte évolutif, ne pouvait en aucun cas imposer à la nature la généralité affichée par les « patrons au sein de patrons » que la procédure taxinomique a déjà mis au jour. Il n'y a pas d'alternative raisonnable à l'acceptation de cette connaissance structurée (les schémas de synapomorphies) comme une manifestation réelle du monde vivant. Que pourrait-on accepter à sa place ? Ce n'est, en conséquence, pas un artefact de la procédure taxinomique.

On ne prétendra pas que la construction de cladogrammes reproductibles (observation répétée des mêmes schémas de synapomorphies) dépend d'une résolution infailliblement correcte des synapomorphies, lorsque interprétées dans un sens évolutif. Probablement que le système de l'entreprise taxinomique permet une large marge d'erreur dans la résolution de synapomorphies individuelles. Peut-être que tout ce qui suffit est qu'un taxonomiste devine juste plus souvent que le contraire, et que les taxonomistes travaillent dans leur ensemble suffisamment pour maintenir utilement un ratio signal/bruit.

Résumé Pour résumer les concepts élaborés ci-avant par Hennig (1950; 1966) et par d'autres auteurs en réponse au stimulus de ses travaux, on peut dire que son accomplissement majeur fut peut-être l'invention du cladogramme (dans un contexte phylétique) et la réalisation que sa structure est d'une importance fondamentale pour la classification. Hennig a également utilisé le cladogramme pour définir les concepts de relation, de synapomorphie, et de monophylie, qui reliaient logiquement ces concepts élémentaires dans un système unifié. Ainsi, il semblerait que le travail des taxonomistes n'ait pas beaucoup changé en conséquence. Nous devons encore discriminer les caractères et reconnaître les homologues (synapomorphies), afin de découvrir des « patrons dans le patron » manifestés par le monde vivant — ce qui a toujours été notre travail et qui le restera, aussi longtemps que nous et le monde vivant continuerons d'exister, et tant que nous avons la curiosité de l'étudier. En tant que classificateurs, nous avons été libérés de certaines responsabilités, peut être futiles, imposées par les premiers adeptes de l'évolutionnisme. Et notre hache, avec notre permis pour l'utiliser, nous a été retirée. Il faut espérer que ces changements seront pour le mieux.

L'ÉVOLUTIONNISME REVISITÉ : GRADISME

La dernière réponse majeure au problème de stabilité, et la dernière qui sera examinée ici, est celle de Mayr 1969, écrite après les autres réponses et qui était, dans une certaine mesure, une tentative semblable. Cependant, le livre de Mayr est avant tout une révision d'un travail antérieur issu de la « Nouvelle Systématique » (Mayr *et al.*, 1953), et seulement secondairement une tentative d'exposition moderne de la taxonomie théorique. Mayr, néanmoins, a tenté de réaliser la synthèse des diverses taxonomies théoriques en un nouveau système, fondé sur le concept de similitude génétique (car il préférerait la similarité générale de groupe). Il a appelé son système « taxonomie évolutionniste, » a prétendu le distinguer des théories « phénétique » et « cladistique », et a prétendu faire remonter son origine à Darwin. Le concept de similarité génétique de Mayr et son importance caractérisent la clarté des concepts de son système. Selon Mayr, la similarité génétique ne peut pas être mesurée directement, mais doit être inférée par un processus de « pondération de similarité ». La « Pondération » est définie comme « *une méthode pour déterminer le contenu de l'information phylétique d'un caractère* » (p. 218). En ce qui concerne cette méthode, Mayr déclare :

La base scientifique de la pondération a posteriori n'est pas entièrement claire, mais la différence de poids résulte en quelque sorte de la complexité de la relation entre le génotype et le phénotype. (p. 218)

Il déclare également :

Pour réussir une pondération a posteriori des caractères, il faut une connaissance approfondie de l'histoire des classifications antérieures d'un groupe donné et une capacité à porter des jugements de valeur. A ce jour aucune méthode nettement meilleure n'a été trouvée. (p. 219).

Le flou entourant ces concepts les rend difficiles à discuter. Mayr conclut que :

Une classification basée sur la pondération phylétique présente de nombreux avantages. C'est le seul système connu qui a une base théorique solide, il a une plus grande valeur prédictive que les autres types de classification, il stimule une comparaison caractère par caractère des organismes considérés comme phylogénétiquement liés, et il encourage l'étude de caractères supplémentaires et de systèmes de caractères afin d'améliorer la solidité de classification et donc son contenu informatif et sa valeur prédictive. Enfin, il conduit à la découverte de problèmes évolutifs intéressants. (p. 86)

Cependant, il ne fournit aucune preuve à l'appui des deux premières déclarations (toutes deux réfutées par la suite par Farris 1980) ni ne réfute l'opinion selon laquelle les trois dernières déclarations sont vraies pour la plupart des classifications.

Mayr recommande l'utilisation de diagrammes de branchements (figure 2.85), qui, selon lui, combinent à la fois les aspects « phénétiques » et « cladistiques » et représentent donc une nouvelle synthèse de la théorie taxonomique. Ailleurs, Mayr considère ces aspects comme « variables », et

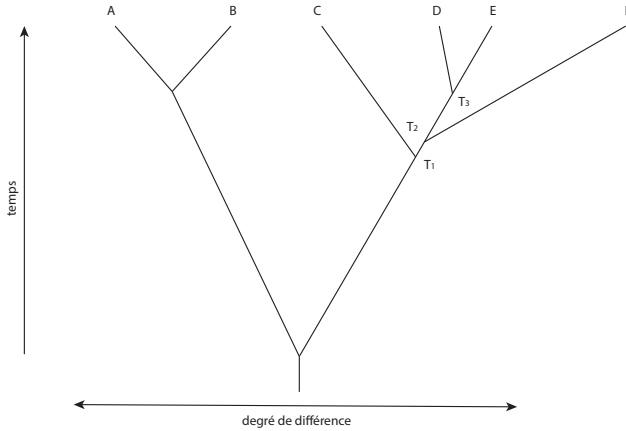


FIGURE 2.85. Un diagramme de branchements du type recommandé par Mayr (1969). Sa légende se lit comme suit : « le dendrogramme phylétique (phylogramme) du taxinomiste évolutionniste. Plus une ligne évolue lentement, plus elle s'approche de la verticale : plus elle évolue rapidement (comme T, en F), plus elle s'approche de l'horizontale. » D'après Mayr (1969), figure 10-18, p. 256.

il déclare que le but du « taxinomiste évolutionniste » est de « maximiser simultanément dans sa classification le contenu informatif des deux types de variables » (1974: 95).

En ce qui concerne la théorisation de l'évolution, Mayr estime qu'« une reconstruction aussi complète que possible de la phylogénie doit précéder la construction d'une classification » (1974: 95). Cette « reconstruction complète » semble être, en conséquence, celle de l'évolutionniste traditionnel, représentée par l'arbre idéal (figure 2.81). Si tel est le cas, les recommandations de Mayr concernant la formation de taxons se résumeraient à des règles empiriques qui pourraient être appliquées pendant la procédure de découpage. En effet, Mayr (1969: 97) soutient que « les taxons classés dans les catégories supérieures représentent les branches principales de l'arbre phylogénétique ». En ce qui concerne la procédure de découpage, Mayr maintient le point de vue traditionnel selon lequel la procédure « ne peut être exécutée sans une part d'arbitraire » (1969: 98).

Ce que les différentes revendications de Mayr apportent est difficile à dire. Peut-être a-t-il fait aussi bien que quiconque pour caractériser son propre travail : « Le moment n'est pas encore venu de présenter une méthodologie bien équilibrée de la macrotaxonomie » (1969: 199). Bien que de nombreux commentaires de Mayr constituent une réaffirmation de l'évolutionnisme traditionnel, plutôt qu'une recherche critique d'éléments d'une théorie générale, l'argumentation de Mayr se concentre sur une évaluation de la biologie totale des organismes. Pour cette raison, Mayr pense que son système est plus significatif biologiquement parlant. Quoi qu'il en soit, l'un des concepts clés de Mayr, représentant dans une certaine

mesure une rupture avec l'évolutionnisme traditionnel, est celui du niveau adaptatif général, ou grade — un concept adopté par Mayr des écrits de Julian Huxley. Pour cette raison, le système de Mayr peut être appelé « gradisme ». Nous tenterons ci-après d'étudier la nature de la théorie et de la pratique gradistiques.

3

PATRONS DE LA SYSTÉMATIQUE : ANALYSE DE COMPOSANTES

CLADOGRAMMES, ARBRES ET COMPOSANTES

Il a été établi précédemment que le cladogramme contient l'information suffisante pour que des groupes et des sous-groupes soient reconnus comme taxons dans les classifications, et que l'information réside dans la structure du cladogramme. L'unité de ce type d'information peut être appelée une composante, et correspond à une assertion de synapomorphie générale. Étant donné deux espèces, A et B par exemple, une composante de la forme « AB » est une assertion de synapomorphie générale : que les espèces A et B partagent une apomorphie, et sont par conséquent liées. Ce qui va suivre est une analyse des composantes possibles de cladogrammes et d'autres structures ramifiées — ce qui peut être appelé une « analyse de composantes ». Pour plus de commodité, le terme « taxon » est utilisé pour indiquer une entité qui peut être une espèce unique, ou un groupe d'espèces.

ANALYSE DE COMPOSANTES DE DEUX TAXONS

Le sens d'un diagramme ramifié, ou dendritique, paraît immédiatement évident. Le sens des diagrammes alternatifs de la figure 3.1, par exemple, pourrait être que le taxon A est ancestral au taxon B, ou que le taxon A et le taxon B sont séparés par une sorte de distance phénétique ou gradistique non spécifiée. En guise d'introduction, c'est le point de vue phylétique qui est adopté.

Considérons une analyse de deux taxons (figure 3.2). Il n'y a que trois

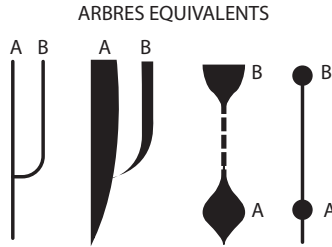


FIGURE 3.1. Diagrammes de branchements de styles variés, montrant le taxon A comme ancestral au taxon B.

possibilités pour que deux taxons (A et B) puissent être phylétiquement interdépendants : (1) le taxon A est ancestral à B (arbre 3.2.1) ; (2) le taxon B est ancestral à A (arbre 3.2.2) ; (3) un taxon inconnu X est ancestral à la fois à A et B (arbre 3.2.3). Il existe cependant une autre manière de spécifier ces trois possibilités, qui consiste en ce qui peut être appelé une « analyse de composantes ». L'arbre 3.2.1, par exemple, contient deux composantes : (1) les taxons A et B sont liés par ascendance commune (la composante générale) ; (2) l'ancêtre commun [de A et B] est A (l'unique composante). De manière identique, l'arbre 3.2.2 contient deux composantes : (1) les taxons A et B sont liés par ascendance commune (général) ; (2) l'ancêtre commun est B (unique). Finalement, l'arbre 3.2.3 contient deux composantes : (1) les taxons A et B sont liés par ascendance commune (général) ; (2) l'ancêtre commun n'est ni A ni B mais un taxon inconnu X (unique).

La composante générale est appelée « générale » parce qu'elle apparaît comme la composante commune aux trois arbres (3.2.1-3) ; les composantes uniques, par contraste, sont unique à chaque arbre (« A » pour l'arbre 3.2.1 ;





ANALYSE DE DEUX TAXONS			
ARBRES	COMPOSANTES		GROUPEMENT
	GENERALES	UNIQUES	
1 	AB	A	AB 1
2 	AB	B	AB 1
3 	AB	X	AB 1
CLADOGRAMME			
1 	AB		AB 1

FIGURE 3.2. Analyse de composantes de deux taxons, A et B, montrant les trois arbres possibles, un cladogramme possible, et un groupement possible (classification).

« B » pour l'arbre 3.2.2 ; « X » pour l'arbre 3.2.3). La composante générale (« AB ») définit une structure dendritique, et en est la seule composante, qui dans ce contexte peut être appelée un « phylogramme » (cladogramme 3.2.1). Le phylogramme est défini par la composante générale : « les taxons A et B sont liés par ascendance commune, » ce qui est la totalité de l'information contenue dans le phylogramme. Cette composante, cependant, contient elle-même deux parties, qui peuvent être appelées « cladistique » et « phylétique », respectivement. La part cladistique est « Les taxons A et B sont liés » ; et la part phylétique est « par ascendance commune ». Si la part phylétique est omise, seule la part cladistique reste : « Les taxons A et B sont liés » (par une quelconque relation non spécifiée). En fait, la figure 3.2 ne spécifie pas la nature de la relation entre les taxons A et B. Pour cette raison, les arbres ne sont pas par eux-mêmes, des arbres phylétiques ; ils sont simplement des arbres. Et le cladogramme en lui-même n'est pas un phylogramme ; il est simplement un cladogramme.

Un cladogramme, par conséquent, peut être défini comme une structure ramifiée, ou dendritique, ou un dendrogramme, illustrant une relation non-spécifiée (synapomorphie générale) entre certains termes spécifiés qui dans le contexte de la systématique représente des taxons. Si la relation est considérée comme ascendance commune, on peut appeler cette structure un phylogramme ; ou, alternativement, si cette relation est considérée comme de la similarité phénétique ou gradistique (de quelque manière qu'elle ait été mesurée), on peut appeler cette structure un phénogramme ou un gradogramme, respectivement. Dans tous les cas, la structure elle-même ne nécessite pas de changement — seulement l'interprétation de sa signification.

Parce qu'il est défini par une composante générale, un cladogramme désigne un ensemble d'arbres. Un cladogramme, par conséquent, n'est pas un arbre. Un arbre peut être défini comme une structure ramifiée, ou dendritique, ou dendrogramme, ayant une ou plusieurs composantes (ou combinaison de composantes) *générales* et *uniques*. Un cladogramme, en revanche, est une structure dendritique ayant seulement une ou plusieurs composantes générales. Conçu comme un ensemble, un cladogramme ne ressemble pas plus à un de ses arbres-membres qu'à un autre : le cladogramme 3.2.1 ne ressemble pas plus à l'arbre 3.2.3 qu'aux arbres 3.2.1 et 3.2.2. Il ressemble à chacun de ses arbres-membres équitablement. Et la ressemblance consiste seulement en ce que la composante générale est partagée par tous les arbres-membres et par le cladogramme. Un cladogramme, en revanche, n'est pas *un* arbre ; il est un *ensemble* d'arbres.

Un cladogramme est une structure ramifiée joignant des termes déterminés (représentant des taxons) reliés par quelque relation non-spécifiée. En tant que tel, un cladogramme n'exprime pas de sens de la phylogénie, d'ascendance commune, de ressemblance phénétique, de ressemblance gradistique, de ressemblance écologique ou de toute autre relation pouvant possiblement joindre les termes (représentant des taxons). Bien sûr, il peut sembler étrange de penser à un phénogramme, par exemple, comme un type de cladogramme. Mais un phénogramme a,

après tout, un aspect cladistique (ramifié) qui en tant que *ramifications* n'est pas différent des ramifications d'un phylogramme. Et ce qu'implique un phénogramme, comme un phylogramme, est que certains groupes (représentés par les composantes) existent, une implication qui peut être explorée indépendamment de toute relation phénétiqque (ou phylétique).

Il n'y a qu'un seul moyen pour que deux taxons puissent être regroupés (classifiés) : comme sous-taxons de quelque taxon inclusif. En d'autres termes, les deux taxons doivent être classés ensemble : dans la figure 3.2 le groupement AB est le seul possible. Sans surprise, ses termes (« AB ») sont ceux de la composante générale. Ainsi, il y a une correspondance un-à-un entre le groupement et le cladogramme (la composante générale des arbres). Autrement dit, les groupes (taxons inclusifs) d'une classification correspondent un-à-un aux composantes d'un cladogramme (les composantes générales des arbres-membres de l'ensemble représenté par le cladogramme).

ANALYSE DE COMPOSANTES DE TROIS TAXONS

D'autres propriétés des cladogrammes peuvent être considérées en relation à l'analyse de composantes à trois taxons (fig. 3.3). Pour trois taxons, il existe quatre cladogrammes possibles (les cladogrammes primaires, ou totalement résolus, 1-3, et le cladogramme tertiaire, ou non résolu, 1) et, naturellement, quatre classifications correspondantes (groupements 1-4). Les quatre cladogrammes, et leurs regroupements, diffèrent entre eux par leurs composantes. Le cladogramme comprend ce qui peut être appelé trois « cladogrammes primaires » et un « cladogramme tertiaire » (et les groupes correspondants comprennent ce qui peut être trois « classifications primaires » [groupements 1-3] et une « classification tertiaire » [groupement 4]). Chaque cladogramme primaire est un ensemble de six « arbres primaires », et le cladogramme tertiaire est un ensemble de quatre « arbres tertiaires ».

L'analyse de composantes d'un arbre primaire (dans un contexte phylétique) se présente comme suit. Pour l'arbre 3.3.1, il y a deux composantes générales : (1) les taxons A, B et C sont apparentés par ascendance commune (une « composante tertiaire »); (2) les taxons B et C sont apparentés par ascendance commune (une « composante primaire »). Il existe deux composantes uniques : (1) l'ancêtre [de ABC] est A (« composante tertiaire »); (2) l'ancêtre [de BC] est B (« composante primaire »). Les six arbres primaires (3.3.1-6) forment un ensemble dénoté par le cladogramme primaire 3.3.1. Il existe un ensemble similaire de six arbres différents dénotés par le cladogramme primaire 3.3.2, et un autre ensemble de six arbres différents dénoté par le cladogramme primaire 3.3.3.

Chaque cladogramme correspond à une classification (regroupement). Le cladogramme 3.3.1 (et les arbres 3.3.1-6), par exemple, correspond au regroupement 3.3.1, d'après lequel il existe un taxon inclusif (ABC), incluant deux sous-taxons : (1) incluant seulement A (implicite et non listé); et (2) incluant BC.

Il y a de plus quatre « arbres tertiaires » (3.3.1-4), chacun ayant

seulement une composante générale (ABC) et une composante unique (A, B, C ou X). Ceux-ci forment un ensemble dénoté par le cladogramme tertiaire, dont la classification correspondante (regroupement 3.3.4) est simplement un taxon inclusif (ABC) subdivisé (implicitement) en trois sous-taxons non-inclusifs (A, B et C).

Dans l'analyse à trois taxons, toutes les composantes et arbres sont triés en types primaires et tertiaires. Chaque arbre primaire à un nombre maximum de composantes générales (le nombre maximum = le nombre de termes [représentant les taxons] moins un, ou N-1). La composante la plus inclusive est la tertiaire; et la moins inclusive, la primaire. Pour chaque arbre-composante général, il existe un unique arbre composante correspondant. Pour l'arbre primaire 3.3.1, par exemple, la composante tertiaire générale (ABC) correspond à la composante tertiaire unique (A); et la composante générale primaire (BC), à l'unique composante primaire (B).

Les composantes uniques de l'arbre primaire 3.3.6 (X_1 , X_2) sont comprises comme étant différentes ($X_1 \neq X_2$). Si elles sont le même ($X_1 = X_2$), l'arbre est un arbre tertiaire (arbre tertiaire 3.3.4), défini par une seule composante générale tertiaire (ABC) et une composante tertiaire unique (X).

Il est vrai que, pour l'analyse à trois taxons, comme pour l'analyse à quatre taxons, il y a une correspondance un-à-un entre classifications (regroupements) et cladogrammes (ensembles d'arbres).

ANALYSE DE COMPOSANTES DE QUATRE TAXONS

Une analyse de quatre taxons (figures 3.4-3.9) est presque excessivement complexe. Il existe douze ensembles (cladogrammes primaires 3.4.1, 3.5.1-12), chacun des douze arbres primaires (3.4.1-12); et, de plus, trois autres ensembles (cladogrammes primaires 3.6.13-15), chacun de neuf arbres primaires (3.6.145-153). Il existe quatre ensembles (cladogrammes secondaires, ou partiellement résolus 3.7.1-4), chacun de huit arbres secondaires (3.7.1-8); et de plus, six autres ensembles (cladogrammes secondaires 3.8.5-10), chacun de neuf arbres secondaires (3.8.33-41). Finalement, il existe un ensemble (cladogramme tertiaire 3.9.1) de cinq arbres tertiaires (3.9.1-5). La deuxième suite de cladogrammes secondaires (3.8.5-10) sont interprétés ici (arbres 3.8.33-41) dans leur sens le plus restrictif; une interprétation moins restrictive est discutée ci-dessous.

Quelques aspects des analyses ci-dessus sont résumées en figure 3.10. Une correspondance un-à-un entre classifications (groupements) et cladogrammes apparaît. A cause du grand nombre d'arbres, il n'y a pas de correspondance entre eux et les classifications, excepté par leurs composantes générales, qui forment des ensembles (cladogrammes).

La comparaison des membres d'un ensemble d'arbres donné montre la diversité qui dans un contexte phylétique est la cause de controverses, p. ex., sur la nature des ancêtres en général, et l'identité d'ancêtres particuliers. On peut garder à l'esprit, cependant, que le cladogramme (ou phylogramme) ressemble équitablement à tous les arbres-membres de son ensemble, défini















ANALYSE DE TROIS TAXONS						
ARBRES PRIMAIRES	COMPOSANTES				GROUPEMENTS	
	GENERALES		UNIQUES			
	TERTIAIRES	PRIMAIRES	TERTIAIRES	PRIMAIRES		
1 	ABC	BC	A	B	ABC BC	1
2 	ABC	BC	A	C	ABC BC	1
3 	ABC	BC	A	X	ABC BC	1
4 	ABC	BC	X	C	ABC BC	1
5 	ABC	BC	X	B	ABC BC	1
6 	ABC	BC	X ₂	X ₁	ABC BC	1
CLADOGRAMMES PRIMAIRES						
1 	ABC	BC			ABC BC	1
2 	ABC	AB			ABC AB	2
3 	ABC	AC			ABC AC	3
ARBRES TERTIAIRES						
1 	ABC		A		ABC	4
2 	ABC		C		ABC	4
3 	ABC		B		ABC	4
4 	ABC		X		ABC	4
CLADOGRAMME TERTIAIRE						
1 	ABC				ABC	4

FIGURE 3.3. Analyse de composantes de trois taxons, A, B, C.

ANALYSE DE QUATRE TAXONS							
ARBRES TERTIAIRES	COMPOSANTES						GROUPEMENTS
	GENERALES			UNIQUES			
	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	
1 	ABCD			A			ABCD 1
2 	ABCD			D			ABCD 1
3 	ABCD			C			ABCD 1
4 	ABCD			B			ABCD 1
5 	ABCD			X			ABCD 1
CLADOGRAMME TERTIAIRE 							
1 	ABCD						ABCD 1

FIGURE 3.4. Analyse de composantes de quatre taxons (fin).

TAXONS	ARBRES				CLADOGRAMMES				GROUPEMENTS
	Primaires	Secondaires	Tertiaires	Total	Primaires	Secondaires	Tertiaires	Total	
2	3			3	1			1	1
3	18		4	22	3		1	4	4
4	171	86	5	262	15	10	1	26	26

FIGURE 3.5. Résumé des analyses de composantes de deux, trois, et quatre taxons.

par ses composantes générales. Il est donc important de noter que l'analyse cladistique opère au niveau de généralité des cladogrammes, pas des arbres. À de nombreuses fins, telles que la classification, l'analyse cladistique rend superflue le marécage analytique qui souvent engloutit les efforts pour résoudre les arbres.

Dans le contexte phylétique, l'analyse cladistique possède un grand attrait du fait de sa généralité. Cependant, sa généralité est parfois mal comprise, et l'analyse cladistique est parfois confondue avec l'analyse d'arbres (et de cladogrammes, tel que le cladogramme primaire 3.4.1, qui sont parfois confondus avec des arbres ayant des composantes uniques inconnues, tel que l'arbre primaire 3.4.12). Les arbres et les cladogrammes ne sont pas incompatibles ; et l'analyse d'arbres n'est pas incompatible avec l'analyse cladistique non plus. Simplement, les cladogrammes et l'analyse

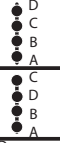


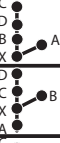

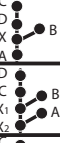

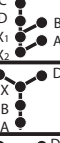





ANALYSE DE QUATRE TAXONS								
ARBRES PRIMAIRES	COMPOSANTES						GROUPEMENTS	
	GENERALES			UNIQUES				
	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES		
1 	ABCD	BCD	CD	A	B	C	ABCD BCD CD	1
2 	ABCD	BCD	CD	A	B	D	ABCD BCD CD	1
3 	ABCD	BCD	CD	X	B	C	ABCD BCD CD	1
4 	ABCD	BCD	CD	X	B	D	ABCD BCD CD	1
5 	ABCD	BCD	CD	A	X	C	ABCD BCD CD	1
6 	ABCD	BCD	CD	A	X	D	ABCD BCD CD	1
7 	ABCD	BCD	CD	X ₂	X ₁	C	ABCD BCD CD	1
8 	ABCD	BCD	CD	X ₂	X ₁	D	ABCD BCD CD	1
9 	ABCD	BCD	CD	A	B	X	ABCD BCD CD	1
10 	ABCD	BCD	CD	A	X ₂	X ₁	ABCD BCD CD	1
11 	ABCD	BCD	CD	X ₂	B	X ₁	ABCD BCD CD	1
12 	ABCD	BCD	CD	X ₃	X ₂	X ₁	ABCD BCD CD	1
CLADOGRAMME PRIMAIRE								
	ABCD	BCD	CD				ABCD BCD CD	1

FIGURE 3.6. Analyse de composantes de quatre taxons, A, B, C, D.

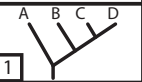










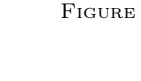
ANALYSE DE QUATRE TAXONS (SUITE)				
CLADOGRAMMES PRIMAIRES	COMPOSANTES GENERALES			GROUPEMENTS
	Tertiaires	Secondaires	Primaires	
 1	ABCD	BCD	CD	ABCD BCD CD 1
 2	ABCD	BCD	BD	ABCD BCD BD 2
 3	ABCD	BCD	BC	ABCD BCD BC 3
 4	ABCD	ABC	BC	ABCD ABC BC 4
 5	ABCD	ABC	AC	ABCD ABC AC 5
 6	ABCD	ABC	AB	ABCD ABC AB 6
 7	ABCD	ABD	AB	ABCD ABD AB 7
 8	ABCD	ABD	BD	ABCD ABD AB 8
 9	ABCD	ABD	AD	ABCD ABD AD 9
 10	ABCD	ACD	AD	ABCD ACD AD 10
 11	ABCD	ACD	CD	ABCD ACD CD 11
 12	ABCD	ACD	AC	ABCD ACD AC 12

FIGURE 3.7. Analyse de composantes de quatre taxons (suite).





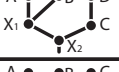



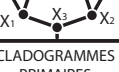
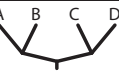

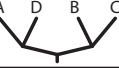
ANALYSE DE QUATRE TAXONS (SUITE)					
ARBRES PRIMAIRES	COMPOSANTES				GROUPEMENTS
	GENERALES		UNIQUES		
	Tertiaires	Primaires	Tertiaires	Primaires	
145 	ABCD	AB CD	X	A C	ABCD AB CD
146 	ABCD	AB CD	X	A D	ABCD AB CD
147 	ABCD	AB CD	X	B C	ABCD AB CD
148 	ABCD	AB CD	X	B D	ABCD AB CD
149 	ABCD	AB CD	X ₂	X ₁ C	ABCD AB CD
150 	ABCD	AB CD	X ₂	X ₁ D	ABCD AB CD
151 	ABCD	AB CD	X ₂	A X ₁	ABCD AB CD
152 	ABCD	AB CD	X ₂	B X ₁	ABCD AB CD
153 	ABCD	AB CD	X ₃	X ₁ X ₂	ABCD AB CD
CLADOGRAMMES PRIMAIRES					
13 	ABCD	AB CD			ABCD AB CD
14 	ABCD	AC BD			ABCD AC BD
15 	ABCD	AD BC			ABCD AD BC

FIGURE 3.8. Analyse de composantes de quatre taxons (suite).

ANALYSE DE QUATRE TAXONS (SUITE)							
ARBRES SECONDAIRES	COMPOSANTES						GROUPEMENTS
	GENERALES			UNIQUES			
	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	
1	ABCD	BCD		A	B		ABCD BCD 1
2	ABCD	BCD		A	D		ABCD BCD 1
3	ABCD	BCD		A	C		ABCD BCD 1
4	ABCD	BCD		A	X		ABCD BCD 1
5	ABCD	BCD		X	B		ABCD BCD 1
6	ABCD	BCD		X	D		ABCD BCD 1
7	ABCD	BCD		X	C		ABCD BCD 1
8	ABCD	BCD		X ₂	X ₁		ABCD BCD 1
CLADOGRAMMES SECONDAIRES							
1	ABCD	BCD					ABCD BCD 1
2	ABCD	ACD					ABCD ACD 2
3	ABCD	ABD					ABCD ABD 3
4	ABCD	ABC					ABCD ABC 4

FIGURE 3.9. Analyse de composantes de quatre taxons (suite).

ANALYSE DE QUATRE TAXONS (SUITE)							
ARBRES SECONDAIRES	COMPOSANTES						GROUPEMENTS
	GENERALES			UNIQUES			
	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	TERTIAIRES	SECONDAIRES	PRIMAIRES	
33	ABCD		AB	C		A	ABCD AB 5
34	ABCD		AB	C		B	ABCD AB 5
35	ABCD		AB	D		A	ABCD AB 5
36	ABCD		AB	D		B	ABCD AB 5
37	ABCD		AB	C		X	ABCD AB 5
38	ABCD		AB	D		X	ABCD AB 5
39	ABCD		AB	X		A	ABCD AB 5
40	ABCD		AB	X		B	ABCD AB 5
41	ABCD		AB	X ₂		X ₂	ABCD AB 5
CLADOGRAMMES SECONDAIRES							
5	ABCD		AB				ABCD AB 5
6	ABCD		AC				ABCD AC 6
7	ABCD		AD				ABCD AD 7
8	ABCD		BC				ABCD BC 8
9	ABCD		BD				ABCD BD 9
10	ABCD		CD				ABCD CD 10

FIGURE 3.10. Analyse de composantes de quatre taxons (suite).

cladistique ont une généralité supérieure à celle des arbres et de l'analyse d'arbres. Et les cladogrammes et la classification sont dans une relation un-à-un que les arbres et la classification ne partagent pas.

Il a été montré qu'un cladogramme donné dénote un ensemble d'arbres. De plus, certains « cladogrammes » dénotent des ensembles d'autres cladogrammes (les guillemets sont utilisés afin d'indiquer cette qualité de certains cladogrammes). Considérons un cladogramme tertiaire à quatre taxons (3.9.1). Il est défini par la composante tertiaire ABCD, et dénote un ensemble de cinq arbres tertiaires (3.9.1-5). Il le fait parce que la composante tertiaire ABCD est une composante générale, également, de tous les cladogrammes secondaires (3.7.1-4, 3.8.5-10), arbres secondaires (3.7.1-8, 3.8.33-41), cladogrammes primaires (3.4.1, 3.5.1-12, 3.6.13-15) et arbres primaires (3.4.1-12, 3.6.145-153). Les ensembles d'un « cladogramme » à quatre taxons sont montrés en figure 3.11. L'ensemble de tous les cladogrammes à quatre taxons et arbres est appelé un « ensemble de structures ». La notation des ensembles est une « structure » tertiaire (un « cladogramme » tertiaire sans termes tels que A, B, etc.), dont le nœud est un cercle. Le cercle dénote un ensemble de cinq structures : une tertiaire (non-résolue), deux secondaires (partiellement résolues), et deux primaires (totalement résolues). Chacune de ces structures est définie par un « type de clade ». À partir des structures secondaires, (1) est défini par une structure tertiaire à laquelle une structure primaire a été ajoutée, tandis que (2) est défini par une structure tertiaire à laquelle une structure secondaire a été ajoutée. Des deux structures primaires, (1) est défini par une structure tertiaire à laquelle deux structures primaires ont été ajoutées, tandis que (2) est défini par une structure tertiaire à laquelle la structure secondaire et primaire ont toutes deux été ajoutées. Chacune des cinq structures dénote un ensemble de un à plusieurs cladogrammes, chacun d'eux dénotant un ensemble d'arbres. La première des deux structures secondaires (définie par un type de clade tertiaire plus un primaire) est ici encore traitée dans son sens le plus restrictif.

Qu'un « cladogramme » tertiaire ou secondaire donné puisse être un ensemble d'autres cladogrammes signifie que la classification correspondante peut être un ensemble de classifications. Bien que cela soit intéressant en soi, il y a des conséquences relatives au contenu en information. Tout cladogramme ou classification donné a un contenu en information effectif, spécifié par ses composantes. Si celui-ci est un cladogramme (ou classification) non-primaire, il a de plus un contenu en information potentiel, potentiellement spécifiable par une ou plusieurs composantes de ses cladogrammes membres (les cladogrammes membres de l'ensemble qu'il dénote). Par exemple, le cladogramme tertiaire 3.9.1 (quatre taxons) est défini seulement par une composante (ABCD). Potentiellement, il inclut deux autres composantes (une secondaire et une primaire, ou deux composantes primaires), parmi les composantes secondaires et primaires variées des cladogrammes 3.7.1-4, 3.8.5-10, 3.5.1-12, et 3.6.13-15.

Que les cladogrammes (et les classifications) aient un contenu en







	ENSEMBLE DE STRUCTURE 				
STRUCTURES (ensembles de cladogrammes)	TERTIAIRES	SECONDAIRES		PRIMAIRES	
					
TYPES DE CLADE	T	T+P	T+S	T+P ₁ +P ₂	T+S+P
CLADOGRAMMES (toutes les possibilités)	1	6	4	3	12
ARBRES (toutes les possibilités)	5	54	32	27	144

FIGURE 3.11. Logique d'ensembles d'analyse à 4 taxons.

information potentiel et un effectif signifie qu'ils peuvent (1) représenter l'état actuel de connaissances des relations à tout moment donné; et (2) évoluer en relation à l'augmentation de la connaissance. Autrement dit, les cladogrammes et les classifications évoluent tant que le contenu effectif en information augmente (et que le contenu en information potentielle diminue).

CLADOGRAMMES ET INFORMATION

Les analyses comparatives d'organismes résultent en l'accumulation d'information. Les résumés de cette information sous la forme de cladogrammes posent certains problèmes, issus d'une question fondamentale : comment l'information est-elle intégrée dans un résumé cohérent ? Le cas le plus simple implique deux espèces, disons une lamproie et un requin (figure 3.12). Certains attributs peuvent être trouvés dans une espèce et pas l'autre, dans les deux espèces, ou dans aucune des espèces : une lamproie, par exemple, a un corps allongé (caractère 1), une seule narine (caractère 2), une notochorde (caractère 3), etc. ; un requin a un corps plus robuste (caractère 4), deux narines (caractère 5), une colonne vertébrale (caractère 6), etc. ; les deux espèces ont des yeux (caractère 7), des nerfs crâniens (caractère 8), des reins (caractère 9), etc. ; aucune de ses espèces n'a de poumons (caractère 10), un langage parlé (caractère 11) et un squelette osseux (caractère 12). Cette information peut être résumée sous la forme d'un tableau (tableau 3.1). Il est facile de voir que l'information peut être intégrée dans une forme générale (tableau 3.2). Le cladogramme correspondant est la figure 3.12, qui ne pose pas de problèmes dans ce cas, parce qu'il inclut seulement deux espèces (pour

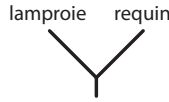


FIGURE 3.12. Un cladogramme de deux espèces.

deux espèces, il n’y a qu’un seul cladogramme possible). Le cladogramme pose problème, cependant, dans ses relations exactes avec l’information du tableau 3.2 : comment l’information (types de caractères) peut-elle être comprise comme représentée dans le cladogramme ? Il y a trois possibilités : (1) la ligne s’étendant jusqu’à la lamproie (figure 3.12.1) ; (2) la ligne s’étendant jusqu’au requin (figure 3.12.2) ; (3) la ligne s’étendant jusqu’aux deux espèces (figure 3.13.3).

TABLEAU 3.1. Caractères et leur présence chez la lamproie et le requin

<i>Espèces</i>	<i>Caractères</i>											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Lamproie	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-
Requin	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-

TABLEAU 3.2. Types de caractères et leur présence chez la lamproie et le requin (cf. tableau 3.1)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>			
	A	B	C	D
Lamproie	+	-	+	-
Requin	-	+	+	-

La possibilité 3.13.3 peut immédiatement sembler être insatisfaisante, car cela implique quelque chose de vrai pour les deux espèces, tandis que le type de caractère A affirme que les espèces diffèrent. La possibilité 3.12.2 peut également sembler insatisfaisante, mais la raison n’est pas si évidente. Par exemple, considérons l’assertion qu’il est vrai que le requin n’a pas les caractères que l’on trouve uniquement dans la lamproie : à savoir un corps allongé (caractère 1), une seule narine (caractère 2), une notochorde (caractère 3), etc. L’assertion est vraie pour ce qu’elle nie être vraie pour le requin. La possibilité 3.12.1 semble intuitivement préférable, parce qu’elle est simple et directe, sans la formulation de possibilité compliquée 3.12.2, à savoir que « il est vrai que le requin ne possède pas. . . ». Sur des bases intuitives, par conséquent, on pourrait considérer l’information (types de caractères) comme étant représentée dans le cladogramme tel que spécifié en figure 3.14.1, ce qui omet les occurrences négatives des types de caractères. L’ajout des occurrences négatives, cependant, ne change pas la nature du

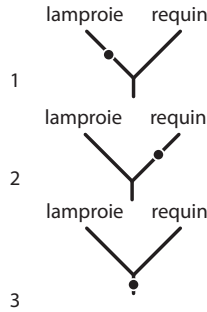


FIGURE 3.13. Trois possibilités de représentation de l'information dans un cladogramme de deux espèces.

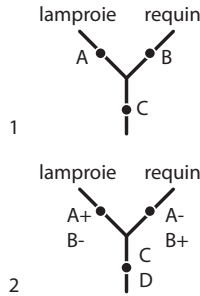


FIGURE 3.14. Représentation des types de caractères (A, B, C) dans un cladogramme de deux espèces. 1 : Occurrences positives. 2 : Occurrences positives et négatives (cf. tableau 3.2)

cladogramme (figure 3.14.2).

Un exemple avec trois espèces pose un problème supplémentaire, parce qu'il y a quatre cladogrammes possibles. L'amphioxus peut être ajouté comme troisième espèce avec certains attributs qui lui sont propres, tels que des solénocytes (caractère 13), un atriopore (caractère 14), un endostyle (caractère 15); et certains attributs communs à l'ensemble des trois espèces, tels que les fentes branchiales (caractère 16), la symétrie bilatérale (caractère 17) et un tube nerveux dorsal (caractère 18). L'information peut être organisée sous une forme générale (tableau 3.3). Les quatre cladogrammes possibles peuvent immédiatement être évalués en référence aux occurrences de types de caractères positifs, plutôt que négatifs, comme représentés par les lignes simples. Le cladogramme 3.15.1 inclut tous les types de caractères, tandis que les cladogrammes 3.15.2-4 n'incluent pas le type de caractère D; et les cladogrammes 3.15.2-3 incluent une ligne pour un type de caractère (?) non représenté dans l'information (tableau 3.3). Sur cette base, le cladogramme 3.15.1 peut être accepté en tant que vrai résumé de l'information (tableau 3.3), et l'autre cladogramme peut être

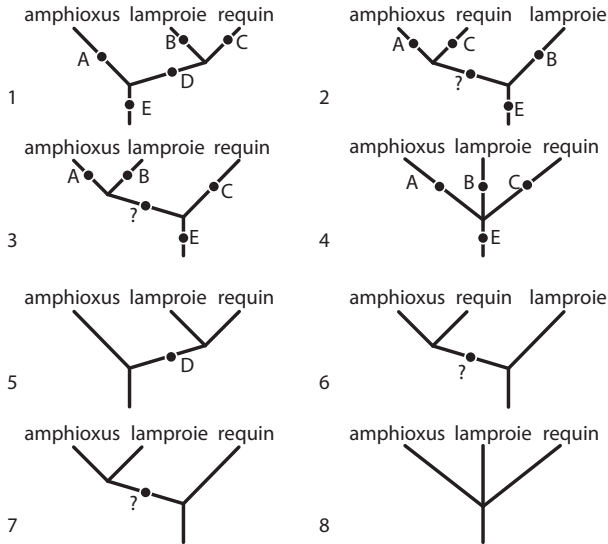


FIGURE 3.15. Représentation des occurrences positives des types de caractères (A, B, C, D, E) dans les cladogrammes de trois espèces. 1-4 : Toutes les occurrences positives représentables par des lignes simples. 5-8 : Occurrences positives (D) qui diffèrent entre les cladogrammes (cf. tableau 3.3).

rejeté.

TABEAU 3.3. Types de caractères et leur présence chez l'amphioxus, la lamproie et le requin (cf. tableaux 3.1, 3.2)

Espèces	Types de caractères					
	A	B	C	D	E	F
Amphioxus	+	-	-	-	+	-
Lamproie	-	+	-	+	+	-
Requin	-	-	+	+	+	-

Les cladogrammes peuvent être alternativement comparés en référence seulement aux occurrences positives pertinentes, à savoir le type de caractère D, qui distingue un cladogramme (3.15.5) des autres (3.15.6-8). Sur cette base, également, le cladogramme 3.15.5 peut être accepté comme un vrai résumé de l'information pertinente (tableau 3.3), et l'autre cladogramme peut être rejeté.

Une analyse complète des quatre possibilités, en référence aux occurrences tant positives que négatives des types de caractères, est donné en figure 3.16. Comme précédemment, seul un cladogramme (3.16.2-4) n'autorise pas le type de caractère D+ excepté comme occurrences multiples. De plus, les cladogrammes 3.16.2-3 incluent une ligne pour un

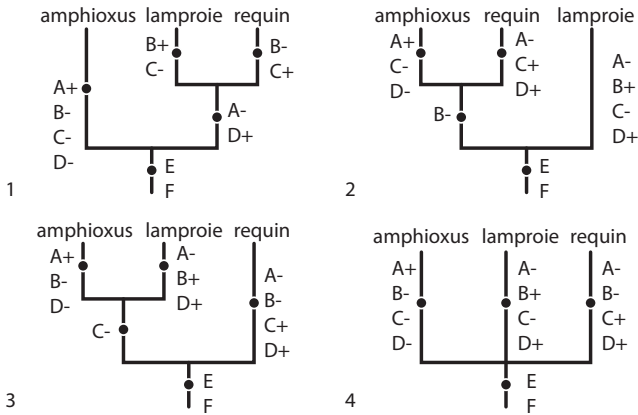


FIGURE 3.16. Représentation des occurrences positives (A+, B+, C+, D+, E) et négatives (A-, B-, C-, D-, F) des types de caractères dans des cladogrammes de trois espèces (cf. figure 3.15 et tableau 3.3).

type de caractère représenté seulement par une occurrence négative (B- en 3.16.2; C- en 3.16.3); le cladogramme 3.16.1 inclut également une ligne représentant une occurrence négative (A-) mais la ligne représente également une occurrence positive (D+).

Un critère d'évaluation des différents cladogrammes possibles n'est pas aussi évident que dans l'analyse totale (figure 3.16) comme dans l'analyse des seules occurrences positives (figure 3.15). Mais vu comme une intégration d'information, un cladogramme peut être jugé en fonction d'à quel point il intègre l'information, ou, en d'autres termes, à quel point il en est concentré. Dans l'analyse totale ci-dessous (figure 3.16), toutes les informations originelles (tableau 3.3) sont reliées à chacune des quatre possibilités. Une manière de juger chaque possibilité est simplement de compter le nombre d'occurrences de caractères (tableau 3.4). Le cladogramme 3.16.1 inclut cinq occurrences positives et sept négatives; les cladogrammes 3.16.2-3, six positives et sept négatives; le cladogramme 3.16.4, six positives et huit négatives; et l'information originelle (tableau 3.3) en inclut huit positives et 10 négatives.

La différence dans les données indique le degré auquel les divers cladogrammes intègrent, ou généralisent, l'information originale (tableau 3.5, gauche). En ayant le nombre d'occurrences le plus bas, le cladogramme 3.16.1 peut être jugé comme étant l'intégration la plus efficace. La raison est démontrée par une analyse plus approfondie. Premièrement, les occurrences communes à tous les cladogrammes (types de caractères E et F) peuvent être éliminés comme non pertinentes pour les différences entre cladogrammes (tableau 3.5, centre). Il est clair que le cladogramme 3.16.4 n'intègre pas mieux l'information que le tableau 3.3, et d'une manière commune également aux cladogrammes 3.16.1-3. Deuxièmement, les occurrences encore communes aux cladogrammes 3.16.1-3 (types de

TABLEAU 3.4. Types de caractères positifs (+) et négatifs (-) et leur occurrence parmi les cladogrammes (cf. figures 3.16 et tableau 3.3)

Clado-grammes	Occurrences positives						Occurrences négatives					Occurrences totales	
	A+	B+	C+	D+	E+	Total	A-	B-	C-	D-	F-		Total
3.16.1	1	1	1	1	1	5	1	2	2	1	1	7	12
3.16.2	1	1	1	2	1	6	2	1	2	1	1	7	13
3.16.3	1	1	1	2	1	6	2	2	1	1	1	7	13
3.16.4	1	1	1	2	1	6	2	2	2	1	1	8	14
tab. 3.3	1	1	1	2	3	8	2	2	2	1	3	10	18

caractères A, B et C, chacun d'entre eux contribuant de trois occurrences positives et cinq négatives au sein des cladogrammes 3.16.1-3 de telle sorte que chaque cladogramme reçoit trois occurrences positives et cinq négatives) peuvent être éliminées, comme non pertinentes pour les différences entre les cladogrammes 3.16.1-3 (tableau 3.5, droit). Il est évident que les cladogrammes diffèrent par rapport au type de caractère D seulement, qui apparaît moins de fois dans le cladogramme 3.16.1 que dans les cladogrammes 3.16.2-4. L'analyse totale donne donc les mêmes résultats que l'analyse basée seulement sur les occurrences positives (figure 3.15), à savoir que le cladogramme 3.16.1 (3.15.1) est un vrai résumé de l'information (tableau 3.3), et que les autres cladogrammes peuvent être rejetés. L'ajout des occurrences négatives, en bref, n'accomplit rien, ce qui est une façon de dire que les occurrences négatives sont non-informatives par rapport au problème de l'évaluation des différents cladogrammes possibles qui peuvent résumer, plus ou moins efficacement, un échantillon d'information donné.

TABLEAU 3.5. Types de caractères positifs (+) et négatifs (-) et leur occurrence parmi les cladogrammes (cf. figures 3.16 et tableau 3.4)

Clado-grammes	Tous les types de caractères			E et F éliminés			A, B et C éliminés		
	+	-	Total	+	-	Total	+	-	Total
3.16.1	5	7	12	4	6	10	1	1	2
3.16.2	6	7	13	5	6	11	2	1	3
3.16.3	6	7	13	5	6	11	2	1	3
3.16.4	6	8	14	5	7	12	2	1	3
tab. 3.3	8	10	18	5	7	12	2	1	3

Mais il y a plus, dérivé de l'inférence à dessiner à partir d'un cladogramme tel que le 3.16.1 — à savoir que, avec le cladogramme 3.16.1 comme base d'inférence, il existe un groupe incluant la lamproie et le requin et excluant l'amphioxus. L'inférence fondée sur le cladogramme 3.16.2 (qu'il y a un groupe incluant l'amphioxus et le requin et excluant la lamproie) et

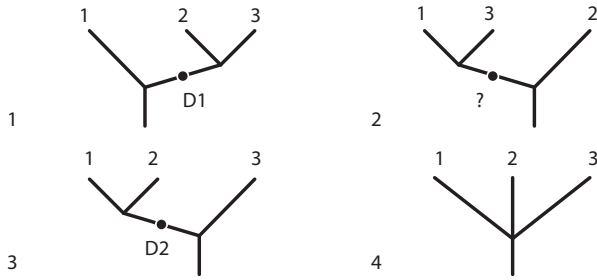


FIGURE 3.17. Occurrences positives (D1, D2) qui diffèrent entre des cladogrammes de trois espèces (cf. tableau 3.6).

l'inférence fondée sur le cladogramme 3.16.3 (qu'il y a un groupe incluant l'amphioxus et la lamproie et excluant le requin) sont en conflit l'une avec l'autre, et avec l'inférence fondée sur le cladogramme 3.16.1. On peut anticiper que, sur trois inférences, une d'entre elles peut être vraie et les autres fausses. Si le cladogramme 3.16.1 est accepté comme base d'inférence et que les autres sont rejetés, l'acceptation implique l'affirmation que le cladogramme 3.16.1 est vrai, et que le tenant de rejet de l'affirmation que les cladogrammes 3.16.2 et 3.16.3 sont faux. Si le facteur décisif pour l'acceptation est l'occurrence du type de caractère D+, alors l'occurrence corrélée du type de caractère A- est fortuite; et les occurrences des types de caractères B- (cladogramme 3.16.2) et C- (cladogramme 3.16.3) sont également fortuites. En d'autres termes, l'occurrence de caractères négatifs, si considérés informatifs, est faussement informative dans tous les cladogrammes possibles excepté un (deux des trois), si l'un d'entre eux est vrai.

Les exemples ci-dessous ne sont pas problématiques dans le sens où toutes les occurrences positives sont combinables en un cladogramme. L'information réelle inclut typiquement des occurrences positives qui sont en conflit les unes avec les autres (tableau 3.6). Les quatre cladogrammes possibles peuvent être comparés en référence aux occurrences pertinentes des types de caractères (figure 3.17). Deux cladogrammes (3.17.1 et 3.17.3) intègrent l'information au même degré. Bien que le cladogramme 3.17.2 puisse être rejeté, aucun cladogramme primaire seul ne peut être accepté en tant que résumé efficace; l'unique cladogramme seul qui peut être accepté est le cladogramme tertiaire 3.17.4.

Un ensemble d'information totalement non-informatif, qui permet tous les types de caractères possibles, est présenté dans le tableau 3.7. Trois cladogrammes intègrent l'information au même degré (figure 3.18). Aucun cladogramme primaire ne peut être rejeté; aucun cladogramme primaire seul ne peut être accepté en tant que résumé efficace; l'unique cladogramme seul qui peut être accepté est le cladogramme tertiaire 3.18.4.

De nombreuses procédures ont été recommandées dans le but de combiner l'information conflictuelle en un résumé qui peut être représenté dans

TABLEAU 3.6. Types de caractères et leur présence chez trois espèces

Espèces	Types de caractères						
	A	B	C	D1	D2	E	F
1	+	-	-	-	+	+	-
2	-	+	-	+	+	+	-
3	-	-	+	+	-	+	-

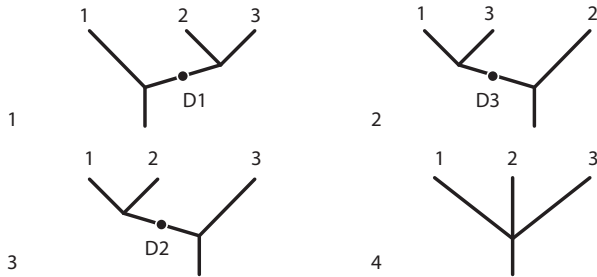


FIGURE 3.18. Occurrences positives (D1, D2, D3) qui diffèrent entre des cladogrammes de trois espèces (cf. tableau 3.7).

un cladogramme. Les procédures sont parfois appelées « procédures d'agrégation » ou « algorithmes d'agrégation », dont beaucoup ont été discutées et comparées dans le journal *Systematic Zoology*. Les procédures de regroupement varient entre elles et donnent des résultats variables, n'importe laquelle d'entre elles peut être utilisée comme base d'inférence. Qu'une procédure de regroupement puisse être appliquée à l'information conflictuelle, et puisse donner un résultat non-ambigu sous la forme d'un unique cladogramme, ne garantit pas que le résultat, ou l'inférence fondée sur lui, soit vraie.

De l'information avec des occurrences positives conflictuelles est contenue dans le tableau 3.8, et l'information pertinente est reliée aux quatre cladogrammes possibles de la figure 3.19 (cladogrammes 3.19.1-4). Une analyse totale des occurrences positives et négatives (tableau 3.9) montre que le cladogramme 3.19.1 est le résumé le plus efficace, et que le facteur décisif est l'occurrence du type de caractère D4+ (cf. cladogrammes 3.19.5-8) qui répliquent en effet le type de caractère D1+ de l'exemple précédent (cf. tableau 3.7, cladogramme 3.18.1). En termes d'efficacité, le cladogramme 3.19.1 est à 1 occurrence positive plus efficace que les cladogrammes 3.19.2-3.

Cet exemple illustre que, pour un échantillon donné d'information contenant des occurrences positives conflictuelles, différents cladogrammes sont possibles, qui diffèrent plus ou moins entre eux dans leur efficacité à intégrer l'information. Bien qu'un cladogramme puisse être jugé plus efficace en accord avec un critère donné, et puisse être accepté comme

TABLEAU 3.7. Types de caractères et leur présence chez trois espèces

Espèces	Types de caractères							
	A	B	C	D1	D2	D3	E	F
1	+	-	-	-	+	+	+	-
2	-	+	-	+	+	-	+	-
3	-	-	+	+	-	+	+	-

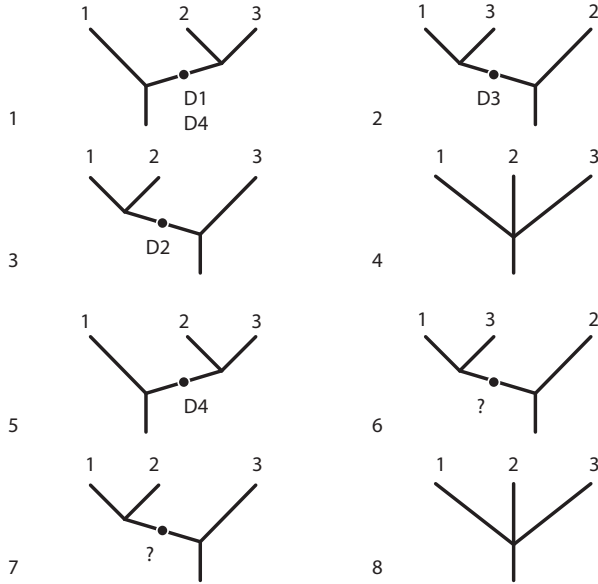


FIGURE 3.19. Occurrences positives dans des cladogrammes de trois espèces. 1-4 : Toutes les occurrences positives (D1, D2, D3, D4). 5-8 : Occurrences positives qui diffèrent entre des cladogrammes (cf. tableau 3.8).

le meilleur cladogramme en ce sens, il n'y a pas de garantie que, si le cladogramme est utilisé comme base d'inférence, l'inférence sera vraie. Supposons, néanmoins, que le cladogramme 3.19.1 soit utilisé comme base d'inférence, à savoir qu'il existe un groupe contenant les espèces 2 et 3 et excluant l'espèce 1. Si tel est le cas, des échantillons d'information additionnels devraient tendre à donner le même résultat. Supposons également qu'un échantillon d'information additionnel soit pris, et que l'échantillon soit suffisamment similaire à l'information du tableau 3.8, de telle sorte que l'échantillon est plus efficacement résumé par un cladogramme qui duplique le cladogramme 3.19.1. On peut se poser la question, quelle est la probabilité d'obtenir le même cladogramme par hasard ? Parce qu'il y a trois cladogrammes informatifs possibles (3.19.1-3), les chances sont de 1 sur 3, ce qui n'est pas une probabilité particulièrement

TABLEAU 3.8. Types de caractères et leur présence chez trois espèces

Espèces	Types de caractères								
	A	B	C	D1	D2	D3	D4	E	F
1	+	-	-	-	+	+	-	+	-
2	-	+	-	+	+	-	+	+	-
3	-	-	+	+	-	+	+	+	-

TABLEAU 3.9. Types de caractères positifs (+) et négatifs (-) et leurs occurrences parmi les cladogrammes (cf. figures 3.19 et tableau 3.8)

Clado-grammes	Tous les types de caractères			A, B, C, E et F éliminés			D1, D2 et D3 éliminés		
	+	-	Total	+	-	Total	+	-	Total
3.19.1	10	10	20	6	4	10	1	1	2
3.19.2	11	10	21	7	4	11	2	1	3
3.19.3	11	10	21	7	4	11	2	1	3
3.19.4	12	11	23	8	4	12	2	1	3
tab. 3.8	14	13	27	8	4	12	2	1	3

basse. Cependant, un échantillonnage additionnel avec le même résultat en fin de compte éventuellement une probabilité significativement inférieure à celle due au seul hasard. Une probabilité significativement basse offrirait une base sur laquelle juger de la vérité d'une inférence.

La conclusion qui se dessine n'est pas qu'une procédure d'agrégation particulière conduise nécessairement vers la vérité, comme si la vérité dépendait de la simple conformité à la procédure. La conclusion est qu'une procédure d'agrégation particulière donne un résultat qui peut être vrai ou faux, et qu'un avis sur sa vérité ou sa fausseté peut être considéré comme un problème indépendant qui peut être exploré par d'autres moyens.

Cette conclusion ne doit pas être comprise comme impliquant que toutes les méthodes d'agrégation sont d'une manière ou d'une autre également valides. Comme l'a montré Farris (1977; 1979), par exemple, certaines procédures phénétiques donnent des résultats anormaux dans certaines circonstances. Il a fourni un ensemble hypothétique d'informations pour huit espèces, dans lequel certains caractères ont été multipliés par divers facteurs (tableau 3.10). Avec ou sans les facteurs, la distribution des occurrences positives, qui ne sont pas en conflit les unes avec les autres, donnent comme résumé le plus efficace le cladogramme 3.20.1. Sans les facteurs, le même résultat est atteint par une procédure phénétique spécifique (UPGMA); mais avec les facteurs, la procédure phénétique ne donne pas de cladogramme informatif comme résumé (figure 3.20.2). La procédure phénétique, en bref, semble se comporter comme s'il y avait de l'agrégation selon les occurrences négatives, plutôt que celles positives. Si, comme on l'a dit plus haut, les occurrences négatives sont majoritairement

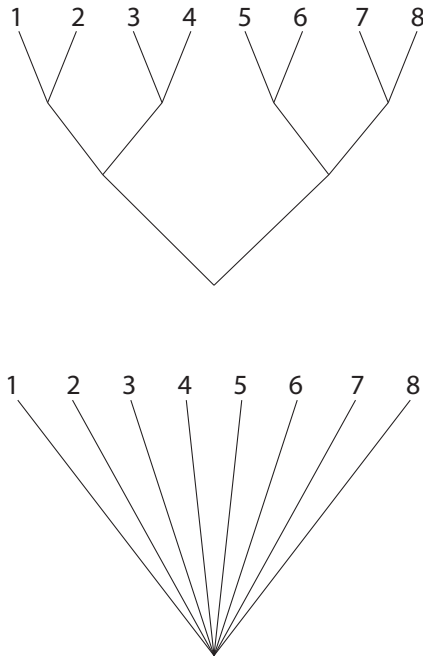


FIGURE 3.20. Deux cladogrammes de huit espèces (cf. tableau 3.10). D'après Farris (1979), figure 1, p. 201.

fausses si considérées comme informatives, toute procédure d'agrégation sensible aux occurrences négatives peut produire des résultats anormaux pour cette raison seule.

Le conflit entre les occurrences positives, tel que ceux des tableaux 3.6-3.8, peut être considéré en relation aux inférences pour lesquelles les cladogrammes servent de base. Par exemple, si le cladogramme 3.19.1 est vrai (s'il existe un groupe incluant les espèces 2 et 3 et excluant l'espèce 1), alors les cladogrammes 3.19.2-3 sont faux (il est faux qu'il existe un groupe incluant les espèces 1 et 3 et excluant l'espèce 2; il est faux, également, qu'il existe un groupe incluant les espèces 1 et 2 et excluant l'espèce 3). Il s'ensuit que les types de caractères D1 et D4 sont vrais, dans le sens où ils définissent un groupe réel; et que les types de caractères D2 et D3 sont faux, dans le sens où ils définissent des groupes irréels. Étant donné un cas de conflit entre occurrences positives, donc, une occurrence ou plus est fautive; c'est-à-dire, une occurrence positive ou plus n'est pas une occurrence réelle.

Sous l'hypothèse que le conflit entre les occurrences positives indique une ou plusieurs erreurs dans leur désignation d'occurrences positives, le conflit peut être examiné avec cette indication à l'esprit. Un exemple concret peut être considéré en référence à certaines caractéristiques partagées par l'amphioxus et la lamproie : un corps anguilliforme (caractère 19),

TABLEAU 3.10. Types de caractères et leur présence chez huit espèces (adapté de Farris 1977 : tableau 1)

<i>Espèces</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>J</i>	<i>K</i>	<i>L</i>	<i>M</i>	<i>N</i>
1	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
2	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
3	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
4	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
5	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+
6	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+
7	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+
8	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+
Facteur	5	1	5	1	5	1	5	1	3	1	3	1	1	1

des nageoires dorsale et caudale confluentes (caractère 20) et une paroi corporelle avec une surface externe du corps lisse, non-interrompue par des nageoires paires (caractère 21). La suite de caractères relative à ce problème est résumée dans le tableau 3.11, et leurs types de caractères sont résumés dans le tableau 3.12, qui répète la structure de l'exemple hypothétique du tableau 3.6.

TABLEAU 3.11. Types de caractères et leur présence chez l'amphioxus, la lamproie et le requin

<i>Espèces</i>	<i>Caractères</i>																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Amphioxus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lamproie	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
Requin	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-

TABLEAU 3.12. Types de caractères et leur présence chez l'amphioxus, la lamproie et le requin

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>E</i>	<i>F</i>
Amphioxus	+	-	-	-	+	+	-
Lamproie	-	+	-	+	+	+	-
Requin	-	-	+	+	-	+	-

Si le type de caractère D1 est vrai, et que le type de caractère D2 est faux, la conséquence est que les caractères 7, 8 et 9 sont vrais, et que les caractères 19, 20 et 21 sont faux. « Faux » ne veut pas dire que l'amphioxus et la lamproie n'ont pas vraiment un corps anguilliforme

(caractère 19), des nageoires dorsale et caudale confluentes (caractère 20) et une paroi corporelle avec une surface externe du corps lisse, non-interrompue par des nageoires paires (caractère 21), car il est certain qu'ils les ont. « Faux » signifie que les caractères ne sont pas des occurrences positives qui définissent un groupe réel incluant l'amphioxus et la lamproie et excluant le requin.

Comment les caractères peuvent se trouver être de fausses occurrences positives? Un moyen pourrait être de découvrir que les caractéristiques de l'amphioxus et de la lamproie (pensés pour constituer des caractères partagés par eux) sont d'une certaine manière fondamentalement différentes, auquel cas elles ne se conformeraient plus au type de caractère D2, mais plutôt à des caractères séparés des types de caractères A et B. Et il pourrait être correct d'affirmer que les caractères 19, 20 et 21 sont faussement considérés comme des caractères du type D2.

Un autre moyen pourrait être de découvrir les caractères chez le requin. Si tous les trois étaient découverts là, les caractères ne se conformeraient plus au type de caractère D2, mais plutôt au type de caractère E. Et il pourrait être correct d'affirmer que les caractères 19, 20 et 21 sont faussement considérés comme des caractères du type D2.

Un troisième moyen de trouver que les caractères soient de fausses occurrences positives serait de découvrir qu'ils ne sont pas des occurrences positives parce qu'ils seraient soit (a) des occurrences négatives, auquel cas ils ne seraient plus conformes au type de caractère D2, et soulèveraient une question à propos de l'existence et de la distribution des occurrences positives correspondantes, qui pourraient ou ne pourraient pas être découvertes chez le requin, ou (b) ne seraient pas un caractère du tout. Dans tous les cas, il serait correct d'affirmer que les caractères 19, 20 et 21 sont faussement construits comme des caractères de type D2.

Ces moyens variés sont schématisés en figure 3.21. Chaque moyen implique un changement dans l'évaluation de la généralité d'un caractère. Dans le premier cas (figures 3.21.1-2) un caractère se trouve être moins général que ce qui était supposé précédemment, dans le sens où l'on trouve qu'il consiste en deux caractères séparés (de types A et B) plutôt qu'un seul (de type D2). Dans le second cas (figures 3.21.3-4) un caractère se trouve être plus général que ce qui était précédemment supposé, dans le sens où il se trouve apparaître dans trois espèces (type de caractère E) plutôt que dans deux espèces (type de caractère D2). Dans le troisième cas (figures 3.21.5-6) un caractère se trouve encore être moins général que ce qui était précédemment supposé, dans le sens où il se trouve apparaître dans une espèce (type de caractère C) plutôt que dans deux espèces (type de caractère D2). Dans le dernier cas (figures 3.21.7-8), le caractère se trouve ne pas avoir de généralité du tout, dans le sens où il ne peut pas être représenté dans le cladogramme de manière à ce qu'il soit informatif.

Qu'en est-il des caractères partagés par l'amphioxus et la lamproie? Le caractère 19, « un corps anguilliforme », est une assertion qui peut être remise en question sur les bases qu'un « corps anguilliforme » est une simple perception de gestalt, et que les formes de la lamproie et de l'amphioxus

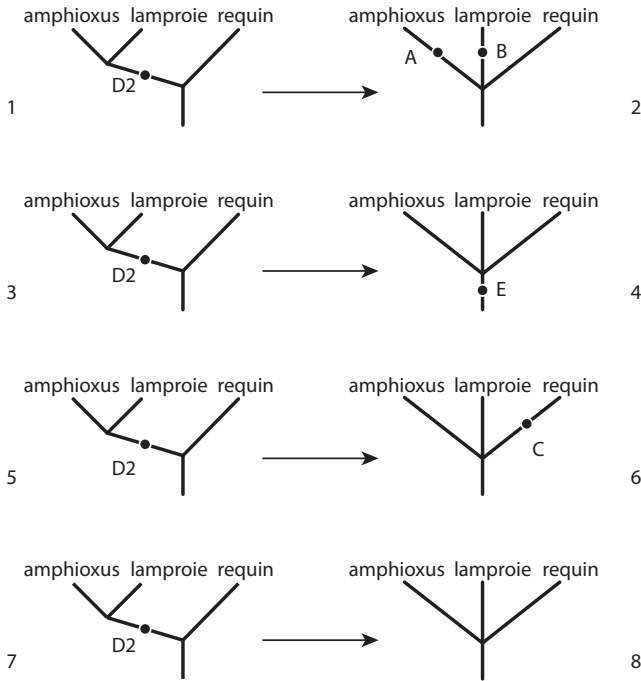


FIGURE 3.21. Possibilités de réinterprétation d'occurrences positives de types de caractères dans des cladogrammes de trois espèces. 1-2 : Une occurrence apparemment positive (D2) réinterprétée en deux occurrences positives moins générales (A, B). 3-4 : Une occurrence apparemment positive (D2) réinterprétée en deux occurrences positives moins générales (E). 5-6 : Une occurrence apparemment positive (D2) réinterprétée en une occurrence négative correspondant à une occurrence positive (C) dans la troisième espèce. 7-8 : Une occurrence apparemment positive (D2) réinterprétée en aucune d'occurrence, qu'elle soit positive ou négative.

sont deux caractères bien différents qui sont facilement distinguables l'un de l'autre (et de la forme des anguilles) si elles étaient étudiées plus en détail. Le caractère 20 « nageoires dorsales et caudales confluentes, » est censé être présent chez le requin au stade embryonnaire, si en fait les nageoires dorsales et caudales sont représentées par un fin pli embryonnaire (figure 3.22) ; le caractère pourrait alors être considéré de plus grande généralité (type de caractère E). Le caractère 21, « une paroi corporelle avec une surface externe du corps lisse, non-interrompue par des nageoires paires » est une assertion difficilement distinguable de « nageoires paires absentes » ; et le caractère pourrait bien être considéré comme une occurrence négative.

Tout caractère devrait bien évidemment pouvoir être remis en question et réinterprété. Qu'en est-il des caractères en conflit avec ceux-ci-dessus ? Le caractère 7 (yeux), le caractère 8 (nerfs crâniens) et le caractère 9 (reins) se

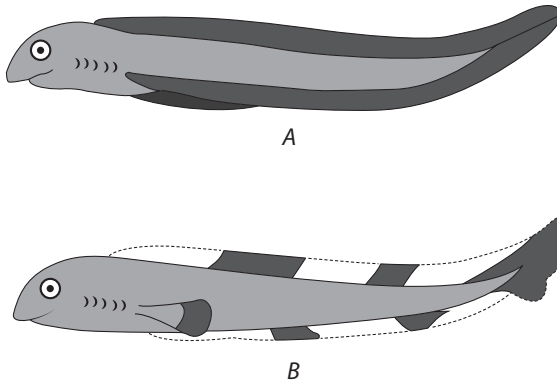


FIGURE 3.22. La relation entre les nageoires et les franges embryonnaires d'après la théorie des franges. A : Plis des nageoires telles qu'illustrées par les requins embryonnaires. B : Nageoires adultes de requin en tant que vestiges de franges. D'après C. K. Weichert (1959), *Elements of Chordate Anatomy* (New York : McGraw-Hill), figure 10.35, p. 280.

réfèrent chacun à des organes qui ont été extensivement étudiés et trouvés avoir (1) une structure cohérente qui peut être identifiée aux niveaux brut, histologique et ultrastructural ; (2) une fonction assignable élucidée par des études physiologiques aux niveaux comportemental, neural, hormonal et biochimique ; et (3) un développement embryologique cohérent qui peut être lui-même être étudié soit structurellement soit physiologiquement à l'un ou l'autre niveau. Pour ces raisons, les caractères 7, 8 et 9 semblent immunisés au type de réinterprétation appliqué aux caractères 19, 20 et 21. Il y a peu de raison, par conséquent, de voir le conflit entre les types de caractères D1 et D2 comme problématique. Le type de caractère D2, comme représenté par les caractères 19, 20 et 21, peut être rejeté dans son entièreté.

Considérons à nouveau l'échantillon d'information du tableau 3.8. L'utilisation d'une procédure d'agrégation sensible aux occurrences positives conduit à accepter le cladogramme 3.19.1. L'inférence est que les types de caractères D1 et D4 sont vrais et que les types de caractères D2 et D3 sont faux. Il s'ensuit que les caractères représentés par les types D2 et D3 devraient pouvoir être réinterprétés, tandis que ceux de type D1 et D4 ne devraient pas pouvoir être réinterprétés, ou au moins pas avec une égale facilité. Dans un sens général, par conséquent, une procédure d'agrégation est simplement un moyen de prédire quelles occurrences positives, de celles qui sont en conflit entre elles, sont vraisemblablement réelles de celles qui ne le sont pas. Pour tester cette prédiction, de l'information additionnelle est requise. Une procédure d'agrégation n'est pas nécessaire pour reconnaître les occurrences positives conflictuelles, qui peuvent être étudiées directement sans aucune prédiction à propos de lesquelles d'entre elles sont vraisemblablement réelles et lesquelles ne le sont pas.

Dans la mesure où les occurrences positives conflictuelles peuvent être étudiées et réinterprétées, les occurrences conflictuelles disparaissent — sinon de fait, du moins dans notre esprit. Si tout le conflit est résolu, de telle sorte que toutes les occurrences positives sont combinables en un seul cladogramme, le choix du résumé le plus efficace n'est pas problématique : il est le cladogramme qui inclut toutes les occurrences positives en tant que lignes simples. Pourtant, aussi longtemps qu'il y a du conflit entre les occurrences positives, il y a un problème qui peut être exploré : à savoir, sur les occurrences conflictuelles, lesquelles sont réelles et lesquelles ne le sont pas ? Ce problème résiduel ne peut être résolu, excepté superficiellement, à travers l'utilisation d'une procédure d'agrégation. Sa résolution n'est possible que par l'étude des organismes et de nouvelles connaissances, ou une nouvelle perspective, sur leurs caractéristiques réelles.

ARBRES ET INFORMATION

En tant que résumés d'informations, les cladogrammes n'impliquent pas en eux-mêmes une notion d'évolution, ou d'origine historique des espèces ou d'autres taxons. Néanmoins, les cladogrammes, et plus généralement les diagrammes de branchements, peuvent être vus selon une perspective évolutive, et, vus de telle manière, pourraient être appelés arbres phylétiques. Considérés comme arbres phylétiques, les diagrammes de branchements posent certains problèmes, enracinés dans une question fondamentale : comment les caractères sont-ils représentés dans un arbre phylétique ?

Le cas le plus simple implique deux espèces, disons, encore, une lamproie et un requin et une certaine information les concernant (figure 3.23 et tableau 3.2). Deux types généraux d'arbres phylétiques sont possibles, et chacun pose un problème dans ses relations exactes avec l'information du tableau 3.2. Considérons le type de caractère A (caractères uniques à la lamproie) : comment les caractères de type A sont-ils représentés sur les types variés d'arbres ? Pour le type d'arbre bifurquant (figures 3.23.1-4), il existe trois possibilités : (1) la ligne conduisant à la lamproie (figure 3.13.1) ; (2) la ligne conduisant au requin (3.12.2) ; (3) la ligne conduisant aux deux espèces (figure 3.13.3). Les possibilités (1) et (2) impliquent que les caractères de type A ont évolué subséquentment à la dernière occurrence de l'espèce ancestrale à la lamproie et au requin (subséquentment à la bifurcation) ; la possibilité (3) implique que les caractères ont évolué avant la dernière occurrence de l'espèce ancestrale (avant la bifurcation).

Parce que les caractères de type A apparaissent seulement chez la lamproie et pas chez le requin, la possibilité (2) peut immédiatement être vue comme étant insatisfaisante. D'après la possibilité (1), cependant, les caractères uniques à la lamproie ont évolué avec la lamproie et pas avant (3.23.1) ; d'après la possibilité (3), les caractères ont évolué avant, et ont été retenus par la lamproie mais ont été perdus, ou transformés, durant

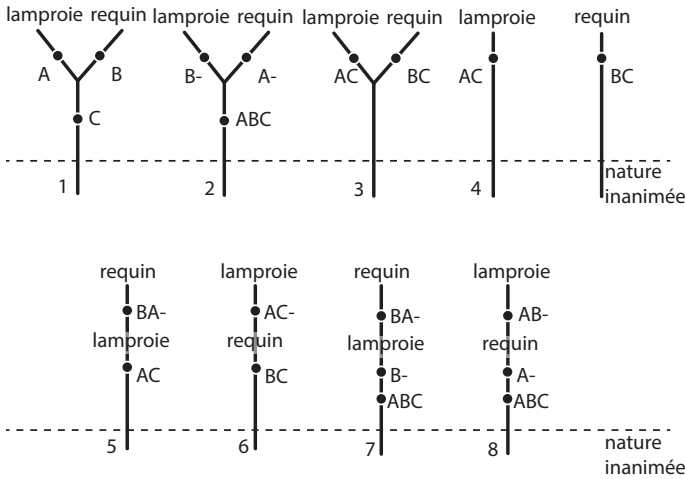


FIGURE 3.23. Représentation des types de caractères (A, B, C) dans des arbres phylétiques de deux espèces, la lamproie et le requin (cf. tableau 3.2).

l'évolution du requin (figure 3.23.2).

Considérons les caractères de type C (présent à la fois chez la lamproie et le requin). Les caractères ont pu évoluer soit avant (figures 3.23.1-2) soit après (figures 3.23.3-4) la dernière occurrence, s'il elle existe, de leur espèce ancestrale à tous les deux.

Pour les arbres sans bifurcation (figures 3.23.5-8), il existe de nombreuses possibilités pour représenter les types de caractères. Si la lamproie est considérée comme ancestrale au requin (figures 3.23.5 et 3.23.7), les caractères de type A ont pu évoluer tôt, puis après avoir été perdus ou transformés. Si le requin est considéré comme ancestral à la lamproie (figure 3.23.6), les caractères de type A peuvent avoir évolué seulement tard ; ou, alternativement (figure 3.23.8), ils peuvent avoir évolué tôt, puis avoir été perdus, ou transformés, seulement pour réapparaître encore après. Les possibilités suivantes en nombre sans fin impliquent un ou plusieurs cycles supplémentaires d'évolution et de pertes, ou de transformations, encore plus tôt.

Avec les nombreuses possibilités pour représenter les caractères sur des arbres même dans l'exemple le plus simple, comment les possibilités nombreuses (ou plutôt illimitées) pourraient être évaluées ? Une manière est simplement de compter le nombre de gains évolutifs et de pertes spécifiées par chaque possibilité (tableau 3.13). Les possibilités diffèrent entre elles en ce qu'elles impliquent à propos des gains et des pertes. Si les vrais nombres de gains et de pertes étaient connus, ou présumés connus, les possibilités pourraient être jugées sur le point auquel elles ont estimé les vrais nombres. Mais il n'y a pas de vrais nombres de gains et de pertes qui peuvent être dérivés du tableau 3.2. Si les différentes possibilités doivent être jugées, cependant, elles peuvent être jugées seulement en comparaison entre elles.

Mais une telle comparaison pose en elle-même un problème, à savoir le critère de décision.

TABLEAU 3.13. Gains et pertes évolutifs impliqués par divers placements des types de caractères dans les arbres phylétiques (cf. figures 3.23 et tableau 3.2)

Arbres	<i>Gains évolutifs</i>				<i>Pertes évolutives</i>				<i>Gains et pertes totaux</i>
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>Total</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>Total</i>	
3.23.1	1	1	1	3	0	0	0	0	3
3.23.2	1	1	1	3	1	1	0	2	5
3.23.3	1	1	2	4	0	0	0	0	4
3.23.4	1	1	2	4	0	0	0	0	4
3.23.5	1	1	1	3	1	0	0	1	4
3.23.6	1	1	1	3	0	1	0	1	4
3.23.7	1	2	1	4	1	1	0	2	6
3.23.8	2	1	1	4	1	1	0	2	6
tableau 3.2	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Un critère possible est la parcimonie. Si ce critère est appliqué de manière large, jusqu'à inclure à la fois les gains évolutifs et les pertes évolutives, les membres de chaque classe d'arbres, bifurquants et non-bifurquants, peuvent être comparés entre eux? Une comparaison des arbres 3.23.1-4 montre que les types de caractères sont représentés plus parcimonieusement par l'arbre 3.23.1 que par les arbres 3.23.2-4 (tableau 3.13); une comparaison des arbres 3.23.5-8 montre que les types de caractères sont représentés plus parcimonieusement par les arbres 3.23.5-6 que par les arbres 3.23.7-8; une comparaison des arbres 3.23.1 et 3.23.5-6 montre que les types de caractères sont représentés plus parcimonieusement par l'arbre 3.23.1 que par les arbres 3.23.5-6. De manière intéressante, l'arbre 3.23.1 correspond au cladogramme, accepté sur des bases intuitives, qui est le meilleur résumé, dans sa représentation des types de caractères (figure 3.14.1).

Que la représentation d'un arbre (3.23.1) puisse être trouvée être plus parcimonieuse que celle des autres arbres (3.23.5-6) n'est pas une preuve que l'un est vrai, ou que les autres arbres soient faux, comme hypothèses sur l'ancestralité et la descendance historique. Tout ce qui peut raisonnablement être affirmé est que, par rapport à telles données (tableau 3.2), une représentation (3.23.1) est vraiment plus parcimonieuse que les autres (3.23.5-6). Ou, en d'autres termes, la parcimonie peut être utilisée comme critère gouvernant le mode de représentation des caractères dans les arbres phylétiques. D'après ce mode, les caractères sont bien représentés dans un arbre à leur niveau de généralité le plus parcimonieux. En termes plus concrets, un caractère est mieux représenté par une ligne d'un arbre plutôt que par deux lignes.

Pour un ensemble donné de types de caractères, on peut se demander s'il y a un arbre pour lequel l'ensemble est le plus parcimonieusement représenté. Considérons les types de caractères du tableau 3.14. Deux arbres différents sont également parcimonieux dans leur représentation

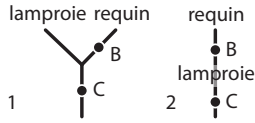


FIGURE 3.24. Représentation parcimonieuse des types de caractères dans deux arbres phylétiques avec différents nombres de lignes (cf. tableau 3.14).

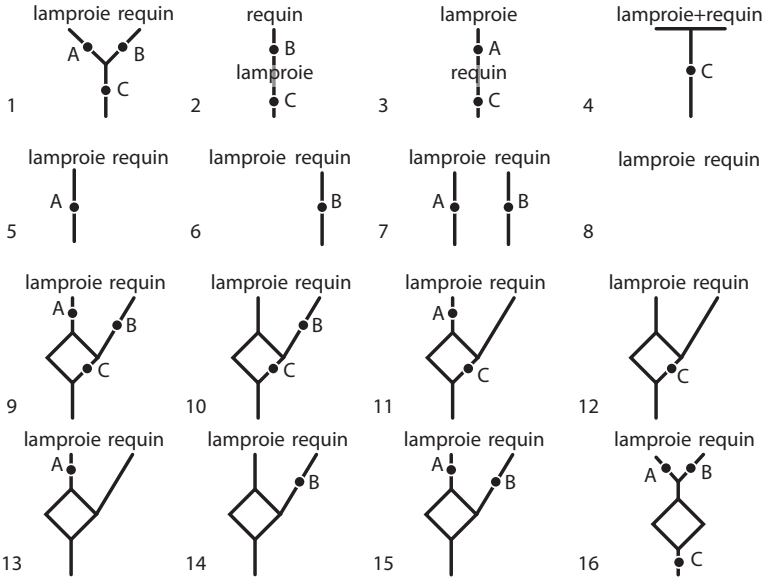


FIGURE 3.25. Arbres phylétiques. Arbres 1-8 : Arbres les plus parcimonieux pour différents ensembles de types de caractères (cf. tableau 3.15 : ensembles 1-8). Arbres 9-15 : Un arbre phylétique à réticulation et représentation parcimonieuse de sept ensembles de types de caractères (cf. figures 3.25.1-7 et tableau 3.15 : ensembles 1-7). Arbre 16 : Un arbre phylétique à réticulation, lignes additionnelles, et représentation parcimonieuse d'un ensemble de types de caractères (cf. figures 3.25.1, 3.25.9 et tableau 3.15 : ensemble 1).

des types de caractères, où chaque arbre implique deux gains évolutifs et aucune perte (figure 3.24). Mais les arbres diffèrent dans leur complexité : l'arbre 3.24.1 inclut trois lignes ; l'arbre 3.24.2, seulement deux. Que ce seul arbre (3.24.2) représente les types de caractères par des lignes plus courtes que ceux de l'autre arbre (3.24.1) est également un aspect de parcimonie. L'arbre 3.24.2 est plus parcimonieux que l'arbre 3.24.1 par une ligne, même si chaque arbre implique le même nombre de gains et de pertes évolutifs des types de caractères. L'arbre phylétique le plus parcimonieux, ainsi, peut être compris dans un sens général comme l'arbre impliquant le moins de gains et de pertes évolutifs avec le plus petit nombre de lignes. Pour deux taxons, combien d'arbres phylétiques différents

sont possibles ? Cette question n'est pas facilement résolue. On peut à la place se demander, combien d'ensembles différents de types de caractères sont possibles pour deux taxons ? Huit ensembles différents épuisent les possibilités logiques (tableau 3.15). Pour chaque ensemble un « arbre » le plus parcimonieux est spécifiable (figures 3.25.1-8) ; en ce sens, il y a huit « arbres » possibles. Si l'hybridation est considérée, comme représentée dans les arbres avec réticulation, un nombre infini d'arbres est possible, différant dans la complexité de leur réticulation. L'ensemble de tels arbres réticulés devraient être également parcimonieux dans leurs gains et pertes évolutifs impliqués si les ensembles de caractères sont parcimonieusement représentés dans les arbres. Mais chacun des arbres réticulés devrait être moins parcimonieux dans son nombre de lignes que l'arbre non-réticulé correspondant. Comparons, par exemple, les arbres 3.25.1 et 3.25.9. Chaque arbre implique trois gains évolutifs et pas de pertes ; l'arbre 3.25.1 inclut trois lignes, et l'arbre 3.25.9 inclut sept lignes. L'arbre 3.25.1 est plus parcimonieux que l'arbre 3.25.9 de quatre lignes.

TABLEAU 3.14. Types de caractères et leur présence chez la lamproie et le requin (cf. figure 3.24)

<i>Types de caractères</i>			
<i>Espèces</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
Lamproie	-	-	+
Requin	-	+	+

Étant donné un arbre le plus parcimonieux dans sa représentation d'un ensemble de types de caractères, quelles inférences peuvent en être dérivées ? Considérons l'ensemble 3.15.8 — sans types de caractères connus pour la lamproie et le requin, et sans types de caractères partagés par eux connus. On pourrait inférer que les absences sont de véritables absences ou, alternativement, que l'absence de types de caractères est un simple artéfact de l'échantillonnage. Considérons les ensembles 3.15.2-7. Chaque ensemble inclut une partie, mais pas tous, des types de caractères de l'ensemble 3.15.1. Pour chaque ensemble on peut inférer que les types de caractères manquants sont de véritables absences ou, alternativement, que l'absence de certains types de caractères est un simple artéfact d'échantillonnage.

Deux types généraux d'inférences sont possibles : l'absence de types dans un ensemble particulier reflète : (1) l'absence de tels types de caractères dans le monde réel ou (2) une erreur d'échantillonnage, avec l'implication que les types de caractères manquants peuvent exister mais sont absents d'un ensemble particulier à cause du seul hasard. Chaque type général d'inférence conduit à une prédiction différente : que des recherches futures pour les caractères produiront (1) des jeux de données identiques au premier ou (2) des jeux de données qui varient entre eux dans la présence ou l'absence de types de caractères particuliers. Les prédictions peuvent être testées par échantillonnage, dont on s'attend en général qu'il montre de la variation dans la présence ou l'absence de certains types de caractères

TABLEAU 3.15. Huit ensembles de types de caractères pour deux taxons (lamproie et requin) et les « arbres » les plus parcimonieux correspondants (MPT) (cf. figure 3.25)

<i>Ensemble</i>	<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>			<i>MPT</i>
		<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	
1	Lamproie	+	-	+	3.25.1
	Requin	-	+	+	
2	Lamproie	-	-	+	3.25.2
	Requin	-	+	+	
3	Lamproie	+	-	+	3.25.3
	Requin	-	-	+	
4	Lamproie	-	-	+	3.25.4
	Requin	-	-	+	
5	Lamproie	+	-	-	3.25.5
	Requin	-	-	-	
6	Lamproie	-	-	-	3.25.6
	Requin	-	+	-	
7	Lamproie	+	-	-	3.25.7
	Requin	-	+	-	
8	Lamproie	-	-	-	3.25.8
	Requin	-	-	-	

d'échantillon à échantillon. Il est raisonnable de s'attendre à ce que, avec un échantillonnage suffisamment étendu, tous les types de caractères seront représentés, que les échantillons combinés se conformeront à l'ensemble 3.15.1, et que l'arbre le plus parcimonieux pour n'importe quels deux taxons sera un arbre bifurquant similaire à l'arbre 3.25.1.

Que l'arbre 3.25.1 semble être la solution générale au problème de l'arbre le plus parcimonieux pour n'importe quels deux taxons ne prouve encore pas que l'arbre 3.25.1 est vrai, et que les autres arbres sont faux, en tant qu'hypothèses historiques d'ancestralité et de descendance. L'arbre 3.25.1 peut en effet être l'arbre le plus parcimonieux pour un ensemble donné de types de caractères, ou d'ensembles de types de caractères en général, même si un autre arbre, disons le 3.25.2, peut être historiquement correct. Si cela est bien le cas, la vérité historique doit être jugée par quelque critère autre que l'arbre le plus parcimonieux.

Considérons la possibilité qu'un échantillonnage ultérieur ne montre pas de variabilité. Supposons un échantillonnage initial d'information résumé par l'ensemble 3.15.2 et représenté par l'arbre 3.25.2, et qu'un certain nombre d'échantillons d'information additionnels donnent tous des résumés et arbres identiques. A un certain moment, on peut pencher pour l'idée que les caractères du type A en fait n'existent pas dans le monde réel, c.-à-d. que l'absence est vraie. Mais il y a un problème avec cette idée, qui devrait être fautive s'il existait un seul caractère de type A. Si ce caractère était découvert, la découverte devrait automatiquement changer le résumé de

tous les échantillons de l'ensemble 3.15.1, et devrait changer l'arbre le plus parcimonieux en 3.25.1. Si les caractères de type A existent effectivement en très petits nombres, de sorte qu'ils apparaissent seulement rarement dans les échantillons d'information, leur découverte devrait être improbable sous le seul effet du hasard, mais leur occurrence devrait néanmoins être réelle. Conclure que les caractères de type A n'existent pas simplement parce qu'aucun n'apparaît dans un échantillon devrait sembler sans garantie. Dans les cas d'échantillonnage étendu et exhaustif, cependant, on pourrait s'attendre à ce que les « caractères » de type A devraient normalement être « découverts » à travers la mauvaise identification, qui, à cause du hasard seul, devient toujours moins probable à mesure que l'échantillonnage devient plus étendu.

Un arbre le plus parcimonieux semble ne pas offrir de base pour l'inférence au-delà de celle du cladogramme correspondant pour les raisons mentionnées ci-dessus. Mais on peut supposer qu'un arbre comme le 3.25.1 est en un sens un aspect du monde réel et, en tant que tel, mérite une explication avec ses propres termes. En omettant les « arbres » avec seulement une ligne, ou pas de ligne du tout (3.25.4-8), il y a quatre explications causales possibles dans un sens historique, si les arbres peuvent être regardés en tant que tels : les arbres 3.25.1-3 et des schémas hybrides dont le nombre est infini. Si l'arbre 3.25.1 était historiquement vrai, la conséquence serait que l'évolution fonctionne de manière à produire un arbre qui n'est pas seulement le plus parcimonieux dans un sens général, mais qui est également historiquement vrai ; si l'un des autres arbres était vrai, p. ex. l'arbre 3.25.2, la conséquence serait que l'évolution fonctionne de manière à produire un arbre qui n'est pas seulement le plus parcimonieux dans un sens général, mais qui est également historiquement faux. Avec ces différentes possibilités, il ne semble pas y avoir de raison d'assimiler la notion d'arbre le plus parcimonieux avec celle de vérité historique. En effet, il serait peut-être mieux de séparer ces deux concepts et de se demander si la vérité historique peut être estimée par des moyens autres que la recherche de l'arbre le plus parcimonieux.

La conséquence de possibles explications causales, à l'exception des arbres réticulés, est la perte évolutive ou la transformation évolutive des caractères. Si l'arbre 3.25.1 est vraiment le plus parcimonieux dans un sens général, et si l'arbre 3.25.2 est néanmoins vrai dans un sens historique, les caractères de type A doivent avoir été perdus durant l'évolution de la lamproie au requin. De la même façon, si l'arbre 3.25.1 est vraiment plus parcimonieux, et si l'arbre 3.25.3 est historiquement vrai, les caractères de type B doivent avoir été perdus durant l'évolution du requin à la lamproie. En cherchant sans succès des caractères de type A chez le requin, ou des caractères de type B chez la lamproie, on peut juger que les caractères soient, en fait, vraiment absents. Cette considération signifierait également que l'arbre 3.25.1 est vraiment plus parcimonieux. Les possibilités existent toujours, cependant, que les caractères de type A soient présents dans un état transformé, mais pourtant pas encore découverts, chez le requin ; et que les caractères de type B soient présents dans un état transformé,

mais pourtant pas encore découverts, chez la lamproie. La découverte de caractères transformés de type A et B établirait leur présence chez les espèces pour lesquelles on ne pensait précédemment pas qu'elles les aient. La découverte les convertirait également en caractères de type C. Si tous les caractères de type A étaient découverts dans un état transformé chez le requin, l'ensemble combiné de tous les types de caractères connus changerait l'ensemble 3.15.1 en 3.15.2, car les caractères transformés seraient de type B ; et l'arbre le plus parcimonieux serait changé de l'arbre 3.25.1 en 3.25.2 (tableau 3.16 : ensemble 1). De la même façon, si tous les caractères de type B étaient découverts dans un état transformé chez la lamproie, l'ensemble combiné de tous les types de caractères connus changerait de l'ensemble 3.15.1 à l'ensemble 3.15.3, car les caractères transformés seraient de type A ; et l'arbre le plus parcimonieux serait changé de l'arbre 3.25.1 en 3.25.3 (tableau 3.16 : ensemble 2). De manière intéressante, si tous les caractères de type A étaient découverts dans un état transformé chez le requin, et que tous les caractères de type B étaient découverts dans un état transformé chez la lamproie, rien ne changerait, et les caractères transformés constitueraient un nouvel ensemble de caractères à la fois de type A et B (tableau 3.16 : ensemble 2A).

TABLEAU 3.16. Cinq ensembles de caractères (de types A, B, C) pour deux taxons (Lamproie, Requin) avec un changement possible (\rightarrow) d'un caractère (+) en un état transformé (t), et l'arbre le plus parcimonieux résultant (MPT) (cf. figure 3.25) et l'ensemble des types de caractères (cf. tableau 3.15)

Ensemble	Espèces	Types de caractères				MPT (Figure 3.25)	Types de caractères résultants (Tableau 3.15)			
		C	A	B	C		A	B	C	
1	Lamproie	-	+	-	A	3.25.2	3.15.2	-	-	+
			↓							
	Requin	-	t =	+	A(t)			-	+	+
2	Lamproie	-	+ =	t	B(t)	3.25.3	3.15.3	+	-	+
				↑						
	Requin	-	-	+	B			-	-	+
2A	Lamproie	-	+ =	t	B(t)	3.25.1	3.15.1	+	-	+
			↓	↑						
	Requin	-	t =	+	A(t)			-	+	+
3	Lamproie	X \rightarrow	t	-	X(t)	3.25.1	3.15.1	+	-	+
	Requin	X(t)	-	t \leftarrow	X			-	+	+
4	Lamproie	-	+ =	?	?	3.25.1	3.15.1	+	-	+
			↓	↑						
	Requin	-	? =	+	?			-	+	+

Ainsi l'arbre le plus parcimonieux peut être faux dans un sens historique si les caractères de types A et B ont été perdus ou, ce qui revient au même, si tous les caractères d'un type ont été changés de manière si

importante lorsque transformés en caractères de l'autre type que la relation (transformation) entre eux est indiscouvrable.

Ainsi il existe une possibilité pour qu'un caractère de type A soit, en réalité, un caractère transformé apparemment de type B ; et inversement, qu'un caractère de type B soit, en réalité, un caractère transformé apparemment de type A. Supposer que cela puisse être vrai dans un cas particulier implique d'employer la notion d'homologie dans son sens conventionnel, et évolutif. Une lamproie, par exemple, à une seule narine (tableau 3.2 : caractère 2), et un requin à deux narines (tableau 3.2 : caractère 5). Supposer que la narine de la lamproie et les narines du requin soient homologues dans un sens évolutif implique de supposer que les deux types de narines ont une origine commune dans quelque structure ancestrale. Les possibilités pour une origine commune incluent les suivantes : qu'une structure ancestrale était (1) une seule narine (A) comme celle de la lamproie, qui a été transformée d'une quelconque façon en les deux narines du requin (figure 3.26.1 : B) ; (2) deux narines (B) comme celles du requin, qui ont été transformées d'une quelconque façon en la narine unique de la lamproie (figure 3.26.2 : A) ; (3) une structure (X) autre que (1) et (2), qui a été transformée d'une quelconque façon en la narine unique (A) de la lamproie, d'une part, et qui a été transformée en les deux narines (B) du requin, d'autre part. La possibilité (1) signifie que l'unique narine n'est pas un caractère de type A, mais plutôt un caractère de type C, car il est présent (dans un état transformé) chez le requin (figure 3.26.1) ; la possibilité (2) signifie que les deux narines ne sont pas un caractère de type B, mais plutôt un caractère de type C, car ils sont présents (dans un état transformé) chez la lamproie (figure 3.26.2) ; la possibilité (3) signifie que l'unique narine est un caractère de type A, et que les deux narines sont un caractère de type B, car aucun des caractères n'est présent dans un état transformé chez une autre espèce, mais plutôt les deux caractères à la fois sont des transformations en un troisième caractère (X) de type C, présent (dans un état transformé) à la fois chez la lamproie et chez le requin (figure 3.26.3).

D'après la possibilité (1) en d'autres termes, le caractère de la narine unique est primitif ou ancestral (plésiomorphe) relativement au caractère des deux narines, qui est avancé ou dérivé (apomorphe ; figure 3.26.1). D'après la possibilité (2), le caractère des deux narines est primitif ou ancestral (plésiomorphe) relativement au caractère de la narine unique, qui est avancé ou dérivé (apomorphe ; figure 3.26.2). D'après la possibilité (3), le caractère de la narine unique et le caractère des deux narines sont tous deux avancés ou dérivés (apomorphe ; figure 3.26.3) relativement à un autre caractère (X) qui est primitif ou ancestral (plésiomorphe ; figure 3.26.3).

Une assertion d'homologie invoque simplement la notion d'un caractère en commun ou, dans cet exemple, un caractère de type C (narine ou narines présentes). Une assertion d'homologie évolutive ajoute la possibilité, mais pas la nécessité, qu'un caractère précédemment pensé comme étant de type A, ou de type B, est en réalité un caractère de type C. Dans un sens

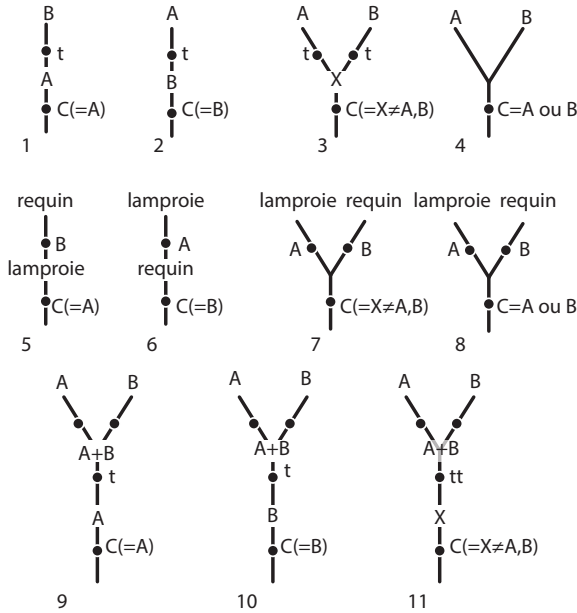


FIGURE 3.26. Arbres impliquant les transformations (t) de caractères (A, B, X) de deux espèces, la lamproie (L) et le requin (R). 1-4 : Arbres de caractères. 5-8 : Arbres phylétiques. 9-11 : Arbres de caractères.

évolutif, par conséquent, une assertion d'homologie peut être généralement comprise comme impliquant la possibilité d'une transformation de caractère particulière : où, de deux caractères, l'un est primitif relativement à l'autre, qui est avancé.

On peut comparer les trois possibilités, chacune sous la forme d'un arbre de caractère (figure 3.26.1-3). Dans chaque arbre la ligne conduisant aux deux caractères représente la relation homologue (un caractère de type C) supposé exister entre eux ; et la ligne conduisant d'un caractère à l'autre représente une transformation implicite (t). En termes de gains et de pertes évolutifs de caractères et de leurs transformations, deux arbres (3.26.1-2) sont plus parcimonieux que le troisième (3.26.3), mais les deux arbres sont également parcimonieux relativement l'un à l'autre (tableau 3.17). Une représentation parcimonieuse en un seul arbre de caractère devrait donc avoir à représenter, et permettre, deux possibilités alternatives et conflictuelles (figures 3.26.1-2). Les possibilités sont permises par un arbre de caractère bifurquant (figure 3.26.4) dans lequel il n'y pas de lignes conduisant d'un caractère à l'autre. Dans les arbres phylétiques les caractères devraient être représentés par des lignes interconnectant les espèces (figures 3.26.5-8).

Il y a une correspondance entre les arbres de caractères et les arbres phylétiques, de telle sorte que chaque arbre de caractère est

TABLEAU 3.17. Gains évolutifs des caractères (A, B, X) et transformations des caractères (A→B, B→A, X→A, A→X) impliqués par différents arbre de caractères (cf. figure 3.26)

Arbres	Gains des caractères et transformations							Gains et pertes totaux	
	A	B	X	A→B	B→A	X→A	X→B	Pertes	pertes totaux
3.26.1	1	0	0	1	0	0	0	0	2
3.26.2	0	1	0	0	1	0	0	0	2
3.26.3	0	0	1	0	0	1	1	0	3

inclus dans, et sous-entendu par, l'arbre phylétique correspondant (3.26.1, 3.26.5, 3.26.2, 3.26.6, 3.26.3, 3.26.7, 3.26.4, 3.26.8). Les arbres phylétiques peuvent, par conséquent, être considérés comme généralisant les arbres de caractères, c.-à-d. des arbres qui représentent tous les arbres de caractères combinés. L'ensemble des caractères représentés dans chaque paire d'arbres correspondants est donné dans le tableau 3.16. Les arbres de caractères (figures 3.26.1-4) représentent seulement les caractères, pas la distribution des caractères entre les espèces. Les arbres phylétiques (figures 3.26.5-8) incluent à la fois les types d'information, les caractères et leur distribution entre les espèces. Encore une fois, l'arbre 3.26.8 (cf. arbre 3.25.1) semble être la solution générale au problème de l'arbre le plus parcimonieux pour n'importe quels deux taxons, même dans les cas dans lequel la transformation des caractères se produit. Dans sa forme et ses conséquences il est le même que le cladogramme accepté sur des bases intuitives (figure 3.14.1).

L'arbre 3.26.8 n'interdit pas en lui-même, ou n'implique pas l'interdiction de, la possibilité historique de la transformation indépendante du caractère A et B à partir du caractère X (figure 3.26.7), car cette possibilité est seulement un exemple de représentation non parcimonieuse des caractères dans les arbres. Néanmoins, l'arbre le plus parcimonieux pour cette possibilité (figure 3.26.7) est le même que l'arbre le plus parcimonieux en général (figure 3.26.8). Et l'arbre 3.26.8 n'interdit pas non plus, ou n'implique pas l'interdiction de, la possibilité historique que les caractères de types A et B étaient simplement séparés de l'espèce ancestrale dans laquelle les deux types étaient présents (figures 3.26.9-11). La séparation est simplement un autre exemple de représentation non parcimonieuse des caractères dans les arbres, mais dans cet exemple existent les mêmes possibilités pour les transformations de caractères : A→B (figure 3.26.9) ; B→A (figure 3.26.10) ; X→A et X→B (figure 3.26.11). Néanmoins, l'arbre le plus parcimonieux pour ces possibilités est toujours l'arbre le plus parcimonieux en général (figure 3.26.8). De nouveau, le fait qu'il existe un arbre le plus parcimonieux en général ne prouve pas que l'arbre soit correct en tant qu'hypothèse historique d'ancestralité et de descendance.

Pour trois taxons, il existe 54 ensembles différents possibles de types de caractères, chacun d'eux spécifiant un « arbre » différent comme sa plus parcimonieuse représentation. La plupart des « arbres » sont

fragmentaires ? manquant de suffisamment de lignes pour former une structure interconnectée. Dans le sens d'une structure interconnectée où chaque taxon est séparé par au moins une ligne de deux autres taxons, il y a seulement 22 arbres. De ceux-là, 18 arbres sont les arbres primaires (figure 3.27) et quatre arbres sont des arbres tertiaires (figure 3.28).

Les 22 arbres peuvent être comparés dans leur représentation de l'information concernant l'amphioxus, la lamproie et le requin (tableaux 3.3, 3.18). Sans considération des possibles transformations de caractères, un arbre (3.27.1) est le plus parcimonieux dans ses conséquences relatives aux gains et aux pertes évolutifs. De manière intéressante, l'arbre 3.27.1 correspond au cladogramme qui résume le mieux le même ensemble de types de caractères (figure 3.15.1).

Chacun des 22 arbres est une représentation parcimonieuse d'un ensemble différent de types de caractères (tableau 3.19). Les 18 arbres primaires forment trois groupes, et chaque groupe est défini par un caractère de type D différent. Dans le groupe 1 (tableau 3.19 : gauche, figure 3.27 : gauche), les caractères de type D apparaissent chez la lamproie et le requin ; dans le groupe 2 (tableau 3.19 : centre, figure 3.27 : centre) les caractères de type D apparaissent chez l'amphioxus et le requin ; dans le groupe 3 (tableau 3.19 : droite, figure 3.27 : droite) les caractères de type D apparaissent chez l'amphioxus et la lamproie.

Au sein des six arbres de chaque groupe, un arbre possède tous les types de caractères possibles (p. ex. arbre 3.27.1), et chacun des cinq autres arbres possède certains mais pas tous les types de caractères possibles (p. ex. les arbres 3.27.4-5, 3.27.10, 3.27.13, 3.27.16). Pour les mêmes raisons données dans la discussion des arbres pour deux taxons, l'arbre dans lequel tous les types de caractères sont représentés est l'arbre le plus parcimonieux en général de son groupe, et en ce sens correspond à un cladogramme. Par conséquent, le problème de l'arbre le plus parcimonieux en général pour trois taxons implique seulement trois arbres primaires (figures 3.27.1-3), et en ce sens est équivalent au problème du choix du cladogramme, sur trois cladogrammes possibles, qui résume le mieux l'information. Pour choisir un cladogramme qui résume au mieux l'information, seules les occurrences positives des caractères de type D sont pertinentes. Pour choisir l'arbre le plus parcimonieux, ce qui est pertinent sont les gains et pertes évolutifs totaux impliqués. Mais en choisissant parmi les trois arbres les plus parcimonieux en général, ce qui est pertinent sont les gains et les pertes de caractères de type D. De ce fait, les cladogrammes et les arbres les plus parcimonieux en général s'avèrent, au moins dans les cas à trois taxons, être déterminés par les mêmes facteurs. Les cladogrammes et les arbres les plus parcimonieux en général semblent par conséquent simplement impliquer des stratégies alternatives pour arriver au même résultat — à savoir une généralisation à propos de la distribution des types de caractères au sein des espèces dans le monde réel. Parmi les autres de ses attributs, la généralisation restreint la gamme des explications historiques possibles (si les arbres phylétiques peuvent être considérés comme étant ainsi) à un relativement petit groupe d'arbres qui sont similaires dans leur accord

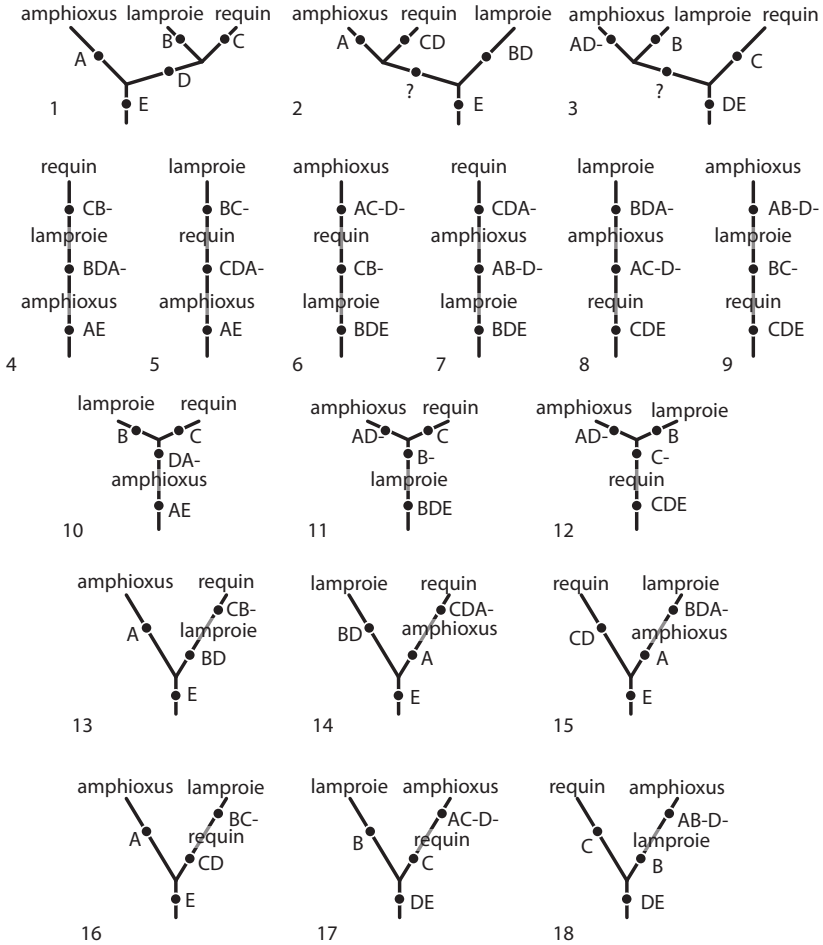


FIGURE 3.27. Représentation parcimonieuse d'un ensemble de types de caractères dans 18 arbres primaires de trois espèces (cf. tableaux 3.3, 3.18).

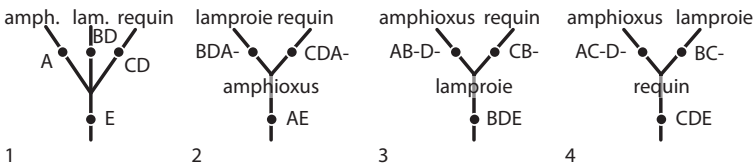


FIGURE 3.28. Représentation parcimonieuse d'un ensemble de types de caractères dans quatre arbres tertiaires de trois espèces (cf. tableaux 3.3, 3.18).

avec la généralisation à propos de la distribution des types de caractères. Dans l'exemple de trois espèces ci-dessus, à la fois le cladogramme et l'arbre le plus parcimonieux en général spécifient que les caractères de type D apparaissent chez la lamproie et le requin, et suggèrent comme un groupe restreint d'explications historiques possibles les arbres phylétiques du groupe 1, qui sont tous en accord, à l'égard de ce qui précède (caractères de type D), avec le cladogramme, l'arbre le plus parcimonieux en général, et l'un avec l'autre.

Il semble superflu d'analyser les ensembles de types de caractères des tableaux 3.6-3.8 (figures 3.17-3.19), excepté de manière superficielle (tableau 3.20). Des diagrammes de la figure 3.17 (vus comme des arbres en relations aux types de caractères du tableau 3.6), deux arbres (3.17.1 et 3.17.3) sont plus parcimonieux que les autres, mais également parcimonieux l'un relativement à l'autre. Pour chacun des deux arbres (3.17.1 et 3.17.3), des représentations alternatives des types de caractères, également parcimonieuses, sont possibles : d'après une représentation, il y a six gains et une perte; d'après l'autre, il y a sept gains et pas de perte. Parce qu'il y a deux arbres primaires d'égale (et de maximale) parcimonie, l'arbre le plus parcimonieux en général est l'arbre tertiaire 3.17.4. Des diagrammes de la figure 3.18 (vus comme des arbres en relations aux types de caractères du tableau 3.7), l'ensemble des trois arbres primaires (3.18.1-3) sont également parcimonieux, et il y a trois représentations alternatives des types de caractères; l'arbre le plus parcimonieux en général est l'arbre tertiaire 3.18.4. Des diagrammes de la figure 3.19 (vus comme des arbres en relations aux types de caractères du tableau 3.8), un arbre (3.19.1) est le plus parcimonieux, et il y a trois représentations alternatives des types de caractères. Dans l'ensemble des trois exemples précédents, l'arbre le plus parcimonieux en général duplique le cladogramme précédemment accepté comme le meilleur résumé.

Si un échantillonnage étendu est susceptible d'aboutir à une certaine quantité de caractères de chaque type possible, un problème réaliste doit concerner les quantités relatifs de caractères. Considérons l'ensemble hypothétique de caractères du tableau 3.21, dans lequel les caractères de type D apparaissent dans toutes les combinaisons possibles en quantités inégales : huit caractères de type D1 (chez la lamproie et le requin); quatre caractères de type D2 (chez l'amphioxus et la lamproie); deux caractères de type D3 (chez l'amphioxus et le requin). Parce que les caractères apparaissent en quantités différentes, ces quantités peuvent être utilisées comme base pour comparer l'efficacité de cladogrammes différents, et la parcimonie de différents arbres. Pour trois taxons, compter les occurrences positives et compter les gains et pertes évolutifs donnent les mêmes résultats (tableau 3.22), car aucun patron de perte ne peut donner un total plus parcimonieux qu'un patron de gains multiples. Ainsi, le diagramme de branchements 3.29.1 peut être considéré (en tant que cladogramme) comme le résumé le plus efficace, et (en tant qu'arbre) comme l'arbre le plus parcimonieux en général.

Si l'hybridation est considérée, illustrée par les arbres réticulés (p. ex.

TABLEAU 3.20. Gains et pertes évolutifs impliqués par les arbres phylétiques, et l'arbre le plus parcimonieux en général (GMPT) pour trois ensembles de types de caractères (cf. tableaux 3.6-3.8, figures 3.17-3.19)

<i>Arbre</i>	<i>Gains</i>	<i>Pertes</i>	<i>Total</i>	<i>GMPT</i>
3.17.1 } 3.17.3 } 3.17.2 } 3.17.4 }	{ 6 7 6 7 8	{ 1 0 2 1 0	{ 7 7 8 8 8	3.17.4
Tableau 3.6	?	?	?	
3.18.1 } 3.18.2 } 3.18.3 }	{ 7 8 9	{ 2 1 0	{ 9 9 9	3.18.4
3.18.4	{ 7 8 9 10	{ 3 2 1 0	{ 10 10 10 10	
Tableau 3.7	?	?	?	
3.19.1	{ 8 9 10	{ 2 1 0	{ 10 10 10	3.19.1
3.19.2 } 3.19.3 }	{ 8 9 10 11	{ 3 2 1 0	{ 11 11 11 11	
3.19.4	{ 8 9 10 11 12	{ 4 3 2 1 0	{ 12 12 12 12 12	
Tableau 3.8	?	?	?	

figures 3.29.4-6), les arbres se trouveront encore plus « parcimonieux » en nombre de gains évolutifs (tableau 3.22). De tels arbres, cependant, sont équivalents à des diagrammes de branchements dans lesquels une espèce ou plus apparaît deux fois. Comparons, par exemple, les diagrammes 3.29.4 et 3.29.7, qui représentent les mêmes caractères par les mêmes lignes. Un arbre avec une réticulation plus complexe est comparable à un diagramme de branchements dans lequel tous les taxons apparaissent plus d'une fois (3.29.8), et peut être représenté par un arbre réticulé mieux perçu en trois dimensions (figure 3.29.9). Des réticulations complexes permettent à toutes les combinaisons de caractères de type D (D1, D2, D3) d'être représentées par des lignes simples. Pour cette raison, les arbres réticulés sont toujours plus « parcimonieux » dans leur nombre implicite de gains et de pertes évolutifs, même s'ils incluent plus de lignes que les

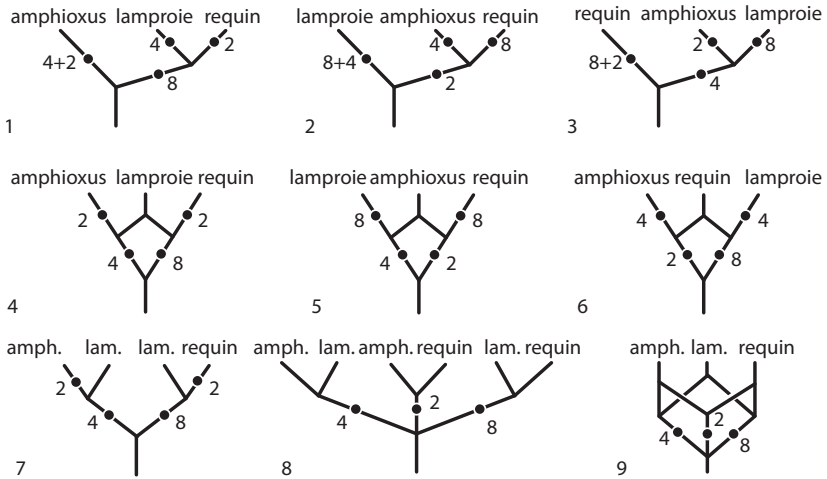


FIGURE 3.29. Occurrences positives (= gains évolutives) des caractères de type D (D1, D2, D3) dans des cladogrammes (= arbres les plus parcimonieux en général) et dans certains arbres réticulés de trois espèces, l'amphioxus, la lamproie et le requin (cf. tableaux 3.21-3.22).

TABEAU 3.21. Nombres de caractères de différents types chez trois espèces (Amphioxus, lamproie et requin) (cf. figure 3.29)

Espèces	Types de caractères						
	A	B	C	D1	D2	D3	E
Amphioxus	3	-	-	-	4	2	7
Lamproie	-	2	-	8	4	-	7
Requin	-	-	9	8	-	2	7

diagrammes non réticulés. Par conséquent, les arbres réticulés ne sont pas des candidats possibles appropriés pour le meilleur résumé (cladogramme) ou l'arbre le plus parcimonieux en général. En d'autres termes, les arbres réticulés n'intègrent pas d'information; ils ne font que la reproduire, et l'arbre réticulé qui reproduit l'information plus « parcimonieusement » (complètement) est l'arbre qui permet à toutes les possibilités d'être représentées par des lignes simples (p. ex. l'arbre 3.29.9).

Pour trois taxons, il y a trois types de caractères de type D (D1, D2, D3) possibles. Le cladogramme qui est le résumé le plus efficace représente seulement le plus grand nombre de caractères de type D par la ligne simple disponible pour une telle représentation. Les diagrammes avec plus d'une ligne pour représenter les caractères de type D pour trois taxons sont équivalents aux arbres réticulés.

Les arbres réticulés avec deux lignes disponibles pour la représentation des caractères de type D peuvent être comparés entre eux. Des arbres 3.29.4-

TABLEAU 3.22. Occurrences positives (=gains évolutifs) des caractères de type D dans les cladogrammes (=arbres les plus parcimonieux en général) et certains arbres réticulés pour trois espèces (amphioxus, lamproie et requin) (cf. tableau 3.21 et figure 3.29)

<i>Arbres</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>Total</i>
3.29.1	8	8	4	20
3.29.2	16	8	2	26
3.29.3	16	4	4	24
3.29.4	8	4	4	16
3.29.5	16	4	2	22
3.29.6	8	8	2	18
3.29.7	8	4	4	16
3.29.8	8	2	4	14
3.29.9	8	2	4	14

6, par exemple, l'arbre 3.29.4 est plus parcimonieux que les arbres 3.29.5-6, car l'arbre 3.29.4 représente plus d'information avec ses deux lignes que le font les arbres 3.29.5-6.

La relation entre les nombres de caractères de type D (D1, D2, D3) et le total d'occurrences positives (total de gains et de pertes évolutifs) est démontrée dans le tableau 3.23 : à mesure que les caractères diminuent, les occurrences positives augmentent d'une quantité équivalente. Tel étant le cas, la notion d'un cladogramme plus efficace, ou d'un arbre le plus parcimonieux en général, peut être immédiatement saisi, au moins dans les cas à trois taxons, comme indiqué par les types de caractères (D1, D2 ou D3) représentés par le plus de caractères (p. ex. D1).

TABLEAU 3.23. Lien entre le nombre de caractères de type D (D1, D2 et D3) et (1) les occurrences positives (gains et pertes évolutifs totaux) et (2) occurrences positives-négatives (similitude globale) pour trois espèces (cf. tableaux 3.21, 3.24, et figure 3.29)

<i>Arbre</i>	<i>Types de caractères représentés par des lignes simples</i>	<i>Nombre de caractères représentés</i>	<i>Occurrences positives totales (D1 + D2 + D3)</i>	<i>Occurrences positives-négatives totales (similitude globale)</i>		
				<i>+</i>	<i>-</i>	<i>Total</i>
3.29.1	D1	8	20	20	25	45
3.29.3	D2	4	24	24	19	43
3.29.2	D3	2	26	26	26	52

UN POST-SCRIPTUM SUR LA PARCIMONIE

Si parcimonie et vérité historique sont mieux divorcées, quelle est le sens de la parcimonie ? L'un d'eux est son rôle comme critère de représentation des caractères dans un diagramme de branchements. Un diagramme de branchements parmi les nombreux diagrammes possibles peut être jugé comme le plus parcimonieux pour un échantillon de caractères particulier. S'il y a plus d'un échantillon, chaque échantillon spécifiera un diagramme en tant que sa plus parcimonieuse représentation. Deux ou plus de ces diagrammes permettent à des comparaisons d'être faites entre eux et, finalement, permettent une décision pour savoir s'ils s'accordent pour des raisons autres que le seul hasard.

S'il y a de l'accord qui n'est pas aléatoire, qu'elle en est la cause ? Il n'y a que deux possibilités : l'accord est soit (1) un artéfact imposé sur les échantillons par les méthodes de l'investigateur, ou (2) un reflet d'un facteur réel qui est indépendant à la fois de la méthode et de l'investigateur. La découverte de facteurs dans la catégorie (1) constitue une augmentation de la connaissance de méthodes particulières et de leurs limitations ; la découverte de facteurs dans la catégorie (2) constitue une augmentation de connaissance du monde.

Si notre connaissance du monde s'enracine ultimement dans la comparaison de résultats qui ne nécessitent pas d'accord excepté par hasard, mais qui de fait s'accordent pour quelque autre raison que le hasard, nous sommes bien avisés de comprendre, aussi clairement que possible, la nature des comparaisons que nous faisons. Comment, alors, sont comparés différents échantillons de caractères, si chaque échantillon, comme tel est le cas, peut être représenté par de nombreux diagrammes de branchements différents ? Une procédure est simplement de limiter les comparaisons à ces quelques diagrammes, un pour chaque échantillon, qui sont les représentations les plus parcimonieuses des échantillons. La limitation en elle-même ne peut ni causer ni impliquer de l'accord entre les diagrammes pour des raisons autres que le seul hasard. Cette représentation parcimonieuse présuppose-t-elle ou implique-t-elle que l'évolution (ou quelque autre facteur causal) soit parcimonieuse ? Pour certaines personnes, cela semble être le cas. Mais essayons d'être exacts dans notre argumentation. Si nous observons un accord non aléatoire, et que cet accord se fait entre des diagrammes les plus parcimonieux pour différents échantillons, nous concluons qu'un facteur causal est à l'œuvre. Mais que connaissons-nous de ce facteur causal ? Seulement qu'il est la cause de l'accord entre les diagrammes, et pas qu'il est la cause soit de la parcimonie soit des diagrammes. Si nous comparons une représentation parcimonieuse à une lentille grossissante à travers laquelle nous regardons pour voir ce qui autrement serait invisible à l'œil nu, nous pouvons mieux comprendre la parcimonie comme une procédure et pas comme une découverte. Personne n'observe, disons, une amibe qui se divise et n'affirme que la mitose grossit les amibes plutôt qu'elle ne les multiplie.

Que l'évolution puisse sembler parcimonieuse, plutôt que simplement

ordonnée, est aisé à comprendre. Si nous percevons un accord non aléatoire (ordre) à travers la seule comparaison des diagrammes les plus parcimonieux, notre perception pourrait être considérée comme dépendante de, ou présupposant, la parcimonie (comme la mitose serait mal interprétée comme causant un grossissement plutôt qu'une multiplication d'amibes).

La parcimonie a-t-elle une plus grande signification ? Si c'est le cas la signification réside dans la relation à l'ordre perçu (comme représenté, par exemple, dans un cladogramme) et un ensemble d'interprétations historiques (comme représenté, par exemple, dans un ensemble d'arbres), restreints dans leur nombre par l'utilisation d'un critère de parcimonie (comme représenté, par exemple, par un ensemble d'arbres dénoté par un cladogramme). Ainsi, le critère de parcimonie peut être utilisé pour spécifier un ensemble restreint d'interprétations historiques (arbres). Si un membre de l'ensemble (d'arbres) était en fait vrai, alors la notion que l'évolution est parcimonieuse pourrait être définie et comprise pour signifier exactement cela (à savoir, qu'un arbre de l'ensemble est vrai ; et qu'une approximation de la vérité est achevée en premier lieu en spécifiant l'ensemble). Ici les difficultés qui participent à l'étude des interprétations historiques (les arbres et leur signification) deviennent apparentes. Le cladogramme peut être considéré comme ayant une vérité en lui-même si la vraie interprétation historique (le vrai arbre) se trouve ne pas être un membre de l'ensemble dénoté par le cladogramme (si l'évolution est vraiment non parcimonieuse dans un cas donné). Ainsi, la notion que l'évolution est ou n'est pas parcimonieuse, dans un cas donné, implique toujours la comparaison entre un (vrai) cladogramme et un (vrai) arbre : si le (vrai) arbre est un membre de l'ensemble dénoté par le (vrai) cladogramme, l'évolution est (vraiment) parcimonieuse ; si le (vrai) arbre n'est pas un membre de l'ensemble dénoté par le (vrai) cladogramme, l'évolution est (vraiment) non parcimonieuse.

Comment pourrait-on se forger une opinion sur le fait que l'évolution est ou n'est pas parcimonieuse (dans le sens ci-dessus) dans un cas donné ou en général ? Idéalement, une notion de la vérité devrait être employée, de sorte que l'utilisation d'un critère de parcimonie puisse être jugée en fonction d'à quel point ses résultats correspondent à la vérité. Pourtant la vérité ne nous est pas disponible, dans n'importe quel cas, particulier ou en général. Sans une notion de la vérité, quoi d'autre est possible ? Nous imaginons une possibilité, à savoir que les cladogrammes (ensembles restreints d'interprétations historiques) pour différents groupes d'organismes puissent s'accorder sur la dimension géographique (biogéographiquement à travers les cladogrammes d'aires, comme détaillé dans les Chapitres 6-8 ci-après). S'il y a de l'accord géographique entre les cladogrammes pour différents groupes d'organismes, alors il y a une raison d'inférer un facteur causal commun (interprétation historique). Dans un tel cas il y aurait une raison pour inférer que l'évolution était en effet parcimonieuse (que les vraies interprétations historiques résident dans les ensembles restreints d'arbres).

Supposons qu'il n'y ait aucun accord géographique parmi les cladogrammes pour différents groupes d'organismes. L'absence d'accord signifie-t-elle que l'évolution n'est pas parcimonieuse ? L'échec à trouver un

accord n'est pas décisif à moins que l'on suppose que la raison de cet échec est que l'on ne peut de toute façon pas trouver d'accord. Mais même sous cette supposition la vraie absence d'accord n'offre aucune base pour affirmer que des (ensembles d') arbres sont vrais. L'échec à trouver de l'accord, alors, n'est pas une preuve que l'évolution n'est pas parcimonieuse, seulement que l'évolution n'est peut-être pas parcimonieuse.

Montrer que l'évolution est non parcimonieuse requiert qu'un certain arbre et qu'un certain cladogramme soient vrais, et que l'arbre n'est pas un membre de l'ensemble dénoté par le cladogramme. Est-il possible que l'on puisse le démontrer dans un cas donné ?

S'il y a de l'accord géographique parmi des cladogrammes, et que nous inférons qu'il y a une interprétation historique commune, qu'en est-il d'un groupe distribué de manière similaire mais dont les relations entre aires sont en conflit avec l'accord ? Une possibilité est que le conflit émerge de l'évolution non parcimonieuse : à savoir qu'il y a une (vraie) interprétation historique pour tous les groupes, l'une d'entre elles ayant un cladogramme (vrai mais) incongruent.

Ainsi, l'utilisation d'un critère de parcimonie ne présuppose rien de particulier à propos de la nature de l'évolution. Au contraire, un critère de parcimonie rend possible certaines comparaisons, selon lesquelles l'évolution peut être pensée parcimonieuse, ou possiblement pas parcimonieuse, ou non parcimonieuse, comme cela peut être le cas. Ce type de réflexion peut n'avoir que peu de pertinence en lui-même ; il émerge seulement comme un produit secondaire, pour ainsi dire, de la comparaison entre le cladogramme et l'arbre, les deux étant supposés vrais dans un cas donné. Bien sûr, *n'importe quel* cladogramme ou arbre peut être supposé vrai. Juger de sa vérité est un problème indépendant d'une telle hypothèse. Nous considérons qu'un cladogramme peut être jugé vrai sur la base de l'accord entre les échantillons de caractères (qui s'accordent pour des raisons autre que le seul hasard ou qu'un artéfact méthodologique) ; et qu'un arbre (ou ensemble d'arbres) puisse être jugé historiquement vrai sur la base de l'accord entre les cladogrammes de différents groupes considérés dans la dimension géographique.

La biogéographie est souvent revendiquée comme constituant une des plus fortes preuves en faveur de l'évolution. Le sens de l'hypothèse est aisé à percevoir s'il se fonde sur l'accord entre les cladogrammes dans la dimension géographique. Si l'accord est perçu il permet porter un jugement sur la vérité historique (d'un ensemble) d'arbres — un jugement qui est peut-être inatteignable à travers toutes autres considérations indépendantes de la parcimonie. Un tel accord est une preuve directe non pas de l'évolution, mais plutôt du processus historique qui est parcimonieux, c.-à-d. du processus historique qui lie ensemble le cladogramme et l'arbre en un.

Dans la mesure où les cladogrammes pour des groupes différents s'accordent dans la dimension géographique, ce qui est perçu comme de l'ordre (un cladogramme) et ce qui est inféré comme sa cause historique (un arbre) sont liés ensemble comme une seule et même notion. Pour une personne avec une philosophie matérialiste, la notion se transforme

facilement en évolution — comme le sous-produit de la mutation et recombinaison de gènes. Pour une personne avec une philosophie idéaliste, la notion se transforme facilement en évolution — comme le sous-produit d'un mouvement de forme ou d'idée. Pour les personnes qui considèrent les causes finales, la notion se transforme en création (si la cause finale est considérée surnaturelle) ou en processus historique qui est inexplicable (si la cause finale est considérée naturelle mais soit inconnue ou inconnaissable).

L'évolution semble ainsi dépendre de l'idée que le cladogramme et l'arbre sont en fait liés en un, comme le révèlent les données concrètes à disposition. Nos considérations suggèrent qu'une preuve pertinente consiste seulement en l'accord de cladogrammes dans la dimension géographique — accord qui n'est en aucun cas abondamment disponible pour le moment. En fait, cette preuve est remarquable par sa grande rareté. Historiquement parlant, cette preuve semble avoir été considérée comme allant de soi — ce qui est assez compréhensible uniquement parce que cladogrammes et arbres ont été distingués comme des concepts différents seulement récemment. Nous concluons, par conséquent, que la biogéographie (ou la distribution géographique des organismes) n'a pas été présentée comme une preuve pour ou contre l'évolution dans quelque sens que ce soit. La signification de la biogéographie a été simplement que la biogéographie a soulevé la possibilité d'accord entre les cladogrammes considérés dans leur dimension géographique — une possibilité qui a été peu étudiée, mais digne d'une enquête plus approfondie.

INFORMATION, PHYLÉTIQUE ET PHÉNÉTIQUE

Qu'il y ait plus de caractères de type D1 que de types D2 ou D3 ($D1 > D2, D3$) dans un échantillon de caractères particulier ne nécessite pas d'être jugé significatif en soi, car ce qui est vrai d'un échantillon n'implique pas d'être vrai pour d'autres échantillons. Si elle est significative, la relation $D1 > D2, D3$ devrait être générale, dans le sens où la relation est vraie pour des échantillons en général — un problème qui est ouvert à l'examen empirique par le biais d'échantillonnages supplémentaires.

Une généralisation faite sur la distribution des caractères entre les espèces (p. ex. $D1 > D2, D3$) est interprétable dans un sens évolutif pour indiquer une récence d'ascendance commune relative. En d'autres termes,

- (1) Si $D1 > D2, D3$ est vrai en général, alors
- (2) la lamproie et le requin ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus (comme exemplifié sur la figure 3.29.1).

D'après ce mode d'interprétation, les caractères de type D1 sont de vraies homologies (synapomorphies, ou marques d'ascendance commune) qui ont évolué avant la dernière occurrence d'un ancêtre commun, et ont été hérité de cet ancêtre sans perte subséquente dans aucune des espèces descendante.

Les caractères de types D2-3 sont également interprétables de l'une des deux manières :

- (3) comme de vraies homologues héritées d'un ancêtre commun avec des pertes subséquentes dans une ou plusieurs des espèces descendantes (si la perte est une interprétation plus parcimonieuse que les gains multiples) ; ou
- (4) comme des caractères non hérités d'un ancêtre commun, mais plutôt comme des caractères développés indépendamment deux ou plusieurs fois subséquentement à la dernière occurrence de l'ancêtre commun (si le gain multiple est une interprétation plus parcimonieuse que la perte).

Pour trois taxons, les deux interprétations sont également parcimonieuses dans quelque cas de figure que ce soit.

Ce mode d'interprétation, qui a été suffisamment couramment employé dans la biologie systématique pour être appelé « traditionnel », conduit à une difficulté apparente dans ses implications. Le mode peut être énoncé dans une forme abrégée :

- (5) Si $D1 > D2$, D3 est vrai en général, alors
- (6) les caractères de type D1 étaient présents dans une espèce ancestrale commune, et les caractères de types D2-3 étaient soit présents dans un ancêtre et ont été perdus dans des espèces descendantes, soit non présents dans quelque ancêtre que ce soit.

La difficulté apparaît si l'on se demande, comment on peut déterminer quels caractères étaient présents dans un ancêtre commun ? Si la seule réponse à cette question est que

- (7) les caractères présents dans un ancêtre commun sont ceux de type D1, si
- (8) $D1 > D2$, D3 est vrai en général,

Alors la difficulté n'est pas apparente mais réelle. L'implication est circulaire, ne conduit nulle part, et suggère que la notion d'ascendance commune, comme inféré à partir des distributions de caractères, n'a pas de sens. La difficulté est visiblement multipliée par la reconsidération d'une inférence précédente :

- (1) Si $D1 > D2$, D3 est vrai en général, alors
- (2) la lamproie et le requin ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus.

La difficulté additionnelle apparaît si l'on demande, comment peut-on déterminer si la lamproie et le requin avaient un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus ? Si la seule réponse à cette question est que

- (3) la lamproie et le requin ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus, si
- (4) $D1 > D2$, D3 est vrai en général,

Alors la difficulté n'est pas apparente, mais réelle, multipliée.

Les difficultés peuvent être contournées, au moins temporairement, si l'origine commune est regardée non pas comme connaissance réelle, en plus des généralisations à propos des distributions de caractères, mais simplement comme un mode d'interprétation de généralisations à propos de distributions de caractères. En effet, l'origine commune, ou simplement « évolution » ou « naissance, » peut être regardée comme une explication causale, dictée par d'autres facteurs, ou par n'importe quelle distribution de caractères semble réellement exister dans un sens général. Si, par exemple, $D1 > D2, D3$ est vrai en général, c.-à-d. si la distribution existe réellement, on peut affirmer simplement comme un acte de foi que la distribution de caractères existe à cause de cela (ou, plus exactement, les espèces pour lesquelles cela existe) a évolué, ou est née.

Dans cette connexion, il peut être noté que la nature des distributions de caractères est parfois différemment interprétée. Dans l'exemple ci-dessus, seules les occurrences positives des caractères de type D sont considérées pertinentes. Parfois, cependant, et plus communément dans les études phénétiques, les occurrences positives et négatives sont combinées. Considérons, par exemple, les caractères du tableau 3.21. Trois caractères sont connus seulement pour l'amphioxus, mais huit caractères (de type D1) sont inconnus seulement pour l'amphioxus. En ce sens il y a $3 + 8 = 11$ « caractères » connus pour l'amphioxus. Dans le tableau 3.24, les occurrences positives et négatives sont combinées pour tous les types de caractères dans le tableau 3.21.

TABLEAU 3.24. Nombre de « caractères » (occurrences positives et négatives) de différents types chez trois espèces (sur la base du tableau 3.21 ; cf. tableau 3.23)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>E</i>
Amphioxus	11	-	-	-	13	4	35
Lamproie	-	4	-	11	13	-	35
Requin	-	-	13	11	-	4	35

Les nombres relatifs de « caractères » de type D (occurrences positives et négatives) peuvent être considérés comme une mesure de « similitude globale » entre les espèces (tableau 3.23). Pour trois espèces, l'effet est d'ajouter les « caractères » négatifs de type D (D1, D2, D3), en nombres égaux aux caractères de types A, B, et C. L'ajout de « caractères » négatifs dérivés de cette manière ne peuvent avoir aucun effet sur les nombres relatifs de caractères de type D (D1, D2, D3) à moins que les caractères de types A, B, et C soient présents en nombres différents. L'ajout de tels « caractères » négatifs implique que, dans un certain sens, il y a de l'information réelle, c.-à-d. qu'il y a des différences réelles dans la véritable abondance relative des caractères de type A, B, et C, comme reflété dans leurs nombres relatifs d'un échantillon particulier. Ainsi dans le tableau 3.21, il y a trois caractères connus pour l'amphioxus, deux pour la lamproie, et neuf pour le requin ;

dans le tableau 3.24 chacune de ces valeurs est ajoutée au caractère de type D approprié ($3+D1 = 11$, $2+D3 = 4$, $9+D2 = 13$).

Considérer les occurrences positives seules est une approche de la systématique, qui est parfois appelée phylétique (« cladistique »); considérer les occurrences positives et négatives ensembles est une autre approche de la systématique, qui est parfois appelée phénétique. Les deux approches supposent que, si les caractères de type D sont présents en différents nombres relatifs au sein d'un échantillon d'information, les différentes peuvent être informatives. Dans un sens phylétique, l'information est interprétée comme signifiant que certains caractères sont de vraies homologues et d'autres sont des parallélismes ou des convergences, c.-à-d. que certains caractères sont, d'une manière générale, vrais et d'autres sont faux. Dans un sens phénétique, l'information est interprétée comme signifiant que certains types de caractères sont présents vraiment plus abondamment que d'autres, mais que toutes les occurrences de caractères sont vraies, et aucune n'est fautive. Dans un sens phylétique l'information pertinente pour estimer l'origine commune est les occurrences positives de caractères de type D. Dans un sens phénétique, l'information pertinente pour l'estimation de la « similitude globale » est les occurrences positives de caractères de type D et, par ajout, des occurrences négatives des caractères de types A, B et C.

Dans la mesure où les nombres relatifs de caractères de type D varient aléatoirement dans les échantillons, les deux approches sont susceptibles de prendre par erreur des différences aléatoires pour de vraies différences. Dans la mesure où les nombres relatifs des caractères de types A, B, et C varient aléatoirement dans les échantillons, l'approche phénétique est susceptible de prendre par erreur des différences aléatoires pour de vraies différences. Les deux approches font face à un risque (la variation aléatoire dans les nombres de caractères de type D); l'approche phénétique fait face à un autre (les variations aléatoires dans les nombres de caractères de types A, B et C).

De manière intéressante, les deux approches supposeraient que tous les caractères de types A, B et C, peu importe leurs nombres relatifs, sont, ou pourraient être, réels. Les approches diffèrent par rapport au caractère de type D : dans le sens phylétique, certains sont réels et d'autres ne le sont pas, et le problème est de trouver lesquels sont réels et lesquels ne le sont pas; dans un sens phénétique, tous sont réels, et le problème est d'estimer leurs abondances réelles.

La « similitude globale » du tableau 3.23 peut être représentée par un arbre « le plus parcimonieux » (3.29.3; l'amphioxus et la lamproie groupés ensemble comme les plus similaires), différent de cet arbre le plus parcimonieux par les occurrences positives seulement (3.29.1; la lamproie et le requin groupés ensemble). Encore une fois, qu'il y ait plus de « caractères » de type D2 que des types D1 et D3 ($D2_{\pm} > D1, D3$) dans un échantillon particulier de caractères n'a pas besoin d'être jugé significatif. Si significative, la relation $D2_{\pm} > D1, D3$ devrait être générale, dans le sens où la relation est vraie des échantillons en général — un problème qui

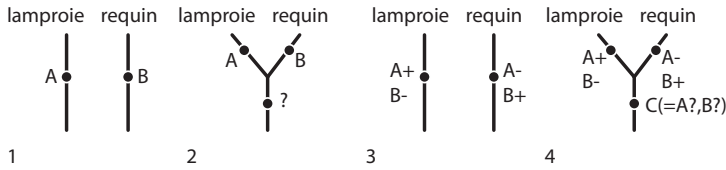


FIGURE 3.30. Représentations parcimonieuses de types de caractères (A, B, C) et occurrences positives et négatives de types de caractères (A+, A-, B+, B-) dans des arbres phylétiques de deux espèces, la lamproie et le requin (cf. tableau 3.25).

également est ouvert à la recherche empirique par d'autres échantillonnages.

Une généralisation à propos de la « similitude globale » (p. ex. $D2_{\pm} > D1, D3$) est également interprétable dans un sens évolutif pour indiquer une origine commune relativement récente. En d'autres termes,

- (1) Si $D2_{\pm} > D1, D3$ est vrai en général, alors
- (2) L'amphioxus et la lamproie ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre du requin (comme exemplifié en figure 3.29.3).

Ce mode d'interprétation a été employé dans une certaine mesure au sein de la systématique biologique, par des personnes supposant que le degré de « similitude globale » reflétait une origine commune relativement récente. Ce mode, de manière non surprenante, conduit aux mêmes difficultés que celles discutées ci-dessus. On peut se demander, par exemple, comment peut-on déterminer qui de l'amphioxus ou de la lamproie a eu un ancêtre en commun qui n'était pas l'ancêtre du requin ? Si la seule réponse à cette question est que

- (3) L'amphioxus et la lamproie ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas l'ancêtre du requin, si
- (4) $D2_{\pm} > D1, D3$ est vrai en général,

alors la même circularité est répétée. Mais il y a une difficulté supplémentaire liée à un principe fondamental : comment l'information à propos des « caractères » doit être représentée par les lignes d'un arbre phylétique.

Considérons un cas simple où deux espèces (lamproie et requin) et deux caractères (A et B), chacun d'entre eux étant observé chez une espèce (tableau 3.25 : gauche). La représentation parcimonieuse est réalisée dans un « arbre » ayant deux lignes (figure 3.30.1) ; une troisième ligne peut être ajoutée (figure 3.30.2), mais que représenterait-elle si aucune homologie entre A et B n'est impliquée ? Diviser chacun des deux caractères en occurrences positives et négatives produirait deux « caractères » de type C, chacun présent dans les deux espèces (tableau 3.25 : droite). Que constituerait une représentation parcimonieuse de ces « caractères » ? Deux lignes, connectées ou non, seraient « non parcimonieuses » (figure 3.30.3), dans la mesure où il n'y aurait pas de ligne qui représenterait les « caractères » de type C. Une troisième ligne peut être ajoutée dans ce but

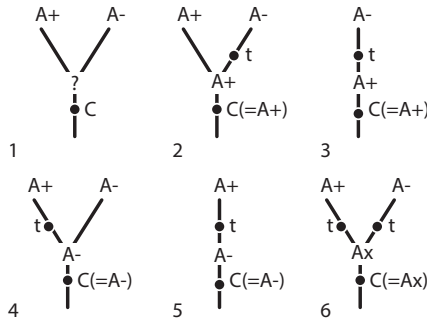


FIGURE 3.31. Arbres impliquant des transformations (t) de caractères (A+, A-, Ax; cf. tableau 3.26).

(figure 3.30.4). La ligne représenterait les deux « caractères » de type C, mais laisserait un doute sur la nature de tels « caractères ».

TABLEAU 3.25. Lien entre le nombre de caractères de différents types chez deux espèces (lamproie et requin) et occurrences positives-négatives, ou « similitude globale » (cf. figure 3.30)

Espèces	Types de caractères			« Similitude globale »		
	A	B	C	A	B	C
Lamproie	1	0	0	1+	1-	2
Requin	0	1	0	1-	1+	2

L'analyse du « caractère » A peut être considérée en relation avec les arbres de caractères. Si la troisième ligne indique « l'homologie » entre A+ et A-, que peut-il être dit de la condition ancestrale ou primitive (plésiomorphique) (figure 3.31.1) ? Il y a trois possibilités : A+, A-, et une troisième condition Ax (figures 3.31.2-6). La représentation parcimonieuse de chaque possibilité est montrée dans les figures 3.31.3, 3.31.5 et 3.31.6, respectivement. Une possibilité ancestrale (A-) résulte d'une représentation plus parcimonieuse que les deux autres, dans le nombre de gains et de transformations qu'elle implique (tableau 3.26).

L'analyse des « caractères » A et B ensemble peut être considérée en relation avec les arbres de « caractères » bifurquants. Que peut-il être dit de la condition ancestrale ? Il y a neuf possibilités (figure 3.32.1-9), dont deux d'entre elles (figures 3.32.2-3) sont représentées parcimonieusement par des arbres non bifurquants, parce qu'une ligne dans chacun des arbres ne représente rien, et peut tout aussi bien être omise. Une condition ancestrale (A-B-; figure 3.32.4) est plus parcimonieuse que les huit autres, dans le nombre de gains et de transformations qu'elle implique (tableau 3.27). Ainsi, un pas de plus vers une représentation parcimonieuse peut être accompli en spécifiant la condition ancestrale d'un arbre phylétique (A-B-;

TABLEAU 3.26. Gains évolutifs des caractères (A, Ax) et transformations des caractères (A-→A+, A+→A-, Ax→A+, Ax→A-) impliqués par différents arbre de caractères (cf. figure 3.31)

Arbres	Gains des caractères		Gains des transformations de caractères				Total
	A	Ax	A-→A+	A+→A-	Ax→A+	Ax→A-	
3.31.2	1	0	0	1	0	0	2
3.31.3	1	0	0	1	0	0	2
3.31.4	0	0	1	0	0	0	1
3.31.5	0	0	1	0	0	0	1
3.31.6	0	1	0	0	1	1	3

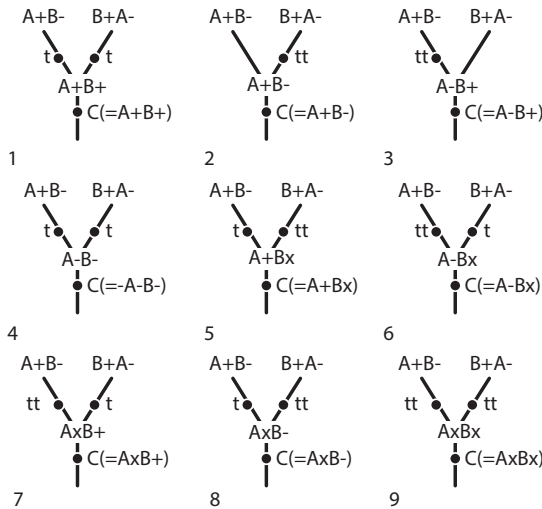


FIGURE 3.32. Arbres impliquant des transformations de caractères (A+, A-, Ax, B+, B-, Bx; cf. tableau 3.27).

figure 3.33.1). Un autre pas peut être accompli en éliminant la redondance de la représentation des caractères (figure 3.33.2; éliminer B- de la ligne conduisant à la lamproie, et A- de la ligne conduisant au requin). L'arbre résultant (figure 3.33.2) est une contradiction ; sa troisième ligne représente un « caractère » partagé à la fois par la lamproie et le requin, mais il n'y a pas de tel « caractère » : ni le « caractère » A- ni B- n'est trouvé dans aucun des deux taxons. L'arbre ne représente pas plus qu'un « arbre » avec deux lignes (figure 3.33.3), ce qui est le dernier pas vers la représentation parcimonieuse.

L'examen des arbres de « caractères » possibles (figure 3.32) montre qu'une forme bifurquante est requise seulement quand les conditions ancestrales incluent les occurrences positives (A+, Ax, B+, Bx). De ce

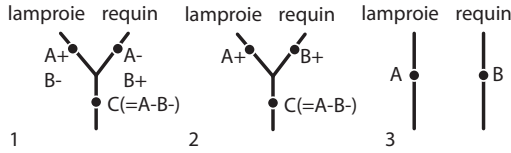


FIGURE 3.33. Etapes vers une représentation parcimonieuse des occurrences positives et négatives des types de caractères dans des arbres phylétiques de deux espèces, la lamproie et le requin.

fait, la représentation d'à la fois les occurrences positives et négatives dans un arbre bifurquant (p. ex. figure 3.30.4), ou dans un arbre plus généralement, ne peut être parcimonieuse que si les occurrences positives sont ancestrales, c.-à-d. si toutes les occurrences négatives sont transformées en occurrences positives (p. ex. $A+ \rightarrow A-$, $Ax \rightarrow A-$). La conclusion semble inévitable, sous l'hypothèse de « similitude globale » relative qui reflète une origine commune relativement récente, les occurrences positives et négatives ne peuvent être représentées dans un arbre phylétique qu'au travers d'un critère autre que la représentation parcimonieuse.

Un tel critère est-il possible? Si non, alors il n'y a pas de moyen pour que les occurrences positives et négatives considérées ensembles puissent spécifier un arbre phylétique plutôt qu'un autre. Si un tel critère est possible, alors deux types de généralisations à propos des généralisations des distributions de caractères sont possibles, comme illustré par celles discutées ci-dessus :

- (1) $D1 > D2, D3$
- (2) $D2_{\pm} > D1, D3$

Et il est possible que, dans un cas donné, toutes deux puissent être vraies en général pour les mêmes trois espèces. Si cela est bien le cas, chacune conduirait à une assertion différente et conflictuelle à propos d'une origine commune relativement récente. Un tel conflit ne représenterait rien de plus qu'un artéfact méthodologique dû à des critères différents pour la représentation des caractères dans les arbres.

Mais il est possible que, dans un cas donné, les deux types de généralisations puissent s'accorder. Si, par exemple,

- (1) $D1 > D2, D3$ est vrai en général et si
- (2) $D1_{\pm} > D2, D3$ est vrai en général,

alors qu'est-ce qui peut expliquer cet accord? Si l'accord dans un cas donné est dû au hasard seul, alors il n'y a pas besoin d'explication supplémentaire. De ce fait, sur ce point une question importante est : comment peut-on juger si l'accord est aléatoire (à cause du seul hasard) ou non aléatoire (en raison d'une cause autre que le hasard)?

Un accord purement aléatoire serait attendu dans 33 pour cent des paires de généralisations à propos des distributions de caractères dans les trois taxons. Ce pourcentage est trop élevé pour permettre la confiance dans le

TABLEAU 3.27. Gains évolutifs des caractères (A, Ax, B, Bx) et transformations des caractères ($A \rightarrow A$ -, $A \rightarrow A$ +, $Ax \rightarrow A$ +, $Ax \rightarrow A$ -, $B \rightarrow B$ +, $Bx \rightarrow B$ +, $Bx \rightarrow B$ -) impliqués par différents arbre de caractères (cf. figure 3.32)

Arbres	Caractères				Gains des transformations de caractères								Total	
	A	Ax	B	Bx	$A \rightarrow A$ -	$A \rightarrow A$ +	$Ax \rightarrow A$ -	$Ax \rightarrow A$ +	$B \rightarrow B$ -	$B \rightarrow B$ +	$Bx \rightarrow B$ -	$Bx \rightarrow B$ +		
3.32.1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	4
3.32.2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3
3.32.3	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3
3.32.4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
3.32.5	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	5
3.32.6	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	4
3.32.7	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	5
3.32.8	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	4
3.32.9	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	6

fait qu'un accord particulier est non aléatoire. Une manière de diminuer la probabilité est de considérer les échantillons de caractères plutôt que les paires de généralisations. Si, par exemple,

- (1) $D1 > D2$, $D3$ est vrai pour l'échantillon 1, et
- (2) $D1 > D2$, $D3$ est vrai pour l'échantillon 2, et
- (3) $D1_{\pm} > D2$, $D3$ est vrai pour l'échantillon 3, et
- (4) $D1_{\pm} > D2$, $D3$ est vrai pour l'échantillon 4,

alors quelle est la probabilité pour que l'accord entre les échantillons soit dû au seul hasard, s'il n'y a pas de raison d'attendre un accord causé par d'autres facteurs? Étant donné (1), la probabilité que (2) serait en accord est de 33 pour cent; étant donné (1) et (2), la probabilité que (3) serait en accord est de 33 pour cent (avec une probabilité combinée de 11 pour cent); étant donné (1), (2) et (3), la probabilité que (4) serait en accord est de 33 pour cent (avec une probabilité combinée de 4 pour cent). Une probabilité de 4 pour cent indiquerait que l'accord n'est probablement pas due au seul hasard.

On peut se demander combien de caractères sont suffisants pour servir d'échantillon. Si les échantillons sont vraiment indépendants, la probabilité que quatre caractères s'accorderaient par le hasard seul est également de 4 pour cent. Ainsi, quatre caractères sont suffisants pour indiquer une distribution non aléatoire des caractères dans un cas à trois taxons, sous l'hypothèse d'indépendance.

Supposons qu'il y ait, dans un cas donné, un accord entre les deux facteurs (les occurrences positives seules, et les occurrences positives et négatives combinées). L'inférence d'origine commune est-elle plus significative?

- (1) Si l'accord n'est pas dû au seul hasard, alors
- (2) La lamproie et le requin ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus

L'inférence (2) est ouverte à la critique, et peut être en fait injustifiée dans ce cas hypothétique, car l'accord peut être lui-même un artéfact causé par la non-indépendance des deux facteurs qui s'accordent. Mais l'inférence illustre qu'une origine commune relativement récente peut être considéré comme un principe causal non seulement d'une généralisation particulière à propos des distributions de caractères, mais d'un accord entre différents types de généralisations qui ne nécessitent pas l'accord, excepté par hasard, dans un cas donné. Si un accord fortuit peut être exclu, alors un autre principe causal peut être recherché. « L'évolution » dans le sens de « naissance » n'implique rien à propos des accords non aléatoires ou de leur absence. Une origine commune relativement récente, cependant, implique que, si la lamproie et le requin ont eu un ancêtre en commun qui n'était pas un ancêtre de l'amphioxus, alors on peut s'attendre à ce que la lamproie et le requin exhibent les marques de cette ascendance unique à eux-mêmes.

Il est intéressant de noter que les généralisations à propos des distributions de caractères se rattachent à des controverses actuelles sur la

classification biologique. Trois points de vue peuvent être distingués, qui sont parfois appelés phénétiq, phylétiq (« cladistiq ») et gradistiq (« évolutionniste »). Dans les termes de l'exemple ci-dessus des trois espèces (amphioxus, lamproie et requin), ces points de vue peuvent être illustrés comme suit :

Phénétiq : (1) Si $D1_{\pm} > D2$, $D3$ est vrai en général, alors
 (2) La lamproie et le requin devraient être classés ensemble dans un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus, même si
 (3) $D2 > D1$, $D3$ ou $D3 > D1$, $D2$ est également vrai en général.

Phylétiq : (1) Si $D1 > D2$, $D3$ est vrai en général, alors
 (2) La lamproie et le requin devraient être classés ensemble dans un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus, même si
 (3) $D2_{\pm} > D1$, $D3$ ou $D3_{\pm} > D1$, $D2$ est également vrai en général.

Gradistiq : (1) Si $D1$ définit un groupe biologique (grade) pertinent, alors
 (2) La lamproie et le requin devraient être classés ensemble dans un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus
 (3) peu importe que la distribution des caractères ou les distributions puissent être vraies en général.

À l'heure actuelle, la théorie gradistiq n'est pas précisément formulée, et il y a des doutes sur le fait qu'elle pourrait l'être, mais on dit parfois que la notion de groupe biologique pertinent (grade) est essentiellement la même que celle du groupe phénétiq, et, si cela est bien le cas, la classification gradistiq serait illustrée par la formulation phénétiq ci-dessus.

Parce que les notions de « similitude globale » semblent être la racine de la dispute actuelle au sujet des philosophies de la systématique, quelques remarques supplémentaires sont de mise. Considérons les tableaux 3.21 et 3.24. Les premiers sont des entrées d'informations en termes d'occurrences positives uniquement ; les derniers des entrées d'informations en termes d'occurrences positives et négatives combinées. Dans les premiers (tableau 3.21) sont d'intérêt les nombres relatifs de caractères de type D ($D1$, $D2$, $D3$), qui peuvent servir comme base d'inférence à propos de l'abondance des caractères partagés par deux des trois espèces. Dans les derniers sont également d'intérêt les nombres relatifs de caractères de type D, qui peuvent servir de base d'inférence pour l'abondance des caractères partagés par deux des trois espèces, mais également des caractères uniques à chacune des trois espèces. Ainsi dans les derniers, les occurrences positives des caractères de type A augmentent le nombre de « caractères » de type $D1$; les caractères de type B augmentent le nombre de « caractères » de type $D2$. Dans le tableau 3.21 les caractères de type $D1$ sont plus nombreux que les caractères de types $D2-3$; dans le tableau 3.24 les « caractères » de type $D2$ sont plus nombreux que les « caractères » de types $D1$, $D3$. Les raisons de cette

discordance sont que dans le tableau 3.21 il y a plus de caractères de type C (9) que des types A (3) et B (2), et que lorsque les caractères de type C (9) sont ajoutés à ceux de type D2 (4), le total (13) est plus grand que les totaux de $A + D1 = 11$ ou de $B + D3 = 4$.

Quelles sont les conséquences de l'ajout des caractères des types A-C aux caractères de type D ? Considérons le tableau 3.21 : 3 caractères de type A, 2 caractères de type B, 9 caractères de type C. Que peut-on inférer être vrai sur la base de ces nombres ? La seule possibilité semblerait être que les types de caractères diffèrent réellement dans leur abondance. Si les différences en abondance réelles sont reflétées dans l'échantillon, alors

(1) $C > A > B$ est vrai.

Ce type d'inférence est ouverte à l'étude empirique au travers d'un échantillonnage additionnel ; en bref, on peut prédire que les échantillons additionnels montreraient la même abondance relative. Mais il y a une difficulté philosophique avec ce type d'inférence :

(1) si $C > A > B$ est vrai, alors

(2) A, B et C sont des quantités inégales et au moins A et B (et possiblement toutes les trois quantités) sont par conséquent finies.

Les caractères d'un certain type sont-ils en nombre fini ? Et, si cela est le cas, comment ce fait peut-il être appris ? Ce qui semble aller au-delà des disputes est que les caractères sont définis, ou reconnus, par les systématiciens, qui les comptent régulièrement, ou en compilent des listes, et puis interprètent ces comptages, ou listes, d'une manière ou d'une autre. Ces comptages, ou listes, sont-ils théoriquement finis en longueur ? Ou, alternativement, ces comptages et listes sont-ils toujours incomplets dans le sens où ils peuvent toujours être augmentés ? Si cela est le cas, il y a quelque raison de penser que

(3) $A = B = C = \infty$ est vrai

Si tel est le cas, alors les nombres différents de caractères des types A, B et C dans un échantillon particulier sont purement le résultat du hasard (erreur d'échantillonnage). Et ajouter leurs nombres à ceux des caractères de type D (D1, D2, D3) ajoute seulement de la variation aléatoire à quelque autre information réelle que les caractères de type D peuvent contenir.

Mais qu'en est-il des caractères de type D ? Que peut-on inférer être vrai sur la base de leurs nombres dans le tableau 3.21 ? Une possibilité est que

(4) $D1 > D2 > D3$ est vrai en général.

Mais ceci est le même type d'inférence, parce que

(4) si $D1 > D2 > D3$ est vrai, alors

(5) au moins D2 et D3 sont finis et en quantités inégales

Les mêmes doutes que ceux mentionnés ci-dessus s'appliquent aux caractères de type D. Ainsi, il y a une possibilité que

(6) $D1 = D2 = D3 = \infty$ est vrai

Mais il y a une inférence alternative, à savoir que

$$(7) D1 = \infty \text{ et } D2 = D3 = 0.$$

Ou, en d'autres termes,

- (8) que la lamproie et le requin soient membres d'un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus est vrai, et
- (9) que l'amphioxus et le requin soient membres d'un groupe qui n'inclut pas la lamproie est faux.
- (10) que l'amphioxus et la lamproie soient membres d'un groupe qui n'inclut pas le requin est faux.

Le sens de l'inférence (7) est reflété dans la notion d'homologie évolutive, dans le sens où, par exemple, les caractères de type D1 peuvent être interprétés comme des « vraies homologies » et les caractères de type D2 et D3 peuvent être interprétés comme des « convergences » ou des « parallélismes. » Interprétés comme des « convergences, » ils seraient équivalents aux « fausses homologies, » c.-à-d. des « caractères » qui ne sont vraiment pas des caractères du tout, de sorte que

$$(11) x \text{ « convergences »} = 0 \text{ caractères de type D.}$$

Interprétés comme des « parallélismes, » ils sont équivalents soit aux « fausses homologies, » de sorte que

$$(12) x \text{ « parallélismes »} = 0 \text{ caractères de type D ;}$$

soit aux caractères de type E, présents dans un certain sens même si les espèces desquelles ils proviennent sont absentes, de sorte qu'ils sont réellement plésiomorphiques :

$$(13) x \text{ « parallélismes »} = x \text{ caractères de type E} = 0 \text{ caractères de type D.}$$

Les notions traditionnelles de « convergence » et de « parallélisme » semblent ainsi illustrer l'inférence (7), et semblent incompatibles avec les inférences (5), (6) et, par voie de conséquence, (2). Des interprétations particulières de « convergences » et de « parallélismes » peuvent être fondées sur les généralisations des distributions de caractères. Mais,

- (14) si $D1 > D2$, D3 est vrai, et
- (15) les caractères des types D2 et D3 sont, de plus, des convergences ou des parallélismes,

alors on peut toujours demander, comment peut-on déterminer quels caractères sont « convergents » ou « parallèles » ? Si la seule réponse est que

$$(16) \text{ les caractères des types D2, D3 sont « convergents » ou « parallèles, »}$$

si

$$(17) D1 > D2, D3 \text{ est vrai,}$$

alors la circularité émerge à nouveau. Ce qui est requis est un autre type de réponse, de sorte que la possibilité d'un accord non-aléatoire existe. Avec l'analyse ci-dessus, certaines différences philosophiques sous-jacentes aux approches phénétique et phylétique (« cladistique ») semblent clarifiées. Certaines conclusions générales peuvent être atteintes. Une possibilité est que,

- (18) si $A = B = C = \infty$ est vrai, et
- (19) si $D1 = D2 = D3 = \infty$ est vrai, alors
- (20) toutes les différences en nombres relatifs de caractères de différents types dans un échantillon particulier sont aléatoires et purement dues à des erreurs d'échantillonnage, et
- (21) les nombres relatifs de caractères ne fournissent pas de base pour l'inférence.

Si tel est le cas, alors il est futile d'utiliser les caractères comme base pour l'inférence, car il n'y a pas de paramètre réel qui serait estimé par une approche phénétique ou phylétique (« cladistique »). Il y a, bien sûr, d'autres possibilités :

- (22) si $A = B = C = \infty$ est vrai, et
- (23) si $D1 = \infty$ et $D2 = D3 = 0$ est vrai, alors
- (24) $D1 > D2, D3$ est vrai et peut être reflété dans les nombres relatifs des caractères de type D dans un échantillon particulier, de sorte que
- (25) les nombres relatifs des caractères de type D fournissent une base pour l'inférence.

Si tel est le cas, alors il est futile de combiner les caractères des types A, B et C avec les caractères de type D dans l'espoir qu'une meilleure base pour l'inférence serait obtenue. Tout ce qui peut être possiblement obtenu est une plus grande erreur d'échantillonnage (variation aléatoire) sans changement dans le seul paramètre estimé par les deux approches. Encore une autre possibilité est que

- (26) si A, B et C sont finis et en quantités inégales, et
- (27) si D1, D2 et D3 sont finis et en quantités inégales, alors
- (28) $D1 > D2, D3$ et $D2 \pm > D1, D3$ peuvent être tous deux vrais dans un cas donné.

Si tel est le cas, alors il est futile de comparer les résultats des approches phénétique et phylétique parce que chacune estimerait un paramètre différent, et également réel.

Comment ces différentes possibilités peuvent-elles être évaluées ? Les éléments (18)-(21) n'impliquent rien d'autre que de la variation aléatoire, ce qui est démenti par l'histoire de la systématique. Les éléments (22)-(25) et (26)-(28) permettent une base pour l'inférence pour les deux approches phénétique et phylétique. Dans le premier cas, (22)-(25), il y a un seul paramètre estimé par les deux approches ; dans le dernier cas, (26)-(28), il y a deux paramètres, un pour chaque approche. Mais les deux paramètres ne sont pas indépendants, car ils contiennent des éléments communs (D1, D2, D3). S'il y a réellement deux paramètres, cependant, alors

- (29) de A, B et C, certains sont finis et en quantités inégales, de sorte que
 (30) les caractères de chaque type ne varieraient pas aléatoirement dans les fréquences relatives entre les échantillons,

et la question semblerait susceptible d'être soumise à la recherche empirique par l'échantillonnage.

INFORMATION ET COMPOSANTES

Le problème à trois taxons joue un rôle particulier en systématique. Premièrement, trois taxons sont le minimum qui permet un choix entre des cladogrammes ; pour deux taxons il n'y a qu'un seul cladogramme possible, mais pour trois taxons il y a trois cladogrammes primaires possibles. Deuxièmement, le nombre (trois) de cladogrammes possibles pour trois taxons n'est pas si grand qu'une analyse complète (p. ex. tableau 3.21, figures 3.29.1-3) est ou excessivement complexe ou au-delà de l'évaluation intuitive ; l'analyse complète de quatre taxons (15 cladogrammes primaires possibles) est significativement, et excessivement, plus complexe — peut-être au-delà de l'évaluation intuitive, et l'analyse de cinq taxons (105 cladogrammes primaires), sans l'aide d'un ordinateur, est hors de question. Troisièmement, tout problème complexe, impliquant quatre taxons ou plus, peut être réduit à une série de problèmes à trois taxons. Personne ne contesterait que certains problèmes de la systématique ont été posés et subséquemment résolus sans l'aide d'ordinateurs. Il est rare que l'on réalise, cependant, que pratiquement tous ces problèmes sont, ou impliquent, des problèmes à trois taxons.

Considérons une quatrième espèce, le saumon. Supposons que l'étude du saumon montre que, des trois caractères précédemment connus seulement de l'amphioxus (tableau 3.21 :A), un caractère se trouve chez le saumon (tableau 3.28 :E3) ; que des deux caractères précédemment connus chez la lamproie (tableau 3.21 :B), un caractère se trouve chez le saumon (tableau 3.28 :E5) ; des neuf caractères précédemment connus chez le requin (tableau 3.21 :C), trois caractères se trouvent chez le saumon (tableau 3.28 :E6) ; des huit caractères précédemment connus chez la lamproie et le requin (tableau 3.21 :D1), six caractères se trouvent chez le saumon (tableau 3.28 :F2) ; des deux caractères précédemment connus chez l'amphioxus et le requin (tableau 3.21 :D3), un caractère se trouve chez le saumon (tableau 3.28 :F3) ; des sept caractères précédemment connus chez l'amphioxus, la lamproie et le requin (tableau 3.21 :E), six caractères se trouvent chez le saumon (tableau 3.28 :G). Supposons également que l'étude du saumon révèle quatre caractères uniques à cette espèce (tableau 3.28 :D). L'information totale connue pour les quatre espèces serait montrée dans le tableau 3.28, qui est un échantillon « réaliste » dans le sens où tous les types de caractères possibles sont représentés par des caractères. Les types de caractères pertinents pour le cladogramme le plus efficient (l'arbre le plus parcimonieux en général) augmentent de trois (pour trois taxons : D1,

D2, D3) à dix (tableau 3.28 :E1-6, F1-4). Ainsi les types de caractères pertinents sont augmentés de un (pour trois taxons : les caractères de type D qui se trouvent chez deux des trois taxons) à deux (pour quatre taxons : les caractères de type E qui se trouvent chez deux des quatre taxons, et les caractères de type F qui se trouvent chez trois des quatre taxons). Contrairement aux données assemblées pour trois taxons (tableau 3.21), pour lesquelles le cladogramme le plus efficient peut être déterminé d'un coup d'œil, les données pour quatre taxons semblent immunisées à une évaluation rapide.

TABLEAU 3.28. Nombre de caractères de différents types chez quatre espèces (amphioxus, lamproie, requin et saumon) (tiré du tableau 3.21, sauf pour les 4 caractères de type D)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>														
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E1</i>	<i>E2</i>	<i>E3</i>	<i>E4</i>	<i>E5</i>	<i>E6</i>	<i>F1</i>	<i>F2</i>	<i>F3</i>	<i>F4</i>	<i>G</i>
Amphioxus	2	-	-	-	3	1	1	-	-	-	1	1	1	-	6
Lamproie	-	1	-	-	3	-	-	2	1	-	1	1	-	6	6
Requin	-	-	6	-	-	1	-	2	-	3	1	-	1	6	6
Saumon	-	-	-	4	-	-	1	-	1	3	-	1	1	6	6

Une alternative à une analyse complète des 15 cladogrammes primaires pour quatre taxons est la réduction des quatre taxons à trois. Sur la base des considérations précédentes (tableau 3.21), on peut inférer que la lamproie et le requin forment un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus; de ce fait la lamproie et le requin peuvent être combinés en un taxon, de manière à réduire le nombre de types de caractères (tableau 3.29, dérivée du tableau 3.28) :

Tableau 3.28 (lamproie + requin)	Tableau 3.29
A	A
B + C + E4	B
D	C
E5 + E6 + F4	D1
E1 + E2 + F1	D2
E3	D3
F2 + F3 + G	E

Le problème peut être vu avec comme point de départ quatre taxons : amphioxus, saumon, lamproie, requin (figure 3.34.1), trois d'entre eux (amphioxus, lamproie, requin) sont sélectionnés comme problème initial à trois taxons. Si la lamproie et le requin sont groupés ensembles, le résultat est le cladogramme 3.34.2. L'étape suivante concerne le placement du saumon, pour lequel il y a sept possibilités (figures 3.34.2 :1-7), trois d'entre

TABLEAU 3.29. Nombre de caractères de différents types chez quatre espèces (Amphioxus, lamproie, requin et saumon), dont deux (lamproie et requin) sont combinés en un unique taxon (tiré du tableau 3.28)

Espèces	Types de caractères						
	A	B	C	D1	D2	D3	E
Amphioxus	2	-	-	-	5	1	8
Lamproie + Requin	-	9	-	10	5	-	8
Saumon	-	-	4	10	-	1	8

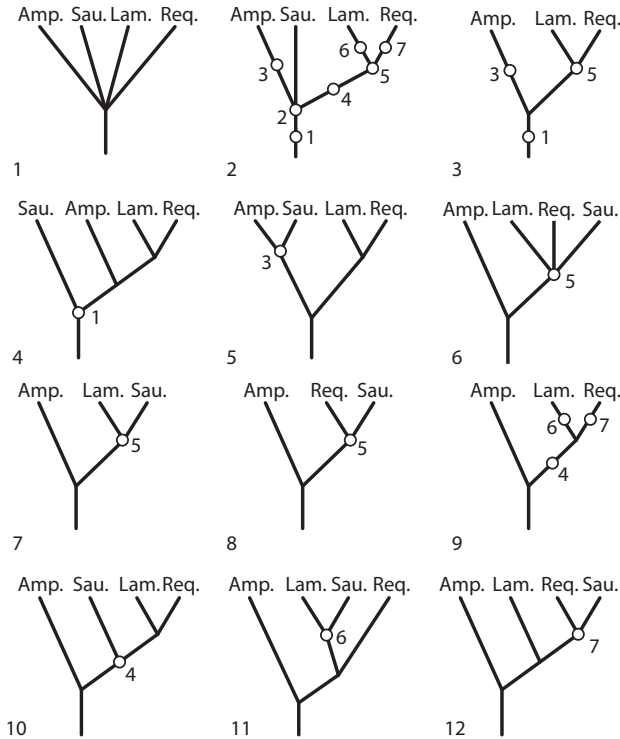


FIGURE 3.34. Quatre espèces (amphioxus, lamproie, requin, saumon), considérées par rapport aux trois problèmes à 3 taxons. Les nombres 1-7 sont les possibilités de placement d'une quatrième espèce, le saumon (cf. tableaux 3.28-3.32).

eux (1, 3, 5) définissent un autre problème à trois taxons (figure 3.34.3), car chaque possibilité spécifie un cladogramme différent (figure 3.34.4-6). Ces trois possibilités pour le placement du saumon (1, 3, 5) sont celles qui sont comprises dans le cladogramme secondaire (figure 3.34.2).

Un aperçu du tableau 3.29 suffit pour montrer que le saumon à sa relation avec le taxon lamproie-requin, c.-à-d. que le cladogramme le plus

efficient est le cladogramme secondaire de la figure 3.34.6. Si cela est vrai, le cladogramme secondaire (3.34.6) implique que les deux autres cladogrammes à trois taxons sont également vrais (figures 3.34.7-8), et les caractères en rapport avec ces deux cladogrammes (tableaux 3.30 et 3.31) peuvent également être dérivés du tableau 3.28 :

Tableau 3.28 (- requin)	Tableau 3.30	Tableau 3.28 (- lamproie)	Tableau 3.31
A + E2	A	A + E1	A
B + E4	B	C + E4	B
D + E6	C	D + E5	C
E5 + F4	D1	E6 + F4	D1
E1 + F1	D2	E2 + F1	D2
E3 + F3	D3	E3 + F2	D3
F2 + G	E	F3 + G	E

Un aperçu des tableaux 3.30 et 3.31 suffit à montrer que chaque cladogramme à trois taxons implicite (figures 3.34.7-8) est le plus efficient pour les données correspondantes. Le seul problème restant concerne les interrelations de la lamproie, du requin et du saumon. Ce problème peut également être vu comme le placement d'un quatrième taxon (le saumon) dans un cladogramme précédemment résolu pour trois taxons, avec les possibilités réduites à trois (figure 3.34.9) à partir des sept originales (figure 3.34.2), ou en d'autres termes à trois cladogrammes à trois taxons (figures 3.34.10-12). Ces trois possibilités pour le placement (4, 6, 7) sont celles intégrées par le cladogramme secondaire (figure 3.34.6). Ensemble avec les deux possibilités précédemment considérées (figures 3.34.4 et 3.34.5 :1,3), ces trois (4, 6, 7) épuisent les cinq possibilités de résolution dichotomique permises sous l'hypothèse que la lamproie et le requin ensemble forment un groupe qui n'inclut pas l'amphioxus.

Les données correspondantes (tableau 3.32) peuvent également être dérivées du tableau 3.28 :

Tableau 3.28 (- amphioxus)	Tableau 3.32
B + E1	A
C + E2	B
D + E3	C
E6 + F3	D1
E4 + F1	D2
E5 + F2	D3
F4 + G	E

TABLEAU 3.30. Nombre de caractères de différents types chez trois espèces (amphioxus, lamproie et saumon) (tiré du tableau 3.28)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>E</i>
Amphioxus	3	-	-	-	4	2	7
Lamproie	-	3	-	7	4	-	7
Saumon	-	-	7	7	-	2	7

TABLEAU 3.31. Nombre de caractères de différents types chez trois espèces (amphioxus, requin et saumon) (tiré du tableau 3.28)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>E</i>
Amphioxus	5	-	-	-	2	2	7
Requin	-	8	-	9	2	-	7
Saumon	-	-	5	9	-	2	7

TABLEAU 3.32. Nombre de caractères de différents types chez trois espèces (lamproie, requin et saumon) (tiré du tableau 3.28)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>E</i>
Lamproie	4	-	-	-	3	2	12
Requin	-	7	-	4	3	-	12
Saumon	-	-	5	4	-	2	12

Il suffit d'un regard pour constater que le saumon participe de relations avec le requin et pas la lamproie (figure 3.34.12).

Dans le compte ci-dessus, tous les placements possibles du quatrième taxon (saumon) ont été considérés. Ce placement 2 comprend les possibilités 1, 3 et 5, et ce placement 5 comprend les possibilités 4, 6, et 7, signifie que le placement 2 comprend toutes (1-7) les possibilités de résolution dichotomique. Cette conclusion a une implication importante. Étant donné le cladogramme de la figure 3.34.2, par exemple, on peut affirmer que, si le cladogramme est vrai, la lamproie et le requin ensemble forment un groupe ; mais il n'est pas clair si l'amphioxus et le saumon sont tous deux exclus du groupe, ou seulement l'amphioxus ou le saumon est exclu du groupe ; et si l'un et pas l'autre est exclu, il n'est pas clair de savoir lequel est lequel.

Étant donné les informations à propos des caractères dans quatre taxons (p. ex. tableau 3.28), on peut sélectionner n'importe quels trois taxons pour un problème initial à trois taxons : par exemple, amphioxus, lamproie, requin (figure 3.34.3) ; amphioxus, lamproie, saumon (figure 3.34.7) ; amphioxus, requin, saumon (figure 3.34.8) ; lamproie, requin,

saumon (figure 3.34.12). Quel que soit le résultat, il y a au moins un problème à trois taxons additionnel, mais il y a un maximum de deux problèmes à trois taxons additionnels, dans le placement de la quatrième espèce dans un cladogramme dichotomique. Si le placement initial de la quatrième espèce résulte en un cladogramme primaire (dichotomique) des quatre taxons (p. ex. figure 3.34.12), il y aurait eu seulement un problème additionnel à 3 taxons (pour un total de deux). Si le placement initial de la quatrième espèce résulte en un cladogramme secondaire (trichotomique) des quatre taxons (p. ex. figure 3.34.6), il y aurait eu un, mais il aurait encore un autre, problème additionnel à 3 taxons (pour un total de trois).

Similairement, pour cinq taxons (105 cladogrammes dichotomiques possibles), il y a un minimum de trois problèmes à 3 taxons, et un maximum de six, requis pour une résolution dichotomique (tableau 3.33). Pour six taxons (945 cladogrammes dichotomiques possibles), il y a un minimum de quatre problèmes à 3 taxons, et un maximum de dix, requis pour une résolution dichotomique. Pour dix taxons (34459425 cladogrammes dichotomiques possibles), il y a un minimum de huit problèmes à 3 taxons, et un maximum de 36, requis pour une résolution dichotomique. Il apparaît que, pour un groupe de nombreuses espèces, il n'y a pas de cladogramme qui puisse être possiblement obtenu par l'analyse complète de toutes les possibilités sans l'aide soit d'un ordinateur, soit de la réduction de nombreuses espèces à une série de problèmes à 3 taxons. Que des cladogrammes pour de larges groupements aient été obtenus sans l'aide d'un ordinateur (p. ex. Hennig 1969) suggère que l'approche à 3 taxons était ou la méthode de choix ou la méthode intuitivement appliquée.

TABLEAU 3.33. Nombre de taxons en rapport avec le nombre de problèmes à 3-taxons possibles (pour une résolution complètement dichotomique), le nombre de cladogrammes-à-3-taxons impliqués, le nombre de types de caractères partagés par deux taxons ou plus, et le nombre de cladogrammes dichotomiques possibles

<i>Taxons</i>	<i>Problèmes à 3-taxons</i>		<i>Cladogrammes à 3-taxons impliqués</i>		<i>Types de caractères partagés</i>	<i>Cladogrammes dichotomiques</i>
	<i>Min.</i>	<i>Max.</i>	<i>Max.</i>	<i>Min.</i>		
2	0	0	0	0	1	1
3	1	1	0	0	4	3
4	2	3	3	2	11	15
5	3	6	9	7	26	105
6	4	10	19	16	57	945
7	5	15	34	30	120	10 395
8	6	21	55	50	247	135 135
9	7	28	83	77	502	2 027 025
10	8	36	119	112	1013	34 459 425

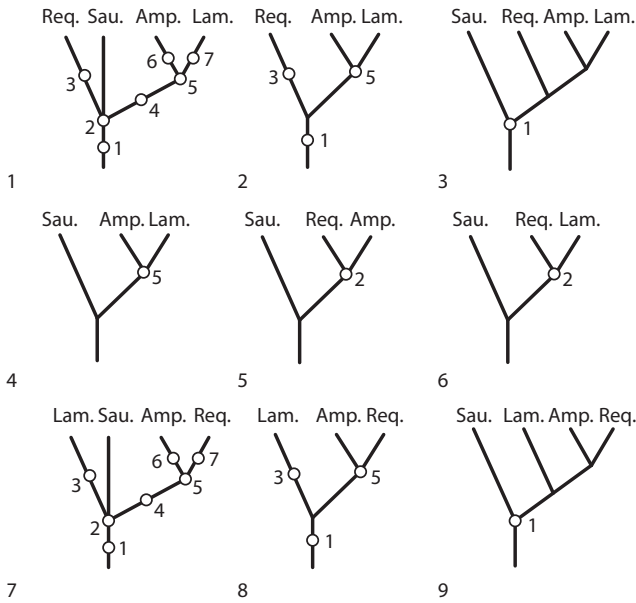


FIGURE 3.35. Quatre espèces (amphioxus, lamproie, requin, saumon), considérées par rapport à deux problèmes à 3 taxons. Les nombres 1-7 sont les possibilités de placement d'une quatrième espèce, le saumon (cf. tableaux 3.34-3.35).

Bien que les exemples ci-dessus incluent les taxons représentés par les espèces (amphioxus, lamproie, etc.), l'approche à 3 taxons peut être appliquée en général à des taxons de n'importe quel nombre d'espèces. Ainsi, plutôt que amphioxus, lamproie, requin et saumon, on peut enquêter sur les relations de groupes plus inclusifs, tels que Echinodermata, Vertebrata, Mollusca et Annelida. On peut, bien sûr, simplement accepter ces groupes tels qu'ils sont donnés, dans quelque classification actuelle, sans se soucier de leur composition. Mais si c'est le cas, des problèmes relatifs à leur composition peuvent possiblement être découverts et passer inaperçus. Un exemple d'un tel problème peut être illustré en référence à l'amphioxus, la lamproie, le requin et le saumon, sous l'hypothèse que l'amphioxus et la lamproie sont membres d'un groupe qui n'inclut pas le requin (figure 3.35.1). L'information pertinente à cet exemple (tableau 3.34) peut être dérivée du tableau 3.28 :

TABLEAU 3.34. Nombre de caractères de différents types chez quatre espèces (amphioxus, lamproie, requin et saumon), dont deux (amphioxus et lamproie) sont combinés en un unique taxon (tiré du tableau 3.28)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D1</i>	<i>D2</i>	<i>D3</i>	<i>E</i>
Amp + Lam	6	-	-	-	4	3	13
Requin	-	6	-	3	4	-	13
Saumon	-	-	4	3	-	3	13

Tableau 3.28 (amphioxus + lamproie)	Tableau 3.34
A + B + E1	A
C	B
D	C
E6	D1
E2 + E4 + F1	D2
E3 + E5 + F2	D3
F3 + F4 + G	E

Comme précédemment, il y a sept possibilités pour le placement du saumon, et la possibilité 2 comprend toutes les autres (figure 3.35.1). Les trois possibilités du problème à 3 taxons suivant sont celles de la figure 3.35.2. Un aperçu du tableau 3.34 montre que la possibilité 1 spécifie le cladogramme le plus efficient (figure 3.35.3), qui est un cladogramme (dichotomique) primaire. Par conséquent, il n'y a pas de problème à trois taxons additionnel. Si le cladogramme 3.35.3 est vrai, il y a, néanmoins, trois cladogrammes à 3 taxons impliqués qui doivent également être vrais (figures 3.35.4-6), les données pertinentes pour lesquelles des données ont déjà été rassemblées dans un autre but (tableaux 3.30-3.32). Un aperçu des tableaux 3.30-3.32 montre que chaque cladogramme impliqué n'est pas le résumé le plus efficient des données pertinentes; ainsi les cladogrammes impliqués sembleraient faux. Que les cladogrammes semblent faux suggère en retour que le groupement initial (amphioxus + lamproie) est également faux. C'est évident seulement parce que les cladogrammes impliqués, et les données qui leurs sont pertinentes, sont à portée de main.

L'étude des taxons inclusifs, tels que Echinodermata, Vertebrata, etc., peut conduire d'une manière similaire à une conclusion erronée pour la même raison — à savoir que l'un des groupes supposés exister n'existe pas. Ce serait évident seulement si les données pertinentes pour les cladogrammes impliqués étaient disponibles, de sorte que les cladogrammes impliqués, ou un nombre suffisant d'entre eux, peuvent être vérifiés.

Un autre exemple du même genre émerge si on groupe ensemble l'amphioxus et le requin, ce qui permettrait également pour sept placements

possibles du saumon (figure 3.35.7). Les trois possibilités du problème à 3 taxons suivant sont 1, 3 et 5 (figure 3.35.8), et les données pertinentes (tableau 3.35) peuvent être dérivées du tableau 3.28 :

Tableau 3.28 (amphioxus + requin)	Tableau 3.35
A + C + E1	A
B	B
D	C
E5	D1
E1 + E4 + F1	D2
E3 + E6 + F3	D3
F2 + F4 + G	E

Un aperçu du tableau 3.35 montre que la possibilité 1 est le cladogramme le plus efficient (figure 3.35.9), qui est un cladogramme (dichotomique) primaire. Par conséquent, il n'y a pas de problème à 3 taxons additionnel. Si le cladogramme 3.35.9 est vrai, il y a, néanmoins, trois cladogrammes à 3 taxons impliqués qui doivent aussi être vrais, et ils sont les mêmes que ceux des précédents exemples (figures 3.35.4-6), qui, une fois de plus, semblent faux et suggèrent en retour que le groupement initial (amphioxus + requin) est également faux.

Les groupements tels que amphioxus + lamproie sont parfois appelés « non monophylétiques » s'ils semblent faux par rapport à l'information disponible. Interprétés dans le contexte d'un arbre phylétique, un tel groupement inclurait plusieurs, mais pas toutes, des espèces descendantes d'une espèce ancestrale commune. Interprété par rapport aux distributions de caractères,

- (1) un groupement est faux (« non monophylétique ») s'il se conforme à D2 ou D3, quand
- (2) D1 > D2, D3 est vrai.

Les faux groupements, dans la mesure où ils se trouvent dans la classification, sont susceptible d'induire en erreur tout investigateur qui

TABLEAU 3.35. Nombre de caractères de différents types chez quatre espèces (amphioxus, lamproie, requin et saumon), dont deux (amphioxus et requin (Req)) sont combinés en un unique taxon (tiré du tableau 3.28)

<i>Espèces</i>	<i>Types de caractères</i>						
	A	B	C	D1	D2	D3	E
Amp + Req	9	-	-	-	6	5	13
Lamproie	-	1	-	1	6	-	13
Saumon	-	-	4	1	-	5	13

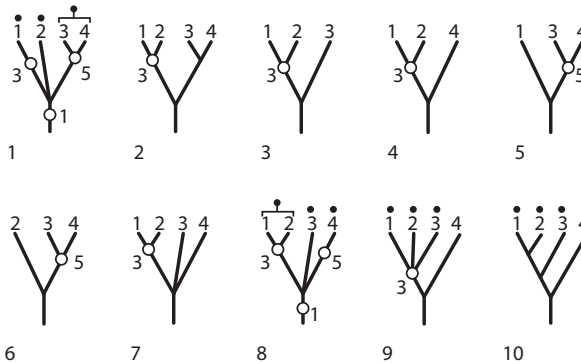


FIGURE 3.36. Quatre espèces (1-4), considérées par rapport à divers problèmes à 3 taxons. Les cercles 1, 3 et 5 sont les possibilités de placement d'un quatrième taxon. Les points noirs spécifient les trois taxons de chaque problème à 3 taxons à résoudre (cladogrammes 1, 8, 9) ou le problème à 3 taxons résolu (cladogramme 10).

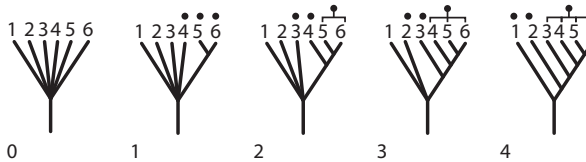


FIGURE 3.37. Un cladogramme dichotomique (4) résolu pour six taxons (1-6) dans le mode minimum, par le biais de la solution de quatre problèmes à 3 taxons successifs (montrés comme résolus dans les cladogrammes 1-4).

les accepte pour vrais, à moins qu'il puisse examiner les cladogrammes impliqués par ses résultats par rapport aux données pertinentes suffisantes pour exposer le ou les groupements initiaux comme faux. La découverte de faux groupements est un des objectifs généraux de la recherche en systématique, mais il s'agit d'un but dont la valeur est parfois contestée. Les groupements faux, même s'ils sont reconnus en tant que tels, sont parfois prisés s'ils peuvent être définis par des « caractères » facilement perceptibles. Dans le tableau 3.28, par exemple, il y a trois « caractères » partagés par la lamproie et l'amphioxus. Si ces « caractères » sont visibles, ou facilement perceptible d'une autre manière, ils peuvent bien fonctionner dans une clef d'identification, en séparant l'amphioxus et la lamproie en tant que « groupe » distinct des autres espèces. Par conséquent, il est utile de distinguer des groupes qui semblent réellement exister des « groupes » qui peuvent être définis. Qu'un « groupe » puisse être défini par un ou plusieurs « caractères » ne veut pas dire, donc, que le groupe ait une quelconque existence dans le monde réel.

Que tous les cladogrammes impliqués soient faux, comme dans les

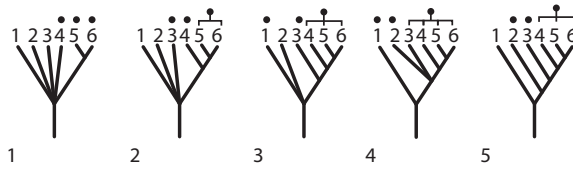


FIGURE 3.38. Le même cladogramme dichotomique (5) résolu pour six taxons (1-6) dans le mode supérieur au mode minimum, par le biais de la solution de cinq problèmes à 3 taxons successifs (montrés comme résolus dans les cladogrammes 1-5; cf. figure 3.37).

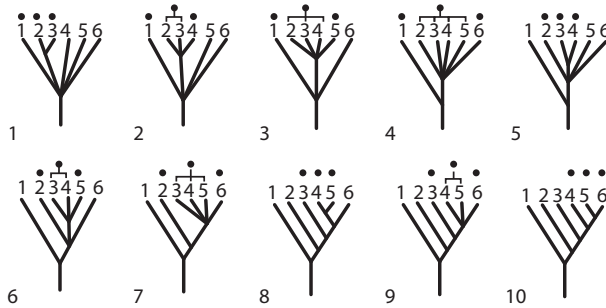


FIGURE 3.39. Le même cladogramme dichotomique (10) résolu pour six taxons (1-6) dans le mode maximum, par le biais de la solution de dix problèmes à 3 taxons successifs (montrés comme résolus dans les cladogrammes 1-10; cf. figure 3.37-3.38).

exemples ci-dessus (figure 3.35.4-6), suggère que les « solutions » de tous les problèmes à 3 taxons sont également faux (figures 3.35.3 et 3.35.9). Il n'est pas nécessaire que cela soit toujours le cas. Considérons les données du tableau 3.36, qui est « irréaliste » dans le sens où (1) tous les types de caractères possibles pour les quatre taxons (1-4) ne sont pas représentés par des caractères, et (2) les types de caractères représentés ne peuvent pas entrer en conflit peu importe comment les taxons peuvent être combinés. Les quatre taxons peuvent être réduits à trois en combinant n'importe quels deux d'entre eux, p. ex. les taxons 3 et 4 (tableau 3.37; figure 3.36.1). Le problème peut être visualisé comme le placement du taxon 2, avec trois placements possibles (1, 3, 5). Un regard au tableau 3.37 montre que le taxon 2 est le mieux placé avec le taxon 1 (figure 3.36.2 : placement 3), avec les implications que trois cladogrammes à 3 taxons doivent également être vrais (figures 3.36.3-4 et 3.36.6). Des trois cladogrammes impliqués, deux cladogrammes sont vrais (figure 3.36.3-4), et un cladogramme est faux (figure 3.36.6). Les résultats ne sont pas totalement faux, car ils permettent aux taxons 1 et 2 d'être groupés (figure 3.36.7), et combinés pour un nouveau problème à 3 taxons (figure 3.36.8). Les données pertinentes au nouveau problème (tableau 3.38) montrent que le taxon 3 peut être groupé avec le taxon 1-2 (figure 3.36.9). Les interrelations du taxon 1-3 sont un

TABLEAU 3.36. Types de caractères (A, B, C, D, E1, F1, G) et leur présence chez quatre taxons (1-4)

<i>Taxons</i>	<i>Types de caractères</i>						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E1</i>	<i>F1</i>	<i>G</i>
1	+	-	-	-	+	+	+
2	-	+	-	-	+	+	+
3	-	-	+	-	-	+	+
4	-	-	-	+	-	-	+

TABLEAU 3.37. Types de caractères (A, B, C, D2, E) et leur présence chez quatre taxons (1-4), dont deux (3 + 4) ont été combinés (tiré du tableau 3.36)

<i>Taxons</i>	<i>Types de caractères</i>				
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D2</i>	<i>E</i>
1	+	-	-	+	++
2	-	+	-	+	++
3+4	-	-	++	-	+++

TABLEAU 3.38. Types de caractères (A, B, C, D2, E) et leur présence chez quatre taxons (1-4), dont deux (1 + 2) ont été combinés (tiré du tableau 3.36)

<i>Taxons</i>	<i>Types de caractères</i>				
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D2</i>	<i>E</i>
1+2	++	++	-	-	++
3	-	+	-	+	+
4	-	-	+	-	+

autre problème à 3 taxons, les données pertinentes à celle-ci (tableau 3.39) montrent que les taxons 1 et 2 peuvent être groupés ensemble par rapport au taxon 3 (figure 3.36.10).

Les nombres minimum et maximum de problèmes à 3 taxons (tableau 3.33) caractérisent ce qui peut être appelé les « modes » minimum et maximum de résolution des cladogrammes dichotomiques. Pour six taxons (1-6), un exemple de résolution dans le mode minimum est montré en figure 3.37. Le premier problème à 3 taxons concerne les taxons 4, 5 et 6 (montré comme résolu en figure 3.37.1); le second problème à 3 taxons, les taxons 3, 4 et 5+6 (résolu en figure 3.37.2); le troisième problème à 3 taxons, les taxons 2, 3 et 4+5+6 (résolu en figure 3.37.3); le quatrième problème à 3 taxons, les taxons 1, 2 et 3+4+5+6 (résolu en figure 3.37.4). Dans ce cas, le mode minimum est une résolution unique et par étapes, car il consiste en problèmes à 3 taxons particuliers résolus dans un ordre particulier. Si la résolution finale (figure 3.37.4) est correcte pour l'information disponible, elle ne peut pas être atteinte en quatre étapes autrement que par celles de

TABLEAU 3.39. Types de caractères (A, B, C, D2, E) et leur présence chez trois espèces (1-3; tiré du tableau 3.36)

Taxons	Types de caractères					
	A	B	C	D2	E	
1+2	++	++	-	-	++	++
3	-	+	-	+	-	+
4	-	-	+	-	-	+

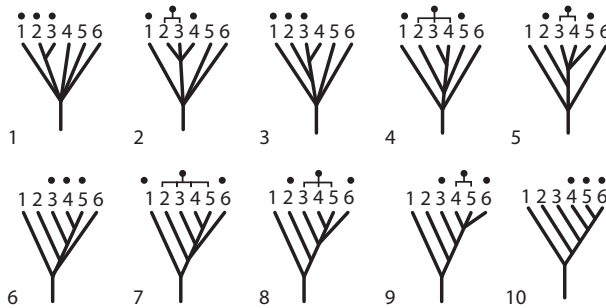


FIGURE 3.40. Le même cladogramme dichotomique (10) résolu pour six taxons (1-6) dans le mode maximum, par le biais de la solution de dix problèmes à 3 taxons successifs dans un ordre différent (montrés comme résolus dans les cladogrammes 1-10; cf. figure 3.39).

la figure 3.37; on ne peut pas non plus l'atteindre en quatre étapes excepté dans l'ordre montré. Un exemple de résolution supérieure à la résolution minimale est montrée en figure 3.38, où les deux premières étapes (figures 3.38.1-2) sont les mêmes que celles de la figure 3.37 (3.37.1-2). La troisième étape (figure 3.38.3) diffère en ce qui concerne le taxon 1 plutôt que le taxon 2 (cf. figure 3.37.3). Le résultat est que le taxon 2 requiert deux problèmes additionnels (figures 3.38.4-5) pour la résolution finale; et la résolution entière requiert cinq étapes plutôt que quatre (cinq problèmes à trois taxons plutôt que quatre).

Un exemple de résolution dans le mode maximum est montré en figure 3.39, où dix problèmes à 3 taxons sont requis pour la résolution du même cladogramme dichotomique (3.39.10; cf. figures 3.37.4 et 3.38.5). Le mode maximum n'est pas une résolution unique et par étapes, comme l'est le mode minimum, car les étapes vers la résolution ne nécessitent pas de suivre la même séquence. En figure 3.40, par exemple, les mêmes dix étapes se trouvent dans un ordre différent.

Le fait de déterminer si le mode minimum ou maximum caractérise une résolution donnée requiert une comparaison rétrospective entre le cladogramme complètement résolu et les diverses étapes pour y arriver. Un problème à 3 taxons résolu n'indique pas en lui-même le mode minimum ou maximum. Un second problème à 3 taxons résolu donnera une indication

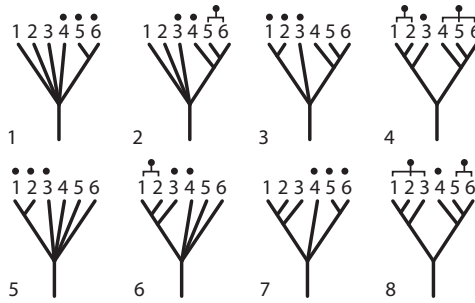


FIGURE 3.41. Cladogrammes (4, 8) résolus pour six taxons (1-6) dans le mode minimum, par le biais des solutions aux suites de quatre problèmes à 3 taxons successifs (montrés comme résolus dans les cladogrammes 1-4 et 5-8).

du mode minimum (p. ex. figures 3.37.2 et 3.38.2) ou mode plus grand que le mode minimum (p. ex. figures 3.39.2 et 3.40.2), si les taxons du premier problème sont compris dans le second problème. Les taxons 4-6, par exemple, constituent le premier problème des figures 3.37 et 3.38, et sont compris dans le second problème des figures 3.37 et 3.38. De même, les taxons 1-3 constituent le premier problème des figures 3.39 et 3.40, et sont compris dans le second problème de figures 3.39 et 3.40.

La résolution d'un cladogramme dans le mode minimum, si elle peut être effectuée sans une connaissance avancée de la résolution finale, demanderait une intuition équivalente dans ses effets à une telle connaissance. Le rôle de l'intuition en systématique, et en science en général, est difficile à évaluer, majoritairement car l'élan de l'investigation scientifique est en faveur de l'analyse non intuitive de la solution, et la synthèse de problèmes de recherche particuliers. En un sens général, cependant, l'intuition peut être imaginée jouer un rôle dans la sélection de problèmes particuliers à être analysés, solutionnés ou synthétisés. Dans ce sens, la résolution dans le mode minimum, dans la mesure où cela pourrait réellement se produire, peut être imaginée comme aboutissant d'un sens intuitif du problème à 3 taxons approprié à résoudre au moment approprié dans une suite de tels problèmes. Avec pour point de départ une résolution en mode minimum (p. ex. figure 3.37.1), ce qui est ensuite requis est le taxon à ajouter de manière à encadrer le problème à 3 taxons suivant (p. ex. figure 3.37.2 : taxon 3), et ainsi de suite, jusqu'à ce que la suite de problèmes à 3 taxons donne une résolution finale (p. ex. figure 3.37.4). Dans le cas du branchement d'un seul taxon en même temps (p. ex. figure 3.37), le taxon à ajouter est toujours seul. Dans le cas d'un branchement plus complexe (p. ex. figure 3.41) le taxon à ajouter sera parfois deux taxons qui ensemble forment un groupe de la résolution finale (p. ex. figure 3.41.3 : taxons 1 et 2). La résolution en mode minimum est suffisamment complexe pour qu'elle ne puisse probablement jamais être atteinte de manière cohérente dans la pratique.

La résolution en mode minimum semble toujours spécifiable rétrospecti-

vement. Par exemple, considérons la résolution finale de la figure 3.37.4, qui est un cladogramme dichotomique défini par ses cinq groupes, ou composantes : 5,6 ; 4,5,6 ; 3,4,5,6 ; 2,3,4,5,6 ; 1,2,3,4,5,6. On peut dériver des composantes la suite de quatre problèmes à 3 taxons pour lesquels les composantes informatives sont la solution (figures 3.37.1-4 ; tableau 3.40) : 4,5,6, avec la solution 4(5,6) ; 3,4(5,6), avec la solution 3(4,5,6) ; 2,3(4,5,6), avec la solution 2(3,4,5,6) ; 1,2(3,4,5,6), avec la solution 1(2,3,4,5,6). Considérons également la résolution finale de la figure 3.41.4, qui est un cladogramme dichotomique défini par cinq composantes : 5,6 ; 4,5,6 ; 1,2 ; 1,2,3 ; 1,2,3,4,5,6. Dans ce cas, il y a deux suites possibles de quatre problèmes à 3 taxons dans le mode minimum. L'une des suites (figures 3.41.1-4) est : 4,5,6, avec la solution 4(5,6) ; 3,4(5,6), avec la solution 3(4,5,6) ; 1,2,3, avec la solution (1,2)3 ; (1,2)3(4,5,6), avec la solution (1,2,3)(4,5,6). La deuxième suite (figures 3.41.5-8) est : 1,2,3, avec la solution (1,2)3 ; (1,2)3,4, avec la solution (1,2,3)4 ; 4,5,6, avec la solution 4(5,6) ; (1,2,3)4(5,6), avec la solution (1,2,3)(4,5,6).

TABLEAU 3.40. Comparaison de certains cladogrammes, problèmes à-3-taxons et solutions (mode minimum), et composantes de cladogrammes

<i>Cladogrammes</i>	<i>Problèmes</i>	<i>Solutions</i>	<i>Composantes</i>
3.37.1	4,5,6	4(5,6)	5,6
3.37.2	3,4(5,6)	3(4,5,6)	4,5,6
3.37.3	2,3(4,5,6)	2(3,4,5,6)	3,4,5,6
3.37.4	1,2(3,4,5,6)	1(2,3,4,5,6)	2,3,4,5,6
3.37.1-4	-	-	1-6
3.41.1	4,5,6	4(5,6)	5,6
3.41.2	3,4(5,6)	3(4,5,6)	4,5,6
3.41.3	1,2,3	(1,2)3	1,2
3.41.4	(1,2)3(4,5,6)	(1,2,3)(4,5,6)	1,2,3
3.41.5	1,2,3	(1,2)3	1,2
3.41.6	(1,2)3,4	(1,2,3)4	1,2,3
3.41.7	4,5,6	4(5,6)	5,6
3.41.8	(1,2,3)4(5,6)	(1,2,3)(4,5,6)	4,5,6
3.41.1-8	-	-	1-6
3.42.1	?	1(2,3,4)	2,3,4
3.42.2	?	1-2(3,4)	3,4
3.42.1-2	-	-	1-4

Le mode minimum, alors, est une suite de problèmes à 3 taxons qui, une fois résolus, résultent en les composantes informatives du cladogramme qui, par rapport à un échantillon déterminé, est la résolution vraie et finale. Ainsi un cladogramme est définissable en deux sens différents mais liés : (1) comme une suite de composantes ; (2) comme une suite de problèmes à 3 taxons pour lesquels les solutions sont la suite de composantes.

Pour des cladogrammes dichotomiques, il n'y a pas de difficulté de définition dans l'un ou l'autre sens. Pour des cladogrammes non



FIGURE 3.42. Cladogrammes (1-2) qui représentent des solutions à des problèmes à 3 taxons non spécifiables dans le mode minimum, avec (1) ou sans (2) référence aux résolutions finales (3-5).

dichotomiques, il y a des difficultés de définition pour le sens à 3 taxons. Par exemple, considérons le cladogramme de la figure 3.42.1, défini par deux composantes : 2,3,4 et 1,2,3,4. Quel est le problème à 3 taxons résolu ? Aucun ne semble spécifiable sans référence à une résolution finale. En termes de résolution possible (figure 3.42.3), le problème résolu est 1,2(3,4), avec la solution 1(2,3,4) ; en termes d'une autre résolution possible (figure 3.42.4), le problème résolu est 1,3(2,4), avec la solution 1(2,3,4) ; en termes d'une troisième résolution possible (figure 3.42.5), le problème résolu est 1,4(2,3), avec la solution 1(2,3,4). Telles étant les possibilités, aucune d'elles n'est spécifiée par la figure 3.42.1, le problème résolu n'est pas spécifiable excepté en termes de sa solution — 1(2,3,4).

Considérons le cladogramme de la figure 3.42.2, défini par deux composantes : 3,4 et 1,2,3,4. Quel est le problème à 3 taxons résolu ? Dans ce cas, il n'y a que deux possibilités : 1,3,4, avec la solution 1(3,4) ; et 2,3,4, avec la solution 2(3,4). Telles étant les possibilités, ni l'une ni l'autre n'est spécifiée par la figure 3.42.2, le problème résolu est encore non spécifiable excepté en termes de deux possibilités, 1-2,3,4, ou leurs solutions, 1-2(3,4). Ainsi il semblerait que la définition des cladogrammes ne soit pas possible en général en termes de problèmes à 3 taxons, mais soit possible en général en termes de solutions à de tels problèmes. Si les solutions et les composantes sont comparées, il est facile de voir que les composantes sont simplement des formes abrégées des solutions, avec l'ajout d'une composante incluant tous les taxons (tableau 3.40).

Ainsi, une composante peut être comprise comme la solution à un problème à 3 taxons particuliers dans le mode minimum ; et un cladogramme peut être compris comme les solutions combinées d'une suite de problèmes à 3 taxons. L'information d'un cladogramme est par conséquent reflétée dans la quantité de composantes qui correspondent aux problèmes à 3 taxons résolus. Considérons les cladogrammes de la figure 3.41, par rapport à la quantité de leurs composantes, et la quantité de composantes qui correspondent aux problèmes à 3 taxons résolus—l'information des composantes (tableau 3.41). L'information des composantes est toujours un moins le nombre total de composantes.

L'information des composantes est seulement une partie de l'information totale d'un cladogramme. Une autre partie concerne les taxons, ou termes, inclus dans les composantes. Considérons les cladogrammes des figures 3.42.1-2. Chaque cladogramme a deux composantes (l'une d'elles est informative), mais les composantes informatives diffèrent dans la

TABLEAU 3.41. Composantes totales, composantes informatives, et information de composantes de certains cladogrammes (cf. figure 3.41)

<i>Clado-grammes</i>	<i>Composantes totales</i>	<i>Composantes informatives</i>	<i>Information de composantes</i>
3.41.1	2 : 1-6 ; 5,6	1 : 5,6	1
3.41.2	3 : 1-6 ; 4-6 ; 5,6	2 : 4-6 ; 5,6	2
3.41.3	4 : 1-6 ; 1,2 ; 4-6 ; 5,6	3 : 1,2 ; 4-6 ; 5,6	3
3.41.4	5 : 1-6 ; 1-3 ; 1,2 ; 4-6 ; 5,6	4 : 1-3 ; 1,2 ; 4-6 ; 5,6	4

quantité de taxons, ou termes, qu'elles contiennent, et dans la quantité d'information des termes (tableau 3.42). Pour les raisons mentionnées ci-dessous, l'information des termes est toujours un moins le nombre total de termes d'une composante.

TABLEAU 3.42. Composantes totales, composantes informatives, termes totaux, et information de termes de certains cladogrammes (cf. figure 3.42)

<i>Clado-grammes</i>	<i>Composantes totales</i>	<i>Composantes informatives</i>	<i>Termes totaux</i>	<i>Information de termes</i>
3.42.1	2 : 1-4 ; 2-4	1 : 2-4	3 : 2,3,4	2
3.42.2	2 : 1-4 ; 3,4	1 : 3,4	2 : 3,4	1

Attendu que les composantes se rapportent au nombre de problèmes en mode minimum, les termes d'une composante se rapportent au nombre de problèmes en mode maximum. Le cladogramme 3.42.1 représente un problème résolu dans le mode minimum et, au même moment, deux problèmes résolus dans le mode maximum. De la même façon, le cladogramme 3.42.2 représente un problème résolu dans le mode minimum, et un problème dans le mode maximum.

Parce qu'il y a une unité commune aux deux modes (problème à 3 taxons), les quantités de problèmes résolus des deux modes peuvent être résumés en tant que mesure de l'information totale d'un cladogramme :

$$\text{Information des composantes} + \text{Information des termes} = \text{Information totale}$$

L'information totale est égale également à la somme des termes de toutes les composantes informatives d'un cladogramme :

$$\text{Termes de la composante 1} + \text{Termes de la composante 2} + \dots + \text{Termes de la composante n} = \text{Information totale}$$

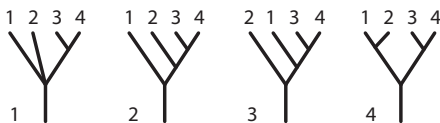


FIGURE 3.43. Résolution d'un cladogramme secondaire avec une trichotomie basale sous l'interprétation 1.

Considérée comme un nombre de problèmes à 3 taxons résolus, l'information totale peut être divisée par deux, pour donner la moyenne des résolutions des modes minimum et maximum :

$$\frac{\text{Inf totale}}{2} = \text{Information moyenne}$$

Les composantes, termes et l'information totale et moyenne de tous les cladogrammes des figures 3.37-3.42 sont listés dans le tableau 3.43.

INFORMATION INCOMPLÈTE, BRANCHEMENTS MULTIPLES ET RÉTICULATION

Parce que les cladogrammes secondaires (tels que 3.42.1 et 3.42.2) représentent des solutions à des problèmes à 3 taxons non spécifiables, la signification des branchements multiples qu'ils contiennent est une question non résolue. Un exemple de branchement multiple dans un cladogramme ne peut refléter rien d'autre que l'ignorance de certaines distributions de caractères (celles qui seraient représentées par, et permettraient la résolution de, un cladogramme primaire). Il y a pourtant des situations dans lesquelles les cladogrammes doivent exhiber des branchements multiples qui en un sens reflètent des phénomènes réels : par exemple, les distributions de caractères causées par des cas de spéciation multiple « simultanée », des instances d'hybridation, ou des groupes au sein desquels une espèce est ancestrale à deux ou plusieurs autres (comme en spéciation par l'isolation séquentielle de deux ou plusieurs populations périphériques sans changement dans la population centrale d'une espèce « mère », ou des cas dans lesquels les espèces fossiles étudiées sont en réalité les ancêtres d'autres espèces étudiées). Le branchement multiple, par conséquent, joue un rôle important dans la théorie cladistique, dans la mesure où il est utilisé pour représenter une variété de distributions de caractères qui ne peut pas être représentée par un cladogramme (dichotomique) primaire.

Les critiques de la cladistique l'ont fréquemment mal interprétée en tant que théorie de l'évolution, plutôt qu'en méthode de la systématique. Les critiques se sont emparées de la variété des événements évolutifs qui

devraient produire des distributions de caractères qui ne peuvent pas être représentées par des cladogrammes primaires, et ont prétendu que ces événements soit falsifient la cladistique en tant que théorie, soit la rendent inutile, dans tous les cas pratiques, en tant que méthode. Contrairement à ces critiques, nous voyons le branchement multiple comme un élément essentiel de la cladistique — un élément qui est utilisé à des fins diverses et variées.

Il est facile de comprendre comment le branchement multiple d'un cladogramme peut représenter les distributions de caractères causées par des spéciations multiples réelles ; tout ce qui est nécessaire est de voir le cladogramme comme un arbre (et les lignes comme des lignées évolutives). Il est presque aussi facile de comprendre comment le branchement multiple d'un cladogramme peut représenter les distributions de caractères causées par une espèce ancestrale qui donne naissance à deux espèces descendantes ; tout ce qui est nécessaire est de poser la question (et de réaliser que l'on ne peut y répondre que par la négative) : de trois espèces, deux d'entre elles sont-elles plus étroitement apparentées l'une à l'autre qu'aucune des deux ne l'est de la troisième ? Il est moins facile de comprendre comment le branchement multiple peut représenter des distributions de caractères causées par l'hybridation. En tant que représentation de l'hybridation, un patron réticulé (d'un arbre) semble intuitivement pertinent, tandis que le branchement multiple (d'un cladogramme) semble contre-intuitif. L'ignorance, finalement, n'est pas un problème du tout si elle est complète, mais l'ignorance complète est un idéal qui n'est de fait pratiquement jamais réalisé. Que faire si l'ignorance n'est que partielle ? Si toutes les tentatives de généralisation d'une distribution de caractères (au moyen d'un cladogramme) reflètent une ignorance partielle, alors l'ignorance est un facteur qui est présent en permanence.

Considérons le cladogramme 3.42.1 ; l'interprétation cladistique permet trois cladogrammes primaires différents (figures 3.42.3-5), chacun avec une composante 234. Sous l'hypothèse que le cladogramme 3.42.1 est correct (que la composante 234 est réelle), une résolution supplémentaire semblerait être limitée à un seul des trois cladogrammes primaires.

Considérons également le cladogramme 3.43.1 ; l'interprétation cladistique permet encore trois cladogrammes primaires différents (figures 3.42.3-5), chacun avec une composante 234. Sous l'hypothèse que le cladogramme 3.42.1 est correct (que la composante 34 est réelle), une résolution supplémentaire semblerait être limitée à un seul des trois cladogrammes primaires.

L'analyse des résolutions possibles ci-dessus, cependant, est fondée sur la notion (ci-après dénommée interprétation 1) que l'information contenue dans le cladogramme 3.43.1, par exemple, est que les taxons 3 et 4 sont plus étroitement apparentés l'un à l'autre qu'aucun des deux ne l'est du taxon 1 et 2. Cela nécessiterait que deux problèmes à 3 taxons aient été résolus : 1,3,4, avec la solution 1(3,4) ; et 2,3,4, avec la solution 2(3,4). Le cladogramme 3.43.1, cependant, ne spécifie pas que les deux de ces problèmes à 3 taxons ont été résolus.

TABLEAU 3.43. Information de composantes, termes, totale et moyenne de certains cladogrammes (cf; figure 3.37-3.42)

<i>Cladogramme</i>	<i>Information</i>			
	<i>Composante</i>	<i>Terme</i>	<i>Total</i>	<i>Moyenne</i>
3.37.1	1	1	2	1.0
3.37.2	2	3	5	2.5
3.37.3	3	6	9	4.5
3.37.4	4	10	14	7.0
3.38.1	1	1	2	1.0
3.38.2	2	3	5	2.5
3.38.3	3	6	9	4.5
3.38.4	3	7	10	5.0
3.38.5	4	10	14	7.0
3.39.1	1	1	2	1.0
3.39.2	1	2	3	1.5
3.39.3	1	3	4	2.0
3.39.4	1	4	5	2.5
3.39.5	2	5	7	3.5
3.39.6	2	6	8	4.0
3.39.7	2	7	9	4.5
3.39.8	3	8	11	5.5
3.39.9	3	9	12	6.0
3.39.10	4	10	14	7.0
3.40.1	1	1	2	1.0
3.40.2	1	2	3	1.5
3.40.3	2	3	5	2.5
3.40.4	2	4	6	3.0
3.40.5	2	5	7	3.5
3.40.6	3	6	9	4.5
3.40.7	3	7	10	5.0
3.40.8	3	8	11	5.5
3.40.9	3	9	12	6.0
3.40.10	4	10	14	7.0
3.41.1	1	1	2	1.0
3.41.2	2	3	5	2.5
3.41.3	3	4	7	3.5
3.41.4	4	6	10	5.0
3.41.5	1	1	2	1.0
3.41.6	2	3	5	2.5
3.41.7	3	4	7	3.5
3.41.8	4	6	10	5.0
3.42.1	1	2	3	1.5
3.42.2	1	1	2	1.0
3.42.3	2	3	5	2.5
3.42.4	2	3	5	2.5
3.42.5	2	3	5	2.5

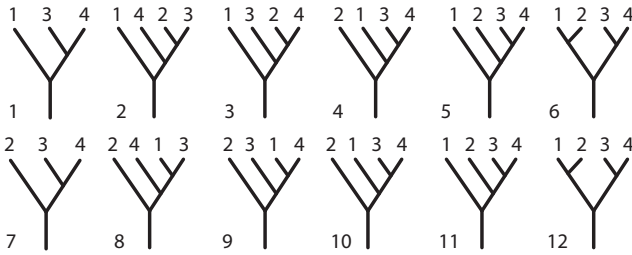


FIGURE 3.44. Résolution d'un cladogramme secondaire avec une trichotomie basale sous l'interprétation 2.

Il y a, par conséquent, une notion alternative (ci-après dénommée interprétation 2) : que l'information contenue dans le cladogramme 3.43.1, par exemple, est que les taxons 3 et 4 sont plus étroitement apparentées l'un à l'autre qu'aucune des deux ne l'est du taxon 1 *et/ou* du taxon 2. Sous l'hypothèse 2, il y a, comme précédemment, deux solutions à 3 taxons possibles, dont seulement une d'entre elles doit être vraie. Chaque solution à 3 taxons (figures 3.44.1 et 3.44.7) permet à un quatrième taxon d'être ajouté à n'importe laquelle des cinq positions différentes ; c'est pourquoi chaque solution permet une suite de cinq cladogrammes primaires (figures 3.44.2-6 et 3.44.8-12). Trois cladogrammes sont communs aux deux suites (figures 3.44.4-6 et 3.44.10-12). Si les deux solutions à 3 taxons sont vraies dans un cas donné, elles permettraient conjointement seulement trois cladogrammes primaires (les trois cladogrammes communs aux deux suites, qui sont les mêmes que celles permises sous l'interprétation 1 : figure 3.43.2-4). Si seulement une solution à 3 taxons est vraie, et si elle est spécifiée, l'une (figures 3.44.2-6) ou l'autre (figures 3.44.8-12) suite de cinq cladogrammes primaires est permise. Si seulement une solution à 3 taxons est vraie, et si elle est non spécifiée, une suite de sept cladogrammes primaires est permise (les trois cladogrammes communs aux deux suites de cinq, et quatre autres cladogrammes uniques à cette suite).

Dans la mesure où les cladogrammes peuvent être jugés vrais ou faux, comme cela peut être le cas, seulement sur la base des caractères disponibles, nous pouvons distinguer le contenu en information réel et implicite. L'information réelle dans le sens susmentionné comprend les solutions à 3 taxons qui sont vraies sur la base des caractères disponibles. L'information implicite comprend les solutions à 3 taxons qui sont logiquement dérivées de l'information réelle ; l'information implicite ne peut être déterminée comme étant vraie, excepté par implication logique, sur la base des caractères disponibles.

Considérons le cladogramme 3.42.1 et son information sous la forme de trois problèmes et solutions : 1,2,3, avec la solution 1(2,3) ; 1,2,4, avec la solution 1(2,4) ; 1,3,4, avec la solution 1(3,4). Considérons les solutions en lien avec certains caractères (tableau 3.44) : par rapport au caractère A (considéré comme tel), toutes les trois solutions sont vraies (et informations

réelles); en lien avec les caractères B-D (considérés comme tels), toutes les trois solutions sont vraies (et l'information réelle); en lien avec les caractères E-F (considérés comme tels), seules deux solutions sont vraies (et réelles); la troisième solution est seulement implicite.

TABLEAU 3.44. Occurrence de certains caractères (A-I) chez quatre taxons (1-4)

<i>Taxons</i>	<i>Caractères</i>								
	<i>A;</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D;</i>	<i>E</i>	<i>F;</i>	<i>G;</i>	<i>H;</i>	<i>I;</i>
1	-;	-	-	-;	-	-;	-;	-;	?;
2	+;	-	+	+;	-	+;	-;	?;	-;
3	+;	+	+	-;	+	+;	+	+	+
4	+;	+	-	+;	+	-;	+	+	+

Le cladogramme 3.42.1 peut servir de résumé préféré pour chacun des échantillons de caractères (caractères A; B,C,D; E,F), mais l'information réelle du cladogramme est plus faible pour un échantillon (caractères E,F). Dans le cas de cet échantillon, le cladogramme 3.42.1 peut servir de résumé sous l'interprétation 1, mais il n'y a qu'un appel à la nécessité logique (plutôt qu'aux caractères disponibles) qui puisse justifier de la vérité d'une solution : 1(2,4).

Considérons le cladogramme 3.43.1 et son information sous la forme de deux problèmes et solutions : 1,3,4 avec la solution 1(3,4); 2,3,4 avec la solution 2(3,4). Considérons les solutions en lien avec certains caractères (tableau 3.44) : en lien avec le caractère G (considéré comme tel), les deux solutions sont vraies (et l'information réelle); en lien avec le caractère H (considéré comme tel), seule une solution est vraie (l'autre n'est même pas implicite); le caractère I donne le même résultat que le caractère H.

Le cladogramme 3.43.1 peut servir de résumé préféré pour chaque échantillon (caractères G; H; I), mais l'information du cladogramme est plus faible pour les deux échantillons (H;I). Pour ces échantillons, le cladogramme 3.43.1 peut servir de résumé seulement sous l'interprétation 2, car il n'y a pas de base pour un appel à la nécessité logique comme justification de la vérité d'une solution dans chaque cas : 2(3,4) pour le caractère H; 1(3,4) pour le caractère I. Les cladogrammes secondaires incorporant des trichotomies basales (ou des branchements multiples) diffèrent ainsi de ceux incorporant des trichotomies terminales (ou des branchements multiples) en ce qu'ils sont sujets à deux interprétations différentes reflétant des degrés variés de complétude dans l'information qu'ils résument. Les trichotomies basales (ou branchements multiples), sous l'interprétation 2, peuvent accommoder des taxons pour lesquels les caractères disponibles sont inadéquats à permettre leur placement sur le cladogramme sous l'interprétation 1.

Les deux interprétations peuvent être comparées en lien aux cladogrammes primaires qu'ils permettent, ou, alternativement, qu'ils interdisent. L'interprétation 1 (figure 3.43) permet trois, et par conséquent interdit 12, des 15 cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre

taxons. L'interprétation 2 (figure 3.44) permet sept, et par conséquent interdit huit, des 15 cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre taxons. Ainsi, l'interprétation 2 est moins prohibitive, ou moins restrictive, que l'interprétation 1. Les deux interprétations permettent au groupe 34 d'être réel, mais les interprétations diffèrent dans leurs spécifications des limites de la réalité des groupes. Sous l'interprétation 1, ni 1 ni 2 ne peut être membre du groupe 34 ; sous l'interprétation 2, soit 1, soit 2 (mais pas les deux) peut être un membre du groupe 34.

Considérons un groupe hypothétique de trois espèces (1,3,4) dont les relations ont été établies, par exemple dans le patron spécifié par le cladogramme 3.44.1 : la solution 1(3,4). Supposons qu'une quatrième espèce (2) est découverte, que l'espèce 2 est déterminée comme étant un membre de groupe incluant déjà les espèces 1, 3 et 4, et que les relations précises de l'espèce 2 ne peuvent pas être déterminées avec un degré d'exactitude supplémentaire. Comment l'espèce 2 peut être ajoutée au cladogramme (3.44.1) ?

Il y a deux possibilités : sous l'interprétation 1, le seul placement possible est le cladogramme (non résolu) tertiaire (figure 3.9.1) ; sous l'interprétation 2, le seul placement possible est montré en figure 3.43.1. Ce dernier placement (figure 3.43.1) ne serait pas possible sous l'interprétation 1, parce que l'interprétation interdit les cladogrammes dichotomiques (figures 3.44.2-3) qui ne peuvent être raisonnablement interdits en l'absence de preuve relative aux relations précises de l'espèce 2 au sein du groupe. Pour arriver au cladogramme 3.43.1 sous l'interprétation 1, nous aurions besoin de savoir non seulement que l'espèce 2 est un membre du groupe incluant déjà les espèces 1, 3 et 4, mais aussi que les espèces 3 et 4 sont plus étroitement apparentées l'une à l'autre qu'aucune des deux ne l'est de l'espèce 2 (c.-à-d. que les cladogrammes 3.44.2 et 3.44.3 sont faux). Dans tous les cas, une telle information peut ou non être disponible.

Les espèces, ou les taxons en général, qui peuvent être placés dans un taxon de rang supérieur, mais dont les relations sont par ailleurs obscures, sont répandues. Leur occurrence compte pour une partie des trichotomies (et des branchements multiples) trouvés dans le cladogramme que n'importe quel grand groupe. Si la pratique de la systématique opérait exclusivement sous l'interprétation 1, n'importe laquelle de ces espèces (ou taxon en général) ferait s'effondrer la structure cladistique interne du groupe dans lequel l'espèce (ou le taxon) était assignée. Un exemple extrême serait une espèce qui pourrait être reconnue comme appartenant au vivant mais dont les relations sont par ailleurs non spécifiables. Sous l'interprétation 1, toute la structure cladistique s'effondrerait en un branchement basal aussi nombreux qu'il y a d'espèces.

L'interprétation 1 n'est pas universellement adoptée en systématique (excepté peut-être dans de précédentes discussions théoriques) simplement parce qu'elle est parfois impraticable. L'interprétation 2 semble parfois être adoptée en systématique ; au moins elle fusionne de manière fonctionnelle avec, ou est implicite au sein de, la pratique taxonomique de routine. Si cela est le cas, alors le problème du branchement multiple peut être

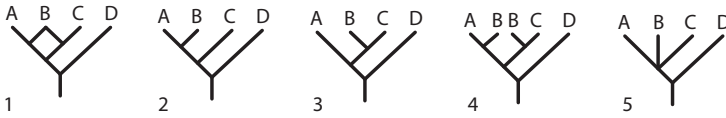


FIGURE 3.45. Résolution d'une hybridation terminale.

considéré sous un jour quelque peu différent. Dans un cas donné on peut se demander : sous quelle interprétation (1 ou 2) une trichotomie (ou un branchement multiple) peut-elle être comprise ? Si c'est sous l'interprétation 2, comme c'est parfois le cas avec les espèces récentes et peut-être plus communément avec les fossiles, alors la trichotomie (ou le branchement multiple) n'est pas une solution finale, mais plutôt un problème qui jusqu'à sa résolution, injecte une ambiguïté considérable dans le cladogramme. Les progrès dans la taxonomie d'un groupe donné peuvent ainsi impliquer un changement graduel de l'interprétation 2 à l'interprétation 1 (et finalement au cladogramme primaire) au fur et à mesure que les problèmes à 3 taxons supplémentaires sont résolus.

L'hybridation est parfois vue comme un problème pour la cladistique, mais l'hybridation peut aussi être considérée à la lumière des interprétations 1 et 2. Un cas simple d'hybridation implique quatre espèces (A, B, C, D), deux d'entre elles (A et C) s'hybrident et produisent une troisième espèce (B ; figure 3.45.1). L'étude des relations cladistiques des quatre espèces devrait révéler deux patrons conflictuels (figures 3.45.2-3), combinables en un diagramme de branchements avec de la réticulation (figure 3.45.1) ou en un diagramme de branchements au sein duquel l'espèce B (l'hybride) apparaît deux fois (figure 3.45.4). Le seul cladogramme possible (sans réticulation ou répétition des taxons) est un cladogramme avec une trichotomie terminale (figure 3.45.5).

Un autre exemple simple d'hybridation implique quatre espèces (A, B, C, D), deux d'entre elles (B et D) s'hybrident et produisent une troisième espèce (C ; figure 3.46.1). L'étude des relations cladistiques des quatre espèces devrait révéler deux patrons conflictuels (figures 3.46.2-3), combinables en un diagramme de branchement avec de la réticulation (figure 3.46.1) ou en un diagramme de branchement au sein duquel l'espèce C (l'hybride) apparaît deux fois (figure 3.46.4). Sous l'interprétation 2 le seul cladogramme possible (sans réticulation ou répétition de taxons) est un cladogramme avec une trichotomie basale (figure 3.46.5). Sous l'interprétation 1, la structure cladistique s'effondre (figure 3.9.1) en un cladogramme tertiaire. Dans ce contexte, l'interprétation 2 fonctionne de manière à produire « l'arbre consensus » (Adams, 1972) représentant seulement l'information contenue dans les deux patrons conflictuels (figures 3.46.2-3).

Les espèces hybrides, ou plus généralement les taxons hybrides, existent vraisemblablement. Leur occurrence peut rendre compte de certaines des trichotomies (et des branchements multiples) trouvées dans le cladogramme de n'importe quel grand groupe. Si la pratique de la systématique opérant

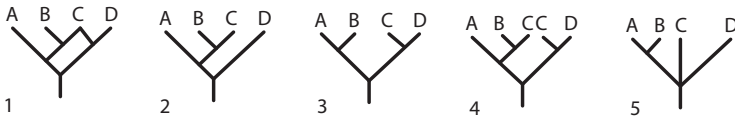


FIGURE 3.46. Résolution d'une hybridation basale.

exclusivement sous l'interprétation 1, toute espèce hybride de ce type (ou taxon hybride en général) ferait s'effondrer la structure cladistique interne des groupes impliqués dans l'hybridation. Un exemple extrême serait une espèce produite par hybridation des deux espèces primordiales. Sous l'interprétation 1, toute la structure cladistique s'effondrerait en un branchement basal aussi nombreux qu'il y a d'espèces.

Les spéciations multiples, les hybridations et les groupes incluant des ancêtres concrets ne semblent pas pouvoir être cladistiquement distinguables ni entre eux ni de l'ignorance des interrelations, en cela les spéciations multiples, les hybridations, les ancêtres concrets et l'ignorance sont tous représentés dans les cladogrammes de la même manière : par des trichotomies (ou des branchements multiples, qu'ils soient terminaux ou basaux). De plus, les trichotomies basales (ou les branchements multiples), sous l'interprétation 2, représentent aussi une ignorance partielle, de quelque degré que ce soit, des interrelations entre espèces. Le fait que les limites de la cladistique (Hull, 1979) soient par là-même définies est avantageux dans le sens où la discipline de la cladistique est rendue intelligible. Mais qu'en est-il des spéciations multiples, des hybridations, et des ancêtres concrets ? Ils semblent appartenir à la suite de problèmes qui émergent de la perspective des arbres plutôt que des cladogrammes. Si la cladistique est cette partie de la systématique qui porte sur les cladogrammes, alors il est peut-être temps de parler « d'arboristique » comme de cette partie qui porte sur les arbres et, spécifiquement, des modes de spéciation en général, tout autant que les histoires particulières de spéciation. On pourrait concevoir une « analyse arboristique » qui tente de déterminer quel arbre est la cause d'une instance particulière de trichotomie ou de branchement multiple, et opère en examinant les distributions de caractères particulières trouvées dans une instance donnée et leur compatibilité relative avec divers scénarios évolutifs. Le résultat d'une telle analyse, cependant, serait d'une importance discutable pour la classification si les classifications hiérarchiques transportent seulement l'information contenue dans les cladogrammes, et pas l'information additionnelle contenue dans les arbres.

4

RÉSULTATS DE LA SYSTÉMATIQUE : CLASSIFICATIONS

CLASSIFICATION : QUELQUES CONSIDÉRATIONS CONCRÈTES

Ce chapitre sur la classification est consacré à l'analyse de certains exemples concrets. Pour toute classification, il existe un cladogramme correspondant qui spécifie le contenu en information de la classification. Considérons, par exemple, la classification suivante :

- Tetrapoda
 - Amphibia (A)
 - Amniota
 - Reptilia (B)
 - Aves (C)
 - Mammalia (D)

Le cladogramme correspondant est le cladogramme secondaire 3.7.1, spécifié par la composante tertiaire ABCD, et la composante secondaire BCD. Chacune des composantes est une assertion de synapomorphie générale, ce qui signifie que des généralisations (assertions d'homologie-synapomorphie) sont possibles (et prédites) pour ABCD et BCD. La classification ne spécifie pas dans quel contexte les composantes doivent être interprétées (phylétique, phénétique, gradistique, etc. . .). La classification ne spécifie pas que les deux composantes doivent être interprétées dans le même contexte. Dans le meilleur des cas, la classification est une prédiction que de futures recherches révéleront le même patron (ABCD, BCD) et

pas un autre, comme ACDE, ACD. Si la prédiction est corroborée, la classification aura sans aucun doute été utile ; si la prédiction est falsifiée, la classification sera sans aucun doute modifiée pour refléter un patron plus utile.

En référence à cette classification, ou à n'importe quelle autre, le contenu en information peut être spécifié (en spécifiant les composantes générales du cladogramme correspondant) — sans considérer la moindre assertion particulière d'homologie (synapomorphie individuelle) ayant suggéré l'existence du patron (ABCD, BCD). En effet, le contenu en information de la classification repose uniquement sur le patron — pas sur les assertions particulières d'homologie. La composante BCD, par exemple, peut être formulée ainsi : Reptilia, Aves et Mammalia sont prédits synapomorphiques, relativement à tous les autres organismes. Ils peuvent être reconnus synapomorphiques de nombreuses façons, d'une unique façon, ou d'aucune façon : la classification ne nous le dit pas, car la classification est simplement une hypothèse de synapomorphie générale (exactement de la même manière que le cladogramme). Comment certaines synapomorphies peuvent être pensées, comme, par exemple, caractères anatomiques, comportementaux ou physiologiques, ou dans quel contexte la synapomorphie générale peut être interprétée — dans des contextes, par exemple, phylétiques, phénétiques ou gradistiques — est secondairement pertinent. De telles questions peuvent devenir pertinentes, mais seulement si elles suggèrent l'existence d'un autre patron. Des suggestions à cet effet, évidemment, arrivent fréquemment, créant le problème de l'incongruence. Mais la plupart de l'incongruence est plus apparente que réelle (voir plus haut), et est susceptible de se dissiper avec une analyse plus poussée. L'incongruence persistante est soit du bruit (erreur aléatoire), soit une réelle indication d'un patron différent. Mais de futures recherches montreront ce qu'il peut en être.

UN EXEMPLE PHYLÉTIQUE

La classification des mammifères de Simpson (1945) inclut les principaux groupes suivants († indique un groupe connu uniquement de fossiles) :

Classe Mammalia
 Sous-classe Prototheria
 †Sous-classe Allotheria
 Sous-classe Theria
 †Infra-classe Pantotheria
 Infra-classe Metatheria
 Infra-classe Eutheria

A partir de cette classification, un cladogramme (figure 4.1) peut être construit pour illustrer le contenu en information (deux composantes) de la classification. Les deux composantes correspondent aux deux taxons inclusifs (Mammalia et Theria). Ce cladogramme peut être comparé au concept sur lequel Simpson fonde sa classification, et à propos duquel il écrit :

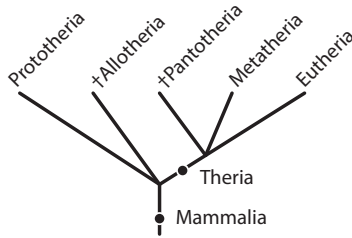


FIGURE 4.1. Un cladogramme issu de la classification de Simpson (1945) des principaux groupes de mammifères.

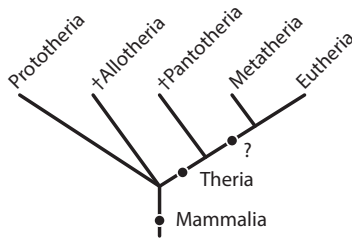


FIGURE 4.2. Un cladogramme (phylogramme) résumant le concept sur lequel Simpson fonda sa classification des principaux groupes de mammifères (cf. figure 4.1).

Les considérations sous-jacentes et des preuves concrètes ont été présentées ici seulement dans leurs grandes lignes, mais elles semblent soutenir la suivante [la classification ci-dessus] comme l'arrangement primaire des mammifères le plus pratique et le plus naturel. (1945: 165)

Simpson n'a pas fourni de diagramme de son concept, mais il peut être construit à partir de son commentaire (figure 4.2). Au sujet de Theria, il écrit :

Bien qu'ils soient pour sûr trop peu connus, il y a de bonne raisons de penser que certains mammifères du début et de l'ancien Jurassique, les †Pantotheria, sont une ramification, et seuls représentants, l'ascendance commune placentaires-marsupiaux avant qu'elle ne se sépare en Metatheria et Eutheria clairement définissables. [...] Si cela est vrai, ces mammifères étaient aussi des Theria mais pas des Metatheria ou Eutheria. Telles sont les conceptions formalisées en reconnaissant une sous-classe Theria à trois divisions secondaires, †Pantotheria, Metatheria et Eutheria. (1945: 165)

Au sujet de Mammalia il écrit :

Il existe une grande division des mammifères fossiles qui n'entrera ni dans les Prototheria ni dans les Eutheria, bien que ces animaux, les †multituberculés, aient été attribués aux deux sur des arguments aujourd'hui inacceptables. Tout montre aujourd'hui qu'ils sont distincts de tous les autres mammifères depuis les débuts des Mammalia, et si cela est

vrai ils peuvent difficilement être classés autrement que comme une autre sous-classe, une conclusion que j'ai soutenue et documentée ailleurs [...]. Le nom †Allotheria est disponible pour cette sous-classe. [...] Pour autant que les connaissances actuelles puissent le montrer, les trois sous-classes ont été séparées depuis les débuts de la classe Mammalia, et il n'y a pas de preuve claire d'une relation spéciale entre deux de ces sous-classes sans la troisième. (1945: 165)

La comparaison entre le concept de Simpson (figure 4.2) et l'information (deux composantes) réellement contenue dans sa classification (figure 4.1) montre que son concept inclut trois composantes (1, Mammalia ; 2, Theria ; et 3, Metatheria-Eutheria), et sa classification seulement deux (Mammalia et Theria). La composante Metatheria-Eutheria est omise dans sa classification.

Une récente révision de la classification mammalienne inclut les principaux groupes suivants (McKenna, 1975: 40) :

Classe Mammalia

Sous-classe Prototheria

Sous-classe Theria

†Super-légion Kuehneotheria (nouveau)

Super-légion Trechnotheria (nouveau)

†Légion Symmetrodonta (nouveau rang)

Légion Cladotheria (nouveau)

†Sous-légion Dryolestoidea (nouveau rang)

Sous-légion Zatheria (nouveau)

†Infra-classe Peramura (nouveau)

Infra-classe Tribosphenida (nouveau)

Super-cohorte Marsupialia (nouveau rang)

Super-cohorte Eutheria (nouveau rang)

Un cladogramme peut être construit à partir de cette classification (figure 4.3), et il se révèle identique au concept sur lequel la classification est fondée (figure 4.4). Il inclut six composantes, qui correspondent aux six groupes inclusifs (Mammalia, Theria, Trechnotheria, Cladotheria, Zatheria, Tribosphenida). La comparaison de cette classification avec celle de Simpson montre bien des différences : la disparition d'Allotheria (inclus par McKenna dans Prototheria) ; l'inclusion d'un nouveau taxon (inconnu pour Simpson), Kuehneotheria ; et la séparation du Pantotheria de Simpson en trois taxons, Symmetrodonta, Dryolestoidea, et Peramura (« Marsupialia » est seulement un autre nom pour le Metatheria de Simpson et ne représente aucun changement). Parce qu'il y a quatre composantes supplémentaires dans le cladogramme, quatre nouveaux taxons inclusifs sont nommés (Trechnotheria, Cladotheria, Zatheria, Tribosphenida) et de nouveaux rangs sont utilisés pour les accommoder (super-légion, légion, sous-légion, super-cohorte). Comme celle de Simpson, la classification est compréhensible en tant que classification cladistique dans un contexte phylétique. Contrairement à celle de Simpson, cependant, le contexte est explicitement formulé :

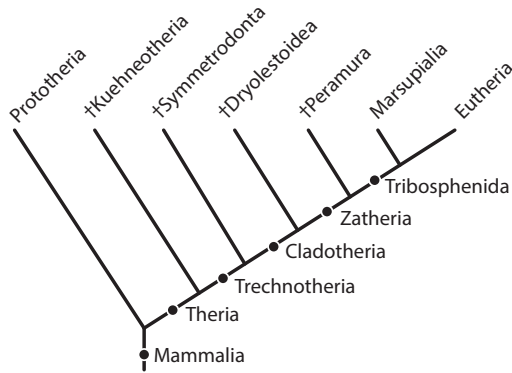


FIGURE 4.3. Un cladogramme issu de la classification de McKenna (1975) des principaux groupes de mammifères.

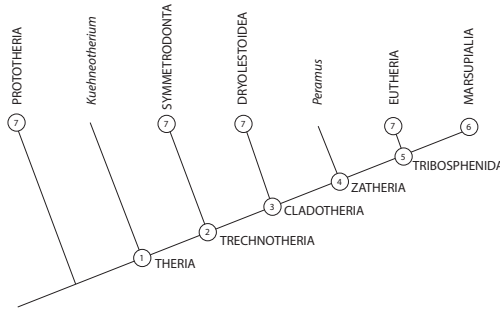


FIGURE 4.4. Un cladogramme (phylogramme) résumant le concept sur lequel McKenna fonda sa classification des principaux groupes de mammifères (cf. figure 4.3). D'après McKenna (1975), figure 1, p. 25.

Je propose ici une reclassification cladistique des groupes thériens Marsupialia, Eutheria, et l'infra-classe de Simpson Pantotheria, mettant en lumière leur parenté et la récence de leur ascendance commune. (McKenna, 1975: 26)

Et contrairement à celle de Simpson, la classification inclut toutes les composantes du concept sur lequel la classification est fondée. McKenna écrit :

Aux critiques qui demanderaient, « Où finira toute cette prolifération de noms et de rangs ? » je suggère que si les termes ne se trouvent pas utiles pour rendre compte des exacts sens généalogiques dictés par la phylogénie, alors ils peuvent être ignorés par ceux-là. Ils sont, cependant, fondés sur les principes cladistiques, et non sur « l'art » ou le caprice. [Citation McKenna 1975 : 27]. (1975: 27)

La citation de McKenna ne peut pas être argumentée selon les principes de classification développés dans ce livre (mais cela vaut alors aussi

pour Simpson). Ce qui est intéressant est que les deux composantes de la classification de Simpson (Mammalia et Theria) sont préservées dans la classification de McKenna. McKenna nomme également une composante reconnue mais non nommée par Simpson (Tribosphenida). Ainsi, il semblerait que les trois composantes de Simpson, considérées comme bases pour la prédiction, se sont avérées pour McKenna utiles pour la prédiction. Les composantes ajoutées par McKenna (Trechnotheria, Cladotheria, et Zatheria) peuvent aussi être considérées comme bases pour la prédiction. Seule la recherche future déterminera si elles s'avéreront utiles pour la prédiction.

La révision de la classification des mammifères de McKenna peut être considérée par rapport à la stabilité du problème étudié ci-dessus, car il pourrait sembler qu'une classification de ce type pose une nouvelle et sérieuse menace pour la stabilité, une menace qui pourrait rendre minuscule celle de l'arbitraire de la taxonomie traditionnelle.

Les différences principales entre les concepts et classifications de Simpson et McKenna concernent (1) l'inclusion d'un groupe nouveau, Kuehneotheria, et (2) une interprétation différente du Pantotheria de Simpson. Suivant les principes de McKenna, toute réinterprétation, ou toute découverte de nouveaux groupes, pourrait causer une plus ample révision de la classification, impliquant de nouveaux groupes inclusifs et de nouveaux rangs.

Des procédés ont été suggérés pour interpréter une telle réinterprétation et découverte sans passer par « cette prolifération de noms et de rangs ». La majorité implique de discriminer les fossiles des groupes récents (Brundin, 1966; Hennig, 1966; Crowson, 1970). Selon l'une de ces suggestions, les nouveaux taxons inclusifs ne sont pas requis pour accommoder les seuls groupes fossiles, qui peuvent être listés dans l'ordre de leur séquence de branchements — une suggestion en accord avec l'omission de Simpson dans sa classification d'une composante metathérien-euthérien distincte de la composante thérien. Selon cette suggestion, le cladogramme de McKenna résulterait en la classification suivante à deux composantes (les mêmes deux composantes que la classification de Simpson — Mammalia et Theria) :

- Classe Mammalia
 - Sous-classe Prototheria
 - Sous-classe Theria
 - ‡Infra-classe Kuehneotheria
 - ‡Infra-classe Symmetrodonta
 - ‡Infra-classe Dryolestoidea
 - ‡Infra-classe Peramura
 - ‡Infra-classe Eutheria
 - ‡Infra-classe Marsupialia

La comparaison de cette classification avec celle de Simpson montre (1) un nouveau groupe, Kuehneotheria, (2) à la place du Pantotheria de Simpson, les trois groupes dans lesquels Pantotheria était divisé, et (3) les mêmes composantes (Mammalia, Theria). Cette suggestion possède l'avantage que, pour la réinterprétation des relations des groupes fossiles, aucun

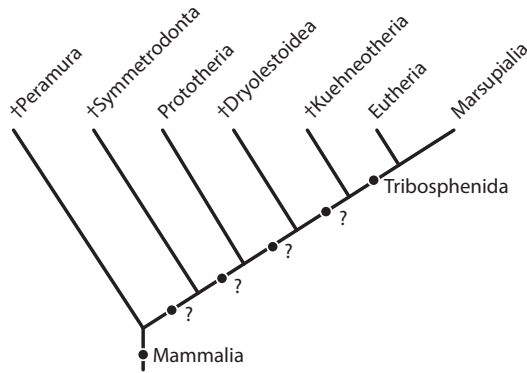


FIGURE 4.5. Un cladogramme résumant une hypothétique réinterprétation du concept d'interrelations des principaux groupes de mammifères de McKenna (cf. figure 4.3, 4.4).

changement ne résulterait en la structure fondamentale (les composantes) de la classification. Considérons une réinterprétation (hypothétique) suivant les lignes de la figure 4.5. Selon la suggestion précédente — que les groupes fossiles peuvent être listés dans l'ordre de leur séquence de branchements — les groupes fossiles sont, pour ainsi dire, libre de se déplacer dans la classification. Une classification fondée sur cette réinterprétation purement hypothétique (figure 4.5) changerait uniquement le rang et la position des groupes fossiles dont les relations auraient été réinterprétées :

- Classe Mammalia
 - †Sous-classe Peramura
 - †Sous-classe Symmetrodonta
 - Sous-classe Prototheria
 - Sous-classe Theria
 - †Infra-classe Dryolestoidea
 - †Infra-classe Kuehneotheria
 - Infra-classe Eutheria
 - Infra-classe Marsupialia

Comme noté précédemment pour les Kuehneotheria, cette suggestion possède l'avantage supplémentaire que les groupes fossiles nouvellement découverts pourraient être ajoutés à la classification en leurs rangs et positions appropriés, sans changement des composantes de la classification. Cette suggestion, concrètement, est que les composantes impliquant un groupe fossile ou plus et seulement un groupe récent soient omises de la classification. De telles composantes, omises, ne constituent pas une grande perte. Même si elles étaient incluses, elles ne pourraient avoir qu'une généralité très restreinte — restreinte à ces quelques caractères retrouvables dans les fossiles. Avec une généralité restreinte, elles ne pourraient jamais être très utiles, aussi bien comme résumés de l'information déjà acquise

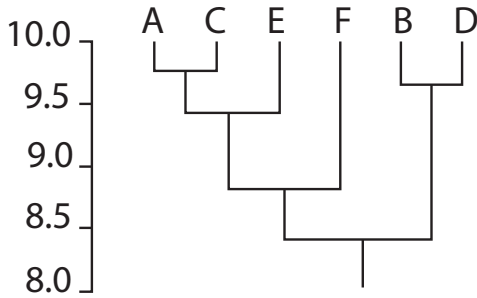


FIGURE 4.6. Un phénogramme pour six espèces (A, B, C, D, E, F). D'après Sokal and Sneath (1963), figure A-2, p. 311.

que comme prédictions sur l'information encore à découvrir, pour la raison que la quantité d'information, même dans sa forme la plus complète, serait bien maigre. Et leur utilité, quoi qu'il en soit, ne s'appliquerait qu'à la paléontologie. Si le signe (†) des groupes fossiles indique l'usage de cette convention, le cladogramme complet peut être reconstruit à partir de la classification sans perte de contenu en information.

Le but n'est pas ici de discuter ici les pour et contre de divers procédés pouvant améliorer la stabilité de la classification. Il suffit de mentionner l'existence de tels procédés (Patterson et Rosen, 1977; Wiley, 1979). Mais le fait de les mentionner ne résout pas le problème de la stabilité. Ce problème est inhérent à l'usage et aux améliorations, qui sont toujours à la merci d'événements à venir.

UN EXEMPLE PHÉNÉTIQUE

Il y a très peu de classifications phénétiques qui prennent la forme d'un arrangement hiérarchique de taxons complètement résolu, pour la raison que le phénogramme est habituellement considéré comme une classification en soi. Pour l'analyse de composante, il est difficile de commencer avec l'exemple d'un phénogramme pour un groupe d'espèces donné. Bien que de nombreuses études phénétiques aient été produites, elles ont souvent impliqué des groupes de nombreuses espèces. La discussion des nombreuses composantes même d'un seul de ces phénogrammes serait fastidieuse. Donc, l'exemple d'un groupe hypothétique, avec un petit nombre d'espèces, sera examiné. Ce groupe comprend six espèces, A, B, C, D, E, F, et les résultats de l'étude sont décrits par un phénogramme (figure 4.6). Les composantes du phénogramme sont

ABCDEF
 BD
 ACEF
 ACE
 AC

On pourrait se demander ce que ces composantes représentent dans ce

contexte phénétique. Les composantes représentent-elles des généralisations (assertions de synapomorphie générale) ? Si c'est le cas, la synapomorphie générale serait une synapomorphie phénétique générale : par exemple, selon la « similitude globale » les espèces A et C sont plus similaires entre elles qu'avec n'importe quelle autre espèce. De la même manière, les espèces A, C et E sont plus similaires entre elles qu'avec n'importe quelle autre espèce ; les espèces A, C, E et F sont plus similaires entre elles qu'avec n'importe quelle autre espèce ; les espèces B et D sont plus similaires entre elles qu'avec n'importe quelle autre espèce, et enfin les espèces A, B, C, E et F sont plus similaires entre elles qu'avec n'importe quelle autre espèce.

Au sein du contexte phénétique, le sens de « similarité » est total, c'est à dire ou similitude « globale » — un concept de similarité qui est estimé par l'échantillonnage de nombreux caractères de chaque espèce et combinant leurs occurrences positives et négatives de sorte qu'une valeur numérique de « similitude globale » puisse être calculée pour des comparaisons entre espèces. Une des caractéristiques de l'approche phénétique est que les assertions de similarité (composantes) peuvent être associées à des niveaux numériques de similarité. Par exemple, les espèces A et C sont similaires à un niveau de 9.8. Le niveau de similarité peut, donc, être considéré comme une généralisation pour chaque composante :

ABCDEF : 8.4
 BD : 9.6
 ACEF : 8.8
 ACE : 9.4
 AC : 9.8

Ces composantes permettent deux types de prédictions : que des échantillons d'information indépendants révéleront (1) les mêmes composantes aux (2) mêmes niveaux. Jusqu'à présent, aucun des deux types de prédiction ne s'est avéré utile, car dans les exemples réels les composantes et les niveaux dépendent des caractères échantillonnés et des méthodes numériques particulières utilisées pour comparer et grouper les espèces (Farris, 1977, 1979, 1980; Mickevich, 1978). Différentes méthodes donnent différents phénogrammes avec différentes composantes, ou les mêmes composantes à différents niveaux (figures 4.7, 4.8).

Dans les présentations de la théorie phénétique, « la prédiction » est importante :

L'affirmation de Gilmour — que plus un système de classification est naturel plus on peut faire de propositions au sujet de ses classes constituantes — admet une mesure objective et un test, en opposition au système naturel de Simpson. De plus, le système de Gilmour a de puissantes propriétés prédictives ; il doit donc être recommandé. (Sneath et Sokal 1973: 27, également Sokal et Sneath 1963: 19).

La nature de cette « prédiction » a été plus amplement clarifiée dans des présentations de la théorie phénétique, mais il semble qu'il n'y ait pas de lien avec les deux types de prédiction phénétique considérés précédemment :

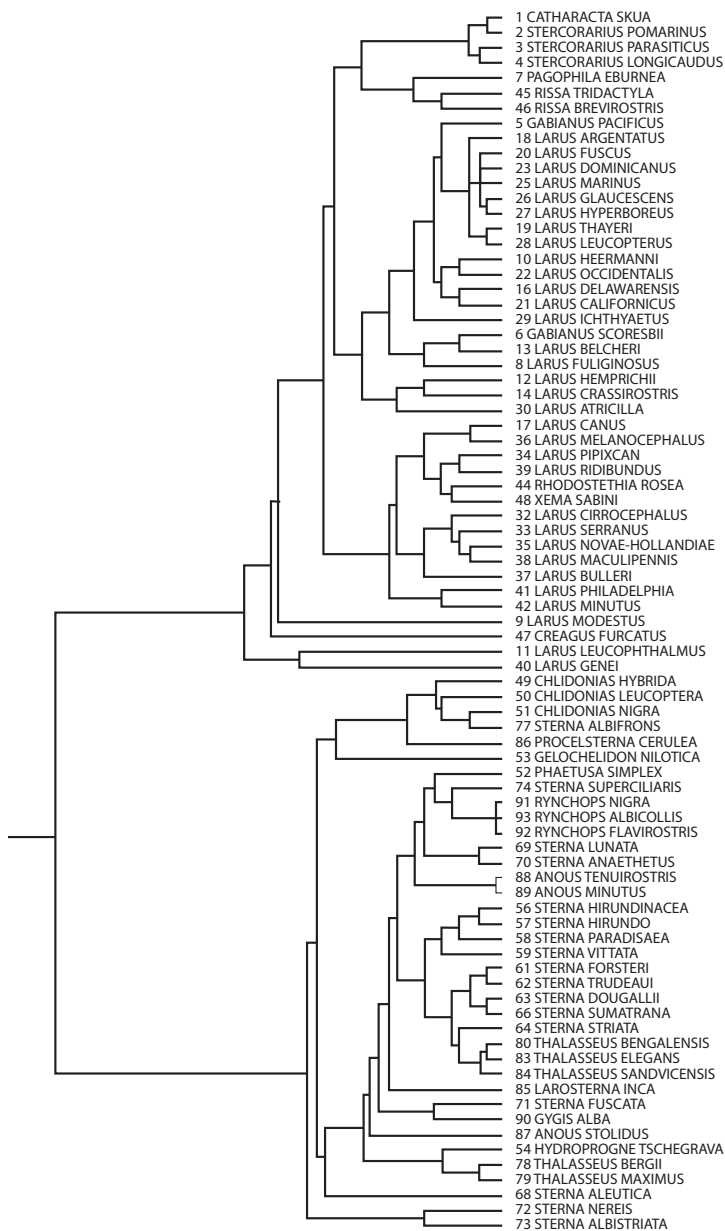


FIGURE 4.7. Un phénogramme pour 81 espèces d'oiseaux, sur la base de la variation de 51 caractères du squelette. Le phénogramme a été construit en utilisant la corrélation des « moyennes arithmétiques (UPGMA). » D'après G. D. Schnell (1970), A phenetic study of the Suborder Lari (Aves). Syst. Zool. 19 :264-302; figure 12, p. 266.

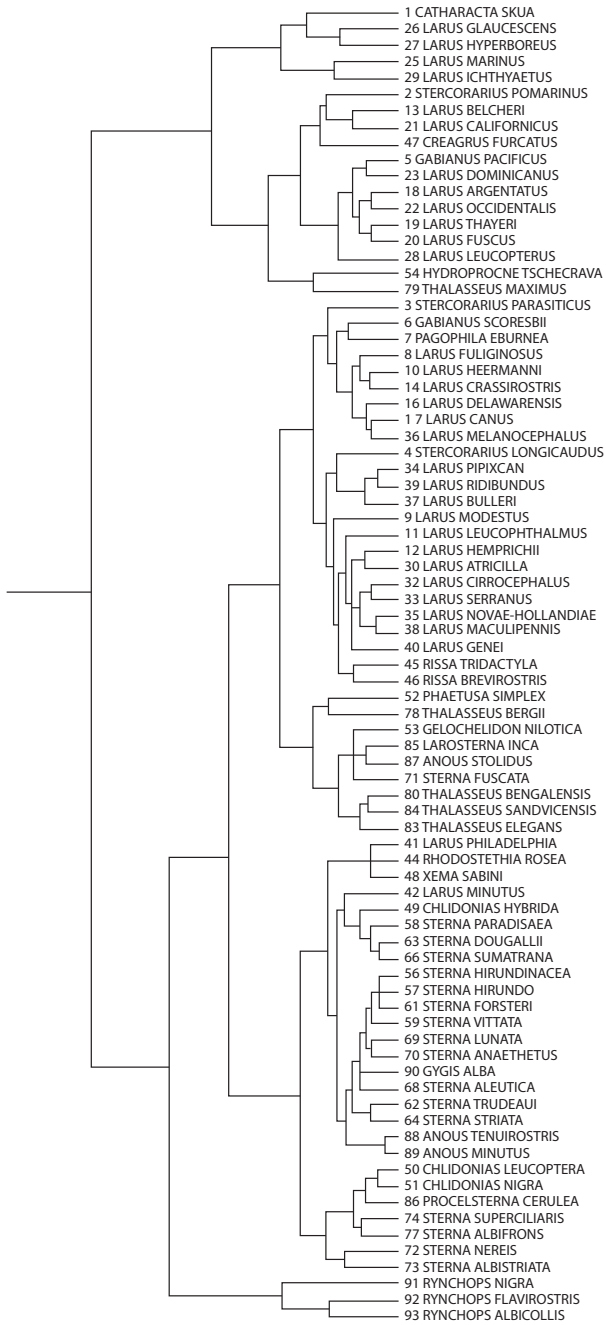


FIGURE 4.8. Un autre phénogramme pour 81 espèces d'oiseaux, sur la base de la variation de 51 caractères du squelette. Le phénogramme a été construit en utilisant la distance par rapport à la « méthode d'UPGMA. » D'après Schnell (1970; voir la légende de la figure 4.7), figure 13, p. 267.

Nous ne pouvons ni lister ni nous rappeler toutes les caractéristiques de divers organismes et de taxons supérieurs, et nous avons par conséquent besoin d'un système qui les regroupe en un nombre acceptable de groupes dont les caractères sont globalement constants. A cause d'une constance élevée et des inter-corrélations mutuelles entre les caractères, un tel regroupement porterait une forte valeur prédictive. De sorte que si nous voyons une nouvelle espèce d'aphide nous pouvons immédiatement prédire un nombre de caractéristiques que cette espèce est censée posséder. Un aphide se nourrira de manière quasi certaine de plantes, possédera une nervation particulière, sera parthénogénétique au cours d'une partie de son cycle de vie, produira des mâles par non-disjonction des chromosomes sexuels, produira du miellat, sécrètera de la cire par ses cornicules ou autres glandes, et ainsi de suite. Puisqu'un aphide est un homoptère, nous pouvons prédire avec une certaine précision la construction générale de ses pièces buccales, la texture de ses ailes, et d'autres caractéristiques d'homoptères. Ce type d'argument peut, bien-sûr, être étendu aux niveaux de classification des hexapodes et arthropodes et même plus haut. Il est évidemment bien plus facile pour nous de nous souvenir de cela pour le groupe Aphididae que pour chaque individu ou espèce d'aphides. De plus, il est impossible de se rappeler ou d'évaluer les innombrables relations entre différentes OTU [espèces] à classer, mais il est plus facile de le faire lorsqu'elles sont regroupées en moins de taxons inclusifs.

Il est clair que de telles considérations mènent à un second but taxonomique, très proche, à savoir la puissance prédictive. Plus une taxonomie est naturelle, plus elle sera prédictive au sujet des caractères connus d'une partie du groupe n'ayant pas encore été étudié dans une autre partie. (Sneath et Sokal, 1973: 188-189)

L'élément clé de la citation ci-dessus est : « si nous voyons une nouvelle espèce d'aphide nous pouvons immédiatement prédire un nombre de caractéristiques que cette espèce est censée posséder ». Cette déclaration ne contient aucune référence ni à la similitude globale, ni aux niveaux de similitude globale. La citation ne fait donc pas référence à la prédiction dans le contexte phénétique. Elle dit simplement qu'il existe certaines généralisations (synapomorphies) déjà connues pour un groupe appelé Aphididae, généralisations qui pourrait s'appliquer à un membre (une espèce) encore inconnu du groupe. Pour être reconnu comme membre des Aphididae, la « nouvelle espèce d'aphide » devrait, bien entendu, posséder au moins certains des caractères considérés synapomorphiques des Aphididae (l'élément de prédiction s'applique seulement à ces synapomorphies d'aphide qui ne sont pas déjà détectées chez la nouvelle espèce). En tout cas, les généralisations relatives aux Aphididae sont simplement des synapomorphies au sens utilisé tout au long de ce livre. Prises comme base pour la prédiction, les généralisations mèneraient à l'hypothèse de la congruence : un certain groupe d'espèces, observé synapomorphique selon un aspect, avec une étude plus approfondie sera observé synapomorphique selon d'autres aspects non encore découverts.

Il semble donc que dans les présentations de la théorie phénétique,

l'hypothèse de congruence ait été confondue avec la prédiction phénétique. Et bien que la prédiction phénétique de deux types soit possible, les prédictions phénétiques sont rarement sinon jamais réalisées en pratique. Les prédictions de similitude globale et de niveaux de similitude globale semblent être des artéfacts de méthodes numériques particulières utilisées sur des jeux particuliers de données.

Ces commentaires constituent quelque chose d'une critique de la taxonomie phénétique, mais leur but principal est de relier l'analyse de composantes aux phénogrammes. L'exemple montre qu'un phénogramme possède des composantes cladistiques. Et l'importance des composantes, considérées comme base soit pour la généralisation soit pour la prédiction, est la même importance que celle considérée plus tôt en lien avec l'hypothèse de congruence — une revendication que le lecteur pourrait aimer à explorer indépendamment, en lisant la littérature de la taxonomie phénétique (une excellente bibliographie est contenue dans Sneath et Sokal 1973).

UN EXEMPLE GRADISTIQUE

Comme dit précédemment, le concept de grade n'est pas très bien défini et, pour toutes les raisons pratiques, pourrait bien être indéfinissable. Cette difficulté mise à part, certaines tentatives en taxonomie gradistique peuvent être considérées. Le concept de grade d'Huxley (1958: 36) est un bon point de départ : « Je considère que le *grade* est le meilleur terme général pour désigner des unités ou assemblages anagénétiques facilement délimitables ou définissables ». Huxley a fourni plusieurs diagrammes de grades, dont l'un d'entre eux peut être utilisé ici pour illustrer l'analyse de composantes de gradogrammes. La figure d'Huxley (figure 4.9) peut être simplifiée en un arbre gradistique (figure 4.10), et les composantes générales de l'arbre peuvent être résumées en un gradogramme (figure 4.11) :

ILPiAnPs
LPiAnPs
PiAnPs
AnPs

Ces composantes ne reflètent cependant pas le concept d'Huxley concernant ces grades particuliers. Par rapport au grade Psychozoa (incluant seulement *Homo*), il écrit : « Cladogénétiquement, l'homme constitue un grade équivalent en importance évolutive à tous les autres organismes pris ensembles » [Citation 1957 : 455]. L'arbre gradistique exprimant ce concept est celui de la figure 4.12 ; et le gradogramme correspondant est celui de la figure 4.13.

Il n'est pas nécessaire ici d'insister sur l'incohérence entre les diagrammes d'Huxley et ses concepts. Mais la nature de la prédiction gradistique peut être brièvement résumée en se référant à la figure 4.13. Les propriétés uniques de l'espèce humaine (les Psychozoa d'Huxley), comme l'intelligence, la culture, le langage, etc., forment un socle pour l'hypothèse de congruence relative aux psychozoa (p. ex. les différentes sortes d'humains) : les psychozoa sont synapomorphiques en général, relativement à toutes les

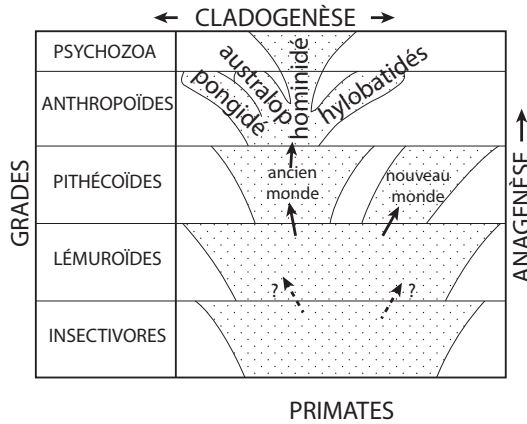


FIGURE 4.9. Un diagramme illustrant des grades, publié par Huxley en 1958. On peut lire sur sa légende : « Grades et clades dans l'évolution des primates. Les lémuroïdes sont possiblement et les Pithécoïdes certainement des grades mais pas des clades monophylétiques. Cladogénétiqement, L'Homme constitue la famille Hominidae, mais anagénétiqement, le principal grade Psychozoa. » D'après Huxley (1958), figure 12, p. 37.

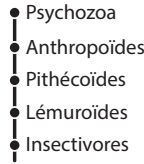


FIGURE 4.10. Un arbre gradistique issu du diagramme d'Huxley (figure 4.9).

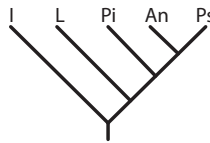


FIGURE 4.11. Un gradogramme issu de l'arbre gradistique de la figure 4.10.

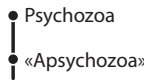


FIGURE 4.12. Un arbre gradistique illustrant le concept de grade Psychozoa d'Huxley (comprenant *Homo*) et le grade comprenant tous les autres organismes (ici appelé « Apsychota »).

autres formes vivantes ; par conséquent, ils se révéleront synapomorphiques en d'autres manières pas encore découvertes. Toutes les autres formes

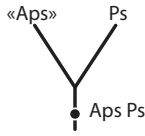


FIGURE 4.13. Un gradogramme issu de l'arbre gradistique de la figure 4.12.

vivantes (qu'il appelle « Apsychota »), constituent pourtant un groupe manquant d'une base pour généraliser, sauf une généralisation négative à savoir que les « Apsychota » ne possèdent pas les propriétés uniques des Psychozoa. En effet, pour les « Apsychota » on ne connaît aucune généralisation qui s'appliquerait également aux Psychozoa. Donc pour les « Apsychota », la seule « prédiction » possible est qu'une future recherche démontrera que des traits, uniques aux Psychozoa, nouvellement découverts, seront absents chez les « Apsychota » — une prédiction qui en réalité est une tautologie. Il n'est pas surprenant que les commentaires d'Huxley au sujet des « Apsychota » ne se sont pas avérés très productifs ; en effet, ils ont été ignorés, probablement parce que les « Apsychota » sont un groupe pour lequel une prédiction utile n'est pas possible. Le concept de grade d'Huxley, cependant, a été utilisé, avec succès à maints égards, malgré la nature tautologique de la « prédiction » gradistique, ce qui semble être un problème définitif et un sérieux défaut de l'approche gradistique.

Par exemple, Simpson, dans un diagramme de branchements, a élaboré un schéma gradistique plus détaillé de l'espèce humaine et ses proches parents (figure 4.14), dans lequel les grades sont considérés comme des « zones adaptatives-structurales-fonctionnelles ». Il écrit (1963) : le diagramme est une « combinaison d'un dendrogramme et d'une grille adaptative [...] L'interprétation d'une probable proximité des connexions génétiques est indiquée par la profondeur du branchement, bien qu'il soit bon de rappeler qu'un tel diagramme n'est pas un arbre phylogénétique et n'a pas de dimension temporelle ». Il affirme (1963) que le diagramme est une

combinaison d'un dendrogramme et d'une grille adaptative... L'interprétation de la probable proximité de connexion génétique est indiquée par la profondeur des ramifications, bien qu'il convienne de souligner qu'un tel diagramme n'est pas un arbre phylogénétique et n'a pas de dimension temporelle. (p. 25)

Quoi qu'il ait voulu dire Simpson par « connexion génétique », les éléments gradistiques peuvent être représentés sous la forme d'un gradogramme (figure 4.15) avec les composantes suivantes :

- HoHyPoPa
- HyPoPa : Zone Pongidés
- PoPa : Sous-zone *Pongo-Pan*

Les composantes correspondent aux zones, sous-zones et sous-sous-zones de Simpson (toutes sont des grades), et le gradogramme est cohérent avec ses

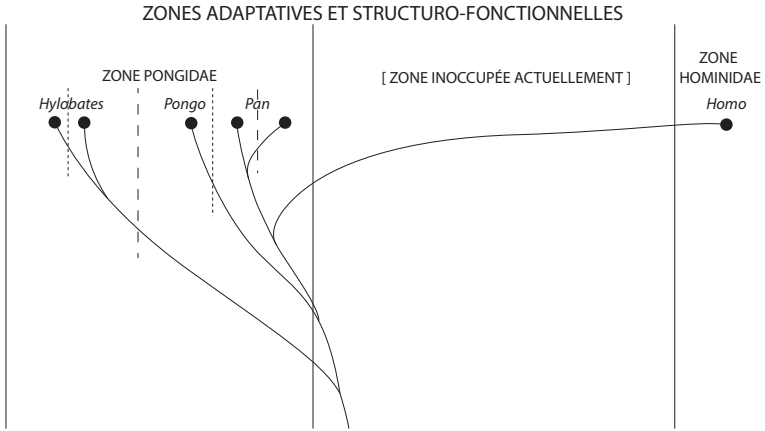


FIGURE 4.14. Un diagramme illustrant des grades, publié par Simpson en 1963. On peut lire sur sa légende : « Dendrogramme des affinités probables des récents hominoïdes en lien avec leur radiation en zones adaptatives-structurales-fonctionnelles. Les deux principales zones adaptatives sont représentées par des lignes continues. La radiation des Pongides en sous- et sous-sous-zones est évoquée sur le schéma par des lignes en tirets et en pointillés. Un dendrogramme de ce type n'a pas de dimension temps et n'indique pas des lignées, mais il est probable que les divergences des lignes montrant les affinités soient topologiquement similaires au patron de lignage phylogénétique. » D'après Simpson (1963), figure 5, p. 26. Réédité dans S. L. Washburn, ed., Classification and Human Evolution. Viking Fund Publications in Anthropology, no. 37.

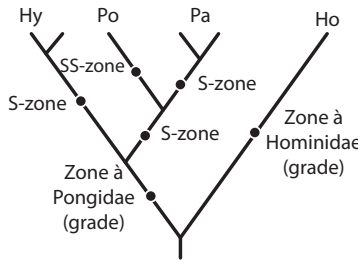


FIGURE 4.15. Un gradogramme issu du diagramme de Simpson (figure 4.14).

concepts, par opposition aux diagrammes et concepts d'Huxley, comme en témoigne une liste complète (comprenant les composantes implicites) :

- HoHyPoPa
- Ho : Zone Hominidés
- HyPoPa : Zone Pongidés
- Hy : Sous-zone *Hylobates*
- PoPa : Sous-zone *Pongo-Pan*
- Po : Sous-sous-zone *Pongo*
- Pa : Sous-sous-zone *Pan*

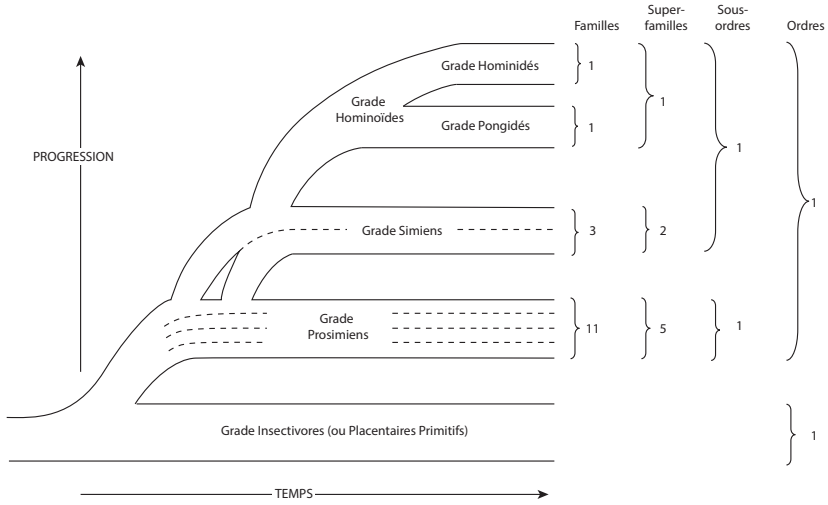


FIGURE 4.16. Un gradogramme illustrant des grades et leur lien par rapport aux taxons. D'après Simpson (1961), figure 29, p.215.

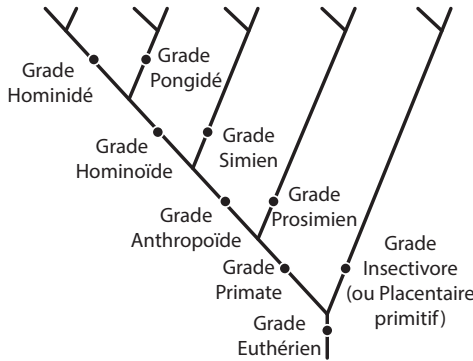


FIGURE 4.17. Un gradogramme issu de la figure 4.16. Les grades Anthropoïde et Primate sont représentés dans le diagramme de Simpson (figure 4.16) par les accolades inclusives sous-ordre et ordre. Le grade Euthériens n'est pas représenté dans le diagramme de Simpson.

Simpson a développé plus amplement son interprétation gradistique dans une autre figure (figure 4.16), qui comporte un axe temporel. Les éléments gradistiques peuvent, néanmoins, être isolés dans un gradogramme (figure 4.17), pour lequel une liste des composantes semble superflue.

On est en droit de se poser la question, quel est le lien entre ces interprétations gradistiques et la classification? La classification de Simpson (1945) se présente comme suit :

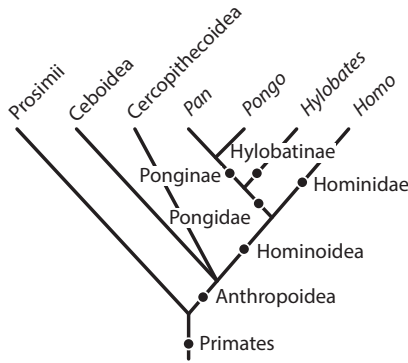


FIGURE 4.18. Un cladogramme issu de la classification des Primates de Simpson.

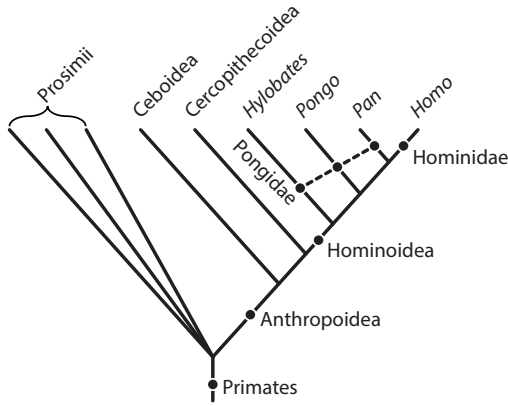


FIGURE 4.19. Un cladogramme (phylogramme) issu de la phylogénie des Primates de Simpson (figures 4.14, 4.16).

- Ordre Primates
 - Sous-ordre Prosimii
 - Sous-ordre Anthropoidea
 - Superfamille Ceboidea
 - Super-famille Cercopithecoidea
 - Super-famille Hominoidea
 - Famille Pongidae
 - Sous-famille Hylobatinae
 - Sous-famille Ponginae
 - Famille Hominidae

Le cladogramme issu de cette classification est celui de la figure 4.18. Une comparaison entre ce cladogramme et les gradogrammes (figures 4.15, 4.17) montre de nombreuses composantes communes (le grade Simien, Ceboidea+Cercopithecoidea, est le seul grade non représenté par un taxon,

et tous les taxons représentent des grades). La conclusion est que les groupes des Simpson sont tous des grades, relativement à ses concepts. Mais Simpson avait des concepts phylétiques également (figures 4.14 et 4.16), et les concepts phylétiques peuvent être résumés en un phylogramme (figure 4.19). La comparaison du phylogramme (figure 4.19), des gradogrammes (figures 4.15, 4.17), et du cladogramme issu de sa classification (figure 4.18) révèle que :

Grades	Taxons	Taxons	Taxons	
Non représentés par des Taxons	Mono- gradistiques	Mono- phylétiques	Poly- phylétiques	
	Primates	Primates		
	Prosimii		Prosimii	
	Anthropoidea	Anthropoidea		
Simiens	{ Ceboidea	Ceboidea		
		Cercopithecoidea	Cercopithecoidea	
		Hominoidea	Hominoidea	
		Pongidae		Pongidae
		Ponginae		Ponginae
		Hylobatinae	Hylobatinae	
	Hominidae	Hominidae		

Cent pour cent de ces taxons sont des grades selon les concepts de Simpson (figures 4.14-4.17), quelle que soit la clarté de leur formulation ; 70 pour cent sont également monophylétiques selon le concept de leur phylogénie selon Simpson. Le lecteur peut rechercher de son côté les raisons, s'il en est, de ce mélange de taxons. Nous nous contentons ici de montrer que les concepts gradistiques peuvent être analysés par leurs composantes. Une fois isolées, le lien entre composantes et classification d'une part, et composantes phylétiques d'autre part, peut être étudié. Ces considérations sont d'importance pour le problème de la prédiction.

Les développements de la recherche sur les primates, au cours des vingt à trente ans écoulés ayant suivi les publications de Simpson, sont en l'occurrence intéressants. La synthèse de Goodman (1975) peut servir d'exemple, de manière à explorer les aspects prédictifs des différents taxons reconnus par Simpson. La figure de Goodman des interrelations des primates (figure 4.20), fondée sur l'étude des protéines et autres molécules, peut être simplifiée sous la forme d'un cladogramme (figure 4.21) comparable en termes de niveau de détail aux figures de Simpson.

La comparaison entre les concepts de Simpson et le diagramme de Goodman montre la chose suivante : les Prosimii de Simpson sont divisés en Strepsirhini et Tarsioidea ; Goodman reconnaît deux nouveaux taxons inclusifs, Haplorhini et Catarrhini ; et il y a deux groupes ayant une composition plus inclusive, les Hominidae et Homininae. La classification

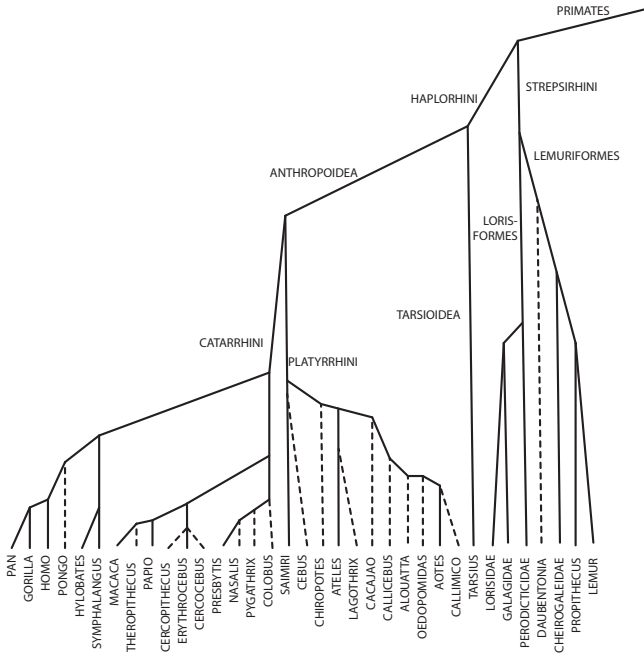


FIGURE 4.20. Un cladogramme des Primates, sur la base de données moléculaires. D'après Goodman (1975), partie de la figure 1, p. 226.

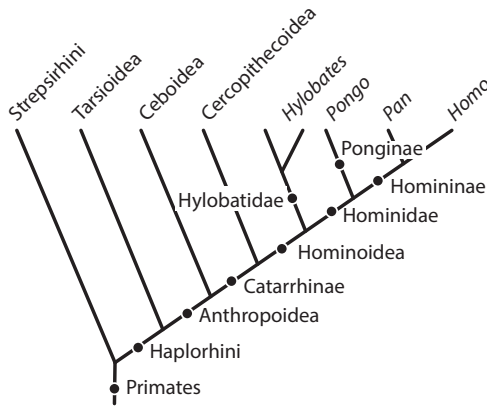


FIGURE 4.21. Un cladogramme simplifié issu du cladogramme de Goodman (figure 4.20), identique à celui issu de la classification de Goodman (voir texte).

de Goodman est la suivante :

- Ordre des Primates
 - Semi-ordre Strepsirhini

- Semi-ordre Haplorhini
 - Sous-ordre Tarsioidea
 - Sous-ordre Anthropoidea
 - Infra-ordre Platyrrhini (Ceboidea)
 - Infra-ordre Catarrhini
 - Superfamille Cercopithecoidea
 - Superfamille Hominoidea
 - Famille Hylobatidae
 - Famille Hominidae
 - Sous-famille Ponginae (*Pongo*)
 - Sous-famille Homininae (*Pan* et *Homo*)

La comparaison entre la classification de Goodman et celle de Simpson montre que celle de Goodman contient deux rangs (semi-ordre et infra-ordre) absents chez Simpson, et certains noms non utilisés par Simpson. Le but n'est pas ici de décider laquelle de ces classifications est la meilleure. Mais nous pouvons nous demander lesquels des taxons de Simpson ont été retenus, c.-à-d. quels taxons se sont montrés prédictifs par rapport à la nouvelle information des molécules, information indisponible pour Simpson lorsqu'il construisit sa classification ? Ce qui importe sur cette question n'est pas le changement de rang, ou de nom, mais le changement dans la composition (changement dans les composantes).

| Taxons de Simpson | Taxons de Goodman |
|--|---------------------------------------|
| Primates, inchangé | Primates |
| Prosimii, divisé en | Strepsirhini |
| Anthropoidea, inchangé | Tarsioidea |
| Ceboidea, inchangé | Anthropoidea |
| Cercopithecoidea, inchangé | Platyrrhini (Ceboidea) |
| Hominoidea, inchangé | Hominoidea |
| *Pongidae, divisé en | { Hylobatidae |
| | { Ponginae |
| | { Homininae (en partie : <i>Pan</i>) |
| *Ponginae, divisé en | { Ponginae |
| | { Homininae (en partie : <i>Pan</i>) |
| Hylobatinae, inchangé | Hylobatidae |
| Hominidae, inchangé | <i>Homo</i> |
| *Taxon à la composition modifiée (composantes) | |

Les taxons qui se sont révélés prédictifs faisaient tous partie de ceux visualisés par Simpson comme monophylétiques. Les seuls taxons qui se sont révélés non prédictifs étaient ceux visualisés par Simpson comme polyphylétiques (non monophylétiques). Simpson, bien sûr, voyait tous ses taxons comme des grades, mais un grade (Simien) visualisé par Simpson, bien que non reconnu comme un taxon, s'est révélé non prédictif.

Il n'est pas surprenant que les seuls taxons non prédictifs soient polyphylétiques, c.-à-d. des groupes que Simpson ne pourrait pas généralement visualiser comme réels (c'est-à-dire des groupes qu'il pensait être des grades mais pas également monophylétiques). Ce n'est pas surprenant parce que la « prédiction » gradistique semble être tautologique, plutôt qu'utile — un point qui n'est pas prouvé cependant par cette discussion. En effet, on pourrait argumenter que, pour une raison ou pour une autre, le cladogramme et la classification de Goodman ne constituent pas un test utile de la prédiction gradistique. En fait, Simpson a déjà fourni un argument de ce type. Faisant référence à un article précédent de Goodman et Moore (1971), il écrit :

Ces auteurs rapportent que [...] leurs résultats confirment l'arrangement (classificatoire) taxonomique « établi » mais montrent que les « Pongidae classiques » (c.-à-d. les singes actuels) sont polyphylétiques et requièrent de faire référence à *Pongo*, sous-famille Ponginae, au sein des Hominidae et à "*Pan*" [...] non seulement à Hominidae mais également à Homininae.

Voilà des interprétations subjectives des données résumées dans leur Fig. 6, un « cladogramme » ou, comme on devrait le désigner pour ne pas préjuger de l'interprétation, un dendrogramme fondé sur des distances antigéniques minutieusement mesurées.

Les données de Goodman et Moore et le dendrogramme qui en résulte ne montrent pas en réalité que les Pongidae classiques (ou Pongidae plus Hylobatidae) sont polyphylétiques. Ils sont indiqués comme strictement monophylétiques à partir de la souche nommée « Hominoïdes » sur le dendrogramme. Ce dendrogramme ne contredit ni n'ajoute rien au consensus classique et toujours actuel au sujet des relations au sein des Catarrhini. Il est intéressant que, en ce qui concerne les relations des catarrhini actuels, le dendrogramme de Goodman et Moore, bien que conçu en une forme différente et inhabituelle, est topologiquement absolument identique à celui déjà présenté par Haeckel (1866 [...]) il y a plus d'un siècle. (1971: 369)

Selon le concept d'interrelations entre primates de Goodman (figure 4.20), Simpson écrit :

L'arrangement « classique », avec les Hominoidea divisés en Pongidae (tous les singes vivants) [...] et Hominidae (*Homo* seulement parmi les animaux vivants), est cohérent avec ces relations et a été établi avec elles en tête. (*Ibid.*)

La partie pertinente de « l'arbre » phylétique d'Haeckel est reproduit ici (figure 4.22) et résumée en un cladogramme simplifié (figure 4.23). La partie pertinente de la classification d'Haeckel est comme suit (voir figure 4.24 pour un cladogramme issu de cette classification) :

Ordre Simiae
 Sous-ordre Arctopithecii
 Sous-ordre Platyrrhinae
 Sous-ordre Catarrhinae
 Section Menocerca



FIGURE 4.22. Partie d'un arbre phylétique, publié par Haeckel en 1866, montrant les interrelations de certains primates tels qu'il les concevait. D'après E. Haeckel (1866), Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen (Berlin : Reimer), partie de la planche 8.

Section Lipocerca

- Famille Tylogluta (Hylobates)
- Famille Lipotyia (Pongo, Pan)
- Famille Erecta (Homo)*

Les taxons d'Haeckel peuvent être comparés à ceux de Goodman :

| Taxons
monophylétiques
de Haeckel | Taxons
polyphylétiques
de Haeckel | Equivalent dans
la classification
de Goodman |
|--|---|---|
| Simiae, inchangé..... | | Anthropoidea |
| Arctopithecini } regroupés | | Platyrrhini |
| Platyrrhinae } en..... | | |
| Catarrhinae, inchangé..... | | Catarrhini |
| Menocerca, inchangé..... | | Cercopithecoidea |
| Lipocerca, inchangé..... | | Hominoidea |
| Tylogluta, inchangé..... | | Hylobatidae |
| | *Lipotyia,
divisé en..... | { Ponginae (<i>Pongo</i>)
Homininae
(en partie : <i>Pan</i>) |
| Erecta, inchangé..... | | <i>Homo</i> |
| *Taxon à la composition modifiée (composantes) | | |

La comparaison entre ces classifications, concepts, et diagrammes mène à

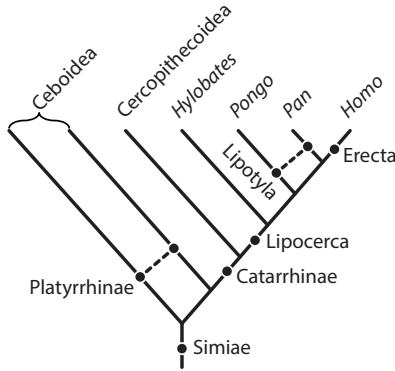


FIGURE 4.23. Un cladogramme issu de l'arbre d'Haeckel (figure 4.22). Au sommet se trouvent les noms modernes des groupes reconnus par Haeckel. Les noms des taxons inclusifs sont ceux de la classification d'Haeckel (voir texte).

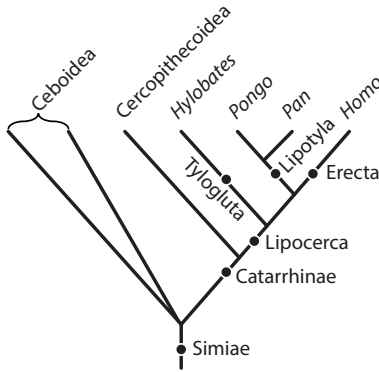


FIGURE 4.24. Un cladogramme issu de la classification des Primates d'Haeckel (1866, voir la légende de la figure 4.22).

la conclusion que Simpson est correct lorsqu'il soutient qu'une composante *Pongo-Pan* était reconnue par Haeckel dans sa classification, que la composante fut maintenue par Simpson (qui ajouta aussi la composante *Hylobates-Pongo-Pan*), et que la composante fut abandonnée par Goodman (qui abandonna aussi la composante *Hylobates-Pongo-Pan* de Simpson).

Haeckel ne développa pas ses raisons pour son groupement *Pongo* et *Pan*. En effet, on ne connaissait pas grand-chose des organismes à l'époque d'Haeckel. Simpson, bien-entendu, a développé ses raisons dans une certaine mesure, en lien avec ses concepts de grades (ses zones, sous-zones et sous-sous-zones). Ces raisons et concepts sont remis en question par les résultats de Goodman. Nous ne disons pas ici que la controverse *Pongo-Pan* impliquant Simpson et Goodman est d'un grand intérêt en soi, mais seulement que la controverse permet une certaine exploration générale de

la taxonomie gradistique.

Les résultats de Goodman, effectivement, soulèvent la question de l'utilité de la composante *Pongo-Pan* : pourquoi n'a-t-elle pas été résolue par l'étude de Goodman ? Et pourquoi son étude a-t-elle résolu la composante *Pan-Homo* à la place ?

Si la prédiction gradistique était possible, cela impliquerait une certaine généralisation pouvant mener à l'hypothèse de congruence. Par exemple, quelqu'un pourrait dire que *Pongo* et *Pan* sont gradistiquement synapomorphiques, par rapport à tout autre organisme ; et que des échantillons indépendants d'information résoudraient une composante *Pongo-Pan* plutôt qu'une autre composante impliquant ces taxons. Une telle prédiction présuppose que cette composante gradistique ait déjà été résolue au moins une fois, ou qu'elle est potentiellement résoluble — une supposition qui ne peut avoir aucun fondement en réalité à cause de la nature apparemment tautologique de la généralisation et de la « prédiction » gradistique (voir plus haut).

Simpson semble avoir approché ce problème de prédiction. Il écrivait :

Il est largement établi qu'anatomiquement, comportementalement, et en d'autres manières contrôlées ou influencées par le total maquillage génétique *Homo* est bien plus distant de « *Pan* » ou [*Pongo*] [...] qu'ils ne le sont entre eux. Ce fait n'est pas renversé par l'échec d'un type de donner à refléter cette distinction clairement ou à un même degré. La distinction est réelle et justifie toujours la séparation classique des Pongidae et Hominidae en classification. (Simpson, 1971: 370)

Un problème avec la généralisation de Simpson, et toute « prédiction » qui pourrait en émaner, est qu'il s'agit d'une prédiction phénétique, plutôt que gradistique, et sujette aux difficultés de l'approche phénétique. Si ce n'est pas une « prédiction » phénétique, alors c'est une assertion dont la signification s'éclaircira quand et si le « maquillage génétique complet » de ces organismes se révélera. Simpson n'a pas eu l'intention de faire une prédiction gradistique distincte, pour déterminer si elle est réalisée ou réalisable, avec une référence particulière à l'information moléculaire, mais il a bien invoqué un principe supposément sous-jacent à toute classification. En se référant à la classification de Goodman, Simpson écrit :

La différence d'opinion pourrait donc être vue comme purement formelle et subjective.

Où préfère-t-on placer des lignes arbitraires entre familles ? Le consensus met la division Pongidae-Hominidae au point du dendrogramme correspondant à la divergence entre une lignée menant à « *Pan* » [...] et une autre menant à *Homo*. Goodman et Moore préfèrent personnellement la placer au point du dendrogramme correspondant à la divergence entre une lignée menant aux gibbons et une autre menant à [...] [*Pan* et *Homo*] plus *Pongo*. (Simpson, 1971: 369)

Ici Simpson évite le problème principal (quels groupes reconnaître) pour se concentrer sur un problème trivial (quels noms devraient s'appliquer aux groupes).

Le but n'est pas ici de discréditer l'approche gradistique, mais plutôt d'essayer de la comprendre. Les mots de Simpson sont cités non pour montrer qu'ils sont inadéquats, mais plutôt pour réfléchir sur leur signification et leur adéquation et, plus précisément, pour déterminer s'ils contiennent un élément de prédiction gradistique utile. Il semble qu'ils n'en contiennent pas, dans la mesure où ils conduisent au domaine de la « prédiction » phénétique d'une part, et à l'arbitraire classificatoire d'autre part.

Tenter d'isoler la synapomorphie gradistique d'un groupe composé, disons, de *Pongo* et *Pan* mène immédiatement à une estimation de synapomorphie d'organismes, tels qu'*Homo*, distincts du groupe *Pongo-Pan*. D'une manière intéressante, une assertion de synapomorphie générale pour *Homo* stipule que les diverses formes d'*Homo* sont synapomorphiques par rapport non seulement à *Pongo* et *Pan*, mais à toute autre forme vivante. Pour isoler *Pongo* et *Pan* de toute autre forme vivante, et donc de les grouper avec *Homo*, une autre assertion de synapomorphie générale est requise, ou du moins sous-entendue : que *Pongo*, *Pan* et *Homo* sont synapomorphiques en général, par rapport à toute autre forme vivante.

La « synapomorphie » gradistique (G_S) semble donc devoir être analysable en deux éléments de synapomorphie générale (S_1, S_2) :

$$(1) S_1 (Pongo, Pan, Homo) - S_2 (Homo) = G_s (Pongo, Pan)$$

Ou, selon la classification de Simpson :

$$(2) S_1 (Hominoidea) - S_2 (Hominidae) = G_{s1} (\text{« Pongidae »})$$

Cette conception de « synapomorphie » gradistique permet la possibilité de nombreux grades alternatifs (encore selon la classification de Simpson) :

$$(3) S_{1a} (Anthropoidea) - S_2 (Hominidae) = G_{s2} (\text{anthropoïdes non-humains})$$

$$(4) S_{1b} (Primates) - S_2 (Hominidae) = G_{s3} (\text{primates non-humains})$$

$$(5) S_{1c} (Eutheria) - S_2 (Hominidae) = G_{s4} (\text{euthériens non-humains})$$

$$(6) S_{1d} (Mammalia) - S_2 (Hominidae) = G_{s5} (\text{mammifères non-humains})$$

$$(7) S_{1e} (Animalia) - S_2 (Hominidae) = G_{s6} (\text{animaux non-humains})$$

$$(8) S_{1n} (\text{Tout le vivant}) - S_2 (Hominidae) = G_{sn} (\text{organismes non-humains : « Apsychota »})$$

Si la « synapomorphie » gradistique est telle que décrite précédemment, analysable en deux éléments de synapomorphie générale, alors il y a une contradiction à un niveau fondamental de la théorie gradistique, du moins telle qu'elle est conçue et appliquée par Simpson : les groupes Hominoidea, Anthropoidea, Primates, etc., s'ils incluent *Homo*, ne peuvent pas être des grades (figure 4.25). Cette conclusion suggère qu'un groupe caractérisé par une « synapomorphie » gradistique (synapomorphie analysable en deux éléments de synapomorphie générale) ne peut pas être également un groupe monophylétique. Il ne peut pas être prédictif en général non plus. Si tel est

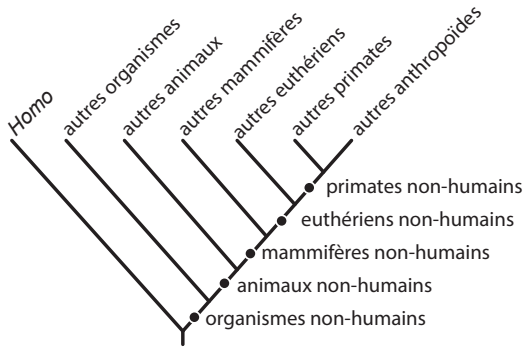


FIGURE 4.25. Un gradogramme de certains grades (groupes inclusifs), définis selon deux assertions de synapomorphie générale (voir texte).

le cas, il ne peut y avoir de généralité dans la classification, fondée sur la congruence entre les grades et les groupes monophylétiques, car une telle congruence est impossible. En effet, il est possible que ce soit le cas. Cela ne serait pas le cas si une synapomorphie gradistique utile existait réellement et pouvait être résolue.

Ces considérations suggèrent diverses possibilités : (1) que, par exemple, les différents taxons visualisés par Simpson comme à la fois grades et groupes monophylétiques sont soit l'un soit l'autre, mais pas les deux ; (2) que les taxons qu'il visualisait comme grades et groupes polyphylétiques peuvent être les deux ; (3) qu'il peut y avoir deux types de grades, (a) ceux définis par synapomorphie gradistique (ceux qui peuvent aussi être des groupes monophylétiques), et (b) ceux définis par « synapomorphie » gradistique (ceux qui ne peuvent pas être également groupes monophylétiques).

La possibilité (3) semble refléter la situation réelle, c'est-à-dire que certains groupes visualisés comme grades sont prédictifs (grades monophylétiques) et certains ne le sont pas (grades polyphylétiques). Des exemples sont fournis par les Hominidae (*Homo*) et Pongidae (*Pongo*, *Pan*) de Simpson, respectivement. Mais si certains grades ne sont pas utilement prédictifs, quel est donc leur utilité ? Et pourquoi les taxonomistes les admettent parfois ? Dans ce cas précis, Simpson a tenté de clarifier ses raisons. En se référant à *Pongo*, *Pan*, et *Homo*, il écrivait :

Wilder regroupait hardiment toutes ces formes en une unique famille, Hominidae, et Gregory et Hellman (p. ex. 1939d) ont adopté cet arrangement. Sur la base de caractères diagnostiques usuels, comme les dents, en toute objectivité, cette réunion semble garantie. Je la rejette néanmoins, pour deux raisons : (a) le mental est aussi un caractère zoologique que l'on doit pondérer en classification et qui anobli évidemment l'homme à maints égards, sans chercher pour autant à minimiser notre importance, et (b) il n'y a pas la moindre chance pour que les zoologistes et les enseignants en général, bien que convaincus de la consanguinité de

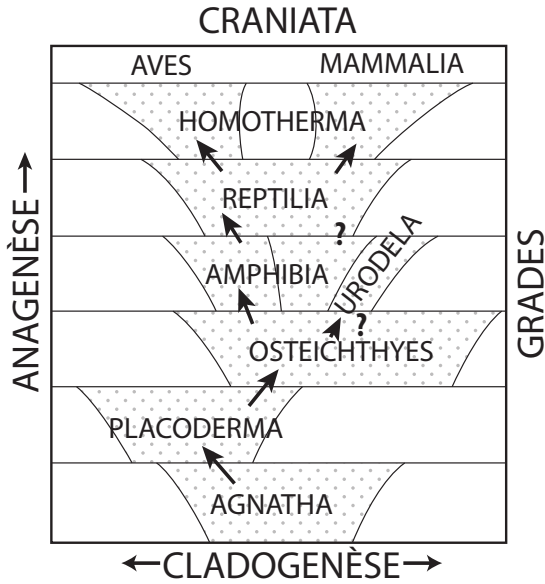


FIGURE 4.26. Un diagramme illustrant des grades, publié par Huxley en 1958. On peut lire sur sa légende : « Anagenèse et cladogenèse dans l'évolution des Crâniates [...] Le grade Homotherma est diphylétique, consistant en les classes séparées Aves et Mammalia. » D'après Huxley (1958), figure 5, p. 28.

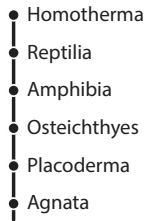


FIGURE 4.27. Un arbre gradistique issu du diagramme d'Huxley (figure 4.26).

l'homme et des singes, s'accordent sur l'usage didactique ou pratique d'une famille englobant les deux. (Simpson, 1945: 187-188)

Il y a fort à douter que ces raisons soient d'un quelconque intérêt pour la taxonomie gradistique en général.

Les exemples précédents, (1)-(8), impliquaient des comparaisons de paires de groupes, monophylétiques, pour résoudre des éléments de « synapomorphie » gradistique (G_S). Une situation plus complexe est discutée par Huxley (figure 4.26). Sa figure peut être simplifiée en un arbre gradistique (figure 4.27), et les composantes générales de l'arbre peuvent être résumées en un gradogramme (figure 4.28) :

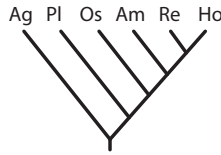
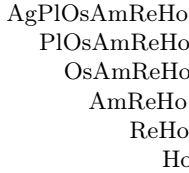


FIGURE 4.28. Un gradogramme issu de l'arbre gradistique de la figure 4.27.



Le groupe « Homotherma » est intéressant, considéré par Huxley comme polyphylétique (« diplylétique »). Il inclut comme sous-groupes Aves et Mammalia. Parce que chacun de ces sous-groupes est monophylétique selon sa conception, les éléments de « synapomorphie » gradistique peuvent être résolus en comparant chacun d'entre eux avec un groupes plus inclusif, chacun individuellement :

- (1) S_1 (Amniota) - S_2 (Mammalia) = G_{s1} (amniotes non-mammaliens)
- (2) S_1 (Amniota) - S_3 (Aves) = G_{s2} (amniotes non-aviens)

Ou conjointement :

- (3) S_1 (Amniota) - S_2 (Mammalia) - S_3 (Aves) = G_{s3} (« Reptilia »).

Par conséquent, il est impossible de créer une « synapomorphie » gradistique en soustrayant à un groupe inclusif deux de ses sous-groupes ou plus. De tels sous-groupes peuvent aussi être combinés en un « grade », qui peut être défini si les sous-groupes ont des caractères en commun :

- (4) S_2 (Mammalia) + S_3 (Aves) = G_{s4} (« Homotherma »).

Combiner les sous-groupes produit un autre type de « synapomorphie » gradistique :

- S_2 (Mammalia) : a, b, c, d, e,
- S_3 (Aves) : d, e, f, g, h, i,
- G_s («Homotherma») : d, e

Selon le concept de Huxley, dans ce cas, les deux sous-groupes ne forment pas ensemble un groupe monophylétique. Les « Homotherma » ne sont donc pas synapomorphiques en général, et les caractères définissant le groupe sont des parallélismes ou des convergences.

Dans un autre cas, les sous-groupes combinés peuvent, toutefois, former un groupe monophylétique, cas dans lequel le groupe combiné sera synapomorphique en général. Le « grade Hominioïde » de Simpson, subdivisé en « grade Hominide » et « grade Pongide » en est un exemple (figure 4.16) :

$$(5) G_{s1} (\text{« grade Hominoïde »}) = G_{s2} (\text{« grade Hominide »}) + G_{s3} (\text{« grade Pongide »}).$$

La « synapomorphie » gradistique du « grade Hominide » est simplement la synapomorphie générale des Hominidae (Homo) :

$$(6) G_{s2} (\text{« grade Hominide »}) = S_2 (\text{Hominidae}).$$

La « synapomorphie » gradistique du « grade Pongide » est obtenue par comparaison de deux groupes :

$$(7) S_1 (\text{Hominoidea}) - S_2 (\text{Hominidae}) = G_{s3} (\text{« grade pongide »}).$$

Il s'ensuit par conséquent que

$$(8) G_{s3} (\text{« grade Pongide »}) + S_2 (\text{Hominidae}) = S_1 (\text{Hominoidea}) = G_{s1} (\text{« grade Hominoïde »}).$$

Différents types de « synapomorphie » gradistique peuvent donc être distingués :

1. Générale : $G_s = S$

Exemple : « Psychozoa » = *Homo*

2. Gradistique simple : $G_s = S_1 - S_2$

Exemple : « Pongidae » = Hominoidea - Hominidae

3. Gradistique composée : $G_s = S_1 - S_2 - S_3$

Exemple : « Reptilia » = Amniota - Mammalia - Aves

4. Gradistique complexe :

Générale : $G_{s1} = G_{s2} + G_{s3} = S$

Exemple : « grade Hominoïde » = « grade Hominide » + « grade Pongide » = Hominoidea

Convergente : $G_s = S_2 + S_3 \neq S$

Exemple : « Homotherma » = Aves + Mammalia

On peut comparer les possibilités de prédiction de ces quatre types de « synapomorphie » gradistique (P_g) et les possibilités de prédiction pour une synapomorphie générale (P_s) :

1. Générale : $P_g = P_s$

2. Gradistique simple : $P_g = P_{s1} - P_{s2}$

3. Gradistique composée : $P_g = P_{s1} - P_{s2} - P_{s3}$

4. Gradistique complexe :

Générale : $P_{g1} = P_{g2} + P_{g3} = P_s$

Convergente : $P_g = P_{s2} + P_{s3} \neq P_s$

Le seul type de "prédiction" gradistique différent de celui de synapomorphie générale qui soit concevable est celui de « synapomorphie » gradistique convergente. Dans ce cas, la « prédiction » est limitée aux caractères parallèles ou convergents.

L'analyse précédente de la gradistique est une tentative préliminaire, non seulement pour formuler les principes gradistiques, mais aussi pour suivre leurs conséquences. L'analyse ne doit pas être prise pour définitive, mais elle indique de graves défauts au sein de la gradistique, comme l'illustrent les écrits des théoriciens gradistes. Soit les défauts relèvent d'une mal-fonction de l'analyse précédente, soit la théorie gradistique en souffre réellement.

Dans une récente discussion des grades, Schaefer (1976: 4) affirme que « Un groupe supérieur est le résultat évolutif non seulement d'une accumulation des différences de caractères (un clade), mais représente également un nouveau niveau d'organisation (un grade). » Paraphrasée, l'affirmation de Schaefer nous dit que tous les grades sont monophylétiques. Cette affirmation va à l'encontre de l'usage de Huxley et de Simpson, qui concerne les grades explicitement non-monophylétiques. L'affirmation de Schaefer illustre donc l'état actuel de confusion de la théorie gradistique.

Dans la mesure où la classification des mammifères de Simpson a servi ici à de nombreuses discussions, et de la taxonomie gradistique et de la taxonomie phylétique, ses commentaires ont été largement cités, il est approprié d'attirer l'attention sur la nature globale de sa classification. On ne peut pas dire que la classification de Simpson soit majoritairement gradistique, même si Simpson a pu tendre vers une vision gradistique de ses taxons de temps à autres. La plupart de ses taxons ont des antécédents dans de plus anciennes classifications des mammifères. De plus, la plupart de ses taxons sont prédictifs, et l'ont prouvé à de nombreuses occasions au cours de l'histoire, même si Simpson a pu de certaines façons suggérer le contraire.

La classification de Simpson peut être interprétée de manière générale comme une classification cladistique dans un contexte phylétique, et sa classification est, peut-être, mieux vue de cette manière — avec comme limites : la capacité de tout un chacun à saisir ou à expliquer les efforts taxonomiques appliqués à une si grande échelle.

CLASSIFICATION ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Après avoir exploré les classifications phylétiques, phénétiques et gradistiques en lien avec leurs composantes, tournons-nous maintenant vers la question évidente : y a-t-il un moyen de résoudre les différences ? Plus particulièrement, ces différences peuvent-elles être résolues d'une manière qui puisse satisfaire les tenants de la phylétique, de la phénétique et de la gradistique ? On pourrait se demander s'il existe ou un terrain d'entente commun à tous les chercheurs de ces trois confessions. Peut-être que tous les systématiciens pourraient tomber d'accord qu'ils souhaitent être en mesure

de prédire à partir des composantes de leurs classifications le plus grand nombre de caractères inconnus possible, à la fois dans les taxons étudiés et dans ceux qui n'ont pas encore été étudiés. Les idées de Sneath et Sokal sur de telles prédictions (avec les aphides) ont été notés précédemment. Et Mayr (1969) dit que

l'un des plus grands atouts d'une solide classification est sa valeur prédictive. Ceci permet l'extrapolation de caractères connus à des caractères précédemment non étudiés. (p. 7)

Si les systématiciens peuvent s'accorder là-dessus, la question d'origine peut être reformulée : y a-t-il un concept de « caractère » qui puisse satisfaire les trois écoles ? Car s'il en existe un, la question de la meilleure classification (c.-à-d. la plus propre à prédire des caractères inconnus) devient empirique, sur laquelle on devrait pouvoir s'entendre. Cette section explorera la possibilité que ce concept, alternativement appelé caractère général, synapomorphie, assertion d'homologie-synapomorphie, ou encore un caractère définissant un groupe, pourrait fournir une telle résolution.

Qu'est-ce, après tout, qu'un caractère taxonomique ? L'analyse conventionnelle indique qu'un caractère consiste en deux attributs différents ou plus (états de caractère) trouvés chez deux spécimens ou plus, qui, malgré leurs différences, peuvent être considérés comme des formes alternatives de la même chose (le caractère). Un caractère est donc une théorie, la théorie que deux attributs qui semblent en un sens différents sont néanmoins le même (homologues). Ainsi, un caractère n'est pas empiriquement observable, et l'espoir des phénéticiens de réduire la taxonomie à une simple observation empirique semble futile ; pour être capable de faire de la distance entre deux soies sur le dos d'un acarien un caractère, par exemple, on est obligé de faire l'hypothèse que des paires de soies données sur deux spécimens d'acariens ou plus, malgré leurs différences de positions relatives et leur éloignement, sont néanmoins les *mêmes* soies. Mais si les états de caractères alternatifs sont en un certain sens les mêmes, comment peuvent-ils être différents ? Il semble qu'il n'y ait que deux possibilités : soit un des états est une forme modifiée de l'autre, soit les deux sont les formes modifiées d'un troisième état. « L'identité » que constitue le caractère (l'homologie) est donc l'état *non-modifié*, que tous les organismes qui présentent le caractère partagent, soit dans sa forme originale soit dans une forme modifiée.

Quelles sont alors les possibilités de prédiction ? Supposons que nous ayons reconnu un groupe (les araignées) en nous fondant sur sept états de caractères tenus pour propres aux araignées, et que nous trouvions un nouveau spécimen dont nous savons seulement qu'il possède l'un de ces états de caractères uniques. Pouvons-nous prédire que ce nouveau spécimen possédera également les six autres états de caractères ? Le nouveau spécimen pourrait bien posséder un état différent parmi les six caractères restants, étant donné que l'état différent représente une forme modifiée de l'état de caractère trouvé dans toutes les autres araignées. Ainsi, étant donné l'information

exemple, peut être divisée en quatre catégories : on peut dire qu'une famille d'araignées est caractérisée par une longueur totale de 2 à 4 mm. Mais ce n'est pas un caractère permettant de définir cette famille, car il y a beaucoup d'autres araignées, et beaucoup d'autres organismes, avec une longueur totale entre 2 et 4 mm. La couleur pourrait poser des problèmes similaires : on peut dire qu'une famille de coléoptères est caractérisée par des ailes vertes, mais beaucoup d'autres insectes ont des ailes vertes. Nous pourrions bien sûr être capables de montrer que les coléoptères de cette famille ont des ailes vertes car elles contiennent un pigment non retrouvé dans d'autres organismes ; si c'est le cas, le pigment pourrait être un caractère permettant de définir. De manière similaire, si un pigment donné est retrouvé chez deux groupes mais que nous pouvons montrer que les voies enzymatiques par lesquelles le pigment est synthétisé sont différentes chez les deux groupes, alors les voies enzymatiques peuvent être des caractères permettant de définir. Il est clair, en tout cas, que les « meilleurs » groupes, ceux qui se sont montrés maximalelement prédictifs à travers les années, ont été explicitement fondés sur des caractères généraux, comme les filières des araignées ou les glandes mammaires des mammifères, qui définissent des groupes (au sens que tout organisme avec des filières est une araignée) qui sont synapomorphiques en général relativement à tous les autres organismes.

Il semblerait, donc, que la systématique en général consiste en la recherche de caractères permettant de définir les groupes. Certes, cette recherche semble avoir été abandonnée, par ceux qui chercheraient à la place la similarité phénétique globale, ou la similarité gradistique globale. Mais quelles sont les justifications pour abandonner la recherche des caractères permettant de définir ? Nous pouvons certainement faire des erreurs ; nous pouvons ne pas reconnaître qu'un caractère est une forme modifiée d'un autre, et par conséquent sous-estimer la généralité de ce dernier (plésiomorphie), ou nous pouvons confondre deux caractères différents comme un seul (convergence), ou nous pouvons considérer par erreur des attributs (comme des absences, ou des propriétés physiques comme la longueur totale et la couleur) comme des caractères permettant de définir alors qu'ils n'en sont pas. Mais nous n'avons besoin de craindre de telles erreurs : même si nous les faisons, de futures recherches les révéleront bien assez tôt, par l'incongruence avec d'autres caractères. En effet, on peut prétendre que c'est précisément l'utilité des cladogrammes : montrer les incongruences et nous permettre de prédire que des erreurs ont été commises, et que des études plus approfondies les révéleront.

CLASSIFICATION ET CLADOGRAMMES GÉNÉRAUX

La section précédente explorait la possibilité d'une synthèse de la phylétique, de la phénétique, et la gradistique par rapport au concept de caractère général. Dans cette section, nous explorerons une autre possibilité de synthèse fondée sur le concept de cladogramme général, en utilisant comme exemple un papier récent de Michener (1977) sur la classification des abeilles.

Résumé brièvement, le papier de Michener comprend cinq cladogrammes et trois classifications de 14 genres d'abeilles Allodapini. Les cladogrammes incluent ce que Michener appelle un « cladogramme [...] développé selon les méthodes d'Hennig » (sa figure 1), et quatre diagrammes, chacun désignés par lui comme « cladogramme sur lequel est montré certains coefficients de distance » (ses figures 7-10). Voici les cinq cladogrammes, qui comprennent un phylogramme (redessinés ici en figure 4.29.1) et les quatre phénogrammes (figures 4.29.2-5). Pour chacune des figures 7-10 de Michener, il explique que les « cercles emboîtés indiquent des niveaux subjectifs de similarité ». Les cercles emboîtés sont la base des quatre phénogrammes des figures 4.29.2-5 : un premier fondé sur « 54 caractères de larves matures » (sa figure 7 ; cf. figure 4.29.2) ; un second, sur « 46 caractères de la pupe » (sa figure 8 ; cf. figure 4.29.3) ; un troisième, sur « 144 caractères adultes externes » (sa figure 9 ; cf. figure 4.29.4) ; et un quatrième, sur « 25 caractères génitaux et autres des mâles adultes » (sa figure 10 ; cf. figure 4.29.5). Les cinq cladogrammes constituent une étude de 14 genres codés comme suit : A, *Halterapis*. B, *Compsomelissa*. C, *Allodape*. D, *Braunsapis*. E, *Nasutapis*. F, *Allodapulodes*. G, *Dalloapula*. H, *Allodapula*. I, *Eucondylops*. J, *Exoneurella*. K, *Brevineura*. L, *Inquilina*. M, *Exoneura*. N, *Macrogalea*. Les classifications incluent ce que Michener appelle « différentes listes de genres », dont trois sont spécifiées par les cladogrammes de la figure 4.30 : un premier fondé sur « toutes les variables alors analysées » (figure 4.30.1) ; un second, sur « les seules variables larvaires (Fig. 7) » (figure 4.30.2) ; et un troisième, sur « les seules variables externes adultes (Fig. 9) » (figure 4.30.3).

Il y a 21 composantes différentes dans les cladogrammes des figures 4.29 et 4.30. Vingt sont listées dans le tableau 4.1, avec leur distribution parmi les différents cladogrammes. La composante 0, définie comme le point de branchement menant à toutes les feuilles, a des propriétés différentes de celles des composantes 1-20, car elle apparaît dans tous les cladogrammes des 14 taxons. Les composantes 1-20 n'ont pas besoin d'apparaître dans tous les cladogrammes, et en effet, ce n'est le cas pour aucune d'entre-elles. Pour l'analyse cladistique, la composante 0 est inutile.

L'information d'une composante est liée au nombre de taxons dans sa définition. Un point de branchement menant à deux feuilles (taxons terminaux, ou termes) possède un contenu en information d'une unité (un problème à trois taxons résolu) ; un point de branchement menant à 12 feuilles, 11 unités ; et ainsi de suite. Le nombre de termes et l'information de chacune des 20 composantes sont listés dans le tableau 4.1.

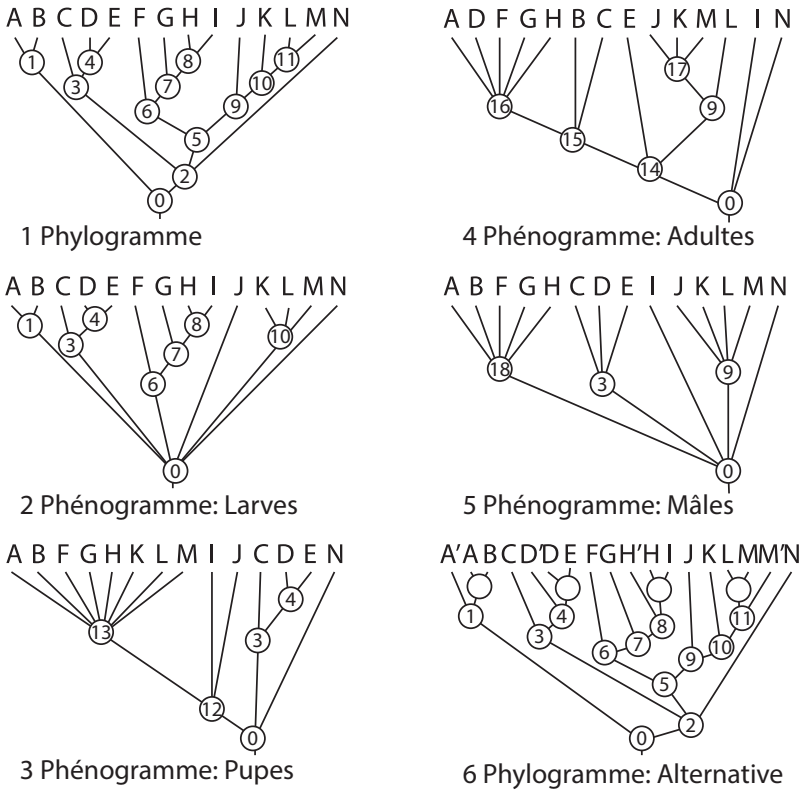


FIGURE 4.29. Cladogrammes réalisés à partir de l'information des études sur les abeilles allodapines (cladogrammes 1-5) et un phylogramme alternatif (cladogramme 6) de Michener (1977, figures 1, 7-10).

CLADOGRAMMES FONDAMENTAUX ET DÉRIVÉS

Deux types principaux de cladogrammes peuvent être distingués : (1) les cladogrammes fondamentaux, comme ceux de la figure 4.29, qui résument les données des interrelations d'organismes; et (2) les cladogrammes dérivés (classifications), comme ceux de la figure 4.30, qui spécifient l'aspect cladistique des classifications hiérarchiques. L'étude systématique des interrelations des espèces d'un groupe donné résulte généralement, premièrement, en un cladogramme fondamental ou plus, utilisé comme base pour la construction d'un cladogramme dérivé ou plus. Dans une étude donnée, les cladogrammes fondamentaux ou dérivés peuvent être en accord ou différer. S'ils sont en accord, ils le sont parce qu'ils comprennent les mêmes composantes. S'ils diffèrent, ce n'est que parce qu'ils comprennent des composantes différentes, ou différents ensembles de composantes. Parmi les cladogrammes des figures 4.29-4.30, chacun spécifie un ensemble de composantes différent (tableau 4.1).

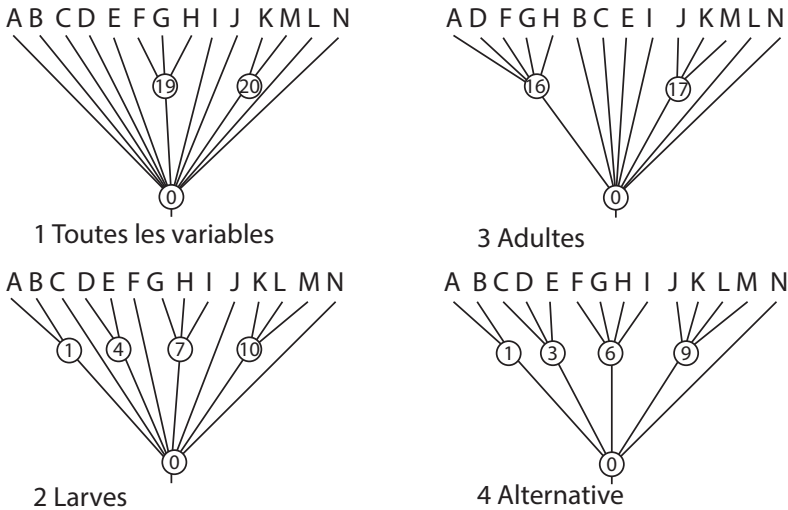


FIGURE 4.30. Cladogrammes réalisés à partir des classifications des abeilles allodapines (cladogrammes 1-3) et une classification alternative (cladogramme 4) de Michener (1977 :51-52).

La figure 4.29 comprend un cladogramme fondamental supplémentaire (4.29.6), qui est un phylogramme alternatif en un sens plus détaillé que celui de Michener (cf. figures 4.29.1, 4.29.6) obtenu en éclatant quatre des genres de Michener et en créant quatre nouveaux taxons (A', D', H', M'). La figure 4.30 comprend un cladogramme dérivé supplémentaire (4.30.4) issu du phylogramme alternatif en omettant les nouveaux taxons mentionnés ci-dessus. Les omettre rend la comparaison entre les différentes classifications plus facile.

CONTENU EN INFORMATION D'UN CLADOGRAMME

L'information d'un cladogramme possède deux parties : l'information de composantes et l'information de termes. L'information de composantes, liée au nombre de composantes dans la définition d'un cladogramme, est d'une unité de moins que le total (N-1, problèmes à trois-taxons résolu). Un cladogramme défini par 12 composantes possède une information de composantes de 11 unités ; un cladogramme défini par 8 composantes, 7 unités ; et ainsi de suite. L'information de composantes des cladogrammes est listée dans le tableau 4.1.

L'information de termes est la somme des informations de toutes les composantes informatives d'un cladogramme. Considérons le cladogramme 4.29.1. Il possède 11 composantes informatives (composantes autres que la composante 0). La composante 1, avec deux termes, a un contenu en information de 1 unité ; la composante 2, avec 12 termes, 11 unités ; la composante 3, avec 3 termes, 2 unités ; etc. Pour le cladogramme 4.29.1

l'information de termes totale est la somme de $1 + 11 + 2$ etc., = 34 unités. L'information de termes du cladogramme est listée dans le tableau 4.1.

L'information de composantes plus l'information de termes est l'information totale, qui est égale à la somme des termes de toutes les composantes informatives. Considérons le cladogramme 4.29.1. Son information de composantes est de 11 unités; son information de termes est de 34 unités; son information totale est de 45 unités. Le total est égal à la somme des termes de toutes les composantes informatives : $2 + 12 + 3$ etc., = 45 unités. L'information totale du cladogramme est listée dans le tableau 4.1.

CLADOGRAMMES DÉRIVÉS ET EFFICACITÉ

Les trois cladogrammes dérivés (4.30.1-3) peuvent être comparés aux cladogrammes fondamentaux (4.29.1-6); deux des trois permettent de faire la comparaison avec des cladogrammes fondamentaux particuliers (4.30.2 et 4.29.2, et 4.30.3 et 4.29.4).

Comparaison 1 (4.30.2 et 4.29.2) : la classification des larves contient les composantes 1, 4, 7, 10. Le phénogramme des larves contient les composantes 1, 3, 4, 6, 7, 8, 10. On peut dire que la classification est dérivée en acceptant les composantes 1, 4, 7, 10 et en rejetant les composantes 3, 6, 8.

Comparaison 2 (4.30.3 et 4.29.4) : la classification des adultes contient les composantes 16 et 17. Le phénogramme des adultes contient les composantes 9, 14, 15, 16, 17. On peut dire que la classification est dérivée en acceptant les composantes 16 et 17 et en rejetant les composantes 9, 14, 15.

Comparaison 3 (4.30.1 et tous les cladogrammes fondamentaux) : la classification fondée sur toutes les variables contient deux composantes (19, 20), absentes de tous les cladogrammes fondamentaux (4.29.1-6). On peut dire que la classification est dérivée en acceptant les composantes 19 et 20 (de sources inconnues) et en rejetant les composantes 1-8.

D'autres comparaisons sont bien-sûr possibles; elles révéleraient différentes concordances ou au contraire un manque.

Dans la mesure où les cladogrammes dérivés permettent de faire la comparaison avec des cladogrammes fondamentaux particuliers, de façon à ce qu'on puisse dire que l'un est issu de l'autre, on peut dire qu'un cladogramme dérivé est plus ou moins efficace dans la représentation d'un cladogramme fondamental donné. L'efficacité de composantes peut être exprimée comme la fraction de ce qui est dérivé par rapport à l'information de composantes. Considérons le cladogramme dérivé 4.30.2 par rapport au cladogramme fondamental 4.29.2 : quatre des sept unités d'information de composantes sont représentées; on peut dire que le cladogramme dérivé a une efficacité de composantes de $4/7$, ou 57 pour cent. L'efficacité de termes peut être exprimée comme la fraction de ce qui est dérivé par rapport à l'information de termes fondamentale. Considérons encore les cladogrammes 4.30.2 et 4.29.2 : 6 unités d'information de termes sur 12

sont représentées ; on peut dire que le cladogramme dérivé a une efficacité de termes de 50 pour cent. L'efficacité totale peut être exprimée comme la fraction de ce qui est dérivé par rapport à l'information fondamentale totale, 53 pour cent. L'efficacité (de composantes, de termes et totale) des cladogrammes dérivés est listée dans le tableau 4.1.

CHAOS VERSUS ORDRE

Considérons le cladogramme dérivé 4.30.2 (la classification des larves). Toutes ses composantes sont représentées dans le cladogramme fondamental 4.29.2 (le phénogramme des larves) ; toutes ses composantes sont également représentées dans le cladogramme fondamental 4.29.1 (le phylogramme). On peut se demander : quelle est la nature de cette classification ? Est-elle purement phénétique, purement phylétique, ou les deux ? Il semble que ce soit les deux.

Considérons le cladogramme dérivé 4.30.3 (la classification des adultes). Ses composantes sont représentées seulement dans le cladogramme fondamental 4.29.4 (le phénogramme des adultes). Quelle est la nature de cette classification ? Il semble qu'elle soit purement phénétique.

Considérons le cladogramme dérivé 4.30.1 (la classification fondée sur toutes les variables). Ses composantes ne sont représentées dans aucun cladogramme fondamental. Quelle est la nature de cette classification ? Il semble que l'on ne puisse pas spécifier sa nature, en dehors du fait qu'elle est issue de sources inconnues.

On peut trouver curieux ou inhabituel que Michener ait présenté trois classifications, toutes dérivées différemment. On peut se demander, pourquoi trois et seulement trois ? Ou alternativement, pourquoi pas une seule ? Confronté à cinq cladogrammes fondamentaux différents, on peut supposer que chacun raconte une histoire différente et qui lui est propre : que la nature est chaotique ; l'évolution, discordante ; la convergence, commune ; etc. Cette supposition pourrait mener à l'idée que la tâche de la systématique est d'imposer de l'ordre au sein d'une nature chaotique (auquel cas de nombreuses classifications seraient justifiables). Une supposition alternative est que chaque cladogramme dit la même histoire, ou en partie : que la nature est ordonnée ; que l'évolution et la convergence discordantes sont de simples artéfacts liés à la perception humaine. Cette supposition pourrait mener à l'idée que la tâche de la systématique est de découvrir et d'enregistrer l'ordre de la nature et d'en faire la synthèse en une (unique) classification. Ainsi, différentes philosophies de la systématique sont possibles, comme le montre la discussion entre systèmes artificiels vs naturels — une discussion vieille de quelque 200 ans.

A certains égards, on peut tenter d'éviter ces pièges de la métaphysique par un choix pertinent de questions. Par exemple, plutôt que de supposer que la nature est chaotique (et opter pour un système artificiel), ou que la nature est ordonnée (et méditer sur le seul et unique système naturel), on peut se demander comment est-ce que le chaos ou l'ordre pourrait être découverts, en admettant qu'ils puissent exister. Pour le

chaos, une réponse immédiate (mais superficielle) est possible, en se référant à la diversité des cladogrammes fondamentaux disponibles (figure 4.29). Pour l'ordre, au contraire, une réponse immédiate est problématique. La question, cependant, peut être reformulée : étant donné une diversité de cladogrammes fondamentaux, quelle unique histoire pourraient-ils bien tous raconter ?

On peut répondre à la question si les différents cladogrammes fondamentaux peuvent être combinés de manière à former un unique cladogramme général. Il pourrait sembler que plusieurs approches existent pour atteindre cet objectif. On pourrait supposer, par exemple, que le phylogramme (figure 4.29.1), s'il avait été issu de la combinaison de données diverses grâce à une technique d'agrégation phylétique particulière, serait le cladogramme général, et que tout ce qui s'en éloigne serait discordance, convergence etc. Alternativement, on peut supposer qu'un phénogramme (figures 4.29.2-5), s'il avait été issu de la combinaison de données diverses grâce à une technique d'agrégation phénétique particulière, serait le cladogramme général. On peut remettre cependant en question le fait que de telles suppositions soient satisfaisantes au niveau général.

Encore une fois, on peut s'orienter vers un choix pertinent des questions. Plutôt que de supposer que le cladogramme général doit être phylétique, ou phénétique, ou gradistique, ou n'importe quoi d'autre, on peut se demander comment un cladogramme général pourrait être découvert, étant donné la possibilité qu'il existe ? Ce qui suit est une tentative de réponse à cette question.

RELATIONS DE COMPOSANTES

Une composante est plus ou moins comme n'importe quelle autre, de telle sorte que deux composantes quelconques partagent une relation parmi quatre possibles :

Exclusion :

Des composantes sont combinables et exclusives si leurs définitions sont différentes et non-chevauchantes. Exemple : la composante 1, avec pour définition AB, et la composante 4, avec pour définition DE.

Inclusion :

Des composantes sont combinables et inclusives si leurs définitions sont différentes et chevauchantes, tel que l'une est incluse dans l'autre. Exemple : la composante 3, avec pour définition CDE, et la composante 4, avec pour définition DE. Pour chaque relation inclusive, une composante est un tout (3), l'autre une partie (4).

Non-combinabilité :

Des composantes sont non-combinables si leurs définitions sont différentes et chevauchantes, tel qu'aucune n'est complètement incluse dans l'autre. Exemple : la composante 11, avec pour définition LM, et la composante 17, avec pour définition JKM.

Répétition :

Des composantes sont répétées si leurs définitions sont identiques, auquel

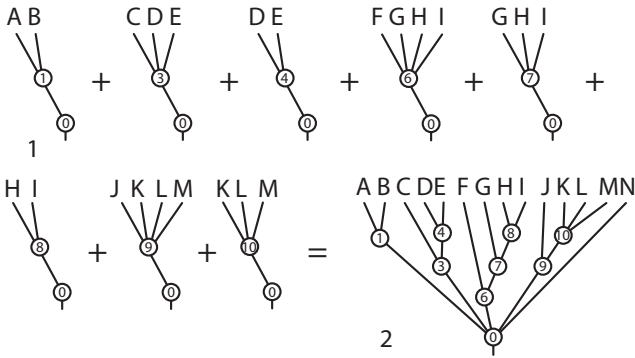


FIGURE 4.31. Composantes répétées (1) et leur cladogramme résultant (2).

cas elles ne sont pas deux composantes mais simplement une, répétée.

Ces quatre relations peuvent alternativement être vues comme deux : *Combinabilité* (Inclusion, Exclusion et Répétition) :

Des composantes sont combinables si elles peuvent être des parties du même cladogramme.

Non-combinabilité :

Des composantes sont non-combinables si elles ne peuvent pas être des parties du même cladogramme.

Les composantes répétées sont importantes car la probabilité que la répétition de toute composante donnée soit due au seul hasard est faible. Dans ce cas précis (les 14 genres d'abeilles de Michener) la probabilité est de 1 pour cent ou moins (tableau 4.1). Il est intéressant de noter que le fait que la probabilité n'est pas une fonction du cladogramme fondamental dans lequel une composante apparaît, mais plutôt une fonction du nombre de termes dans la définition de la composante. Considérons, par exemple, la composante 1, avec deux termes. Elle fait partie des 91 composantes à deux termes possibles qui pourraient être le résultat d'une agrégation des 14 taxons terminaux. Par conséquent sa probabilité d'être répétée, du au seul hasard, est à peu près de 1 pour cent.

Dans les cladogrammes fondamentaux (tableau 4.2), il y a huit composantes à deux termes, dont quatre sont répétées ($P = 10^{-4}$ pour cent); il y a neuf composantes à trois termes, dont cinq sont répétées ($P = 10^{-7}$ pour cent); et il y a cinq composantes à quatre termes, dont trois sont répétées ($P = 10^{-4}$ pour cent). On peut douter que cette combinaison soit due au seul hasard ($P = 10^{-17}$ pour cent). Il y a trois composantes à deux termes différentes qui sont répétées; trois composantes à trois termes différentes; et deux composantes à quatre termes différentes. Les composantes répétées peuvent être combinées en un cladogramme (figures 4.31.1-2). On peut douter que cette combinaison soit due au seul hasard ($P = 10^{-17}$ pour cent).

Le cladogramme spécifié par les réplicas peut être considéré comme le

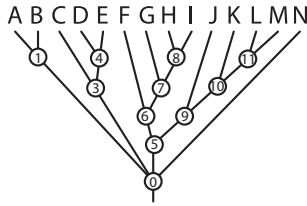


FIGURE 4.32. Le cladogramme général issu des cladogrammes fondamentaux de la figure 4.29.

premier pas vers un cladogramme général. L'examen des définitions de composantes (tableau 4.1) montre que plusieurs sont non-combinables avec les réplikas (cladogramme 4.31.2) : les composantes 13, 14, 15, 16, 17, 18. Il n'y a aucune raison de douter que ces composantes soient dues au seul hasard. Parmi les composantes restantes (2, 5, 11, 12), chacune est combinable (soit exclusivement soit inclusivement) avec tous les réplikas, mais les composantes 2 et 12 sont mutuellement non-combinables. Il n'y a aucune de raison de douter que ces composantes soient dues au seul hasard. Néanmoins, quatre catégories de composantes peuvent être reconnues : (1) les réplikas (1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10) ; (2) les composantes non combinables avec des réplikas (13, 14, 15, 16, 17, 18) ; (3) les composantes combinables avec des réplikas et entre-elles (5, 11) ; (4) les composantes individuellement combinables avec des réplikas, mais pas entre-elles (2, 12). Seule la catégorie (3) est combinable avec les réplikas dans un unique cladogramme. Par conséquent, les catégories (1) et (3) peuvent être combinées en un cladogramme général (figure 4.32), qui peut être considéré comme la meilleure estimation du seul, apparent, paramètre cladistique.

Considérons le cladogramme 4.31.2 (réplikas) et le cladogramme 4.32 (cladogramme général). La catégorie (3) apporte deux composantes supplémentaires (5 et 11) — 25 pour cent des réplikas. Que peut-on dire quant aux composantes ajoutées? Pas grand-chose à part qu'elles sont combinables avec les réplikas et entre-elles — une assertion de moindre importance que, et une assertion dont l'importance dépend du, phénomène de répétition improbable. La composante 5 fait partie des 15 composantes possibles qui pourraient être formées par la composante 6 (ou la composante 9) en relation d'exclusion avec les composantes 1 et 3 et le terme N. La composante 11 fait partie des trois composantes possibles en relation d'inclusion avec la composante 10. Par conséquent, il y a $15 \cdot 3 = 45$ combinaisons possibles. Et il y a seulement 1 chance sur 45 que les composantes 5 et 11 puissent correctement estimer le paramètre cladistique, en supposant que les réplikas en soient une estimation correcte. Que la probabilité soit de l'ordre de 2 pour cent plutôt que de 10^{-3} pour cent est entièrement due à l'improbable patron des répétitions qui détermine qu'il y ait 45 plutôt que 400 000 combinaisons possibles.

Le cladogramme général (figure 4.32) peut être comparé au cladogrammes fondamentaux (figure 4.29.1-6). Ses composantes sont toutes

incluses dans le phylogramme (figure 4.29.1), qui peut donc être dit purement « phylétique ». La plupart de ses composantes sont également incluses dans le phénogramme des larves (figure 4.29.2), et au moins une de ses composantes apparaît dans chacun des autres phénogrammes (figures 4.29.3-5), et qui peut donc être dit plutôt « phénétique ». Il s'ensuit que les composantes du cladogramme général sont appelées « vraies composantes » ; celles non combinables avec le cladogramme général (catégorie 2), « fausses composantes » ; celles mutuellement non-combinables (catégorie 4), « composantes ambiguës ».

Étant donné un cladogramme général avec ses « vraies composantes », on peut le comparer aux cladogrammes fondamentaux et dérivés (tableau 4.3), et leur contenu en information peut être divisé en trois catégories : vrais, faux, ambigu (par « vrai » et « faux » nous entendons seulement en accord ou en désaccord avec le cladogramme général). Pour le cladogramme fondamental 4.29.1, qui comprend 11 composantes, 10 composantes sont vraies, et une est ambiguë (la composante 2). Une moitié de l'ambiguïté peut être allouée à la catégorie vraie, résultant en 10,5 unités vraies. Pour le cladogramme fondamental 4.29.3, qui comprend quatre composantes, deux composantes sont vraies ; une est fautive ; et une est ambiguë. La fautive peut être soustraite aux vraies, et l'ambiguë peut être allouée comme précédemment, résultant en 1,5 unités vraies. Le contenu général en information pour tous les cladogrammes est listé dans le tableau 4.3. L'information générale des termes et l'information générale totale peuvent être traitées de manière similaire. Elles sont listées dans le tableau 4.3.

L'efficacité est calculable lorsqu'il existe un cladogramme qui peut servir de cadre pour la comparaison. L'efficacité générale est calculable et pour les cladogrammes fondamentaux et pour les cladogrammes dérivés, le cladogramme général servant de cadre (10 unités-de-composantes + 23 unités-de-termes = 33 unités d'information). Considérons le cladogramme fondamental 4.29.1, avec 10,5 unités-de-composantes et 28,5 unités-de-termes, pour un total de 39 unités. L'efficacité générale de composantes est de $10,5/10$, ou 105 pour cent ; et l'efficacité générale de termes est de $28,5/23$, ou 124 pour cent. L'efficacité générale totale est de $39/33$, ou 118 pour cent. Considérons le cladogramme fondamental 4.29.3, avec 1,5 unités-de-composantes et 0,5 unités-de-termes. L'efficacité générale de composantes est de $1,5/10$, ou 15 pour cent. L'efficacité générale de termes est de $0,5/23$, ou 2 pour cent. Et son efficacité générale totale est de $2/33$, ou 6 pour cent. Chez les cladogrammes contenant de l'ambiguïté l'efficacité générale peut dépasser 100 pour cent — indiquant que les cladogrammes sont, en un sens, trop efficaces. Dans les cladogrammes avec de la fautive information, l'information générale et l'efficacité générale peuvent atteindre des valeurs négatives (tableau 4.3).

CLASSIFICATION OPTIMALE

Qu'est-ce qu'une classification optimale, ou meilleure ? Diverses réponses sont possibles, proportionnées au nombre de toutes les philosophies taxonomiques possibles. Selon l'une de ces philosophies, il n'y a aucun

TABLEAU 4.2. Probabilités (P) de répétition des composantes (C) dans les cladogrammes fondamentaux. Pour une composante qui répète une composante précédemment résolue, la probabilité est celle d'une répétition due au seul hasard, on suppose que les composantes sont résolues une à une dans l'ordre listé pour chaque cladogramme. Les fractions de probabilités pour la répétition : cladogramme 4.29.2 (4/91, 3/66, 2/45, 3/80, 2/49, 1/26, 2/12), 4.29.3 (4/91, 3/232), 4.29.4 (2/341), 4.29.5 (4/364, 2/341). Une composante résolue pour la première fois a une probabilité de 0 de répéter une composante précédemment résolue

| Nombre de termes | Nombre de composantes possibles | Cladogrammes fondamentaux | | | P pour les composantes de même nombre de termes, % | | | P cumulée, % | |
|------------------|---------------------------------|---------------------------|--------|--------|--|--------|-------|-------------------------|--------------------------|
| | | 4.29.1 | 4.29.2 | 4.29.3 | 4.29.4 | 4.29.5 | | | |
| | | C | P : % | C | P : % | C | P : % | C | P : % |
| 2 | 91 | 1 | - | 1 | 4.40 | | | | |
| | | 4 | - | 4 | 4.55 | 4 | 4.40 | | |
| | | 8 | - | 8 | 4.44 | | | 3.90 x 10 ⁻⁴ | 3.90 x 10 ⁻⁴ |
| 3 | 364 | 11 | - | | | | | | |
| | | 3 | - | 3 | 3.75 | 3 | 1.29 | 3 | 1.10 |
| | | 7 | - | 7 | 4.08 | | | 8.37 x 10 ⁻⁷ | 3.27 x 10 ⁻¹² |
| 4 | 1001 | 10 | - | 10 | 3.85 | | | 17 | - |
| | | 6 | - | 6 | 16.7 | | | 5.73 x 10 ⁻⁴ | 1.87 x 10 ⁻¹⁷ |
| | | 9 | - | | | 9 | 0.59 | 9 | 0.59 |
| 5 | 2002 | | | 16 | - | 18 | - | | 10 ⁻¹⁷ |
| | | | | 15 | - | | | | 10 ⁻¹⁷ |
| 7 | 3432 | 5 | - | | | 13 | - | | 10 ⁻¹⁷ |
| | | | | 12 | - | | | | 10 ⁻¹⁷ |
| 8 | 3003 | | | | | 14 | - | | 10 ⁻¹⁷ |
| | | | | | | | | | 10 ⁻¹⁷ |
| 10 | 1001 | | | | | | | | |
| 12 | 91 | | | | | | | | |

optimum. La supposition qu'il y ait un optimum définit une philosophie que nous appelons cladistique — une version moderne d'une vieille tradition de la systématique, soit la théorie et la pratique des méthodes pour résoudre le système naturel, ou classification.

La discussion autour de l'optimalité a généré une polémique entre les adhérents des philosophies phylétique, phénétique et gradistique, toutes étant cladistiques — sous la supposition que toute classification optimale a un aspect cladistique qui peut être représenté par un cladogramme, ce qui est vrai de toute tentative de classification hiérarchique. Donc, il existe une classification optimale générale — dont l'aspect cladistique est représenté en un cladogramme général.

Il est tout à fait possible, bien sûr, que certaines méthodes soient plus efficaces que d'autres dans l'estimation d'un cladogramme général. A en juger par l'étude de Michener sur les abeilles, ses méthodes phylétiques sont plus efficaces que ses méthodes phénétiques. Mais ses méthodes phénétiques ne sont pas sans valeur. Elles fournissent des répliques et génèrent apparemment une variation aléatoire (c.-à-d. des composantes non-combinables) qui peut être identifiée comme telle et écartée. Sans méthodes qui génèrent de la variation aléatoire, il n'y aurait pas besoin d'analyse et de synthèse cladistique, car leurs résultats seraient par avance intuitivement évidents (ce qui est proche de la vérité de toute façon, puisque un cladogramme général peut en grande partie être immédiatement appréhendé par quiconque inspecte les cladogrammes fondamentaux en recherchant les répétitions qu'ils contiennent; en clair, l'analyse et la synthèse cladistiques peuvent agir à un niveau intuitif).

Michener (1977) proposait trois classifications des abeilles, une fondée sur toutes les variables, une fondée sur les larves, et une fondée sur les attributs externes des adultes. Il ne l'a pas dit explicitement, mais nous supposons que la classification fondée sur toutes les variables était pour lui une classification générale. Les trois classifications, plus une alternative (figure 4.30.4) sont analysées dans le tableau 4.3. Elles diffèrent largement dans leur information et dans leur efficacité. Quelles sont les conclusions à tirer ?

La question de base est au sujet de la classification optimale : la classification doit-elle refléter un paramètre ? Si oui, alors on peut juger une classification meilleure qu'une autre selon une interprétation standard de ce paramètre. Si non, alors on ne peut pas. Actuellement, divers paramètres ont été suggérés : phylétique, phénétique, gradistique, etc., tous étant cladistiques au sens où chacun peut être représenté par un cladogramme. Nous suggérons le paramètre estimé par le cladogramme général — le paramètre cladistique.

Il n'y a pas de corrélation nécessaire entre le paramètre cladistique et une discipline quelconque, comme la phylétique, la phénétique, ou la gradistique. Dans le cas des abeilles de Michener, le cladogramme général est plus en accord avec le phylogramme de Michener qu'avec trois de ses quatre phénogrammes, mais il est plus en accord avec un phénogramme qu'avec les trois autres. L'accord entre l'interprétation du paramètre

TABLEAU 4.3. Analyse d'information générale et d'efficacité générale des cladogrammes

| Cladogrammes | Information de composante | | | | | Information de terme | | | | | Efficacité (%) | | | |
|--------------|---------------------------|--------------|--------|----------|---------------------|----------------------|------|--------|-------------|-----------------|----------------|-------|-------|-----|
| | Total unités | Vraie unités | Fausse | Ambiguës | Total vraies unités | Vrai | Faux | Ambigu | Total vrais | Total C+T vrais | Composante | Terme | Total | |
| | | | | | | | | | | | | | | 0 |
| 4.29.1 | 11 | 10 | 0 | 1 | 10.5 | 34 | 23 | 0 | 11 | 28.5 | 39 | 105 | 124 | 118 |
| 4.29.2 | 7 | 7 | 0 | 0 | 7 | 12 | 0 | 0 | 0 | 12 | 19 | 70 | 52 | 58 |
| 4.29.3 | 4 | 2 | 1 | 1 | 1.5 | 19 | 3 | 7 | 9 | 0.5 | 2 | 15 | 2 | 6 |
| 4.29.4 | 5 | 1 | 4 | 0 | -3 | 26 | 3 | 23 | 0 | -20 | -23 | -30 | -87 | -70 |
| 4.29.5 | 3 | 2 | 1 | 0 | 1 | 9 | 5 | 4 | 0 | 1 | 2 | 10 | 4 | 6 |
| 4.30.1 | 2 | 0 | 2 | 0 | -2 | 3 | 0 | 3 | 0 | -3 | -5 | -20 | -13 | -15 |
| 4.30.2 | 4 | 4 | 0 | 0 | 4 | 6 | 6 | 0 | 0 | 6 | 10 | 40 | 26 | 30 |
| 4.30.3 | 2 | 0 | 2 | 0 | -2 | 6 | 0 | 6 | 0 | -6 | -8 | -20 | -26 | -24 |
| 4.30.4 | 4 | 4 | 0 | 0 | 4 | 9 | 9 | 0 | 0 | 9 | 13 | 40 | 39 | 39 |
| Général | 10 | 10 | 0 | 0 | 10 | 23 | 23 | 0 | 0 | 23 | 33 | 100 | 100 | 100 |

cladistique et la phylétique peut bien être générale, au moins en théorie, mais qui sait ? Dans un autre cas, les méthodes phylétiques, appliquées de manière inepte mais avec les meilleures intentions, pourraient générer du pur bruit ; et les méthodes phénétiques, avec une analyse attentive des caractères ; du signal pur.

PATRON GÉNÉRAL

Dans sa conception traditionnelle, la systématique est la recherche d'un patron général du monde vivant. Au cours de l'histoire de la systématique, le patron a été résolu de manière parcellaire, et sa résolution n'a jamais prétendu être complète. La découverte de patrons dépendait de l'échantillonnage, et la confiance dans les résultats était fonction de la prédiction et de la répétition. Traditionnellement, l'échantillonnage était petit.

Avec la venue des méthodes phénétiques, l'attention fut portée sur les grands échantillons, dans l'espoir que leurs résultats restent imperturbables par de plus amples échantillonnages, et dans l'espoir que les résultats estiment un paramètre de « similitude globale ». Il était recommandé que de nouveaux échantillons soient rassemblés avec les données originales, avec pour conséquence que la prédiction se dissolve dans la non-falsifiabilité, ce qui peut être le talon d'Achille de la pure philosophie phénétique. Par conséquent, il est temps de prendre en compte les petits échantillons, le degré de répétition des éléments de patron cladistique (les composantes) qu'ils contiennent, et la probabilité que leur occurrence soit seulement due au hasard. Telles sont les vertus traditionnelles de la systématique.

L'évidente faiblesse de la phénétique est le fait qu'elle suppose une « similitude globale » paramétrique — la raison de la recommandation de rassembler de nouveaux échantillons avec les données originales (supposément résultant en une estimation plus fiable de la « similitude globale »). L'utilité de l'idée de « similitude globale » semblerait consister en cette conséquence que, étant donné des estimateurs des « similitudes globales » pour les espèces d'un certain groupe (un phénogramme), les estimateurs spécifient un cladogramme, c.-à-d. une estimation du paramètre cladistique. Mais il n'y a aucune raison de croire que l'existence de l'une ces prétendues estimations dépende de l'autre. Même s'il n'y a pas de similitude globale paramétrique, il peut toujours y avoir un paramètre cladistique. Considérons, par exemple, les phénogrammes hypothétiques de la figure 4.33. Chacun spécifie une estimation des similitudes globales pour 14 taxons d'un groupe particulier. Les estimations des deux phénogrammes diffèrent en tout point, mais l'aspect cladistique est le même pour les deux.

Il est intéressant de noter que la comparaison entre l'efficacité des cladogrammes fondamentaux et le nombre de caractères sur lesquels chaque cladogramme est fondé :

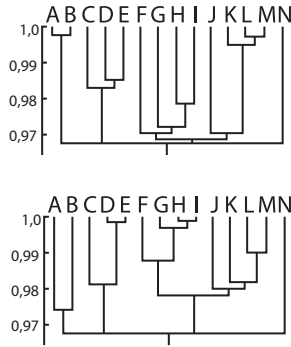


FIGURE 4.33. Deux phénogrammes hypothétiques qui diffèrent dans les niveaux de « similitude globale » mais qui spécifient les mêmes composantes.

| Cladogramme | Caractères | Efficacité |
|-------------|------------|--------------|
| 4.29.1 | environ 30 | 118 pourcent |
| 4.29.2 | 54 | 58 pourcent |
| 4.29.3 | 46 | 6 pourcent |
| 4.29.4 | 144 | -70 pourcent |
| 4.29.5 | 25 | 6 pourcent |

Il semble qu'il n'y ait pas de corrélation positive, mais il pourrait y en avoir une négative, avec comme conséquence que, avec un grand nombre de caractères obtenus par des techniques phénétiques, virtuellement toutes les composantes résolues pourraient être dues au seul hasard — une possibilité augmentée par la découverte de Mickevich (1978).

Supposons qu'un cladogramme général soit dérivé (figure 4.32). Qu'est-ce que cela veut dire? Cela spécifie un patron d'interrelations non-aléatoire. On peut se demander quelle est la cause d'un patron non-aléatoire? Deux possibilités viennent à l'esprit : (1) le patron est un artéfact méthodologique; (2) le patron reflète (et donc estime) un aspect (paramètre) du monde réel qui est indépendant d'une méthode. Étant donné ces deux possibilités, comment la vérité peut-elle être vérifiée? Considérons la possibilité (1) : si le patron est un artéfact, différentes méthodes, dans la mesure où elles sont véritablement indépendantes, devraient produire différents patrons (aléatoirement non-combinables). Considérons la possibilité (2) : si le patron est indépendant d'une méthode, différentes méthodes, même si elles sont véritablement indépendantes, devraient produire le même patron non aléatoire, ou des parties combinables du même patron, en plus d'une certaine variation aléatoire.

Il y a déjà assez d'information disponible pour affirmer que différentes méthodes d'agrégation produisent des cladogrammes fondamentaux qui sont à certains égards différents et à d'autres les mêmes. Si les différences sont un artéfact, et la similitude indépendante d'une méthode, alors le

problème est uniquement de distinguer le signal du bruit. Dériver un cladogramme général spécifie à peine ce qui est du signal, étant donné un nombre de cladogrammes fondamentaux qui sont à certains égards le même, et à certains égards différents. Tel que conçu ici, sa dérivation permet de poser, et de répondre par l'affirmative et en détail à, cette question : étant donné des cladogrammes fondamentaux, montrent-ils un patron non-aléatoire de composantes cladistiques ?

On peut en plus se demander comment on pourrait au mieux explorer et répondre à cette question. Supposons qu'une certaine méthode d'agrégation soit appliquée à différentes jeux de données de manière à générer différents cladogrammes fondamentaux pour les espèces d'un groupe particulier, un cladogramme pour chaque jeu de données. Un cladogramme général peut être dérivé. Cela peut être un artéfact de la méthode d'agrégation. Pour explorer le possible biais d'une unique méthode d'agrégation, différentes méthodes peuvent être appliquées, chaque méthode a un jeu de données différent, ou toutes les méthodes au même jeu de données. Un autre cladogramme général peut être dérivé. A quel accord s'attendrait-on entre les deux cladogrammes généraux ? La présente étude suggère que les deux cladogrammes généraux estimeraient le même paramètre cladistique.

Supposons qu'un cladogramme général soit dérivé (figure 4.32). Que peut-on en dire ? Est-ce un artéfact ou une connaissance du monde réel ? L'hypothèse la plus audacieuse, et non triviale est la dernière. Comment pourrait-on falsifier cette hypothèse dans un cas particulier ? La réponse semble claire : en dérivant un second, et indépendant, cladogramme général d'un ensemble différent, et indépendant, de cladogrammes fondamentaux. La prédiction est que les deux cladogrammes généraux, bien qu'indépendamment dérivés, estimeront le même paramètre cladistique. La prédiction est une hypothèse nulle : les deux cladogrammes généraux ne différeront pas significativement. L'hypothèse nulle peut être testée en échantillonnant.

Supposons que l'échantillonnage soit fait et que, selon un certain point de vue, les deux cladogrammes généraux diffèrent de manière significative (nous passons sur le problème de ce qui pourrait constituer une différence significative). Il semble qu'il y ait quatre possibilités alternatives : (1) il y a deux paramètres cladistiques différents, chacun estimé par un cladogramme ; (2) il y a un paramètre cladistique, estimé par l'un ou l'autre ou aucun des cladogrammes généraux ; (3) il y a un paramètre cladistique, estimé par la similitude (répétition et combinabilité), s'il y en a, manifestée conjointement par les deux cladogrammes généraux ; (4) il n'y a pas de paramètre ou de paramètres cladistiques ; et tous les patrons sont des artéfacts.

La possibilité (3) semble non rejetable comme alternative, s'il y a une répétition de composantes dans les deux cladogrammes généraux. Les répliques, et composantes combinables avec eux, peuvent être spécifiés dans un cladogramme général de second ordre, c.-à-d. une estimation unique du paramètre cladistique. Donc, la répétition entre différents cladogrammes généraux implique que la possibilité (3) n'est pas rejetable, et que la

possibilité (4) est tout simplement fausse. Nous concluons que, même si l'hypothèse nulle est falsifiée, les seules alternatives sont soit partiellement ad hoc soit triviales. Parmi les possibilités ad hoc, seule (3) semble intéressante.

Nous avons affirmé que la possibilité (4) semble triviale. Cela veut dire que la répétition des résultats (s'il en est) est un artefact, et que la non-combinabilité est un estimateur du monde réel. Tel quel, cela contredit l'une des prémisses de l'argument de la falsification : c'est-à-dire, que les deux cladogrammes généraux sont, ou devraient être, dérivés indépendamment. Si l'indépendance est supposée, et que le résultat est une répétition significative, le résultat n'est pas un artefact. Un artefact significatif peut *seulement* vouloir dire non-indépendance dans la dérivation des deux cladogrammes généraux. Par conséquent, la possibilité (4) est une erreur. Elle prétend dire quelque chose du monde, mais en réalité contredit la prémisses de l'indépendance.

Qu'en est-il de l'hypothèse initiale : qu'un cladogramme général est une connaissance du monde réel ? Est-ce falsifiable ? Nous concluons que ça ne l'est pas au sens général, mais que ça l'est au un sens particulier. Au sens général, tout ce qu'une personne peut faire est de chercher, mais si l'on échoue à trouver, l'échec n'est pas une falsification. Au sens particulier, une personne peut trouver un patron plutôt qu'un autre.

Quelles sont les conséquences ? L'hypothèse initiale peut seulement être présumée. Une fois présumée, elle peut mener à des hypothèses nulles particulières qui peuvent être testées et, peut-être, falsifiées, et une alternative peut être choisie. Si c'est la seule conséquence, qu'y a-t'il face à une théorie générale de la systématique ? La réponse semble claire : la théorie des cladogrammes généraux. Telle que conçue ici, la théorie comprend la phénétique, la phylétique, la gradistique, et toute autre théorie qui peut être proposée, si ses applications mènent à des résultats qui pourraient être ramenés à des diagrammes de branchement hiérarchiques.

Actuellement, il est difficile d'évaluer le degré de complétude de la théorie des cladogrammes généraux. Deux domaines de problèmes théoriques sont évidents : (1) les niveaux de significativité de différence entre deux cladogramme généraux ou plus ; (2) les critères d'indépendance dans la dérivation des cladogrammes généraux. Nous ne considérons aucun de ces domaines comme particulièrement important au niveau pratique ; un tel point de vue présupposerait que les données systématiques sont nécessairement si bruitées en elles-mêmes que seul un traitement mathématique peut isoler un patron non-aléatoire. L'histoire de la systématique dément cette présupposition. Les données systématiques ne sont tout simplement pas en elles-mêmes bruitées. Donc une plus grande pertinence pratique peut venir d'une considération théorique des données systématiques (caractères). Si certains jeux de données comportent du bruit, pourquoi ? Serait-ce parce qu'ils incluent des « caractères » qui ne sont pas des caractères généraux ? Existe-t-il des remèdes ? Une recherche explicite des caractères généraux suffirait-elle ? Seul le temps nous le dira.

ÉPILOGUE

UNE NOTE SUR LA TERMINOLOGIE

Certains pourraient penser étrange d'utiliser les mots commençant par « clado- » en un sens divorcé de l'évolution et de la phylogénie. Leur attention peut s'attarder sur la définition du terme : « une forme combinant Gr. *Klados*, un rameau, une branche, signifiant ramifié ou ayant des ramifications ». Certains pourraient également douter que l'analyse cladistique puisse divorcer de l'évolution et de la phylogénie. Leur attention peut s'attarder sur le nombre d'assertions d'homologie ayant eu du succès des systématiciens pré-évolutionnistes, et sur le fait que toute assertion d'homologie implique une assertion de synapomorphie ou plus.

Dire qu'un cladogramme est un schéma de synapomorphie appelle la réplique qu'un cladogramme doit, donc, être un concept phylétique. Ce qui n'est pas le cas puisque par « synapomorphie » nous entendons « caractère définissant » un taxon inclusif. C'est vrai, on peut supposer que tous les caractères définissant, dans le contexte phylétique, sont des innovations évolutives. Mais faire cette supposition ne la rend pas automatiquement vraie; et ne change pas non plus les caractères, les observations sur lesquelles les caractères sont fondés, ou la structure du diagramme de branchements qui exprime le sens général des caractères : c.-à-d. qu'il existe des taxons inclusifs particuliers (composantes 1, 2, ...) qui ont des caractères les définissant. Que les taxons soient supposés « monophylétiques » (issus d'une unique espèce ancestrale) ne change pas la structure du diagramme de branchement, mais ajoute simplement le contexte d'interprétation phylétique; par conséquent le diagramme devient un phylogramme. Il est toujours atemporel en ce sens qu'il est nécessairement non-réticulé et que ses points de branchement sont compris de manière erronée comme des événements de spéciation. Faire correspondre « synapomorphie » et « caractère définissant » appelle la réplique qu'un diagramme de branchements spécifiant uniquement des taxons inclusifs « polythétiques » n'est pas un cladogramme, car aucun caractère définissant n'est présent. Ce qui n'est pas le cas. Même si les taxons inclusifs sont supposés manquer de caractères les définissant (car aucun n'est encore connu), cette supposition ne change pas le fait que le diagramme de branchements exprime le sens général des caractères définissants même en leur absence : c.-à-d. « s'il existait des caractères définissants, ce sont les taxons inclusifs (composantes 1, 2, ...) que les caractères définiraient ». En bref, trouver des caractères pour définir chacun des taxons « polythétiques » ne changerait pas la structure du diagramme de branchements, mais ajouterait simplement des répétitions de composantes.

UNE NOTE SUR L'HISTOIRE

Rosa (1918) et Hennig (1950) peuvent être considérés comme faisant partie des nombreux inventeurs indépendants des cladogrammes, du moins dans le contexte phylétique. L'œuvre de Rosa n'est pas très connue, et un extrait

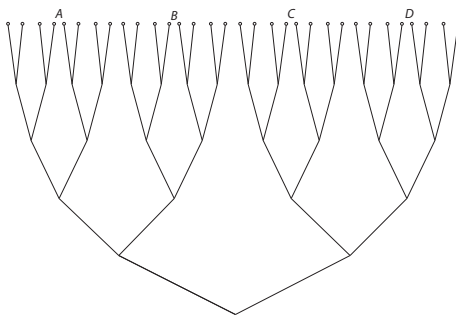


FIGURE 4.34. Un cladogramme (phylogramme) montrant les relations hypothétiques de 32 espèces de quatre groupes (A, B, C, D). D'après Rosa (1918), figure de la page 138 ; également Rosa (1931), figure de la page 174.

est ici traduit, pour illustrer la trame de sa pensée (même si la figure de Rosa [Fig. 4.34] dans ce cas précis est un arbre, pas un cladogramme) :

[...] au schème suivant [Fig. 4.34] qui représente les rapports d'affinité entre les espèces d'un groupe, tels qu'ils seraient si ces espèces étaient le résultat d'une évolution dichotomique. [...] Ayant devant nous les 32 espèces terminales qui sont figurées par les points noirs en haut, nous pourrions en faire par exemple quatre groupes, mettons quatre genres, A, B, C, D.

Il est clair cependant que, même à défaut d'une connaissance paléontologique adéquate de leurs connexions, une connaissance adéquate de la morphologie de ces espèces suffirait déjà à nous indiquer que le genre B est plus étroitement allié au genre A qu'au genre C et que, avant de diviser les 32 espèces terminales en quatre genres, il faudrait les grouper en deux « sur-genres » ou sous-familles AB et CD ; et l'on constaterait aussi que dans chaque genre on peut encore reconnaître des sous-genres et des groupes moindres constitués par des espèces de parenté de plus en plus proche.

Si ce schème correspondait à la réalité on en devrait conclure que les séparations à établir entre les groupes d'égale valeur taxonomique ne peuvent pas être arbitraires, et aussi qu'elles ne sont pas uniquement données par les disjonctions accidentelles produites dans le système par les phénomènes de l'extinction. Même en l'absence de ceux-ci ces séparations seraient déjà données. Il sera arbitraire de considérer comme un genre le groupe A ou le groupe B plutôt que l'ensemble de ces deux groupes, mais un bon systématicien ne pourra jamais faire rentrer par exemple dans le groupe A+B une partie du groupe C et agréger le restant au groupe D. (Rosa 1918: 137-38, 1931: 174-75).

Mitchell (1901) et Hennig (1950) peuvent être considérés comme faisant partie des nombreux inventeurs indépendants des concepts de synapomorphie et de classification comme ensembles imbriqués de synapomorphies, du moins dans le contexte phylétique. L'œuvre de Mitchell

n'est pas très connue, et un extrait est présenté ici, pour illustrer la trame de sa pensée :

Lors de la description de la structure d'un organe ou d'une partie anatomique tel qu'il en existe en séries de différentes formes, il devient nécessaire pour des raisons purement pratiques de tenter d'évaluer en quelque sorte à quel point les séries des faits correspondent à des groupes clairement nommés. Lorsqu'est emprunté le difficile passage de l'anatomie descriptive à la morphologie, il est nécessaire que l'évaluation et la nomenclature soient en lien avec la théorie de la descendance avec modification. Je suppose que les oiseaux furent originellement monophylétiques, et que les formes existantes ont émergé en des directions différentes à partir du groupe ancestral. Les membres de ce groupe ancestral, dès qu'on eut pu les appeler des oiseaux, possédaient un héritage de caractères et de tendances, et ces caractères et tendances ont subi des modifications différant en quantité et en nature dans les différents groupes. La première tâche est d'en venir à une décision aussi précise que possible sur le plan d'organisation ou archétype, la condition la plus ancestrale des structures étudiées. [...] Je propose d'appeler une telle condition « archécentrique » impliquant qu'elle représente une condition primitive, ancestrale, ou centrale, à partir de laquelle les conditions que l'on peut trouver dans les autres cas ont divergées. Il est évident que la possession d'un caractère dans sa forme archécentrique par deux groupes d'oiseaux ou plus ne peut pas indiquer en elle-même que ces groupes sont plus proches entre eux qu'ils ne le sont de groupes qui possèdent le caractère sous une autre forme; car si la diagnose d'archécentricité est correcte, la condition a été présente chez tous les oiseaux, et peut persister chez n'importe lequel [...].

Lorsque la condition ancestrale est modifiée, on peut la voir comme s'étant déplacée le long d'un rayon à partir de la position archécentrique. Je propose d'appeler « apocentrique » de telles conditions modifiées. Là-encore il doit sembler évident que la seule apocentricité d'un caractère ne peut servir de guide vers les affinités de son possesseur [...]. Avant de trancher sur la valeur de l'eutaxie [un caractère potentiellement apocentrique des ailes d'oiseaux] dans une classification naturelle, il serait nécessaire de décider si la modification de la condition archécentrique soit un simple changement que nous pourrions nous attendre à retrouver dans des cas indépendants, ou si elle a impliqué des changements anatomiques et intriqués et précisément combinés que nous ne pourrions pas nous attendre à retrouver deux fois indépendamment. En réalité, ayant conclu qu'un caractère est apocentrique, nous devons considérer le problème de son apocentricité *radiale* ou *multiradiale* [synapomorphique ou convergente] [...]. Des apocentricités multiradiales communes et similaires, à partir desquelles aucun argument de parenté ne peut être avancé, apparaissent dans des conditions dépendant de la dégénération d'une structure [...]. Dans le cas du canal alimentaire, il est aisé d'écarter certaines modifications comme étant directement adaptatives, et de par conséquent sans valeur lorsque le caractère d'un organe est considéré comme une indication des

affinités naturelles de son possesseur. Car les modifications apocentriques en question ont été produites chez différents mammifères tout comme chez différents oiseaux, et par conséquent chez les oiseaux ces modifications doivent être multiradiales et n'indiquent pas la relation [...].

Une modification apocentrique complexe du type qu'on ne peut pas s'attendre vraiment à voir se répéter indépendamment, et qui peut être désignée comme uniradiale, doit être le meilleur guide vers l'affinité. Il arrive fréquemment qu'une telle modification forme un nouveau centre autour duquel les nouvelles modifications divergentes sont produites. Je propose d'appeler un tel centre « Metacentre », empruntant à la physique un terme pratique. Il est évident que la condition d'un caractère, archécéntrique pour autant qu'il s'agit de l'ensemble du groupe des oiseaux, est métacéntrique par rapport aux oiseaux et aux reptiles, et que la transformation d'un caractère apocentrique en un metacentre est un simple événement dans le processus général d'évolution divergente. Je justifie la nomenclature que je propose principalement parce qu'elle accorde l'évaluation et la classification des caractères avec notre conception des processus généraux d'évolution. [...]

Je crois que les idées qui sous-tendent cette tentative d'évaluation et de nomenclature des caractères, bien loin d'être nouvelles, sont une simple codification des critères d'usage communs parmi les naturalistes. Je trouve cependant qu'une telle codification était nécessaire lorsque j'essayai d'arranger systématiquement les modifications des caractères dont ce mémoire traite. Jusqu'à présent, dans mon propre travail, je les ai trouvés lumineux, et je les offre avec la conviction que la rigoureuse discipline que leur utilisation permet se révélera d'utilité générale. (Mitchell, 1901: 178-182).

Le fait que personne en particulier ne puisse être reconnu comme l'inventeur de l'analyse cladistique est contestable, car toutes ses propriétés formelles ne sont pas encore clairement établies. On peut douter que Mitchell, Rosa, ou Hennig, soit l'inventeur de la « cladistique » comme philosophie de classification, car tous les systématiciens, ou presque tous, semblent et semblent avoir toujours été, des « cladistes ». Au moins des éléments cladistiques sont discernables dans le travail en systématique de n'importe quelle époque. Cependant, les diagrammes d'Hennig, tels qu'on les trouve dans ses livres et dans les articles scientifiques de divers systématiciens européens (Brundin, Schlee et al.), ont permis de dresser un intérêt général et un élan pour appliquer les diagrammes du type de ceux d'Hennig à l'étude de divers groupes d'organismes, fossiles et actuels. Et il est indubitable que les diagrammes d'Hennig en particulier, du fait de l'attention générale qu'ils ont attirée, ont été un facteur de progrès bénéfique à la systématique en général. Mais la réticence à l'égard de la « cladistique » n'était pas tant due au diagramme qu'au « problème » de la classification. En réalité un tel « problème » n'a jamais existé. La réticence s'est développée, à ce qu'il semble, à cause d'une mécompréhension des critiques, incapables de comprendre les arguments des défenseurs, qui n'étaient pas, il est vrai, exposés dans leur plus grande généralité. On

peut pardonner aux défenseurs, peut-être, de n'avoir pas immédiatement réalisé la grande généralité de la cladistique et de l'avoir clairement posée. Il peut être encore plus difficile de pardonner certaines des critiques — ayant constamment échoué à appréhender toute généralité.

UNE NOTE SUR LA PHILOSOPHIE

Depuis l'apparition de ladite Nouvelle Systématique, il est devenu populaire de dénigrer comme « essentialiste » ou « typologique » les idées que les espèces (et donc leurs groupes) ont des caractères définissants, et qu'il est du devoir de la systématique de les trouver (voir, par exemple, Mayr 1957 ; Hull 1965 ; Ghiselin 1969). L'argument de ce dénigrement semble être que si l'évolution a lieu, les caractères des espèces (et de leurs groupes) peuvent changer dans le futur ; donc, les espèces et groupes ne peuvent pas être caractérisés de manière permanente par le moyen d'un unique caractère ou d'un ensemble de caractères de sorte qu'ils soient nécessaires et suffisants pour l'appartenance des espèces ou groupes. L'argument semble se reposer sur l'utilisation erronée des états de caractères : il suppose que lorsqu'une espèce est modifiée, et acquiert un nouveau caractère (état) apomorphe, il n'a plus, ou n'est plus reconnaissable comme ayant, le caractère (état) plésiomorphe original. En d'autres termes, selon cet argument, nous ne pouvons pas utiliser les caractères (comme les nageoires) pour définir les groupes (comme les vertébrés), car certains membres de ces groupes (comme les tétrapodes) peuvent avoir des apomorphies (comme les membres). Si l'on accepte la validité de l'ontogénie ou de la comparaison extra-groupe (c.-à-d. parcimonie) ou tout autre test d'hypothèses possible au sujet de la transformation de caractères, l'argument est rejeté. En ce sens, les systématiciens ont toujours été, sont, seront, et devraient être, des typologistes.

TEMPS

ONTOGENIE, PHYLOGENIE, PALEONTOLOGIE, ET LA LOI BIOGENETIQUE

LE TRIPLE PARALLELISME

Il a été avancé dans le chapitre 1 que l'utilisation de l'information ontogénétique est une technique de classification directe, plutôt qu'indirecte (parce qu'elle ne dépend pas d'une hypothèse de relation de niveau supérieur), et peut être justifiée par rapport à la parcimonie plutôt qu'à la récapitulation (la théorie que la séquence des stades développementaux dans l'ontogénie représente une version considérablement accélérée de la séquence des formes adultes dans la phylogénie). Quelle est, alors, la signification de la soi-disant loi biogénétique de Haeckel, selon laquelle l'ontogénie récapitule la phylogénie? Peut-être le principe de Haeckel pourrait-il bénéficier d'une restructuration, comme l'illustre l'exemple suivant impliquant la migration des yeux durant l'ontogénie de poissons plats.

Supposons qu'il y ait deux espèces de poissons, A et B. L'espèce A possède un œil de chaque côté de la tête (caractère x); l'espèce B a les deux yeux du même côté (caractère y). Quel caractère est le plus primitif? Sans plus d'information, aucune réponse rationnelle ne serait possible. Mais supposons que nous étudions l'ontogénie des deux espèces, et que nous trouvions que les embryons des deux espèces ont le caractère x, et que durant le développement subséquent de l'espèce B, le caractère x se transforme en caractère y. Informés de cette transformation de caractère

ontogénétique, nous pouvons répondre à la question originale : le caractère x est plus primitif que y .

Dans un contexte évolutionnaire, "primitif" signifie "ancestral". Mais nous n'aurions pas observé le caractère x comme étant ancestral au sens évolutionnaire. Nous aurions seulement observé qu'un caractère (x) est plus général qu'un autre (y), en ce sens que (x) se retrouve dans deux espèces et (y) dans une seule d'entre elles. C'est pourquoi notre réponse, "le caractère x est plus primitif que y ", est une hypothèse sur le cours de l'évolution — une hypothèse fondée sur les observations qu'un caractère (x) est plus général qu'un autre (y), et que durant l'ontogénie le caractère plus général (x) se transforme en l'autre (y).

La loi biogénétique peut donc être reformulée comme suit : étant donné une transformation de caractère ontogénétique, à partir d'un caractère plus général vers un caractère moins général, le caractère plus général est primitif et le moins général est avancé.* Que la loi biogénétique ait jamais été énoncée de cette façon ou non, la loi reformulée semble être ouverte à la falsification d'au moins deux façons :

(I) Si nous supposons connaître la vérité de l'évolution, et plus particulièrement que le caractère y est réellement plus primitif que x , cette connaissance falsifierait directement la loi.

(II) Supposons qu'il nous manque la vérité de l'évolution, mais que nous étudions deux autres espèces de poissons, C et D : l'espèce C avec les yeux de chaque côté (caractère x') et l'espèce D avec les yeux du même côté (caractère y'). Supposons, en outre, que nous étudions l'ontogénie des deux espèces et que nous trouvions que l'espèce C subit une transformation de caractère du caractère y' vers x' , et que sur cette base nous émettons l'hypothèse que le caractère y' est primitif relativement à x' .

Comparant ces deux exemples, nous notons que d'après l'un (espèces A et B), le caractère x est primitif relativement à y ; d'après l'autre (espèces C et D), y' est primitif relativement à x' . Il semble n'y avoir que deux conséquences :

(1) Plus de deux caractères sont impliqués, de sorte que

$$x \neq x' \text{ ou } y \neq y'.$$

(2) Ou la loi biogénétique est falsifiée.

Bien qu'il semble ne pas y avoir de raison logique pour que la loi ne puisse être falsifiée, une recherche préliminaire pour une falsification n'en a pas révélé. Par exemple, il ne semble pas y avoir d'organisme qui, durant l'ontogénie, montre une réversion de la migration de l'œil, d'un arrangement asymétrique vers un arrangement symétrique. C'est pourquoi il est possible

* Pour l'ontogénie, le concept de relativité générale est strictement question d'observation, comme indiqué plus bas. Le concept est illustré dans une autre affirmation de la loi biogénétique (Crowson, 1970:187) : « lorsque les stades immatures d'un type d'animal montrent des ressemblances avec des adultes d'autres types, ceci devrait être pris comme preuve prima facie que le premier type d'animal est descendu d'ancêtres semblables au second ». La néoténie est également discutée plus bas.

que la loi soit valide en général, au moins au regard des falsifications de type (II).

Les falsifications de type (I) sont un autre sujet. Les seules personnes qui affirment connaître la vérité de toute évolution pertinente dans le contexte présent sont les paléontologues. Tous les paléontologues ne le font pas, bien sûr, mais ils sont suffisamment nombreux pour que la discussion du problème tende à s'enflammer. Dans sa forme la plus générale, l'argument paléontologique soutient que le registre fossile montre la course de l'évolution parce qu'il montre les séquences ancêtres-descendants réelles (phylogénies réelles). Cette forme générale de l'argument est simplement fallacieuse ; la séquence stratigraphique seule ne peut indiquer que deux fossiles appartiennent à la même lignée (si cela était possible, nous devrions conclure qu'un fossile de mammoth trouvé seulement dans une strate est ancestral par rapport à un fossile de blatte retrouvé seulement dans la suivante). Les fossiles doivent être ordonnés sur la base d'hypothèses systématiques, et puisque ces hypothèses peuvent toujours être incorrectes, les fossiles ainsi ordonnés ne peuvent pas montrer la vérité, ou la véritable histoire de l'évolution. L'idée que la phylogénie peut être lue directement à partir des roches est superstition et rien de plus.

Dans sa forme plus spécifique, l'argument paléontologique contient le fait que le registre fossile montre la course de l'évolution parce qu'elle montre les transformations de caractères réelles (phylogénies de caractères réelles) ; il postule que, étant donné deux caractères différents mais homologues, ce caractère connu pour être géologiquement plus vieux est le plus primitif. Il y a une justification apparente à la croyance que cette forme de l'argument a un soutien répandu, car il y a beaucoup d'assertions qui, lues d'une manière non critique, peuvent être citées pour soutenir une telle croyance. Par exemple :

- (1) « La méthode [de la paléontologie] est la même que celle de la morphologie comparée en général, et le facteur additionnel du temps, bien que d'une aide précieuse dans la détermination de la direction d'une spécialisation morphologique, est plus que compensé par les inconvénients de n'avoir qu'un seul système structurel, le squelette, disponible pour étude » (Zangerl, 1948: 358-359).
- (2) « Puisque nous ne connaissons pas par l'observation directe la direction dans laquelle une transformation... prend place, nous sommes dépendants de critères accessoires ici aussi. Ceux-ci sont : (a) Critère de précédence géologique des caractères. Si dans un groupe monophylétique une condition particulière d'un caractère apparaît seulement dans des fossiles plus anciens, et une autre seulement dans des fossiles plus récents, alors il est évident que la première est plésiomorphe et la dernière la condition apomorphe de la morphocline... » (Hennig, 1966: 95).

Il est clair, cependant, que Zangerl voit l'argument paléontologique comme subordonné à ses concepts morphologiques de « plan structural » et de « morphotype », et Hennig, comme subordonné à son concept systématique de « groupe monophylétique ». Vu par ces auteurs, l'argument devient

une technique indirecte de phylogénie de caractères — qui présuppose une phylogénie de niveau supérieur (ou son équivalent morphologique), et est, ainsi, une technique du même niveau que la comparaison extra-groupe.

Il ne fait aucun doute que les hypothèses spécifiques sur les transformations de caractères proviennent de nombreuses sources. Il y a eu beaucoup de discussions au sujet de la valeur relative de différentes hypothèses, particulièrement en ce qui concerne leur source, comme si leurs valeurs relatives pouvaient être déterminées par l'évaluation de leurs sources. Par exemple, le fait qu'une hypothèse fondée sur le registre fossile à une plus grande validité qu'aucune autre est une conséquence de l'argument paléontologique.

Il existe une approche alternative, à savoir un examen de la falsification. Selon cette approche, la source d'une hypothèse n'est pas pertinente. Ce qui est pertinent est sa falsifiabilité potentielle, et la source de ses falsificateurs potentiels. De ce point de vue, l'argument paléontologique signifie que le registre fossile contient le seul, ou au moins le meilleur, falsificateur potentiel d'une hypothèse donnée de phylogénie de caractères. L'argument est comme suit : étant donné une hypothèse où le caractère x est primitif relativement à y , l'hypothèse est falsifiée si le caractère y est connu dans des fossiles plus anciens que n'importe quel autre fossile connu pour posséder le caractère x .

Ce qui est important ici n'est pas seulement la falsification potentielle d'une quelconque hypothèse particulière de phylogénie de caractères, mais la falsification potentielle de l'argument paléontologique lui-même. Prenons un exemple : l'hypothèse que la condition asymétrique des yeux (caractère y) est primitive relativement à la condition symétrique (caractère x). Les transformations de caractères ontogénétiques peuvent être examinées en vue de rechercher un falsificateur, c'est-à-dire une transformation de x' vers y' . De nombreux falsificateurs peuvent être trouvés. Alternativement, on pourrait chercher dans le registre fossile le plus ancien fossile présentant des yeux. De même, on pourrait trouver un falsificateur sous la forme d'un fossile avec des yeux symétriques. Si tel était le cas, l'hypothèse (que y est primitif à x) serait falsifiée à la fois par l'ontogénie et par la paléontologie.

Prenons un exemple subséquent : l'hypothèse alternative que la condition symétrique des yeux (x) est primitive relativement à la condition asymétrique (y). Les transformations de caractères ontogénétiques pourraient encore être étudiées à la recherche d'un falsificateur, à savoir une transformation de y' vers x' . Supposons que l'une d'elles ait été trouvée. En comparant les deux exemples, nous notons que, comme précédemment, il y a deux conséquences :

- (1) $x \neq x'$ ou $y \neq y'$.
- (2) Ou la loi biogénétique est falsifiée.

Alternativement, on pourrait chercher dans le registre fossile un fossile plus ancien qui présente des yeux. Supposons que l'on en ait trouvé un qui a des yeux asymétriques (y'''). Il y a trois conséquences :

- (1) $y \neq y'''$.

- (2) Ou le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait auparavant.
- (3) Ou l'argument paléontologique est falsifié.

Considérer la loi biogénétique (l'argument ontogénétique) et l'argument paléontologique comme des techniques directes de phylogénie de caractères les expose toutes deux à la falsification. Comme mentionné ci-dessus, nous ne connaissons aucun falsificateur de la loi biogénétique, mais une recherche approfondie de la littérature relative aux transformations de caractères ontogénétiques n'a pas été effectuée. Dans l'histoire de la paléontologie, il y a eu de nombreux falsificateurs apparents de l'argument paléontologique ; ceux-ci ont généralement été rendus impuissants en tant que falsificateurs par l'alternative ad hoc que le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait. Pour ces raisons, la loi biogénétique peut être une technique de phylogénie de caractères valide, et l'argument paléontologique peut être fallacieux en tant que technique directe de phylogénie de caractères. L'argument paléontologique semble fallacieux parce qu'il est accepté par principe comme non-falsifiable (il est toujours protégé de la falsification par une alternative ad hoc qui est toujours, manifestement, vraie). Pour les mêmes raisons, l'argument paléontologique peut être fallacieux même comme technique indirecte, c'est à dire, lorsqu'il est considéré comme subordonné aux concepts morphologiques tels que le plan structural ou morphotype, ou aux concepts systématiques telle que la monophylie.

Une grande part des efforts en paléontologie est dirigée vers la découverte de fossiles de plus en plus anciens ; à la suite de quoi ils sont retrouvés avec une certaine régularité. Leur découverte est souvent annoncée en fanfare, et parfois accompagnée de l'affirmation que les fossiles nouvellement découverts subvertissent une précédente interprétation évolutionnaire. Au milieu de la fanfare que génère la découverte de tels fossiles, on réalise rarement que ce qui est subverti n'est pas seulement une précédente interprétation évolutionnaire, mais également une précédente application de l'argument paléontologique (l'application qui avait mené à la précédente interprétation évolutionnaire). Cette prise de conscience est rarement atteinte du fait de l'alternative ad hoc, que le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait auparavant. L'alternative ad hoc a il faut bien l'avouer un certain attrait : comment pourrait-on douter de sa vérité avec les fossiles récemment découverts en main ?

La loi biogénétique (l'argument ontogénétique) et l'argument paléontologique reflètent tous deux l'attente d'une nature ordonnée. Et d'après la croyance moderne, l'ordre a été imposé par un processus historique plutôt que par la volonté du créateur. Dans la mesure où l'on pourrait trouver des falsificateurs pour l'un ou l'autre ou les deux arguments, la nature semblerait non ordonnée. Qu'il n'y ait pas, ou peu, de falsificateurs apparents de la loi biogénétique implique que le développement, pour autant que l'on sache, est très ordonné. Cette implication n'est pas surprenante ; aucun biologiste n'a récemment prétendu le contraire. Qu'il y ait de nombreux falsificateurs apparents de l'argument paléontologique implique

que le registre fossile, pour autant qu'on le sache, n'est pas très ordonné. Cette implication n'est pas surprenante : les paléontologues ont parlé clairement, d'une seule voix pour l'essentiel, des « imperfections du registre fossile ». Cependant, le registre fossile avait également été invoqué comme étant la vérité révélée — pas seulement à propos de l'ordre dans la nature, mais également à propos de la vérité de l'évolution, de la phylogénie, et de la phylogénie de caractères.

Il serait plus qu'injuste de ne pas souligner que les paléontologues ont presque toujours reconnu les limitations de l'argument paléontologique, mais l'espoir a été exprimé que les limitations puissent être dépassées par un échantillonnage adéquat. Considérons, par exemple, une première proposition de Bernard :

Si nous avons suffisamment de matériel à notre disposition, et si, de l'autre côté l'ordre chronologique des dépôts est bien établi, nous devrions être capables de suivre les transformations de tous les types à travers les époques, pour déterminer si l'une ou l'autre forme est dérivée par progression ou régression d'une autre plus ancienne, pour découvrir à quelle époque et par quel processus les groupes distincts, entre lesquels des formes de passage font défaut dans la nature vivante, sont venus au monde. Il sera compris que quand la question concerne l'établissement de relations entre les genres et les familles, et en particulier entre les espèces du même groupe, une telle étude peut être engagé avec une certaine chance de succès, quand les matériels pour la comparaison sont très abondants, quand ils proviennent de nombreuses localités et sont dans un bon état de préservation. (Bernard, 1895: 183-184)

Bernard renvoie aux « types », suggérant qu'il, comme Zangerl, a vu l'argument paléontologique (« principe de continuité » de Bernard) comme subordonné à l'anatomie comparée, et il y a d'autres raisons de supposer qu'il l'ait fait :

La difficulté est parfois encore plus grande, et l'ordre chronologique de l'apparence est en discordance complète avec ce que nous pourrions être en mesure d'attendre d'une méthode d'Anatomie Comparée appliquée à la Paléontologie. Si l'évolution ontogénétique est inconnue, et si nous ne pouvons apporter les preuves d'aucun fait de régression, nous sommes obligés de réserver nos conclusions pour l'époque quand de nouvelles preuves nous permettront d'élucider la question; d'ici là nous devrions formuler des hypothèses avec une grande réserve. (Bernard, 1895: 185)

Bernard semble également avoir été bien conscient des falsificateurs de l'argument paléontologique :

On peut voir à quel point il est dangereux d'attacher une importance exclusive à l'ordre d'apparition; toute théorie qui repose de quelque manière que ce soit sur ces données, quand la question concerne les formes primordiales de grands groupes, encourt le risque d'être longtemps contredite par quelque découverte inattendue. (*Ibid.*)

L'affirmation de Bernard sur ces principes semble représenter fidèlement le courant historique dominant de la pensée paléontologique, à savoir que

la paléontologie est fondamentalement de l'anatomie comparée appliquée aux fossiles, mais également imprégnée, peut-être, de l'espoir qu'un échantillonnage réellement adéquat puisse dépasser certaines limitations imposées par le matériel récent seul.

Quelles sont les limitations qu'un échantillonnage adéquat pourrait dépasser ? Il y a au moins deux possibilités :

- (1) Des limitations particulières imposées par les plans structuraux ou les groupes monophylétiques illustrés par les organismes récents ;
- (2) Des limitations générales imposées par les concepts de plan structural et de groupe monophylétique, ou leurs équivalents.

Les plans structuraux et les groupes monophylétiques illustrés par les organismes récents n'ont pas empêché les paléontologues de décrire des plans supplémentaires et des groupes fondés uniquement sur des fossiles. Des exemples chez les poissons incluent les Heterostraci, Osteostraci, Thelodonti, Antiarchi, Arthrodira, Acanthodii, Osteolepiformes, et ainsi de suite. La découverte de ces plans et de ces groupes semble avoir multiplié les problèmes de systématique, plutôt que de les avoir diminués. Il y a plus de plans et de groupes aux relations obscures, plutôt que moins. Et qu'en est-il des plans et groupes illustrés par des organismes récents ? Les découvertes paléontologiques ont-elles eu pour résultat d'en faire disparaître ne serait-ce qu'un seul ? Nous doutons qu'un nombre significatif d'entre eux ait disparu, même avec la découverte de véritables fossiles intermédiaires. De temps en temps, les plans et groupes ont été redéfinis, souvent plus étroitement et plus précautionneusement, et ont été subdivisés d'une manière plus compliquée pour permettre l'inclusion de fossiles avec des organismes plus récents dans une unique classification. Par conséquent, les fossiles ont tendance à compliquer, plutôt qu'à simplifier, le paysage systématique. Si tel est le cas, les limitations de type (1) ne semblent en général pas être dépassées par un échantillonnage plus exhaustif du registre fossile.

Les limitations de type (2) sont un autre sujet. Les dépasser implique une paléontologie sans principes morphologiques ou systématiques. Une telle paléontologie est sous-entendue, à un degré ou à un autre, par ceux qui allèguent que sous contrôle stratigraphique strict, leurs échantillonnages sont véritablement adéquats ; de récents exemples ont été fournis par Gould (1969) et Gingerich (1976). Qu'il y ait dans un certain sens un argument paléontologique ou une méthode indépendante de, ou non subordonnée à, l'anatomie comparée est sous-entendue chez Gould (1973) par exemple :

Haeckel affirme... qu'il a dérivé sa preuve de la phylogénie de trois sources qu'Agassiz, dans un contexte préévolutionnaire, a intitulé le « triple parallélisme » — ontogénie, anatomie comparée, séquences d'adultes vivants) et paléontologie (le registre géologique des fossiles)... Je soutiens... le pluralisme d'Haeckel. (Gould, 1973: 322-323)

Existe-t-il, comme Gould le sous-entend, trois techniques directes : l'ontogénie (la loi biogénétique), l'anatomie comparée (la comparaison extra-groupe), et la paléontologie (l'argument paléontologique) ? Considérons un exemple : l'hypothèse (basée sur une transformation ontogénétique

observée de x vers y , plusieurs extra-groupes montrant x'' , et quelques fossiles anciens montrant x''' ; en court, un triple parallélisme) que les yeux symétriques (x) sont primitifs relativement aux yeux asymétriques (y). Un falsificateur ontogénétique serait une transformation de y' vers x' , avec trois conséquences :

- (I) $y \neq y''$.
- (II) Ou la loi biogénétique, le principe de comparaison extra-groupe et l'argument paléontologique sont tous falsifiés.
- (III) Ou la loi biogénétique est falsifiée, mais le principe de comparaison extra-groupe ou l'argument paléontologique, ou les deux, peuvent être protégés de la falsification par l'adoption par un ou plusieurs éléments ad hoc (II) ci-dessous.

Un falsificateur anatomique serait la découverte d'un ou plusieurs extra-groupes qui montrent y'' , avec quatre conséquences :

- (I) $y \neq y''$.
- (II) Ou les nouveaux extra-groupes ne sont pas des extra-groupes, mais des intra-groupes.
- (III) Ou la loi biogénétique, le principe de comparaison extra-groupe, et l'argument paléontologique sont tous falsifiés.
- (IV) Ou la loi biogénétique et le principe de comparaison extra-groupe sont falsifiés, mais l'argument paléontologique peut être protégé de la falsification par l'adoption de l'élément ad hoc (II) ci-dessous.

Un falsificateur paléontologique serait un fossile plus ancien, nouvellement découvert, avec y''' , et quatre conséquences :

- (1) $y \neq y'''$.
- (2) Ou le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait auparavant.
- (3) Ou la loi biogénétique, le principe de comparaison extra-groupe, et l'argument paléontologique sont tous falsifiés.
- (4) Ou la loi biogénétique et l'argument paléontologique sont falsifiés, mais le principe de comparaison extra-groupe peut être protégé de la falsification par l'adoption de l'élément ad hoc (II) ci-dessus.

Il y a des possibilités ad hoc pour chaque type de falsification. Si les possibilités ad hoc sont écartées, n'importe quel falsificateur est suffisant pour l'ensemble des trois principes réunis (ontogénie, anatomie, paléontologie), s'ils sont unis dans le concept de triple parallélisme. L'adoption du concept d'Agassiz résulte donc en une situation prédictible : la falsification de n'importe lequel des trois principes falsifie le concept de triple parallélisme. L'adoption du concept de triple parallélisme ne peut avoir que l'une de ces trois issues :

- (1) Un refus d'accepter la falsification quand elle survient.
- (2) L'acceptation de la falsification du concept de triple parallélisme, sans principe alternatif en vue.
- (3) L'acceptation de la falsification du concept de triple parallélisme avec adoption de l'un ou l'autre des éléments ad hoc afin d'échapper à la falsification de l'ontogénie, de l'anatomie, ou de la paléontologie.

Le concept de triple parallélisme n'a-t-il donc pas de qualités rédemptrices ? Le concept semble invoquer une stratégie de confirmation plutôt que de falsification. Son sens, après tout, est que quand l'ontogénie, l'anatomie et la paléontologie sont tous en accord, le résultat est probablement vrai. Mais l'accord n'est pas la même chose que la vérité ; ils peuvent être en accord, et leur résultat pourrait toujours être faux. Supposons que ce soit le cas ; comment pourrait-on apprendre la vérité ? A moins qu'un autre principe ne puisse-t-être invoqué, autre que l'ontogénie, l'anatomie et la paléontologie, la falsification semble impossible. Étant donné l'accord entre les trois parallélismes, leur résultat, qui peut être aussi bien vrai que faux, semble infalsifiable.

Nous ne souhaitons pas insister sur les insuffisances du concept de triple parallélisme ; il n'a pas eu beaucoup de succès ces dernières années. Nul doute qu'il n'ait que peu ou pas d'adhérents. Mais peut-être le concept devrait-il être ravivé. Actuellement, il ne semble pas y avoir beaucoup d'espoir pour lui dans le contexte de la falsification : il serait immédiatement falsifié sans protection ad hoc.

Les éléments ad hoc les plus essentiels sont (I) les rejets, ou qualifications, des assertions d'homologie. Les rejets et les qualifications sont possibles pour l'ensemble des trois types de falsification. L'adoption de l'élément (I) dans un cas particulier peut échapper à la falsification en invoquant le concept de convergence. Ce concept est relativement fréquemment invoqué dans les types de falsification anatomique et paléontologique, mais rarement, voire jamais, dans l'ontogénétique. La raison de cette différence de fréquence est, peut-être, un reflet de la fréquence d'apparition de falsificateurs apparents ontogénétiques, anatomiques et paléontologiques. La cause de la différence de fréquence semble obscure, mais peut être reliée à, ou même causée par, le fait que le mode de développement est lui-même l'un des plus importants critères de l'homologie. Si tel était le cas, la différence pourrait être significative pour l'évaluation du concept de "triple parallélisme", car la différence indiquerait que deux des trois parallélismes (anatomie et paléontologie) sont sujets à la protection ad hoc de la falsification à un niveau fondamental. Si cela était vrai, la différence pourrait être considérée comme une falsification du concept de triple parallélisme, en supposant que l'ensemble des trois parallélismes sont, ou devraient être, également exposés à, plutôt que différenciellement protégés de, la potentielle falsification.

Le rôle des éléments ad hoc (I) est compliqué par les différences dans les concepts d'homologie existants. Par exemple, les caractères parallèles sont parfois considérés homologues. Ainsi, pour le type de falsification anatomique, il y a un élément ad hoc accessoire possible, à savoir que l'extra-groupe (le falsificateur) est vraiment un extra-groupe et que y est vraiment homologue avec y'' ($y = y''$), mais que l'homologie est une homologie parallèle. De tels parallèles sont parfois appelés "homoplasie" (Lankester, 1870: 39).

Pour le type de falsification paléontologique aussi, il y a un élément ad hoc accessoire possible, à savoir que le caractère y''' du plus ancien fossile

(le falsificateur) est réellement homologue avec le caractère y , mais que l'homologie est une homologie parallèle — une instance d'homoplasie. La conséquence est que le "plus ancien fossile" n'est pas vraiment un "plus ancien fossile" pertinent.

Il semblerait que la paléontologie en elle-même ne puisse produire de critère de pertinence, excepté celui de l'ordre d'apparition dans le registre fossile. Dans le but de discriminer les "plus anciens fossiles" pertinents de ceux qui ne le sont pas, un critère accessoire est nécessaire. Le critère accessoire généralement adopté provient soit de l'anatomie comparée, soit de la systématique. Le "plus ancien fossile" non pertinent est le fossile qui appartient à quelque autre plan structural ou groupe monophylétique. A quel point ce critère accessoire est-il essentiel pour la pratique de la paléontologie? Selon le corps de doctrine traditionnel, comme le montre Bernard, le critère accessoire est absolument essentiel, car la paléontologie, par définition pourrait-on dire, est de l'anatomie comparée appliquée aux fossiles.

En ce qui concerne les éléments ad hoc accessoires, les trois types de falsification peuvent être comparés. Il est difficile d'imaginer un quelconque élément ad hoc accessoire pour l'ontogénie. Considérons, par exemple, l'énoncé : $x = x'$ et $y = y'$, x se transforme réellement en y , et dans le falsificateur y' se transforme réellement en x' , mais soit x et x' , soit y et y' , soit les deux, sont des caractères parallèles — une instance d'homoplasie. Cette alternative ad hoc est conceptuellement possible, mais s'approche d'une affirmation absurde : si x se transforme en y , et y' se transforme en x' , il y aurait eu une raison, d'après le critère ontogénétique de l'homologie, de conclure soit que $x \neq x'$, soit que $y \neq y'$. Dans tous les cas, nous n'avons jamais rencontré une telle affirmation, et doutons qu'il ait jamais été utilisé afin d'échapper à la falsification de la loi biogénétique.

Le fait qu'il y ait des éléments ad hoc accessoires pour les types anatomique et paléontologique suggère qu'au sein du "triple parallélisme", deux d'entre eux sont protégés de la falsification à un niveau fondamental supplémentaire : une fois par convergence et encore par homoplasie. Le cas échéant, le concept de triple parallélisme pourrait être considéré comme étant falsifié sur deux plans.

Il semble que la convergence et l'homoplasie doivent être acceptées en tant que falsificateurs si le concept de triple parallélisme, ou même n'importe lequel des parallélismes pris individuellement (ontogénie, anatomie, paléontologie), est exposé à la falsification. La raison est simple : tous les falsificateurs peuvent être écartés en invoquant soit la convergence, soit l'homoplasie. Les appels à ces concepts peuvent donc être compris, d'une manière générale, comme des échappatoires à la falsification. Parce qu'ils peuvent être invoqués dans n'importe lequel des trois types de falsification (ontogénie, anatomie, paléontologie), leur fréquence relative devient importante, de sorte que les arguments alternatifs peuvent être jugés sur le degré d'avec lequel ils minimisent la convergence et l'homoplasie. Il semblerait donc que le principe de parcimonie puisse-être entendu dans le contexte de la falsification : un argument est

parcimonieux dans la mesure où il n'incorpore pas d'éléments ad hoc comme protection contre la falsification. De ce point de vue, l'argument ontogénétique commence à apparaître comme le plus parcimonieux en ce sens qu'il est moins protégé de la falsification.

Si les éléments (I) et leurs possibilités accessoires sont écartés, les trois types peuvent être comparés par rapport à leurs possibilités ad hoc restantes. Pour le type ontogénétique, il n'y a pas d'élément ad hoc qui semble pertinent. Pour les types anatomique et paléontologique, il y a un élément ad hoc pour chacun, l'élément (II).

Pour le type anatomique, l'élément ad hoc est une réévaluation des relations systématiques de l'extra-groupe (en tant qu'intra-groupe). Pour le type paléontologique, l'élément ad hoc est une réévaluation de la précédente adéquation au registre fossile, par rapport au plus ancien représentant d'un plan structural ou d'un groupe monophylétique. De tels jugements ad hoc sont courants, peut-être pour une raison simple : échapper à la falsification du principe de comparaison extra-groupe ou de l'argument paléontologique. Le premier contournement résulte probablement en une avancée en systématique — un arrangement plus ordonné. Le second contournement semble ne pas avoir de valeur inhérente, au-delà de l'idée que, bien que le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait auparavant, il est maintenant complet, ou du moins davantage.

Le type ontogénétique semble singulier, et différent des deux autres, en manquant d'un élément ad hoc correspondant. Si tel était le cas, la différence pourrait être considérée comme un troisième falsificateur du concept de triple parallélisme.

Ces trois possibilités ad hoc générales (convergence, homoplasie et la réévaluation des relations systématiques ou de la complétude du registre fossile) semblent être des différences réelles entre les techniques directes et indirectes de phylogénie de caractères. Le fait que ces différences émergent à partir de l'analyse d'un exemple, fondé sur l'hypothèse du triple parallélisme, est surprenant. Ensemble, ils semblent falsifier le concept de triple parallélisme.

Mais l'analyse conduit également vers quelque chose de positif : une reformulation de la loi biogénétique dans une forme falsifiable, avec certaines conséquences. L'une de ces conséquences est que la systématique et l'anatomie comparée (appliquée aux fossiles aussi) sont possibles seulement dans la mesure où l'ontogénie est ordonnée. Une autre conséquence est que le concept d'évolution est une extrapolation, ou une interprétation, de l'ordonnement de l'ontogénie.

Si ces conclusions sont acceptées, quelles sont leurs conséquences pour le débat actuel en biologie comparative ? Dans un sens général, la nature de la systématique est révélée par les liens réciproques entre l'ontogénie, l'anatomie et la paléontologie. Si le facteur décisif est l'ordonnement de l'ontogénie, et si l'anatomie comparée et la paléontologie sont des disciplines secondaires, et si la théorie de l'évolution elle-même est une extrapolation de l'ontogénie, et bien, alors... que reste-t-il ? Un seul facteur vient à l'esprit, et c'est l'espace — la biogéographie.

Cet état de fait n'est pas nécessairement le plus heureux possible. Car l'ontogénie s'avère trop importante, dans le sens où les interprétations évolutionnaires issues de la loi biogénétique ne sont pas falsifiables, excepté en ce qui concerne l'ontogénie. Si l'anatomie et la paléontologie ordonnent simplement leurs données afin de se conformer avec le cadre fourni par l'ontogénie et son ordonnancement, elles n'ont pas la possibilité de falsifier ce cadre. Le cadre donne une direction, et l'anatomie et la paléontologie suivent aveuglément. Il serait mieux pour la science que le concept de triple parallélisme soit valide. A un certain degré, peut-être, il peut être rendu valide par une réévaluation critique, afin de permettre une falsification potentielle. Mais il n'y aura pas de réévaluation critique si le concept est considéré comme valide alors qu'il ne l'est pas — malgré le témoignage de ceux qui pourraient parler en son nom.

Quelles sont les possibilités de réévaluation ? Encore une fois, les pensées se tournent vers l'espace — vers la biogéographie. C'est l'espace, après tout, dans lequel le facteur forme apparaît, et par l'intermédiaire duquel le facteur temps s'étend, pour ainsi dire. De ce fait, une alternative au triple parallélisme peut être imaginée : espace + temps + forme Croizat (1964).

NÉOTÉNIE

Au cours d'une période de l'histoire, la loi biogénétique a été attaquée par diverses personnes, parmi lesquelles Garstang (1922) et De Beer (1951), qui ont fait valoir que, dans les faits, la néoténie est un falsificateur apparent de la loi biogénétique telle que conçue par Haeckel et d'autres. En ce qui concerne la nature des processus évolutifs, il peut y avoir une justification à leur argument. Mais en ce qui concerne la phylogénie de caractères, la néoténie est-elle un falsificateur ? Et si c'est bien le cas, que falsifie-t-elle ? La loi biogénétique ? Ou, peut-être, l'anatomie et la paléontologie, également ? Prenons un exemple : l'espèce A avec le caractère x et l'espèce B avec le caractère y. Est-il possible d'imaginer des exemples hypothétiques où la néoténie jouerait le rôle de falsificateur ? En voici trois :

- (1) Ontogénie : l'espèce B montre une transformation ontogénétique de caractère de x' vers y, impliquant que x est primitif relativement à y. S'il est supposé que $x = x'$, et que le caractère x est un caractère néoténique de l'espèce A, alors la loi biogénétique est falsifiée.
- (2) Anatomie : il existe un extra-groupe avec le caractère x'' , impliquant que x est primitif relativement à y. S'il est supposé que $x = x''$, et que le caractère x est un caractère néoténique de l'espèce A, alors le caractère x'' est un caractère néoténique de l'extra-groupe, et le principe de comparaison extra-groupe est falsifié.
- (3) Paléontologie : il existe un des fossiles parmi les plus anciens avec le caractère x''' , impliquant que le caractère x est primitif relativement à y. S'il est supposé que $x = x'''$, et que le caractère x est un caractère néoténique de l'espèce A, alors x''' est un caractère néoténique du

fossile le plus ancien, et l'argument paléontologique est falsifié.

Il existe évidemment des alternatives ad hoc à la falsification pour l'anatomie et la paléontologie. Pour l'anatomie, l'alternative ad hoc est que l'extra-groupe est un intra-groupe. Pour la paléontologie, l'alternative ad hoc est que le registre fossile n'était pas aussi complet que ce que l'on pensait précédemment. L'acceptation de ces alternatives ad hoc protège l'anatomie et la paléontologie de la falsification dans un cas de néoténie. Pour l'ontogénie, aucune protection ad hoc ne semble disponible. Il est donc possible de prétendre que la néoténie falsifie sélectivement la loi biogénétique, mais seulement en invoquant des alternatives ad hoc pour protéger l'anatomie et la paléontologie.

En écartant les alternatives ad hoc, et en supposant que nous connaissons la vérité (que le caractère x est un caractère néoténique de l'espèce A), nous percevons que la néoténie falsifie la loi biogénétique, le principe de comparaison extra-groupe et l'argument paléontologique. La néoténie, de plus, semble falsifier un principe plus général : celui de la phylogénie de caractères elle-même. Cette circonstance est paradoxale : si la néoténie falsifie la phylogénie de caractères, comment les connaissances sur la néoténie sont-elles acquises ? Nous ne proposons aucune réponse à cette question, sauf pour noter que, dans le cas bien connu de l'axolotl, la connaissance fut acquise en observant une transformation ontogénétique : la métamorphose de l'axolotl en une salamandre adulte. Dans ce cas, les caractères adultes manquants ont finalement été découverts. Leur découverte a établi qu'ils étaient précédemment manquants. Leur absence aurait-elle pu être détectée autrement ?

Une enquête plus profitable pourrait cibler le principe de phylogénie de caractères — ce principe général falsifié par la néoténie. En principe, qu'est-ce qu'une phylogénie de caractères ? C'est de base, apparemment, l'idée qu'étant donné deux caractères homologues (x dans une espèce et y dans l'autre), l'un des caractères est plus avancé que l'autre. Existe-t-il une autre idée impliquée par la phylogénie de caractères ? On peut présumer qu'il y en a une, à savoir un principe qui se rapporte à l'observation et l'inférence. Nos observations indiquent que des caractères différents ont parfois une généralité différente. Etant donné des caractères de généralité différente, l'inférence est que le caractère le plus général est primitif dans un sens évolutionnaire, et que le moins général est avancé. Qu'entend-on, alors, par généralité différente ?

- (1) Généralité ontogénétique différente : la présence du caractère x (plus général) dans les espèces A et B , contrairement à la présence du caractère y (moins général) uniquement dans l'espèce B .
- (2) Généralité anatomique différente : la présence du caractère x (plus général) dans les espèces A et B et dans l'extra-groupe (dans deux plans structuraux ou groupes monophylétiques), contrairement à la présence du caractère y (moins général) uniquement dans l'espèce B (dans seulement l'un des deux plans structuraux ou groupes monophylétiques).
- (3) Généralité paléontologique différente : la présence du caractère x

(plus général) dans les espèces A et B et dans le fossile le plus ancien, contrairement à la présence du caractère y (moins général) uniquement dans l'espèce B. Dans ce cas, la généralité ne signifie rien de plus qu'un âge relatif : x apparaît être plus ancien que y. La paléontologie semble être une exception au concept selon lequel la généralité relative per se est une idée essentielle à la phylogénie de caractères. Peut-être que la raison pour laquelle l'argument paléontologique est exceptionnel est que le fossile le plus ancien est présumé ancestral, ou au moins le meilleur estimateur disponible d'un ancêtre (ses caractères sont primitifs par définition). *

Si l'on tient compte de la nature exceptionnelle de la paléontologie, quelle est la relation entre les caractères de différente généralité, d'une part, et, d'autre part, l'ontogénie, l'anatomie, la paléontologie et la néoténie ? Prenons un exemple : l'espèce A avec le caractère x et l'espèce B avec le caractère y, une transformation ontogénétique de caractères de x' vers y dans l'espèce B, un extra-groupe avec x'', et un des plus anciens fossiles avec x'''. Quelles sont les différences de généralité ?

| | Plus grande généralité | Moins grande généralité |
|---------------|------------------------|-------------------------|
| Ontogénie | x (si x = x') | y |
| Anatomie | x (si x = x'') | y |
| Paléontologie | x (si x = x''') | y |
| Néoténie | x (si x = x'', etc.) | y |

Il n'y a qu'une seule et même différence de généralité des caractères en ontogénie, en anatomie et en paléontologie. Même si le caractère x était supposé être un caractère néoténique de l'espèce A, la même différence de généralité serait impliquée. Il existe une autre différence, cependant, qui apparaît lorsque les inférences de la phylogénie de caractères sont comparées avec l'hypothèse de la néoténie :

* La paléontologie est interprétée différemment dans le corps de doctrine traditionnel — comme l'anatomie comparée appliquée aux fossiles. Si tel est bien le cas, il existe des fossiles les plus anciens pertinents et d'autres non pertinents, comme déterminé suivant un concept de plan structural ou de groupe monophylétique. Si le plus ancien fossile pertinent est considéré comme le plus ancien fossile appartenant à un autre plan ou groupe, alors le principe de généralité peut être appliqué en paléontologie comme en anatomie. Cependant, considéré dans un autre contexte (convergence et homoplasie, voir ci-dessus), le plus ancien fossile pertinent est le plus ancien fossile qui appartient au même, et pas à un autre, plan structural (ou groupe) : « les organismes ne peuvent être morphologiquement comparés de manière profitable qu'au sein du champ d'application de leur plan structural commun » (Zangerl, 1948:355). Cette apparente contradiction disparaît si l'on conçoit un arrangement hiérarchique de plans structuraux plus ou moins inclusifs, de telle sorte que les comparaisons peuvent être réalisées à l'intérieur d'un plan inclusif (ou groupe), mais également d'un sous-plan (ou sous-groupe) à l'autre.

| | Primitive | Avancée |
|---------------|-------------------|---------|
| Ontogénie | x | y |
| Anatomie | x | y |
| Paléontologie | x | y |
| Néoténie | x \rightarrow y | non y |

Si la néoténie est présumée, la transformation de x vers y est primitive, et pas le caractère x seul ; la perte du caractère y est le caractère avancé. Cette situation est problématique, puisque l'absence d'un caractère n'est pas un caractère.

Si la néoténie doit servir de falsificateur, comment la connaissance sur la néoténie est-elle acquise ? Si, comme c'est le cas chez l'axolotl, elle est acquise par l'observation dans l'espèce A d'une transformation ontogénétique de caractère de x vers y, la nouvelle observation change l'estimation de la généralité :

| | Généralité | | |
|---------------|-------------|--------------|--------|
| | Plus grande | Moins grande | Même |
| Ontogénie | - | - | x et y |
| Anatomie | x | y | |
| Paléontologie | x | y | |

La nouvelle observation change également les inférences de la phylogénie de caractères :

| | Primitive | Avancée |
|---------------|-------------------|---------|
| Ontogénie | - | - |
| Anatomie | x | y |
| Paléontologie | x | y |
| Néoténie | x \rightarrow y | non y |

Avec la nouvelle observation, dans l'espèce A, d'une transformation ontogénétique de caractère de x vers y, la néoténie ne falsifie plus l'ontogénie, au moins en ce qui concerne les espèces A et B. Il reste, évidemment, l'extra-groupe et le fossile le plus ancien (avec x'' et x'''). Ils peuvent, également, être supposés néoténiques ; sous cette hypothèse, la néoténie serait un falsificateur. Mais si la transformation de x vers y avait également été découverte en eux afin d'établir la néoténie pour chacun d'entre eux, la néoténie ne falsifierait alors plus rien :

| | Généralité | | |
|---------------|-------------|--------------|--------|
| | Plus grande | Moins grande | Même |
| Ontogénie | - | - | x et y |
| Anatomie | - | - | x et y |
| Paléontologie | - | - | x et y |

Ainsi la néoténie est un falsificateur seulement quand la néoténie est supposée vraie en l'absence d'une transformation ontogénétique — en l'absence de la meilleure preuve que l'évolution néoténique s'est produite.

Cette conclusion sera explorée dans une série finale de considérations sur les possibles conflits pouvant émaner de la phylogénie de caractères lorsque l'ontogénie, l'anatomie et la paléontologie donnent des résultats différents. Un exemple classique sera utilisé pour la plupart des comparaisons : l'espèce A avec le caractère x et l'espèce B avec le caractère y, une transformation ontogénétique de caractère dans l'espèce B à partir du caractère x' vers y, un extra-groupe (avec soit x'', soit y'') et un des fossiles les plus anciens (avec soit x'', soit y''). Les comparaisons sont résumées dans le tableau 5.1, qui montre les résultats de sept comparaisons, parmi lesquelles six sont des variantes de l'exemple classique.

Dans la comparaison 1, l'inférence ontogénétique est que le caractère x est primitif relativement à y ; l'inférence anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère y'') est que le caractère y est primitif relativement à x. Dans la comparaison 2, l'inférence ontogénétique est que x est primitif relativement à y ; celle paléontologique (si le fossile le plus ancien possède le caractère y'''), que y est primitif relativement à x. Dans la comparaison 3, l'inférence anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère x'') est, ou pourrait être, le même que celle ontogénétique, que x est primitif relativement à y ; celle paléontologique (si le fossile le plus ancien possède le caractère y'''), que y est primitif relativement à x. Dans la comparaison 4, l'inférence paléontologique (si le fossile le plus ancien possède le caractère x''') est, ou pourrait être, la même que celle ontogénétique, que x est primitif relativement à y ; celle anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère y''), que y est primitif relativement à x. Dans la comparaison 5, l'inférence ontogénétique est que x est primitif relativement à y ; celle anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère y''), que y est primitif relativement à y ; celle anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère y''), que y est primitif relativement à x ; celle paléontologique (si le plus ancien fossile possède y'''), que y est primitif relativement à x. Dans la comparaison 6, l'inférence ontogénétique est que x est primitif relativement à y ; celle anatomique (si l'extra-groupe possède le caractère x''), que x est primitif relativement à y ; celle paléontologique (si le plus ancien fossile possède le caractère x'''), que x est primitif relativement à y.

Les techniques falsifiées et les falsificateurs apparents sont intéressants. Leur identification est possible seulement en référence à l'ontogénie. Le terme « falsificateurs apparents » est utilisé parce que les falsificateurs réels sont les hypothèses sur la néoténie. Sous cette hypothèse d'absence de

néoténie, l'ontogénie n'est pas falsifiable, et est un falsificateur apparent général; toute technique qui est en accord avec l'ontogénie (telle que l'anatomie dans la comparaison 3 ou la paléontologie dans la comparaison 4) est aussi un falsificateur. Les techniques falsifiées sont celles en conflit avec l'ontogénie, soit directement (comparaisons 1, 2, 5), soit indirectement (comparaisons 3 et 4). Sous cette hypothèse de néoténie, l'ontogénie est automatiquement falsifiée, et toute technique en conflit avec l'ontogénie est un falsificateur apparent, comme l'est l'anatomie (comparaisons 1, 4, 5) ou la paléontologie (comparaisons 2, 3, 5); en plus de l'ontogénie, les techniques falsifiées sont celles en accord avec l'ontogénie (comparaisons 3 et 4). S'il n'y a pas de conflit (comparaison 6), il n'y a pas non plus de falsification ni de falsificateurs apparents sous l'hypothèse d'absence de néoténie. S'il n'y a pas d'information ontogénétique (comparaison 7), il n'y a pas non plus de falsification ni de falsificateurs apparents sous l'une ou l'autre hypothèse.

Si les falsificateurs réels sont les hypothèses sur la néoténie, alors l'anatomie et la paléontologie en elles-mêmes ne peuvent pas être reconnues comme des falsificateurs apparents, à moins qu'elles puissent être liées, par l'intermédiaire de l'ontogénie, aux hypothèses. Dans la comparaison 7, l'inférence anatomique est que le caractère *m* est primitif relativement à *n*; l'inférence paléontologique est que *n* est primitif relativement à *m*. Quelle technique est falsifiée et quelle technique est le falsificateur? Sans information ontogénétique, aucune réponse n'est possible.

Si les falsificateurs réels sont les hypothèses sur la néoténie, sur quelle base de telles hypothèses peuvent être faites? Que l'une ou l'autre de ces hypothèses soit un falsificateur, elle doit être faite en l'absence d'une transformation ontogénétique (voir ci-dessus). Si la néoténie était supposée courante, et l'absence de néoténie rare, ou vice versa, on pourrait soutenir que le plus commun (néoténie), ou rare (absence de néoténie) devrait être supposé dans un cas donné. Peut-être que ce qui est supposé à l'avance est sans importance, si les deux hypothèses sont également exposées à la falsification potentielle. Mais cela ne semble pas être le cas.

Si l'absence de néoténie est présumée et que l'hypothèse est fautive, comment la vérité pourrait-elle être découverte? Le premier indice pourrait être un conflit entre l'ontogénie et soit l'anatomie, soit la paléontologie, soit les deux. Mais même dans un cas de conflit, la néoténie pourrait ne pas avoir eu lieu. Si la néoténie est présumée, et que l'hypothèse est fautive, comment la vérité pourrait-elle être découverte? Le premier indice pourrait être l'absence de conflit entre l'ontogénie et soit l'anatomie, soit la paléontologie, soit les deux. Mais même dans un cas sans conflit (comparaison 6), la néoténie pourrait avoir eu lieu. Clairement, la simple présence ou absence de conflit n'est pas une indication infaillible. Pourtant, la différence entre ces indications peut être vue comme décisive, sur la base qu'aucun conflit n'est une preuve négative, et qu'aucune preuve négative n'est insatisfaisante en tant qu'indication. L'hypothèse de non-néoténie est donc préférable, pour des raisons à priori, à l'hypothèse de néoténie, dans n'importe quel cas; la seule manière d'établir l'existence de néoténie est de présumer l'absence

de néoténie et de trouver un falsificateur de cette hypothèse. Si le premier indice d'un falsificateur est un conflit entre l'ontogénie et soit l'anatomie, soit la paléontologie, soit les deux, il y a plusieurs possibilités :

- (1) Invoquer la convergence, afin d'échapper à la falsification de l'une des trois techniques (ontogénie, anatomie, paléontologie).
- (2) Ou invoquer l'homoplasie, afin d'échapper à la falsification de l'anatomie ou de la paléontologie, ou des deux.
- (3) Ou considérer que l'extra-groupe est un intra-groupe, afin d'échapper à la falsification de l'anatomie.
- (4) Ou considérer que le registre fossile est incomplet, afin d'échapper à la falsification de l'anatomie ou de la paléontologie.
- (5) Ou considérer la néoténie comme une possibilité, afin d'échapper à la falsification de l'anatomie ou de la paléontologie, ou des deux.

Les points (3) et (5) semblent être les plus intéressants, dans la mesure où le point (3) conduit vraisemblablement à une avancée en classification, et le point (5) ouvre la possibilité d'un examen plus approfondi. Les autres points semblent n'avoir que peu d'intérêt intrinsèque.

Quelle est la fréquence des conflits entre n'importe lesquelles des techniques de phylogénie de caractères? Il est probable que tous les systématiciens affrontent régulièrement l'ensemble des cinq possibilités, que ce soit en lisant la littérature ou au cours du processus de réflexion. La néoténie est peut-être la plus intéressante des cinq. Si elle survient, elle falsifie l'ontogénie; et l'anatomie ou la paléontologie, ou les deux, servent de boulevard à la falsification.

Comme mentionné ci-dessus, la meilleure preuve pour la néoténie, à savoir l'observation d'une transformation ontogénétique, rend la néoténie impuissante (et avec elle, l'anatomie et la paléontologie) en tant que falsificateur. Quand la néoténie émerge dans le cas contraire comme possibilité, elle peut le faire sous la forme d'un élément ad hoc protégeant l'anatomie ou la paléontologie, ou les deux, de la falsification. La manière avec laquelle le rôle de la néoténie en tant que falsificateur réel est suspectée et découverte en l'absence d'une transformation ontogénétique, est cruciale. La discussion ci-dessus suggère que le premier indice de néoténie est un conflit entre l'ontogénie et soit l'anatomie, soit la paléontologie.

La néoténie a été invoquée pour les poissons, peut-être plus communément chez les espèces avec un endosquelette qui ne s'est pas ossifié (caractère x). Au cours de l'ontogénie de l'endosquelette des vertébrés en général, les éléments individuels apparaissent normalement comme des cartilages qui s'ossifient par la suite (transformation de x' vers y). La plupart des vertébrés (extra-groupes potentiels) ont un endosquelette osseux (caractère y''), à l'exception des cyclostomes et des chondrichthyens (caractère x''). Le plus ancien fossile pertinent, en fonction de celui qui a été choisi, peut être cartilagineux (caractère x''') ou osseux (caractère y'''). Que le cartilage soit primitif relativement à l'os, ou vice versa, est une question généralement sujette à débat.

Si les poissons tels que *Salanx* sont présumés être des téléostéens, comme ils l'ont toujours été, la comparaison extra-groupe avec d'autres téléostéens

ayant un endosquelette osseux suggère que la rétention du cartilage chez *Salanx* est un caractère néoténique. Mais supposons que *Salanx* soit présumé être un cyclostome ou un requin (ou qu'un cyclostome ou un requin ait été sélectionné comme extra-groupe), et que les similarités de *Salanx* et des téléostéens soient rejetées en tant que convergence ou homoplasie ? La néoténie aurait émergé sous la première hypothèse (que *Salanx* est un téléostéen) mais pas sous la seconde (que *Salanx* est un cyclostome ou un requin). Pourquoi la première hypothèse est-elle préférable ? Probablement parce que la néoténie est une interprétation plus parcimonieuse que la convergence et l'homoplasie. Cet argument de parcimonie, toutefois, est dépendant des autres caractères. Quels sont ces autres caractères ? Et comment ont-ils été résolus ? C'est probablement parce qu'ils sont le résultat de la phylogénie de caractères. En d'autres termes, pour qu'on puisse présumer qu'il s'agit d'un téléostéen et pas d'un requin, *Salanx* doit posséder des caractères qui ne sont pas eux-mêmes néoténiques, et qui sont des caractères déterminants (synapomorphies) des téléostéens. Comment de tels caractères ont-ils été résolus ? Et quelle technique a servi à falsifier les interprétations évolutionnaires alternatives des caractères non-néoténiques déterminants des téléostéens ? Le seul falsificateur général pour les caractères non-néoténiques est l'ontogénie — soit par elle-même ou en combinaison avec l'anatomie et la paléontologie.

C'est une curieuse situation. L'ontogénie est falsifiable dans un cas de néoténie, même lorsqu'il n'y a pas de transformation ontogénétique observée. Mais la falsification dépend d'une hypothèse préalable qui elle-même dépend de l'ontogénie dans son rôle de falsificateur. L'argument semble toujours boucler la boucle, pour revenir à l'ontogénie et son ordonnancement. Si tel est le cas, la systématique pourrait être mieux construite, comme Danser (1950) l'a fait, comme une classification de cycles de vie, plutôt que de spécimens individuels ou d'espèces, avec les transformations ontogénétiques comme caractères pertinents. C'est également en accord avec la suggestion faite précédemment que tous les caractères puissent être vus comme des modifications d'autres caractères (c.-à-d. comme parties de cycles de vie).

Deux falsificateurs généraux de la loi biogénétique ont été discutés ici : les transformations ontogénétiques de caractères contradictoires et la néoténie. Le premier est un falsificateur au sens large, mais nous sommes incapables d'en donner un quelconque exemple. De ce fait, la loi biogénétique peut être valide dans un sens plus large. La néoténie est un falsificateur apparent d'un principe plus général, celui de la phylogénie de caractères ; de ce fait, elle est un falsificateur apparent de la loi biogénétique dans son rôle en tant que technique directe, et également un falsificateur apparent de l'anatomie et de la paléontologie dans leurs rôles de techniques indirectes de phylogénie de caractères. Mais la néoténie est un falsificateur apparent dans un sens plus étroit. Peut-être n'est-elle pas un falsificateur du tout, mais seulement un reflet du manque d'information. On pourrait douter, par exemple, que n'importe quel caractère soit véritablement perdu, plutôt que transformé. Les pertes apparentes peuvent indiquer que les caractères

et les transformations sont simplement mal compris et, par conséquent, incorrectement définis. Le problème pourrait donc faire l'objet d'une étude au travers de l'analyse de la nature de caractères spécifiques et de leur comparaison.

ESPACE

6

HISTOIRE DE LA BIOGÉOGRAPHIE : TYPES DE QUESTIONS

HISTORIQUE

Historiquement, l'intérêt pour la systématique est plus ancien que l'intérêt pour la biogéographie. Les êtres humains de toute époque pouvaient observer immédiatement une diversité d'organismes partout où ils vivaient. Pour leur survie, les êtres humains affrontaient la nécessité primaire d'identifier et de classer les organismes autour d'eux. Ce n'est pas avant le XVIII^e siècle que l'on a appris que la diversité des organismes d'un endroit pouvait être, et est en réalité, fondamentalement différente de celle d'un autre.

C'est à Carl Linné (1707-1778) que l'on attribue généralement l'inauguration de l'âge moderne de la systématique — en tant que distincte du Moyen-Âge — avec la publication de ses divers compendia listant toutes les plantes et tous les animaux connus à l'époque. Il fut aussi l'un des premiers naturalistes à s'intéresser de près aux localités d'origine des spécimens qu'il collectait et décrivait. Dans une certaine mesure, il était conscient que des espèces différentes vivaient dans des endroits différents, mais il était plus intéressé par l'aspect systématique que par les aspects écologiques et géographiques, qui étaient bien moins connus à l'époque. Il a néanmoins tenté de former une interprétation des distributions géographiques et écologiques des organismes. Il supposait que toutes les espèces d'organismes avaient été créées, par couples ou individuellement, et avaient vécu avec Adam et Eve dans le Jardin d'Éden. Où se situait ce jardin, il n'en était pas sûr :

Pour entrer dans le reste du sujet de manière aussi brève que possible, je ne pense pas être en grand danger de me tromper en établissant la proposition suivante : *Que le Continent des premiers âges du monde était immergé sous la mer, à l'exception d'une île unique au milieu de cet immense océan; où tous les animaux vivaient commodément, et tous les végétaux étaient produits dans la plus grande luxuriance.* (1781: 77)

Sachant que certains organismes exigent un climat chaud, et d'autres organismes un climat froid, Linné envisagea comment les deux catégories d'organismes pouvaient avoir survécu sur une seule île :

Tout d'abord concevons le Paradis situé sous l'Équateur; et rien de plus n'est requis pour démontrer la possibilité de ces deux indispensables conditions, que de supposer une haute montagne ornant alors ses superbes plaines. (1781: 90)

Selon son raisonnement, les organismes exigeant un climat froid auraient vécu au sommet de la montagne; et ceux exigeant un climat chaud, dans les plaines. Ceux exigeant des conditions intermédiaires auraient vécu à des altitudes intermédiaires. Un tel concept était moderne selon la culture de Linné, car il suivait de près une découverte récente de Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) :

« J'ai trouvé, » dit-il, « au pied du Mont Ararat ces plantes qui étaient communes en Arménie, — un peu plus loin, celles que j'avais vues auparavant en Italie; lorsque j'eus monté un peu plus haut, ces végétaux qui étaient communs autour de Paris; les plantes de Suède possédaient une région plus élevée; mais les plus hautes places de la montagne, tout près du sommet, étaient occupées par les natives des Alpes suisses et lapponnes. » (1781: 91)

Certaines observations effectuées par Linné le convainquirent que les continents croissaient en surface au fur et à mesure que la mer reculait des côtes, et son raisonnement était que cela s'était produit depuis le commencement des temps. Avec la croissance du « Paradis » — l'île primordiale — il pensa que les plantes et les animaux en migraient sur les aires nouvellement émergées. Et progressivement, au fur et à mesure que la terre augmentait et devenait occupée par les plantes et les animaux, le monde changeait de son état primitif à son état moderne.

Sachant que les animaux se déplacent plus facilement que les plantes, fermement enracinées au même endroit pendant toute leur existence, il reconnaissait qu'il y avait un problème :

Ici nous prévoyons qu'une difficulté sera soulevée par certains, comment un tel nombre de végétaux, de si immenses bois et bosquets, ces multitudes de fleurs qui couvrent chaque champ et prairie, peuvent avoir été disséminés de par le monde par des plantes uniques. (1781: 94)

Observant que les plantes sont capables de se multiplier rapidement par les graines, Linné envisageait comment

à partir d'un unique point central, une plante d'une espèce donnée peut être ainsi disséminée de manière à ce qu'on la trouve dans toutes les parties du monde. (1781: 95)

Il envisageait des possibilités variées de transport de graines et il concluait :

Nous avons vu les Vents, les Pluies, les Fleuves, la Mer, la Chaleur, les Animaux, les Oiseaux, la structure des Graines, et des Réceptacles des Graines, les Natures particulières des Plantes, et même Nous-mêmes, contribuer à cette grande œuvre. — J'ai montré que n'importe quelle plante isolée aurait été capable de couvrir la face du globe : j'ai démontré que la terre ferme est toujours allée en augmentant et en se dilatant elle-même ; et par conséquent fut autrefois infiniment moindre qu'elle ne l'est à présent : — j'ai retracé les ordres d'animaux et de végétaux, et les ai trouvés terminer en des individus créés par la main de Dieu. (1781: 113-114)

L'exposé de Linné se réduit à deux idées fondamentales sur la nature du monde : (1) une petite région, ou centre, où les espèces apparaissent (par création), et dont (2) elles s'éloignent, ou se dispersent, vers d'autres régions lointaines ou proches au fur et à mesure que des régions deviennent disponibles pour la colonisation par les espèces qui peuvent y survivre et s'y propager.

L'exposé de Linné est un exemple précoce d'un type d'explication qui a été très communément avancé au cours des 200 années subséquentes. Ce type a été appelé explication par centre d'origine/dispersion. Parce que ce type a été, et est toujours, si répandu dans l'histoire de la biogéographie, l'exemple fourni par Linné sera examiné plus longuement.

En science, il est toujours intéressant de commencer par douter de la véracité de toute proposition que l'on souhaite examiner de façon critique. Considérons la possibilité que l'explication centre d'origine/dispersion de Linné puisse être fautive sous quelque aspect fondamental. Si elle était fautive, son erreur pourrait-elle être découverte par l'observation empirique ?

Pour garder les choses simples, considérons en premier lieu uniquement les faits qui pourraient être connus sur les points suivants : (1) quelles espèces existent, (2) où les espèces sont-elles naturellement présentes, et (3) comment les espèces pourraient être reliées entre elles, sous la forme d'une classification dans laquelle les espèces apparentées sont groupées dans des taxons supraspécifiques tels que des genres, des familles et des ordres. L'explication de Linné permet-elle la possibilité qu'il puisse y avoir n'importe quel nombre d'espèces vivantes n'importe où et qui soient reliées entre elles d'une manière quelconque ? Si oui, son explication, au moins en ce qui concerne ces trois types d'informations, est infalsifiable. Son explication pourrait être fautive, mais si elle l'était, son erreur pourrait n'être jamais découverte parce qu'elle n'est pas découvrable.

L'explication de Linné inclut deux concepts auxiliaires sur la nature du monde : (1) que les espèces furent toutes créées au même moment et (2) que toutes les aires continentales, sauf une petite île, étaient à l'origine submergées sous la mer. Supposons que l'un de ces concepts, ou les deux, soient faux, et que les erreurs puissent être découvertes en étudiant les

âges de différentes espèces et l'histoire des continents. Même si les deux concepts auxiliaires pouvaient être prouvés erronés, son explication centre d'origine/dispersion pourrait toujours être maintenue, avec seulement de légères modifications des deux concepts fondamentaux : (1) une petite région, ou centre, où les espèces apparaissent (par n'importe quel processus causal) et (2) à partir de laquelle les espèces se déplacent, ou se dispersent, vers des régions lointaines et proches (par n'importe quel processus causal).

Cette explication centre d'origine/dispersion généralisée pourrait sembler sans la moindre possibilité de falsification, que ce soit par référence à l'observation empirique des espèces, des distributions des espèces et des classifications des espèces, ou par référence à des processus causaux de l'origine des espèces et de la dispersion des espèces.

L'explication généralisée est très proche, mais pas aussi précisément exprimée, de l'explication originelle de Linné, qui fut avancée par lui pour tout expliquer — toutes les espèces, tout de leurs distributions, et tout de leur classification. Mais, on peut se demander : son explication est-elle satisfaisante ? Explique-t-elle réellement tout ? En fait, explique-t-elle quoi que ce soit ?

Les réponses à ces questions, en fait toutes les questions en science, sont affaire de jugement. Une personne pourrait répondre oui, et croire la réponse correcte. Une autre personne pourrait répondre non, et croire avec une égale conviction que cette réponse est correcte. De telles différences de jugement entourent toujours tout problème scientifique vivant. Elles mettent en évidence qu'il s'agit d'un domaine que l'on pourrait explorer avec profit à la recherche d'une solution : quelle proposition est correcte, s'il en existe une ?

Pour permettre l'exploration d'un problème, tel que celui de savoir si l'explication de Linné est vraie ou non, son concept *doit* suggérer des observations supplémentaires que l'on pourrait faire et qui tendraient à confirmer ou à réfuter son explication. Quoi que Linné ait pu avoir comme intention au sujet des implications de sa théorie sur les espèces et leurs origines, ses contemporains et disciples en ont déduit que, s'il était dans le vrai, des régions géographiques différentes de la terre devraient être peuplées par les *mêmes* espèces, dans la limite où ces régions différentes ont les mêmes conditions physiques. Des déserts différents, encore à la même latitude, et avec le même type de sol et de climat, devraient être peuplés par les mêmes espèces de plantes et d'animaux.

Bien sûr, on ne connaissait pas grand-chose sur les divers plantes et animaux et du monde au temps de Linné. Dans la première édition de son *Systema naturae*, par exemple, il n'énumérait que quelques centaines de types de plantes et d'animaux (les estimations modernes vont jusqu'aux millions). Et la plupart de ce qui était connu se rapportait à l'Europe et à son voisinage immédiat. Néanmoins, on s'attendait clairement à ce que les distributions des organismes se révéleraient dépendre, ailleurs comme en Europe, des facteurs physiques de l'environnement.

Cette attente fut rapidement contredite par un contemporain de Linné — Georges Leclerc, comte de Buffon (1707-88). Ayant étudié les mammifères

alors connus des régions tropicales de l'Ancien Monde (l'Afrique) et du Nouveau Monde (l'Amérique tropicale), il ne leur trouva pas la moindre espèce en commun. Il décrit sa découverte comme un fait « général, qui d'abord paroît très-singulier, et que personne avant nous n'avoit même soupçonné, savoir qu'aucun des animaux de la zone torride dans l'un des continens, ne s'est trouvé dans l'autre. » (Buffon, 1761: 96). On doit donner à Buffon le crédit qui lui est dû pour avoir attiré l'attention sur ce qui semblait une anomalie dans le contexte de son époque : là où, selon la théorie, on devait rencontrer les mêmes espèces, il n'y avait en réalité aucune espèce en commun. Il se référait à cette anomalie — des espèces de mammifères différentes sous les tropiques des divers continents — comme à une « loi générale ». Ceci entraîna d'autres chercheurs à se concentrer sur le problème. En 50 ans, Alexander von Humboldt (1769-1859) avait comparé les plantes d'Afrique et d'Amérique du Sud ; Pierre Latreille (1762-1833) avait comparé les insectes ; Georges Cuvier (1769-1832), les reptiles ; et d'autres chercheurs, d'autres groupes d'organismes. Tous les groupes racontaient la même histoire.

Curieusement, Buffon ne remit pas en cause l'explication centre d'origine/dispersion à la suite de sa découverte, car il croyait que l'Ancien Monde était la source originelle des espèces mammaliennes que l'on ne trouve plus maintenant que dans le Nouveau. Ce qu'il mit en doute est l'idée que toutes les espèces avaient été créées indépendamment et qu'elles étaient immuables. En bref, il adoptait un point de vue évolutionniste. Son argumentation est complexe, mais semble résumée dans la déclaration suivante :

Et lorsque par des révolutions sur le globe ou par la force de l'homme, ils ont été contraints d'abandonner leur terre natale ; qu'ils ont été chassés ou relégués dans des climats éloignés, leur nature a subi des altérations si grandes et si profondes, qu'elle n'est pas reconnoissable à la première vue, et que pour la juger il faut avoir recours à l'inspection la plus attentive, et même aux expériences et à l'analogie. (1766: 316)

Ce serait aller trop loin ici que de considérer les facteurs dont Buffon pensait qu'ils étaient responsables des « altérations si grandes et si profondes » que certaines espèces avaient subies. Qu'il suffise de dire qu'il pensait que des facteurs extérieurs aux organismes — tels que le climat, la nourriture et la domestication — agissaient sur les organismes et provoquaient le changement de leur nature. En ce sens, les facteurs physiques de l'environnement entraînaient à nouveau en action pour expliquer les différentes distributions des organismes. Les facteurs externes de l'Amérique du Sud sont différents de ceux de l'Afrique. Quand les animaux ont migré de l'Afrique à l'Amérique du Sud, ils ont rencontré des conditions différentes et ont réagi en conséquence.

Les considérations de Buffon sur ces questions ne furent pas des plus cohérentes. Alors que les espèces du Nouveau Monde devaient avoir changé au cours de leur émigration de l'Ancien, ou après, les espèces de l'Ancien Monde semblent avoir été créées, la plupart à la manière de Linné, si ce n'est toutes ensemble sur une île tropicale montagneuse.

Le raisonnement de Buffon sur ces questions est intéressant. Il part de l'idée que les conditions physiques de l'Afrique sont semblables à celles de l'Amérique du Sud (les deux régions sont situées sous les tropiques et de grandes étendues dans chaque sont couvertes de forêt pluvieuse). Par conséquent, il peut s'attendre à ce que les mêmes espèces d'organismes soient présentes dans les deux régions. Il étudie les faits sur la question, et découvre qu'aucune espèce n'est commune aux deux régions. Il en conclut donc que *certaines* conditions doivent, après tout, être différentes. Si les conditions physiques ne sont pas si différentes, alors, et bien... peut-être que des sources de nourriture différentes sont responsables. Buffon a découvert ce qu'il aurait pu analyser comme une réfutation de l'explication de Linné. Pourtant, au lieu de rejeter cette explication, il l'a modifiée pour y introduire l'idée que les organismes pourraient changer, ou évoluer en des espèces nouvelles et différentes, en se déplaçant ou en migrant, à partir de leur foyer, ou centre d'origine, vers d'autres lieux.

La modification de Buffon est un exemple de l'adoption d'une proposition ad hoc qui protège une théorie de la réfutation — dans ce cas précis l'explication centre d'origine/dispersion de Linné. Pour toute personne familière avec l'histoire subséquente de la biogéographie, la modification de Buffon — l'idée que les organismes pourraient changer en se répandant dans des régions où les conditions sont différentes de celles de leur pays natal — est très familière. Elle a imprégné la biogéographie pendant une période d'environ 100 ans, de la publication de l'*Origine des espèces* de Darwin en 1859 jusqu'aux années 1960. Les auteurs de cette période ont souvent attribué cette idée à l'originalité de Darwin. Ainsi Mayr écrit que :

lorsque le jeune Darwin embarqua à bord du *Beagle* en 1831, il tenait pour acquis que les flores et les faunes de toutes les régions étaient les « produits » de ces régions et que les faunes devaient leurs caractéristiques à l'environnement physique local. Mais ce qu'il découvrit, et il ne se lassa jamais de le souligner, était totalement en contradiction avec ses préconceptions. Par exemple : « Si nous comparons, dans l'hémisphère austral, de grandes étendues de pays en Australie, dans l'Afrique australe et dans l'ouest de l'Amérique du Sud, entre les 25° et 35° degrés de latitude, nous y trouvons des points très semblables par toutes leurs conditions; il ne serait cependant pas possible de trouver trois faunes et trois flores plus dissemblables. » (1965b, 473; Darwin 1859: 347).

Et Mayr de conclure :

Ces observations, et d'autres présentement discutées, détruisirent pour Darwin l'idée, très répandue depuis Buffon et avant, que la flore et la faune sont « le produit d'un pays » ou, comme l'on pourrait dire aujourd'hui, que les facteurs de l'environnement physique déterminent la composition des faunes et des flores. (Mayr, 1965b: 473)

Il y a là une difficulté dans l'interprétation que donne Mayr de l'histoire de ces idées. La comparaison entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, par exemple, était déjà ancienne dans les années 1830. James Prichard, en 1836, affirmait ce qui suit :

Il serait facile de découvrir des districts, situés respectivement en Amérique du Nord et en Europe, ou en Amérique, Afrique, et Asie équinoxiales, dans lesquelles les mêmes conditions physiques existent, soit une température et une altitude parallèles, un sol similaire, et les mêmes degrés d'humidité dans l'atmosphère ; cependant les espèces de plantes dans ces différents districts seront bien loin d'être identiques. Les tribus végétales présenteront, dans chacun respectivement, des analogies de forme et de caractère général ; mais peu, sinon aucune, des mêmes espèces ne seront trouvées dans des localités ainsi séparées. (1836: 50)

Prichard citait un essai de A.-P. de Candolle, publié en 1820. Dans un livre paru quelques années avant celui de Prichard, et grâce auquel celui-ci apprit l'existence de l'essai de Candolle, Charles Lyell déclarait :

L'essai si remarquable de De Candolle sur la Géographie Botanique nous offre les résultats de ses propres recherches et de celles de Humboldt, de Brown et de plusieurs autres botanistes célèbres, présentés de telle sorte, que les principaux phénomènes de la distribution des plantes s'y montrent liés aux causes auxquelles ils peuvent être principalement attribués. « Il ne serait peut-être pas difficile, observe cet auteur, de trouver deux points dans les États-Unis et l'Europe, ou dans l'Amérique et l'Afrique équinoxiale, qui présentent toutes les mêmes circonstances, savoir, une même température, une même hauteur, un même sol, une dose égale d'humidité ; cependant presque tous, *peut-être tous* les végétaux, seraient différents dans ces deux localités semblables. On pourrait bien trouver une certaine analogie d'aspect et même de structure entre les plantes de ces deux localités supposées, mais ce seraient en général des espèces différentes. Il semble donc que d'autres circonstances que celles qui déterminent aujourd'hui les *stations* ont influé sur les *habitations* ». (Lyell, 1832: 68)

Ces citations de Prichard et de Lyell — en fin de compte de Candolle — montrent que Darwin répétait un thème qui avait été énoncé et répété pendant les 40 ans qui avaient précédé 1859. L'histoire de cette période est par conséquent de quelque intérêt pour quiconque espérant comprendre l'histoire subséquente de la biogéographie ou, en fait, les idées de cette discipline, même telles qu'elles ont persisté jusqu'à des temps récents.

La clé de la période entre Buffon et Darwin — en fait la clé de l'histoire subséquente de la biogéographie — est l'essai de Candolle de 1820. Il résume, en des termes très lucides, ce qui était alors connu de la géographie des plantes, et il pose un problème qui est resté immergé et non résolu pendant les 150 années suivantes. L'essai de Candolle est divisé en trois parties : (1) l'influence des éléments externes, (2) la relation entre les éléments externes et l'étude des stations et (3) l'étude des habitations. Candolle envisage cinq éléments externes et leurs effets sur les plantes : température, lumière, eau, sol et atmosphère. En ce qui concerne les stations et les habitations, Candolle affirme :

On exprime par le terme de *station*, la nature spéciale de la localité dans laquelle chaque espèce a coutume de croître, et par celui d'*habitation*, l'indication générale du pays où elle croît naturellement. Le terme de

station est essentiellement relatif au climat, au terrain d'un lieu donné ; celui d'habitation est plus relatif aux circonstances géographiques et même géologiques. La station de la salicorne est dans les marais salés, celle de la renoucle aquatique est dans les eaux douces et stagnantes ; l'habitation de ces deux plantes est en Europe, celle du tulipier dans l'Amérique septentrionale. L'étude des stations est, pour ainsi dire, la topographie, et celle des habitations la géographie botanique. (Candolle, 1820: 383)

L'usage moderne n'est pas familier des termes de « stations » et « d'habitations ». Dans cette combinaison Candolle les utilisait pour la première fois. Son usage fut suivi par Lyell, mais pas par Darwin. Alfred Wallace (1823-1913) a utilisé les termes, mais a abrégé « habitation » en « habitat », qui est entendu aujourd'hui en un sens différent — celui du terme « station » de Candolle. Malgré tout, les termes, tels qu'utilisés par Candolle, ont des équivalents modernes : la biogéographie écologique et historique. La biogéographie écologique est l'étude des stations (la « topographie botanique » de Candolle) ; la biogéographie historique est l'étude des habitations (la « botanique géographique » de Candolle). Candolle considérait que « la confusion de ces deux classes d'idées est l'une des causes qui ont le plus retardé la science et l'ont empêché d'acquérir l'exactitude » (*ibid.*). Pour toute personne familière de la littérature biogéographique du vingtième siècle, les mots de Candolle sont provocateurs. Si la distinction entre biogéographie écologique et historique a été faite si clairement il y a si longtemps, comment se fait-il qu'elles ont été subséquemment et si souvent confondues ? Si l'on consulte un livre intitulé « Biogéographie », même d'une date très récente, on ne sait pas trop à quoi s'attendre, mais il est assez facile de préciser les extrêmes : écologie pure, biogéographie (historique) pure, ou un mélange des deux dans une proportion quelconque. Et quelle que soit la nature du livre, son auteur croit volontiers que la matière de son sujet explique tout ce qui vaut la peine d'être expliqué sur la distribution des organismes.

La distinction entre stations et habitations était importante pour Candolle, parce qu'il pensait que ces deux classes de faits (écologiques-topographiques et historiques-géographiques) se rapportaient à deux classes différentes de causes : « les stations tiennent uniquement à des causes physiques agissant actuellement, et que les habitations pourroient bien avoir été en partie déterminées par des causes géologiques qui n'existent plus aujourd'hui » (Candolle, 1820: 413).

Pour apprécier l'intérêt de Candolle pour les « causes géologiques », il faut d'abord comprendre ce que Candolle croyait avoir été causé. Quelle était sa vision du monde ? D'une manière intéressante, Candolle n'a jamais voyagé bien au-delà de la France, bien qu'il ait exploré en grand détail les plantes de ce pays, poussant dans leurs localités natives ; par conséquent, ses idées sur le monde dépendaient en partie de ses propres études sur des spécimens venus d'ailleurs et apportés en Europe, et sur les rapports des explorateurs et des collecteurs — dont beaucoup avaient été inspirés par la comparaison des mammifères tropicaux de Buffon. Alexandre Humboldt (1816) rapporte :

Ces recherches sur la loi de la distribution des formes conduisent naturellement à la question de savoir s'il existe des plantes communes aux deux continents ; question qui inspire d'autant plus d'intérêt, qu'elle tient immédiatement à un des problèmes les plus importants de la zoonomie. On sait depuis long-temps, et c'est un des plus beaux résultats de la *géographie des animaux*, qu'aucun quadrupède, aucun oiseau terrestre, et, à ce qui paraît d'après les belles recherches de M. Latreille, presque aucun insecte n'est commun aux régions équatoriales des deux Mondes. M. Cuvier s'est convaincu, par des recherches exactes, que cette règle s'applique même aux reptiles. [...]

Quant aux plantes phanérogames (à l'exception du rhizophora, de l'avicennia et de quelques autres plantes littorales), la loi de Buffon paraît exacte pour les espèces munies de deux cotylédons. [...]

En général, dans la partie de l'Amérique située entre les tropiques, les plantes monocotylédones seules, et parmi celles-ci presque seulement les cypéracées et les graminées, sont communes aux deux mondes. Ces deux familles font exception à la loi générale que nous examinons ici, loi qui est si importante pour l'histoire des catastrophes de notre planète, et d'après laquelle les êtres organisés des régions équinoxiales diffèrent essentiellement dans les deux continents. (Humboldt, 1816: 234)

Pierre Latreille rapporte :

La totalité, ou un très-grand nombre des arachnides et des insectes qui ont pour patrie des contrées dont la température et le sol sont les mêmes, mais séparées par de très-grands espaces, est composée, en général, d'espèces différentes [...]. La plupart des mêmes animaux diffèrent encore spécifiquement, lorsque les pays, où ils font leurs séjours, ayant identité de sol et de température, sont séparés entre eux, n'importe les différences en latitude, par des barrières naturelles, interrompant les communications de ces animaux, ou les rendant très-difficiles [...]. Dès lors les arachnides, les insectes, les reptiles même, de l'Amérique, de la Nouvelle-Hollande, ne peuvent être confondus avec les animaux des mêmes classes qui habitent l'ancien continent. (Latreille, 1817: 43)

Ces travaux indiquent que des chercheurs tels que Humboldt et Latreille étaient inspirés par, et répétaient essentiellement, « l'expérience » précoce de Buffon sur les mammifères tropicaux, et obtenaient les mêmes résultats. La lecture de leurs travaux, même à cette époque tardive, suggère qu'ils ressentaient que l'on était en train de découvrir lentement un principe de grande généralité. Humboldt se référait à « la loi de distribution des formes » et, encore, à « la loi de Buffon », ce par quoi il voulait simplement dire que les organismes tropicaux étaient différents sur les deux continents. Cette « loi » aurait-elle pu être interprétée comme un falsifiant de l'explication de Linné ? Et si oui, quel élément particulier de l'explication aurait-elle falsifiée ? Rien de plus qu'une tentative de réponse ne peut être suggérée ici, fondée sur la supposition que l'idée inhérente à l'explication de Linné est que le biote du monde entier forme un système unique, dont l'histoire date d'un seul centre d'origine pour toutes les espèces. « L'expérience » précoce de Buffon, si son résultat avait été vu comme

un falsifiant, aurait signifiée qu'il n'y avait pas un, mais *deux* systèmes biotiques apparemment indépendants, l'un dans l'Ancien Monde et l'autre dans le Nouveau, chacun ayant sa propre histoire. Bien que Buffon, en invoquant l'idée que les espèces changent au cours de leur dispersion, ait été capable de conserver l'explication de Linné sous une forme modifiée, les chercheurs qui lui ont succédé ont eu chacun une occasion supplémentaire de reconnaître le même falsifiant — représenté par les distributions des groupes qu'ils étudiaient.

C'est Candolle qui a reconnu assez clairement qu'une vue radicalement nouvelle du monde était en train de se former, et sa façon de l'exprimer surpasse de loin par sa généralité les comparaisons répétées entre l'Afrique et l'Amérique du Sud. Il écrit :

De l'ensemble de ces faits on peut donc déduire qu'il existe des *régions botaniques* : je désigne sous ce nom des espaces quelconques qui, si l'on fait exception des espèces introduites, offrent un certain nombre de plantes qui leur sont particulières et qu'on pourroit nommer véritablement *aborigènes*. (Candolle, 1820: 410)

Par « régions botaniques » Candolle ne voulait pas seulement dire l'Afrique et l'Amérique du Sud, mais bien d'autres encore. Chacune des régions qu'il reconnaissait portait avec elle implicitement une histoire longue et indépendante. En bref, il n'y avait pas un système unique pour les biotes du monde, ni deux, mais beaucoup plus — ce que l'on appellerait aujourd'hui les « aires d'endémisme », dans lesquelles on s'attendrait à trouver des espèces de plantes et d'animaux présentes à l'état indigène nulle part ailleurs sur terre. Après avoir dit que ses déterminations de « régions botaniques » étaient encore incomplètes, Candolle énuméra vingt de ces régions, et ajouta que toute île assez isolée d'un continent pour avoir sa propre flore représenterait, effectivement, une autre région botanique. Sa liste comprend :

(1) La région hyperboréenne [...]; (2) la région européenne [...]; (3) la région sibérienne [...]; (4) la région méditerranéenne [...]; (5) la région orientale [...]; (6) l'Inde avec son archipel; (7) la Chine, la Cochinchine et le Japon; (8) la Nouvelle-Hollande; (9) le cap de Bonne-Espérance [...]; (10) l'Abyssinie, la Nubie et les côtes du Mosambique [...]; (11) les environs du Congo, du Sénégal et du Niger [...]; (12) les îles Canaries [...]; (13) les Etats-Unis de l'Amérique septentrionale; (14) la côte ouest de l'Amérique boréale tempérée; (15) les Antilles; (16) le Mexique; (17) la partie de l'Amérique méridionale située entre les tropiques; (18) le Chili; (19) le Brésil austral et Buénos-Ayrès; (20) les terres Magellaniques. (Candolle 1820 : 411). (Candolle, 1820: 411)

La liste des régions botaniques de Candolle est remarquable, venant comme elle le fit à une époque où les autres chercheurs se concentraient sur l'Afrique et l'Amérique du Sud. Cette liste est remarquable aussi parce que ses régions sont immédiatement reconnaissables, même aujourd'hui, comme de vraies aires d'endémisme pour les organismes terrestres, tant animaux que végétaux, et même aussi bien pour les organismes aquatiques et marins.

La pertinence de la liste de Candolle fut, peut-être, la plus clairement perçue par Charles Lyell (1797-1875), qui eût l'occasion de rendre visite à Candolle en Suisse vers la fin des années 1820. En 1832, Lyell écrivait :

De Candolle a compté vingt grandes régions botaniques habitées par des plantes indigènes ou aborigènes ; et quoi qu'un assez grand nombre de ces régions renferment des espèces qui soient communes à plusieurs autres, et même quelquefois à des districts fort éloignés, les lignes de démarcation qui les séparent n'en sont pas moins, en général, remarquablement bien déterminées. Il n'est pas probable non plus que la base sur laquelle ces idées générales reposent sera jamais ébranlée d'une manière sensible, puisque déjà elles ont été confirmées par l'examen de soixante-dix ou de quatre-vingt mille espèces de plantes. (Lyell, 1832: 71)

Bien entendu, ces régions botaniques sont les « habitations » de Candolle. En tant qu'énoncé sur la nature du monde, les régions mènent directement à une implication, ou à une attente, très différente de celle fondée sur l'explication de Linné (différentes régions géographiques de la terre devraient être peuplées des *mêmes* espèces dans la limite où les différentes régions ont les mêmes conditions physiques). Au lieu de s'attendre à trouver les mêmes espèces dans les régions soumises aux mêmes conditions physiques, on devrait s'attendre à rencontrer des espèces différentes dans des régions botaniques différentes — même dans des régions ayant les mêmes conditions physiques. On s'attendrait à ce que les sommets de Sibérie aient des espèces de plantes différentes de celles des sommets de toute autre région — même si les conditions physiques étaient les mêmes dans les deux régions.

Parce que la liste des régions de Candolle impliquait une attente différente, en fait contradictoire, elle exprimait une vision du monde radicalement différente de celle de Linné. Mais les vues de Candolle se sont développées à partir de celles de son prédécesseur. Cette croissance du savoir et cette transformation d'idées sur la nature du monde sont bien exprimées par Candolle :

Les premiers voyageurs croyaient toujours retrouver dans les pays lointains les plantes de leur patrie, et se plaisaient à leur en donner les noms. Dès qu'ils en ont rapporté des échantillons en Europe, l'illusion s'est dissipée pour le plus grand nombre : lorsque la vue des échantillons secs a laissé encore des doutes, la culture dans les jardins a contribué à les lever, et il reste aujourd'hui [...] un bien petit nombre d'espèces [...] communes à des continents divers. (Candolle, 1820: 403)

Le point de vue de Candolle sur ces questions était si clair qu'il déclarait avec assurance :

Les botanistes savent qu'en général les plantes de ces vingt régions sont différentes les unes des autres, de sorte que, lorsqu'on trouve dans les écrits des voyageurs des plantes de l'une de ces régions qu'on dit avoir été retrouvées dans une autre, on doit, avant d'admettre cette proposition, étudier les échantillons venus des deux pays avec un soin tout particulier. (Candolle, 1820: 413)

Une autre différence entre Candolle et ses prédécesseurs concerne les espèces cosmopolites — ce « très petit nombre d'espèces communes à des régions différentes ». De telles espèces cosmopolites ont été acceptées, et même espérées, sous l'explication de Linné. Buffon, Humboldt, Latreille et d'autres les ont cherchées, mais ne les ont pas trouvées. A la lumière des vues de Candolle, elles sont devenues des exceptions à la règle — à ce que Humboldt avait appelé « la loi de Buffon » — telle que Candolle en a étendu l'application non plus à deux régions seulement (l'Afrique et l'Amérique du Sud), mais à vingt ou plus, comprenant toutes les parties du monde. La discussion de Candolle des espèces cosmopolites commence : « Avant d'attacher quelque degré d'importance à ce petit nombre d'espèces communes à des régions fort éloignées, il convient d'examiner quels sont les divers moyens par lesquels les graines peuvent se transporter d'un pays dans un autre » (Candolle, 1820: 403).

Sa discussion concluait : « Si l'on réfléchit maintenant à l'action perpétuelle des quatre causes de transport de graines que je viens d'indiquer, les eaux, les vents, les animaux et l'homme, on trouvera, je pense, qu'elles sont bien suffisantes pour expliquer ce petit nombre de végétaux qu'on retrouve semblables dans des continents divers » (Candolle, 1820: 410). La discussion de Candolle sur les moyens par lesquels les graines ont pu se disperser est remarquable. D'abord, sa substance est sensiblement la même que celle de la discussion de Linné sur le même sujet. Mais alors que Linné croyait que la dispersion à partir du « Paradis » explique *toutes* les répartitions actuelles des organismes, Candolle croyait que la dispersion d'une région à une autre n'explique seulement qu'*une petite fraction* — le petit nombre, mais anormal, d'espèces de plantes qui sont les mêmes dans différentes régions. Ensuite, la discussion de Candolle contraste avec celle de Buffon. Pour Buffon, la dispersion des organismes leur permet de coloniser de nouvelles régions avec des conditions différentes et, par conséquent, crée la possibilité qu'ils se changent, ou évoluent, en espèces différentes. Pour Buffon, la dispersion explique pourquoi il y a des espèces *différentes* dans des régions différentes ; pour Linné et Candolle, la dispersion explique pourquoi il y a les *mêmes* espèces dans des régions différentes.

Que peut-on dire pour évaluer ces visions différentes de la dispersion des organismes et de ce qu'elle signifie ? La réponse à cette question n'est pas intéressante simplement par ce qu'elle pourrait dire sur une période lointaine de l'histoire de la biogéographie — la période de Buffon à Darwin. La réponse sera également intéressante par ce qu'elle dit sur la période de Darwin au présent. On verra ci-dessous pourquoi il en est ainsi. Pour l'instant, il est suffisant de se concentrer sur les idées de ces trois naturalistes anciens, et de tenter de former un jugement sur la signification et l'importance de leurs idées à leurs propres époques.

Le sens de toute la discussion semble analysé au mieux par rapport à deux visions alternatives du monde : l'une, partagée par Linné et Buffon, que toutes les espèces ont une histoire que l'on peut retracer jusqu'à un centre d'origine (le « Paradis » de Linné ou « l'Ancien Monde » de Buffon), à partir duquel les espèces se sont dispersées pour coloniser d'autres régions ;

l'autre, soutenue par Candolle, selon laquelle chaque espèce a une histoire que l'on peut retracer jusqu'à une région parmi de nombreuses autres, où les espèces ont été confinées par des barrières qui étaient généralement efficaces dans l'empêchement de la dispersion.

Le point de vue de Candolle était fondé sur la connaissance des distributions de nombreuses espèces de plantes, et, évidemment, sur ce qu'il savait aussi sur la distribution des animaux. Ce savoir a dû lui sembler suffisant pour réfuter l'ancienne idée d'un centre d'origine unique. Une fois qu'il eut accepté l'alternative, de nombreuses régions différentes, chacune avec son histoire indépendante, Candolle n'avait pas besoin d'invoquer la dispersion pour expliquer les nombreuses régions différentes, mais seulement pour expliquer le petit nombre d'espèces communes à des régions différentes.

Il y a une similitude entre les trois points de vue : que la dispersion explique tout ce qui semble contredire l'idée fondamentale soutenue par chacun des auteurs. Pour Linné, l'idée fondamentale était la petite île ; pour lui, la contradiction apparente était fournie par la large répartition de beaucoup d'espèces. Qu'est-ce qui expliquait cette anomalie ? La *dispersion* à partir du « Paradis ». Pour Buffon, l'idée fondamentale découlait de la précédente : des régions avec des conditions physiques semblables devraient posséder les mêmes espèces ; pour lui, la contradiction apparente était fournie par les mammifères tropicaux — des espèces différentes dans des environnements similaires. Qu'est-ce qui expliquait cette anomalie apparente ? L'évolution apparaissant comme un produit de la *dispersion* de l'Ancien Monde vers le Nouveau. Pour Candolle, l'idée fondamentale était l'existence de nombreuses régions, chacune avec sa propre flore indigène ; pour lui, la contradiction apparente était fournie par les espèces communes à différentes régions. Quelle était l'explication de cette apparente anomalie ? La *dispersion* des espèces d'une région à une autre.

Comment ces différents points de vue pourraient être évalués ? Il semble n'y avoir que deux possibilités : soit évaluer la vérité de l'idée fondamentale de chaque vue, soit évaluer leurs implications. Parmi leurs implications figurent les différents rôles de la dispersion, tels qu'ils ont été conçus par les trois auteurs.

Une question possible cruciale pour une évaluation est : la liste des régions de Candolle réfute-t-elle la notion d'un centre d'origine unique pour toutes les espèces ? Il n'est pas sans intérêt de savoir qu'en 1838 Candolle ajoutait encore vingt régions à sa liste, faisant un total de 40. Il divisait quelques-unes de ses anciennes régions. Par exemple il remplaçait la région 17 (l'Amérique tropicale) par quatre nouvelles régions : Colombie, Pérou, Guyane et Amérique Centrale. La plupart de ses nouvelles régions, toutefois, étaient des îles telles que les Falklands, les Aléoutiennes, Juan Fernandez, Madère, les Açores, Madagascar, Zanzibar, Maurice, la Nouvelle-Zélande, la Nouvelle-Calédonie, les Sociétés, Tristan de Cunha, Sainte-Hélène et Hawaï. Les entités de sa liste révisée, comme la première, sont immédiatement reconnaissables *bona fide* comme des aires d'endémisme par tout critère moderne. Et cette liste révisée peut être

considérée comme l'énoncé définitif de Candolle sur le sujet. La liste révisée réfute-t-elle la notion d'un centre d'origine unique ?

On a discuté plus haut des possibilités pour la falsification de l'explication de Linné du centre d'origine unique. Il semblait y avoir peu de possibilités — au-delà de la conséquence que des régions géographiques différentes devraient être peuplées par les *mêmes* espèces, dans la mesure où les différentes régions ont les mêmes conditions physiques. Cette attente, sans aucun doute, a été réfutée par Candolle, si ce n'est auparavant par Buffon et ceux des chercheurs qui l'ont suivi en comparant Afrique et Amérique du Sud.

Charles Lyell, qui commenta cette situation, était prêt à donner à Buffon le crédit d'avoir accompli l'exploit tout entier :

Bien qu'en se livrant à des considérations philosophiques, on puisse s'attendre, comme le fait observer Buffon, à ce que la même température — toutes les autres circonstances étant d'ailleurs identiques — donne lieu, en différentes parties du globe, à la production des mêmes êtres, soit dans le règne animal, soit dans le règne végétal, il est pourtant incontestable que lorsque l'Amérique fut découverte, ses quadrupèdes indigènes étaient tous dissemblables de ceux que l'on connaissait dans l'Ancien Monde. [...] Ces phénomènes, quoique peu nombreux relativement à l'ensemble de la création animée, étaient d'une nature si positive et si frappante, que le grand naturaliste Français y entrevit le résultat d'une loi générale dans la distribution géographique des êtres organisés, — la limitation de groupes d'espèces distinctes à des régions séparées du reste du globe par des barrières naturelles. (Lyell, 1832: 87)

Lyell donne ici trop de crédit à Buffon. Son résumé de ce qu'il nomme « la loi générale de Buffon sur la répartition géographique des êtres organiques » est néanmoins clair et succinct, même si, en tant que généralisation, il vaut mieux l'attribuer à Candolle et à Lyell lui-même.

En lisant cette ancienne littérature biogéographique, on est tenté d'y voir une progression, et un réel progrès du savoir, du point de vue plutôt pieux et naïf de Linné, à travers les investigations précoces de Buffon, jusqu'aux vastes récapitulations de Candolle et de Lyell. Si le sens de cette histoire ancienne est l'atteinte graduelle d'une nouvelle vision du monde, la vision ne peut être seulement que le monde est divisé en un certain nombre d'aires d'endémisme — les régions de Candolle.

Quelle qu'ait été la vision du monde qu'avaient ces auteurs anciens, tous reconnaissent que le présent état du monde résultait d'un processus de développement historique, qui pour Linné et Buffon, impliquait des changements géographiques massifs dus à l'émergence des continents. Venant après les autres auteurs anciens, Candolle était dans la meilleure position pour estimer la nature des processus de développement historiques. Cependant Candolle fut incapable de décider si les espèces changeaient vraiment sous l'influence de l'environnement, comme l'avait suggéré Buffon ; si de nouvelles espèces pouvaient apparaître par hybridation ; ou si elles étaient plus ou moins permanentes. Il croyait en tout cas que les régions

— ses « habitations » — ne pouvaient être expliquées par des facteurs externes seuls. Il écrivait :

J'ai cherché à prouver jusqu'ici que les habitations considérées dans leur ensemble paroissent déterminées par la température. Sans doute, il faut combiner avec elle les considérations déduites des stations ; car il est clair que, plus un pays sera sablonneux, plus on y trouvera des plantes des sables, etc. Mais, lors même que l'on donne à ces causes toute la latitude qu'on peut leur attribuer, peut-on parvenir à rendre complètement raison des faits les mieux connus ? C'est ce dont je doute, et ce qui exige une nouvelle discussion. (Candolle, 1820: 402)

Malheureusement, sa « nouvelle discussion » ne conduisait pas bien au-delà de l'idée que des causes géologiques inconnues étaient, au moins en partie, responsables, et que les espèces paraissaient posséder quelque chose d'une nature permanente. Il conclut sa discussion :

Je vois donc qu'il existe, dans les êtres organisés, des différences permanentes qui ne peuvent être rapportées à aucune des causes actuelles de variations ; ce sont ces différences qui constituent les espèces : ces espèces sont distribuées sur le globe en partie d'après des lois qu'on peut immédiatement déduire de la combinaison des lois connues de la physiologie et de la physique, en partie d'après les lois qui paroissent tenir à l'origine des choses et qui nous sont inconnues. Tel est, en résumé, le point où la géographie botanique est obligée de s'arrêter. (Candolle, 1820: 419)

La période de Buffon à Candolle — en gros 1750-1850 — a été l'âge d'or des accomplissements français en systématique et en biogéographie, qui ont bénéficié des activités colonialistes de cette nation durant cette époque. On explorait de nouvelles régions du globe pour les trésors et les ressources. Pour favoriser ces entreprises, on encourageait les savants à récolter et à étudier des spécimens de plantes, d'animaux et de minéraux, dans l'espoir que cette connaissance de mondes nouveaux aiderait à l'exploitation future de leurs ressources. Par conséquent, les spécimens en provenance de régions reculées tendaient donc à s'accumuler à Paris, et dans d'autres capitales européennes, où ils formèrent les débuts de grands musées, et en particulier l'actuel Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Beaucoup de connaissances nouvelles, en effet, furent acquises pendant cette période, et le monde naturel commença à émerger dans les grands traits de sa pleine complexité dans la compréhension humaine, qui ainsi bénéficia des ambitions, par ailleurs douteuses, dissimulées derrière l'entreprise colonialiste. La science française, cependant, n'était pas destinée à poursuivre dans sa position dominante, du moins pas dans le domaine de l'histoire naturelle. Les raisons qui se trouvent derrière la grandeur et le déclin des activités scientifiques des nations sont multiples et sujettes à des interprétations diverses — un sujet bien trop complexe pour être considéré ici. Il est suffisant de noter que les premiers développements de la biogéographie ont été un monopole virtuel de la culture et de l'esprit d'entreprise français. Par voie de conséquence, beaucoup des publications de cette époque étaient en français, l'une des premières langues modernes à remplacer le latin comme instrument du

discours scientifique et érudit — l'exemple principal, peut-être, étant le traité en multiples volumes de Buffon, *Histoire naturelle*, publié durant la période 1749-1804. Plusieurs des premières publications françaises, ainsi que les opportuns rapports des activités de leurs académies scientifiques, furent traduits dans d'autres langues européennes, surtout l'allemand et l'anglais, et n'ont pu manquer de donner dans ces pays une impulsion au progrès scientifique, à leur propre niveau national, mené et publié dans la langue vivante du pays où les chercheurs vivaient et travaillaient.

Quelles qu'en aient été les raisons, l'activité dans les domaines de la systématique et de la biogéographie déclina en France mais s'intensifia en Grande-Bretagne au cours de la deuxième moitié du dix-neuvième siècle. Pour toute personne native du monde anglophone même des temps récents, les figures scientifiques de cette période prenaient des proportions impressionnantes, et la série de leurs noms semblait ne se terminer jamais. Lyell, Murchinson, Owen, Darwin, Hooker, Wallace, Bates et Huxley sont des noms qui ont continué longtemps d'attirer l'intérêt, l'imagination et l'émulation, et d'influencer les vies, les pensées et les activités.

La plupart de l'attention, bien sûr, s'est portée sur Darwin en conséquence de son livre, *De l'origine des espèces*, qui fit sans aucun doute beaucoup pour attirer l'attention, à tout le moins du monde anglophone, sur des sujets se rapportant à la systématique et à la biogéographie — sujets qui semblaient être éclairés par les écrits de Darwin sur l'évolution par les moyens de sélection naturelle. Cependant, c'est bien souvent que le tourbillon d'enthousiasme qui entoure et suit les exploits des héros d'une nation ou d'une culture obscurcit en même temps ceux des autres. Au sein du monde anglophone, il y a eu une tendance, bien trop palpable, chez les commentateurs, les éducateurs et les historiens, comme chez les scientifiques, dans le domaine de la biologie, de dater les débuts de leur science de l'année 1859, dans la croyance que, d'une certaine façon, tout ce qui était valable dans les ères précédant Darwin était soit sous-entendu, soit inclus dans ses écrits et ceux de ses successeurs. Beaucoup trop ont soutenu avec bien trop de persuasion que Darwin et les découvertes qui l'ont suivi ont résolu tout problème qui aurait pu subsister en raison des activités plus anciennes de Linné, de Buffon et de Candolle.

Le darwinisme et le néo-darwinisme, en tant que forces historiques, sont beaucoup trop complexes pour être traités ici, sauf à noter qu'il y a des gens qui proclament que, même 100 ans après, il y a encore des bénéfices à tirer en poursuivant la « révolution darwinienne » en biologie (Mayr, 1972). Un autre élément important ici est peut-être l'attitude de la seule personne qui, plus qu'aucune autre, fut responsable de la mise à feu et de la poursuite de quelque « révolution » darwinienne qu'il puisse y avoir — s'il y en eût réellement une. En 1858, l'année précédant la publication de *l'Origine*, Thomas Huxley révélait ce qu'il attendait des événements à venir :

L'impulsion de Wallace semble avoir poussé sérieusement Darwin, et je suis réjoui d'entendre que nous allons pouvoir connaître ses idées dans leur intégralité, enfin. Je m'attends à ce qu'une grande révolution se produise.

Soyez-en certains, en histoire naturelle, comme en tout autre chose, quand l'esprit anglais est entièrement déterminé à comprendre quelque chose, il le fera mieux que quiconque. Je crois fermement en la venue d'une époque anglaise dans la science et dans l'art, qui surpassera celle d'Auguste (qui, soit dit en passant, n'a ni science ni art en notre sens, mais vous savez ce que je veux dire). (Huxley, 1900: 171)

Cette citation de Huxley est révélatrice, et sa perspicacité sur le mouvement de l'histoire était correcte dans son ensemble. Le projecteur allait maintenant se braquer sur la Grande-Bretagne.

DISTRIBUTION

La biogéographie, comme sujet de discours ou de discussion, est en un sens comme la religion : les deux sujets se prêtent à un traitement toujours plus compliqué dans l'abstrait, qui est susceptible de relever du miracle, mais qui est susceptible de s'effondrer dans la confrontation avec des faits concrets du vivant. Il est bon ici de s'arrêter brièvement pour considérer certains faits caractéristiques de la distribution des organismes, sinon des religions. En effet, comment les organismes sont-ils distribués ?

Considérons d'abord la distribution d'une seule espèce, qui aurait pu être observée dans diverses localités, comme l'étoile de mer *Solaster endeca*, connues de collections disparates de l'Atlantique Nord, du Pacifique Nord, et des Océans Arctiques (figure 6.1). Dans ce cas, la présence de l'espèce pourrait être attendue dans au moins certaines des régions intermédiaires de ces océans, et, en fait, sa distribution pourrait être continue à travers les océans de l'hémisphère nord.

Considérons ensuite la distribution du Hibou grand-duc, *Bubo bubo* (figure 6.2). Les localités exactes ne sont pas représentées par des points (comme dans la figure 6.1), mais l'étendue entière de l'espèce est représentée par des aires grisées sur la carte. Quelques petites régions, en Suède, la péninsule arabique, et l'archipel japonais, indiquent des populations qui pourraient être isolées de la principale par des régions intermédiaires d'habitat défavorable — régions au sein desquelles les Hiboux grand-duc ne pourraient simplement pas survivre même s'ils y étaient transportés.

Considérons enfin, la distribution du concombre de mer, *Holothuria atra*, connu de maints endroits à travers les mers chaudes du monde (figure 6.3). Ces trois exemples montrent que les distributions d'espèces uniques varient considérablement les unes des autres, dans leur étendue et dans les régions du monde qu'elles occupent. On ne pourrait pas dire bien plus de l'une ou de toutes, sauf l'évidence : que les organismes sont présents où ils peuvent survivre et se reproduire en accord avec leurs besoins environnementaux particuliers. On ne trouve pas, pas plus qu'on ne s'attendrait à trouver, le concombre de mer vivant avec le Hibou grand-duc, ou l'un ou l'autre vivant avec l'étoile de mer.

Ce qui est vrai d'organismes uniques est vrai également pour des groupes

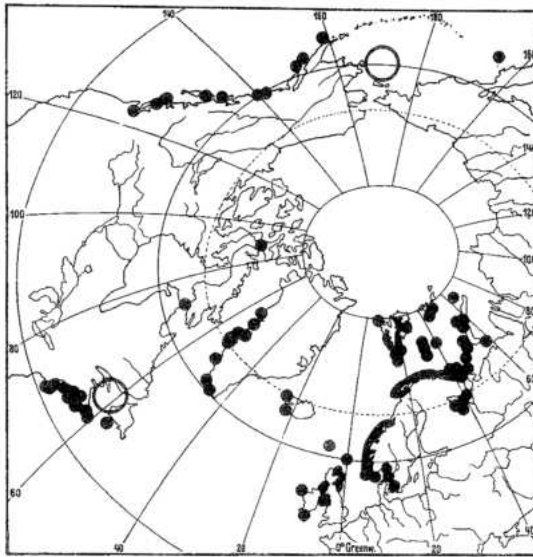


FIGURE 6.1. Distribution de l'étoile de mer, *Solaster endeca*. D'après S. Ekman (1935), Tiergeographie des Meeres (Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft), figure 145, p. 257.

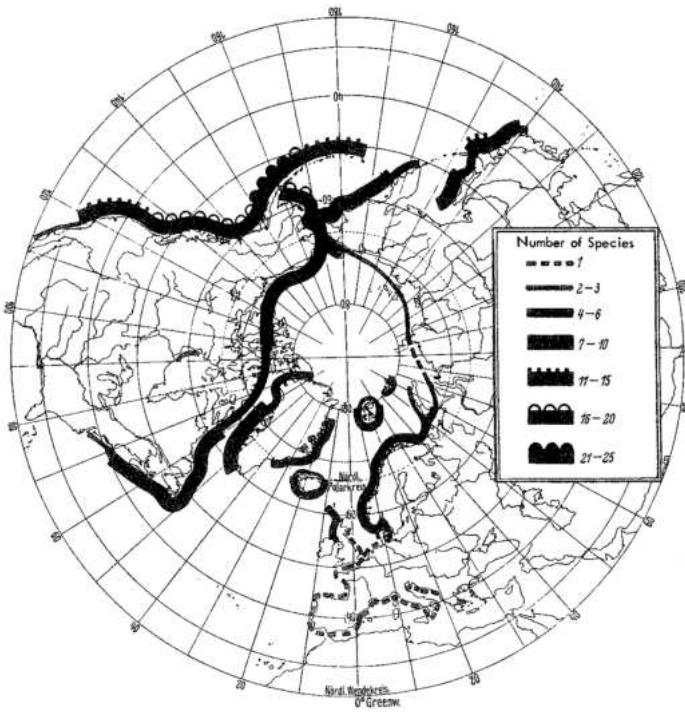


FIGURE 6.2. Distribution du genre de crevettes *Spirontocaris*. Adapté de Ekman (1935; voir la légende de la figure 6.1), figure 124, p. 224.



FIGURE 6.3. Distribution du Grand-duc d'Europe, *Bubo bubo*. D'après M. Fogden (1973), Fishing owls, eagle owls and the Snowy Owl *Nyctalea*, *Bubo*, *Nyctea*, figure de la page 73. Carte de Geographical Projects. Dans J. A. Burton, ed., *Owls of the World : Their Evolution, Structure and Ecology*, pp. 61-93 (New York : A and W Visual Library). Copyright © 1973, Eurobook Ltd. Avec l'autorisation de E. P. Dutton.

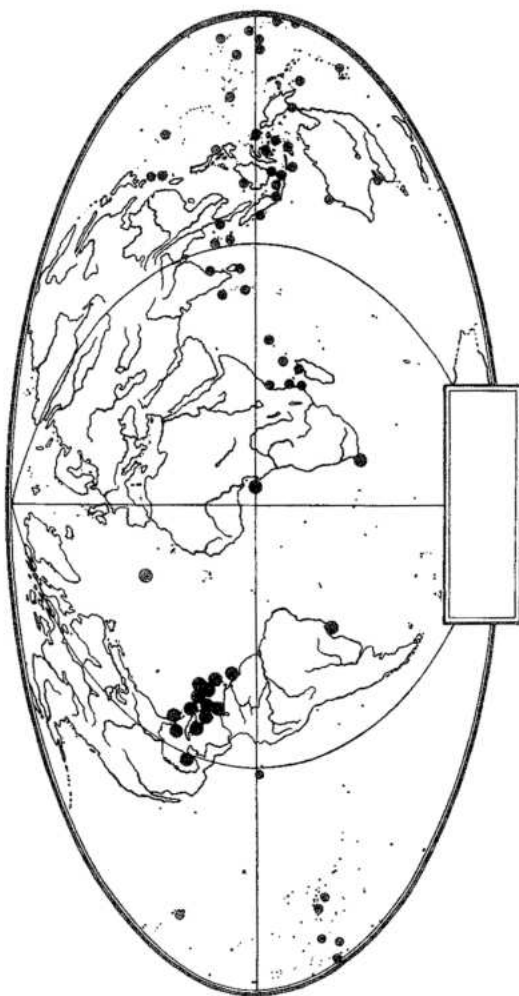


FIGURE 6.4. Distribution du concombre de mer, *Holothuria atra*. Adapté de Ekman (1935; voir la légende de la figure 6.1), figure 1, p. 8.

d'espèces. Considérons le genre des crevettes, *Spirontocaris*, avec environ 40 espèces, occupant à peu près la même aire que celle de l'étoile de mer, *Solaster endeca* (figure 6.4) ; la famille des loches, Cobitidae, avec environ 150 espèces, occupant à peu près plus, mais pas beaucoup plus, que l'aire du Hibou grand-duc, *Bubo* (figure 6.5) ; et, enfin, le genre des crabes violonistes, *Uca*, avec environ 60 espèces, occupant à peu près la même aire que celle du concombre de mer, *Holothuria atra* (figure 6.6). De nouveau, on ne peut pas dire bien plus que l'évidence au sujet de ces distributions additionnelles. Cela ne serait, bien sûr, pas une surprise de trouver des spécimens de *Spirontocaris* et de *Solaster* dans les mêmes localités ; ou des spécimens de *Cobitis* et de *Bubo* ; ou des spécimens d'*Holothuria* et d'*Uca*.

Les résumés distributionnels des espèces et des groupes sont acquis lentement, au fur et à mesure que les observations, les enregistrements, et les spécimens s'accumulent dans les collections, parfois sur une période d'une centaine d'années ou plus. Des distributions exactes n'étaient disponibles que pour très peu d'espèces, ou groupes, aux premiers jours de la biogéographie. Aujourd'hui, bien-sûr, il y en a plus, mais toujours assez peu en nombre absolu. Même quand toute l'information disponible est réunie, et projetée sur une carte, pour une seule espèce, ou groupe, le résultat a tendance à être une large aire de la géographie avec quelques points parsemés sur la surface. Aussi impressionnant que cela puisse paraître, un tel résumé est très souvent le mieux que l'on puisse ajouter, à moins, bien sûr, que des données supplémentaires soient collectées. Des données supplémentaire, cependant, ne peuvent jamais produire une parfaite exactitude, mais uniquement un résumé qui est relativement plus complet.

Ce qui est important n'est pas le degré de complétude per se, mais ce que les données, aussi maigres soient elles, suggèrent à propos de la distribution d'une certaine espèce ou groupe. Quelques points représentant des localités pour *Solaster endeca*, *Bubo bubo*, ou *Holothuria atra* pourraient être suffisants pour suggérer que la première est un organisme marin d'eaux froides de l'hémisphère nord ; le second, un organisme terrestre largement répandu en Eurasie ; et la troisième, un cosmopolite marin d'eaux chaudes. Ces concepts seraient essentiellement corrects, même s'ils avaient été initialement suggérés par très peu de données.

Comme dépeint par des diagrammes dans la littérature scientifique, les distributions sont, plus souvent que de coutume, représentées comme *concepts* plutôt que comme des résumés factuels aussi détaillés de localités exactement fourni. La figure 6.7, par exemple, montre un concept de distribution de l'omisco, *Percopsis omiscomaycus*, en Amérique du Nord (encadré), ainsi qu'un résumé assez détaillé des localités connues pour cette espèce dans l'état de l'Ohio. Mais même les nombreuses localités dans l'Ohio sont seulement plus ou moins exactes, selon la résolution de la carte, et seulement plus ou moins complètes. D'autres localités sans doute pourraient avoir été, ou pourraient être, trouvées si quelqu'un les avait cherchées.

Un facteur sous-tendant tous les résumés de distributions, et les rendant tous inexacts, est un aspect dynamique. Les distributions sont susceptibles



FIGURE 6.5. Distribution du poisson, *Percopsis omiscomaycus*, dans l'état de l'Ohio et (encadré) sa distribution en Amérique du Nord. Dans M. B. Trautman (1957), *The Fishes of Ohio*, carte 21, p. 464. Copyright © 1957, Ohio State University Press (Columbus). Tous droits réservés. Utilisé avec l'autorisation de l'auteur et de l'éditeur.

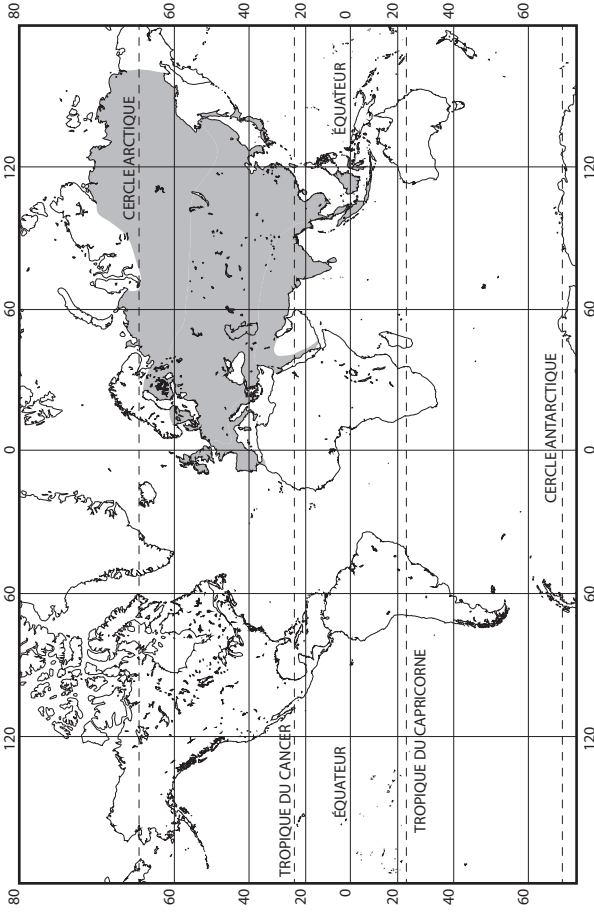


FIGURE 6.6. Distribution de la famille de poissons Cobitidae. Adapté de J. S. Nelson (1976), *Fishes of the World* (New York : Wiley), carte 21, p. 334.

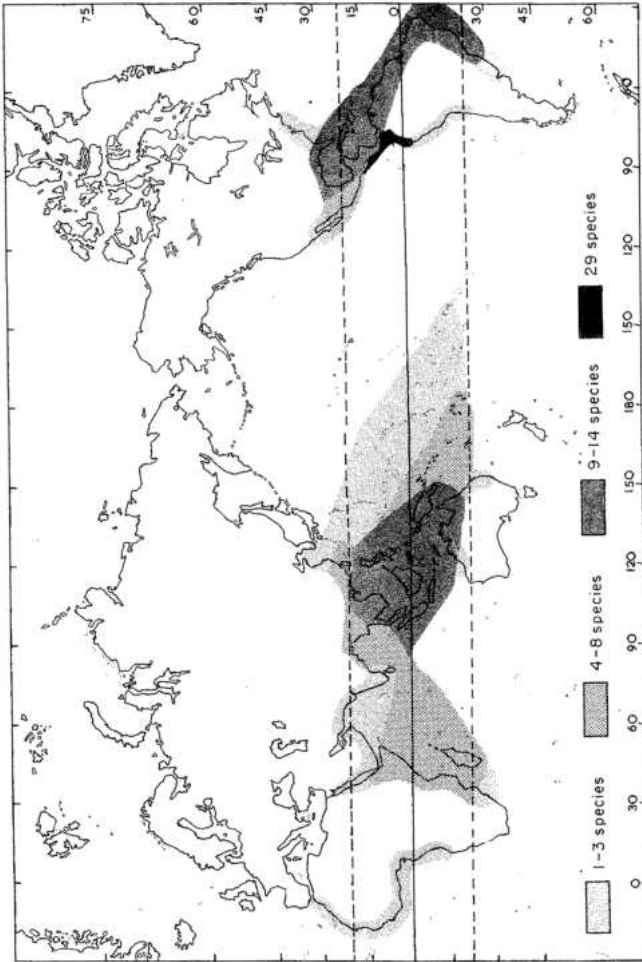


FIGURE 6.7. Distribution du genre de crabes *Uca*. D'après J. Crane (1973), Fiddler Crabs of the World : Ocypodidae : Genus *Uca*, carte 1, p. 411. Copyright © 1975, Princeton University Press. Reproduction avec l'autorisation de Princeton University Press.

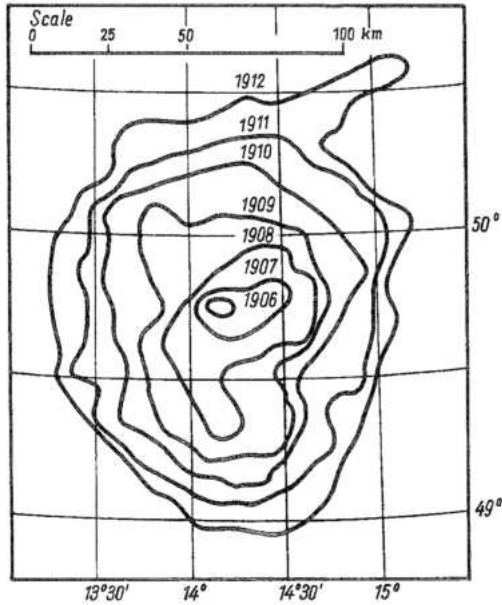


FIGURE 6.8. L'expansion du rat musqué, *Ondatra zibethica*, en Tchécoslovaquie, entre les années 1905 et 1912. D'après E. Nowak (1975), *The Range Expansion of Animals and Its Causes* (Washington, D.C. : Smithsonian Institution and National Science Foundation, TT 74-54005), figure 9, p. 33.

de changer avec le temps — même le temps durant lequel les données ont été collectées. Les localités de l'Ohio pour l'omisco, par exemple, ont été accumulées sur une période de 100 ans. La présente distribution de l'espèce dans l'Ohio pourrait n'être pas très exactement reflétée par les nombreuses localités enregistrées, simplement parce que les détails de la distribution pourraient avoir changés.

Les changements dans les distributions sont des phénomènes complexes impliquant de nombreux facteurs causaux, dont l'activité humaine n'est pas l'une des moindres, qui dans les quelques dernières centaines d'années a dramatiquement altéré les détails de la répartition des animaux et des végétaux, tout comme certains de ses aspects plus généraux. Les influences les plus dramatiques, peut-être, viennent de l'introduction humaine d'espèces dans des régions où elles ne sont pas natives. Un exemple est le Rat musqué, *Ondatra*, natif de l'Amérique du Nord, mais introduit en Europe plus tôt dans ce siècle. Son expansion en Tchécoslovaquie a été reportée, à partir d'une population initiale de cinq individus transportés en 1905 depuis l'Amérique du Nord jusqu'au village de Dobris près de Prague (figure 6.8). En 50 ans, des introductions subséquentes et l'expansion de son étendue ont causé une très large distribution (figure 6.9).

Un aspect intéressant, sinon le plus intéressant, de la distribution est celui



FIGURE 6.9. Distribution eurasiennne de l'espèce de rat musqué native d'Amérique du Nord, *Ondatra zibethica*, résultat de l'introduction par l'homme en 1905. D'après G. de Lattin (1967), Grundriss der Zoogeographie (Stuttgart : Fischer), figure 18, p. 50.

qui est désigné par le terme de vicariance, et affiché par les membres d'un groupe d'espèces apparentées ou d'autres taxons. Les bourdons (*Bombus*) du sous-genre *Cullumanobombus*, par exemple, incluent quatre espèces, répartis dans l'hémisphère nord. Une espèce, *B. silantjewi*, est présente en populations isolées, ou disjointes (figure 6.10). Les espèces de ce groupe sont dites distribuées de manière vicariante, ou allopatrique, c'est-à-dire que les espèces occupent différentes aires du globe. Là où les espèces tendent à avoir une distribution restreinte, en opposition à large, elles sont souvent dites « endémiques » aux aires qu'elles occupent.

Les distributions vicariantes, ou allopatriques, sont des phénomènes communs parmi des taxons fortement apparentés, comme des espèces au sein d'un genre, ou des sous-espèces au sein d'une espèce. Les distributions vicariantes sont moins communes parmi des taxons éloignés, comme des genres au sein d'une famille, des familles au sein d'un ordre, ou des ordres au sein d'une classe. Les taxons éloignés tendent à être sympatriques, c'est-à-dire qu'ils occupent la même aire. La famille du poisson-chat, Siluridae, par exemple, est largement sympatrique avec la famille des loches, Cobitidae (figure 6.11). Les deux groupes sont membres du taxon de plus haut rang Ostariophysi. Un autre groupe, plus fortement apparenté aux Cobitidae qu'aux Siluridae, est la famille des « poissons à ventouses », Catostomidae (figure 6.12), qui, bien que présent et en Amérique du Nord et en Eurasie, recouvre la distribution des Cobitidae seulement dans une petite région de la Chine. Les Cobitidae et Catostomidae sont membres d'une subdivision (Cypriniformes) des Ostariophysi. Même comme familles, ils sont distribués de manière vicariante.

Les patrons de distributions vicariantes de groupes différents sont, comme les distributions de taxons uniques généralement, plus ou moins similaires ou différents. Considérons un cas de similarité (figure 6.13). Il est montré les distributions de quatre espèces du genre *Nyctiphanes* d'euphausiide, et des six espèces de pilchards (poissons, parfois appelés sardines, des genres proches sinon synonymes, *Sardina* et *Sardinops*). *Nyctiphanes australis* est présente avec *Sardinops neoplichardus* au sud de l'Australie et en Nouvelle-Zélande; *N. simplex*, avec *S. caerulea* et *S. sagax* dans l'est du Pacifique; *N. couchi*, avec *S. plichardus* à l'est de la Méditerranée atlantique; et *N. capensis*, avec *S. ocellata* au sud de l'Afrique.

Relativement aux distributions marines, ces distributions sont généralement assez restreintes, approchant en taille ces distributions qui sont appelées « endémiques ». La similarité entre elles est de la sorte qui éventuellement mène, si cela est toujours observé dans d'autres groupes, au concept d'aires d'endémisme — d'assez petites aires qui ont un nombre significatif d'espèces qui ne sont présentes nulle part ailleurs. Dans ce cas particulier, les pilchards indiquent six aires; et les euphausiides, seulement quatre.

Si ces distributions sont considérées comme indicatrices de possibles aires d'endémisme, quel groupe est le plus informatif? La réponse à cette question est évidente : les pilchards. Le Pacifique nord-ouest pourrait-être une aire d'endémisme, même si *Nyctiphanes* n'y est pas présent. Et il

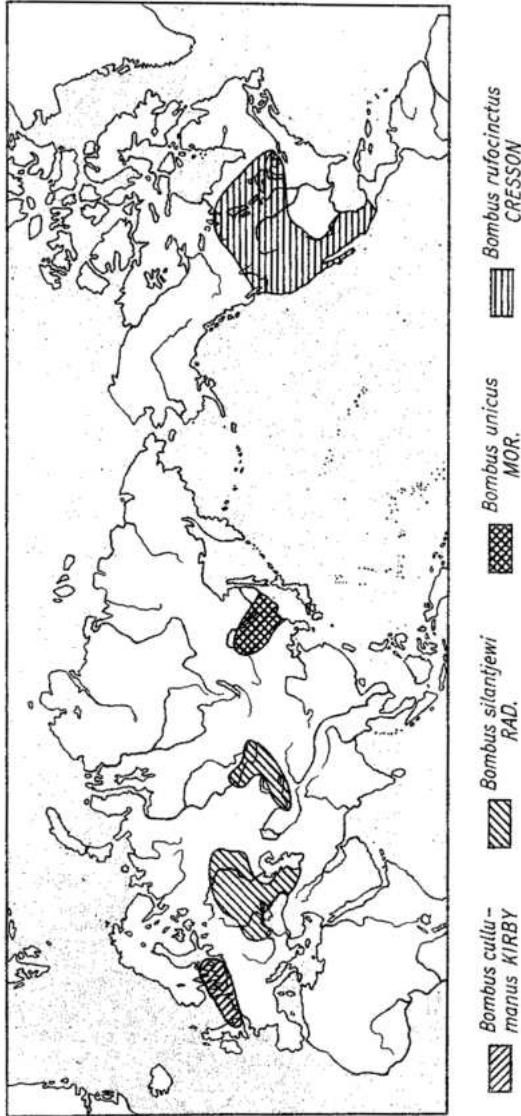


FIGURE 6.10. Distribution du sous-genre de bourdons *Cullumanobombus*, avec ses quatre espèces. D'après Lattin (1967; voir la légende de la figure 6.9), figure 92, p. 311.

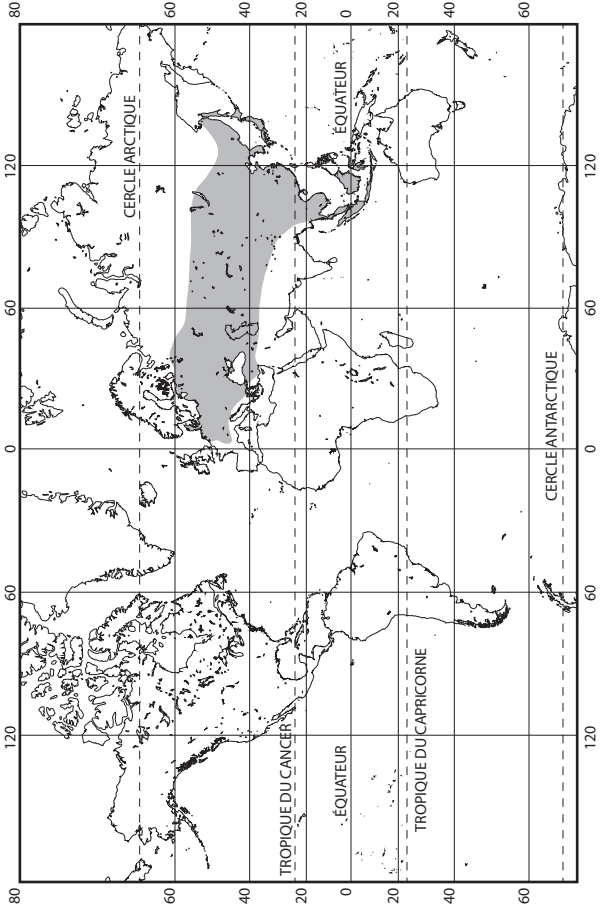


FIGURE 6.11. Distribution de la famille de poisson-chat Siluridae. D'après Nelson (1976; voir la légende de la figure 6.5), carte 24, p. 335.

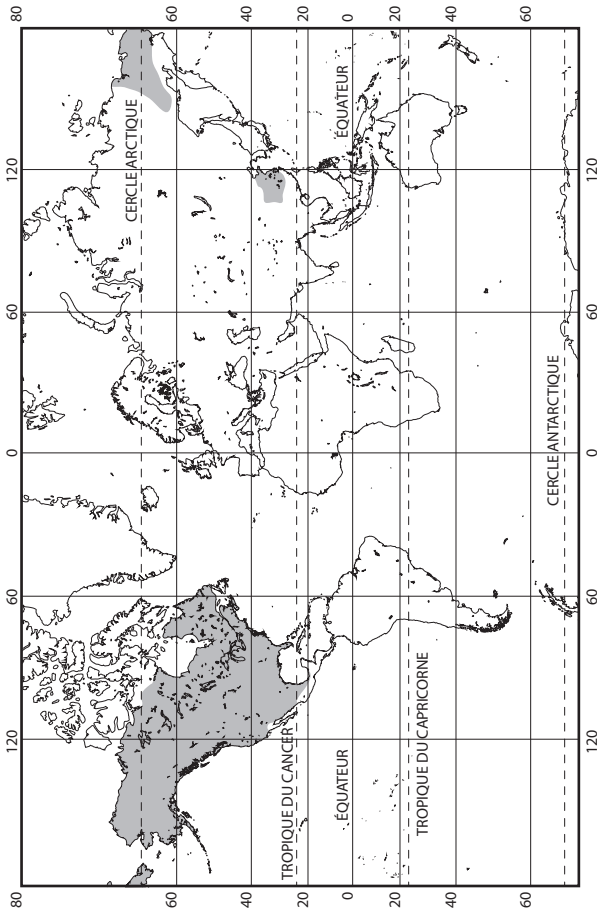


FIGURE 6.12. Distribution de la famille de poissons Catostomidae. D'après Nelson (1976 ; voir la légende de la figure 6.5), carte 20, p. 333.

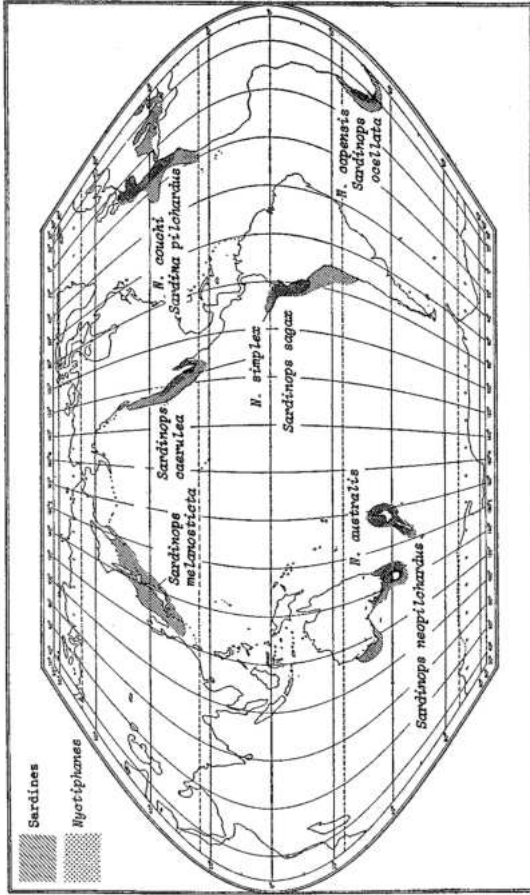


FIGURE 6.13. Distribution des espèces de sardines (*Sardina* et *Sardinops*) et des espèces de crustacés euphasiides du genre *Nyctiphanes*. Adapté de J. W. Hedgpeth (1957), Marine biogeography. In J. W. Hedgpeth, ed., Treatise on Marine Ecology and Paleocology, 1 :359-82 (New York : Geological Society of America, Memoir 67), figure 12, p. 372.

pourrait y avoir deux aires d'endémisme dans le Pacifique est (un au nord et un au sud), même si une espèce de *Nyctiphanes* (*N. simplex*) est présente dans chacune.

Le but n'est pas ici de lister, ou de documenter une liste, des aires d'endémisme pour le monde — qu'elles soient marines ou terrestres — mais simplement d'attirer l'attention sur les idées de base relatives à la distribution des plantes et des animaux, telles qu'elles furent développées dans la période pré-darwinienne. Les cartes des figures 6.1-6.13 sont, bien sûr, issues de la littérature scientifique récente. Les faits de distribution qu'elles contiennent sont plus abondants qu'ils ne l'étaient en des temps plus anciens. Mais une plus grande abondance de faits n'est pas la même chose que le changement progressif dans des idées de base.

RÉGIONS

Avec ces questions factuelles comme bagage, les accomplissements de la première période de la biogéographie peuvent être mieux, plus facilement, et plus clairement compris. L'une des dernières publications de Candolle est un bon exemple. Dans une discussion détaillée des distributions des plantes de la famille des Compositae (1838), dans laquelle il listait 40 aires d'endémisme pour les plantes terrestres du monde, il écrivait :

Ces régions n'ont point été établies simplement *a priori* ; mais j'ai admis comme région les pays susceptibles d'une limitation plus ou moins naturelle, et dans lesquels j'ai vu qu'il se trouvait un grand nombre d'espèces semblables. Pour ne parler que de la famille que j'ai choisie pour exemple, il résulte des chiffres du Tableau que, sur 8 523 espèces connues, il n'y en a que 562 qui aient été trouvées dans plus d'une région. Ce nombre même est exagéré, car 1) la même espèce est quelquefois répétée dans 5, 4, 5, etc., régions, comme cela a lieu pour le *Gnaphalium luteoalbum*, etc. ; et 2) j'ai été obligé de compter comme communes à plusieurs régions des espèces citées par divers auteurs et dont, par conséquent, l'identité n'est rien moins que démontrée. On peut donc, sans risque d'erreur, réduire ce nombre à moins de 500, et admettre qu'il y a au plus un dix-septième des Composées qui se trouvent dans plusieurs régions, ou, en d'autres termes, qu'en moyenne les seize dix-septièmes des espèces citées pour chaque région y sont endémiques, c'est-à-dire ne se retrouvent pas ailleurs. (Candolle, 1838: 9)

Ces 500 espèces à large répartition, ou non endémiques, Candolle les considérait comme des exceptions à sa généralisation au sujet de la distribution globale des plantes terrestres : qu'il y a 40 ou plus régions botaniques réelles illustrées généralement par la distribution botanique. Il considérait ces exceptions en plus grand détail :

Parmi les régions continentales, d'un côté, les plantes peuvent beaucoup plus facilement passer d'un pays à l'autre, de sorte que l'aire des espèces est souvent très étendue et chevauche sur deux ou plusieurs régions ; de

l'autre, on est obligé d'admettre des régions trop vastes, parce que les documens obtenus ne sont pas encore assez précis pour oser établir des divisions plus restreintes. Ainsi j'ai admis sous une seule région toute l'Afrique équinoxiale, c'est-à-dire une étendue de plus de 360 000 lieues carrées. Cette région sera sûrement divisée en plusieurs, mais elle est à peine connue, et en particulier, lorsqu'il s'agit de Composées, l'erreur qui peut en résulter est bien faible, puisqu'on n'y connaît que 62 espèces de cette famille. Cette considération pourrait s'appliquer, quoique à un moindre degré, au Brésil, à la Chine et pays voisins, et surtout au plus haut degré à l'Asie centrale, que j'ai à peine mentionnée au Tableau, parce que je n'avais aucune Composée à y citer. Si l'on examine maintenant les 500 Composées qui ont été trouvées dans deux ou plusieurs régions, on ne tarde pas à reconnaître que presque toutes se trouvent ou dans des régions absolument contiguës, telles que l'Europe et l'Orient, l'Orient et la Sibérie, ou dans des régions séparées soit par des bras de mer discontinus et irréguliers, comme la Sibérie et l'Amérique boréale, soit par des mers dont l'origine est peut-être postérieure à celle de la végétation, comme le midi de l'Europe et la Barbarie, soit enfin paraissent avoir été transportées par les hommes, ou volontairement ou à leur insu ; c'est ce qu'on sait assez bien pour l'*Erigeron canadense*, le *Xanthium macrocarpum*, le *Bidens leucantha*, qui ne sont pas cités dans les anciennes flores des parties de l'Europe où elles croissent aujourd'hui en grande abondance, et ce qu'on peut soupçonner avec une grande probabilité pour plusieurs autres, telles que le *Cnicus benedictus*, transporté dans l'Amérique australe, le *Guizotia oleifera*, cultivé dans l'Inde et l'Abyssinie, etc.

Exceptons toutes ces causes d'erreur et laissons de côté quelques cas rares où l'identité des espèces est très mal constatée, et nous trouverons que le nombre des Composées qu'on pourrait réellement croire spontanées dans des régions éloignées est singulièrement faible et douteux. (Candolle, 1838: 10)

Candolle listait huit espèces telles, notant leurs distributions largement éparses. Puis il continuait :

Voilà donc, dans l'une des familles qu'on peut regarder comme les mieux connues, 8 espèces, sur 8 500, qui semblent échapper aux lois générales des régions botaniques du globe, et encore ces 8 espèces ont des graines si petites et si nombreuses, et croissent la plupart si près des côtes, qu'il me paraît difficile de ne pas croire qu'elles ont été transportées ou par l'homme ou par des causes physiques, telles que les eaux ou les vents. Ce résultat est d'autant plus remarquable, que la famille des Composées est l'une de celles où la dispersion des espèces semble la plus facile : en effet, elles sont très robustes, de manière à s'accommoder d'un grand nombre de climats ; elles portent chaque année un grand nombre de graines, ces graines germent avec une grande facilité, elles sont très petites et presque toutes munies d'aigrettes qui rendent leur transport, à de grandes distances, facile. Eh bien, c'est dans une famille ainsi organisée que nous trouvons si peu d'espèces disséminées hors de leurs régions ou des régions contiguës entre elles. (Candolle, 1838: 11)

Il n'est pas possible ici de rendre justice à l'histoire subséquente de la biogéographie, ne serait-ce que parce que les publications sur ce sujet sont trop nombreuses pour être lues, digérées, et intégrées — un fait exact y compris pour la période, jusque vers 1900, durant laquelle les auteurs britanniques furent très actifs. Deux livres de Scharff (1899; 1912), lequel fit une véritable tentative de synthèse de la littérature pour deux grandes régions du monde (Europe et Amérique), donnent une indication de la complexité du sujet, qui est, peut-être, la principale raison du changement de caractère de la biogéographie au cours de cette période. D'un côté, la biogéographie tombait de plus en plus aux mains de générations successives de taxonomistes, qui étaient en train de devenir spécialisés d'une manière de plus en plus restreinte; et, de l'autre, aux mains de théoriciens préoccupés, pendant un temps au moins, par le problème de l'explication causale des faits de distribution tels que révélés par les études des taxonomistes. De manière croissante, cependant, les activités de ces deux groupes divergeaient, et la communication entre eux devint difficile. Les taxonomistes si spécialisés perdirent sensiblement leur capacité à généraliser à propos de la vie, sa distribution, et son histoire; et les théoriciens conséquemment eurent de moins en moins de généralisations sur lesquelles théoriser. Peut-être que le mieux qui puisse être dit pour cette période est que la biogéographie a souffert d'une progressive dégénérescence, jusqu'à ce qu'un grand nombre de scientifiques supposément actifs dans ce domaine deviennent figés dans leur adoration de ce qui avait dû leur sembler comme le pinacle ultime de la prouesse rendue manifeste par Darwin.

Cette période de stase est ce qui est communément appelé l'ère darwinienne, qui a duré à peu près 100 ans. Son esprit fut, peut-être, le mieux saisi par un récent commentateur de la biogéographie (Fleming, 1958) :

Ma principale qualification pour présenter une conférence sur ce sujet est que je suis un darwinien complet et avoué dans mes croyances et dans mon approche de l'histoire naturelle. Cela étant dit, je ne suis qu'un porte-parole de Darwin et de ses contemporains, car mon intention est de vous présenter un discours composé très largement de citations issues de lettres et de livres de Darwin, et des illustrations par la Nouvelle-Zélande des principes qu'il a tant fait pour établir, certains issus d'un travail auquel j'ai été associé. (Fleming, 1958: 65)

Concernant la biogéographie, les racines de l'ère darwinienne s'étendent jusqu'aux premières activités de Linné, Buffon, et Candolle. En Grande-Bretagne, ces activités précoces ont été résumées dans les œuvres séminales de Lyell (1832), Swainson (1835), et Prichard (1836), mais ce fut Lyell qui les réunit le plus énergiquement, et ce fut Lyell qui, ironiquement, prépara la voie à leur éventuel effacement dans les événements, et les effets des événements, de la révolution darwinienne. L'héritage de cette période pourrait être résumé par le terme « loi de Buffon », qui à l'époque de Candolle et Lyell avait atteint un degré significatif de généralité. Selon cette loi, la vie est distribuée en, et dans, un grand nombre de régions,

ou aires d'endémisme. Une recherche plus poussée était attendue, à la fois par Candolle et par Lyell, pour révéler de plus en plus de régions et de plus en plus d'espèces endémiques — une tâche qui fut éventuellement accomplie, pas directement en réponse à l'élan de Candolle ou Lyell, mais accidentellement, par des générations de taxonomistes qui travaillaient dans une tradition ostensiblement darwinienne. Aussi, une recherche plus poussée était espérée, au moins par Candolle sinon par Lyell, pour révéler l'explication causale généralement valide, de l'existence de régions — encore une tâche qui fut éventuellement accomplie, pas en réponse à l'élan de Candolle ou Lyell, mais accidentellement, par des géologues étudiant la nature du plancher océanique dans les années 1960.

Lyell acceptait la réalité des régions de Candolle, mais croyait que, jusqu'à un certain point tout du moins, elles étaient capables d'une explication causale avec les faits alors à disposition. Il théorisait que le nombre d'espèces vivantes est à l'équilibre. Il croyait que certaines espèces avaient souffert d'extinction dans le passé, et que, par conséquent, il devait y avoir un principe créatif responsable de l'émergence de nouvelles espèces, tel que l'équilibre puisse être maintenu. Les nouvelles espèces, imaginait-il, étaient créées une par une, dans une région ou une autre.

Le concept de « création » de Lyell n'est pas la création miraculeuse, mais la création selon une loi et un processus naturel. Il n'était pas précis au sujet de la nature des lois et processus créatifs, mais il a en revanche argumenté contre l'idée, expliquée par Buffon et Lamarck en particulier, que le processus impliquait une évolution — ou transmutation, comme cela était alors appelé — des espèces. Bien qu'il n'en ait jamais tant dit, les déclarations de Lyell sur ces questions remontent à la croyance qu'une espèce apparaît à partir de rien — par un processus naturel assurément — si ce n'est aux confins d'une aire d'endémisme, où la nouvelle espèce naît de sa création. Le traité de Lyell sur la biogéographie, publié en volume 2 de ses *Principes de Géologie* (1832), fut la déclaration définitive sur le sujet en Angleterre au cours des années centrales du dix-neuvième siècle. Parce que Lyell permettait, et même argumentait en faveur de, la « création » d'espèces, il était conforme à la vision de ces temps-là. Et les naturalistes qui étaient enthousiasmés par son œuvre se sentaient libres d'écrire non pas au sujet des aires d'endémisme émergeant à partir de processus naturels, mais plutôt au sujet de « centres de création » émergeant à partir de la Providence divine. L'un des éléments les plus remarquables de la période pré-darwinienne est le papier d'Alfred Wallace (1855), intitulé *De la loi qui régit l'Introduction de Nouvelles Espèces*. Wallace croyait que cette « loi » — récemment découverte par lui-même —

Est en harmonie avec les faits ; elle les explique parfaitement, ce que nous allons montrer en étudiant les quatre principales branches du sujet, savoir : — 1^{er} le système des affinités naturelles ; 2^e la distribution géographique des animaux et des plantes ; 3^e leur succession chronologique, question qui implique l'examen des groupes représentatifs [...] ; 4^e les phénomènes des organes rudimentaires. (Wallace, 1855: 186)

Wallace se réfère aux *Principes* de Lyell, notant les arguments de Lyell à

propos de l'extinction des espèces. Wallace poursuit :

Mais comment les espèces éteintes ont-elles été remplacées par de nouvelles, et comment cette succession s'est-elle continuée jusqu'aux périodes géologiques les plus récentes ? C'est là le problème le plus difficile et en même temps le plus intéressant de toute l'histoire naturelle de la terre. Nos recherches actuelles nous feront peut-être avancer d'un pas vers sa solution, en faisant ressortir des faits connus une loi qui permette de déterminer quelle espèce a pu et a dû apparaître à une époque donnée. (Wallace, 1855: 190)

L'argument de Wallace, effectivement, était un commentaire des remarques vagues et imprécises de Lyell sur la « création » de nouvelles espèces. Wallace aussi utilisait le terme de « création », mais pour lui ce n'était pas une « création » à partir de rien, mais une « création » d'espèces préexistantes. Il écrit :

Il est une classe de phénomènes qui n'ont point encore été expliqués, même d'une façon purement conjecturale : ce sont ceux qu'on observe par exemple dans l'archipel des Galapagos. Ces îles sont peuplées de petits groupes de plantes et d'animaux qui leur sont propres, mais sont alliés de très-près aux espèces de l'Amérique méridionale. D'origine volcanique, elles remontent à une haute antiquité et n'ont probablement jamais été rattachées au continent de plus près qu'elles ne le sont aujourd'hui. Elles doivent avoir été peuplées, ainsi que d'autres îles récentes, par l'action des vents et des courants, et à une époque assez éloignée pour que les espèces originaires se soient éteintes, laissant seulement les prototypes modifiés. Nous pouvons expliquer de la même manière le fait que chacune de ces îles possède une faune et une flore particulières. On peut supposer que la même émigration primitive les peupla toutes des mêmes espèces qui ont servi alors de types à des formes diversement modifiées, ou bien que ces îles ont reçu leur population successivement les unes des autres, et que dans chacune d'elles de nouvelles espèces ont été créées sur le plan des premières. (Wallace, 1855: 188)

Le commentaire de Wallace sur les causes principales comporte certaines similarités avec l'argument de Buffon au sujet de la dispersion des espèces dans de nouvelles régions. Mais Wallace ne cherchait pas à savoir *pourquoi* les espèces pouvaient changer lorsqu'elles colonisaient de nouvelles régions jusqu'à quelques années plus tard quand lui et Darwin publièrent en même temps des vues identiques sur le sujet — vues qui, pour la biogéographie, étaient une renaissance en Grande-Bretagne de l'explication causale de Buffon sous le déguisement d'un principe nouvellement découvert, la sélection naturelle.

Le papier de 1855 de Wallace, cependant, est remarquable, ayant été écrit, tel quel, lorsque Wallace était occupé à collecter des spécimens d'histoire naturelle à Bornéo. Le fondement de ce papier fut présenté de manière raisonnable par Wallace :

Notre connaissance du monde organique soit dans son état actuel, soit dans le passé, a pris un grand accroissement dans les vingt dernières années ;

l'ensemble considérable de faits que nous avons à notre disposition devrait suffire pour établir une loi générale qui les expliquerait tous, en indiquant la direction que devront suivre les recherches nouvelles. Il y a environ dix ans que l'auteur de cet essai a conçu l'idée d'une pareille loi ; et, depuis lors, il a saisi toutes les occasions pour la soumettre à l'épreuve des faits récemment découverts et dont il a eu connaissance, aussi bien que de tous ceux qu'il a pu observer lui-même. Tous ont servi à le convaincre de l'exactitude de son hypothèse. L'exposition complète du sujet prendrait trop de temps ; mais, pour répondre à quelques opinions qui ont été dernièrement mises en avant et que nous croyons erronées, nous nous hasardons aujourd'hui à présenter nos idées au public, en les appuyant seulement par les arguments et les faits qui ont pu se présenter à nous dans un lieu très-éloigné, où manquent tous les moyens de vérification et d'information exacte. (Wallace, 1855: 185)

Le papier de 1855 de Wallace constitue une lecture intéressante même aujourd'hui. Le texte entier, aussi court soit-il, est trop long pour être reproduit ici, mais Wallace a résumé son argumentation ainsi :

Notre hypothèse est basée sur les principes suivants, qu'enseignent la géographie organique et la géologie.

Géographie.

1. Les grands groupes, tels que les classes et les ordres, sont en général répandus sur toute la terre, tandis que les groupes secondaires (familles et genres), n'occupent fréquemment qu'un espace restreint, souvent un district très limité.
2. Dans les familles largement répandues, il arrive souvent que les genres ont des domaines limités ; dans les genres qui occupent un très grand espace, les groupes définis d'espèces ont chacun un district géographique distinct.
3. Lorsqu'un groupe riche en espèces est restreint à un district, il arrive presque invariablement que les espèces les plus voisines habitent la même localité ou des localités très-rapprochées, en sorte que la relation naturelle d'affinité entre les espèces se retrouve dans leur distribution géographique.
4. Si l'on compare deux pays ayant le même climat, mais séparés par une grande étendue de mer ou de hautes montagnes, on trouve souvent que les familles, genres et espèces de chacun d'eux ont pour représentants dans l'autre, des groupes correspondants qui leur sont alliés de près, mais particuliers au pays où ils vivent.

Géologie.

5. La succession chronologique des êtres organisés a eu lieu suivant des lois très-semblables à celles de leur distribution géographique actuelle.
6. La plupart des grands groupes et quelques-uns des petits ont traversé plusieurs périodes géologiques.
7. Dans chaque période cependant, il y a des groupes spéciaux, qui ne se présentent dans aucune autre, et qu'on trouve, soit dans une, soit dans plusieurs formations.

8. Il y a plus d'affinité entre les espèces qui composent un genre, si elles ont existé durant la même période ; la même observation s'applique aux genres qui font partie de la même famille.
9. De même que, si aujourd'hui un groupe (espèce ou genre) se trouve dans deux localités très-éloignées l'une de l'autre, on le rencontre aussi dans les localités intermédiaires, de même, en géologie, l'existence d'une espèce ou d'un genre n'a pas subi d'interruption ; en d'autres termes, aucune espèce, aucun groupe d'espèces n'a pris naissance deux fois.
10. De ces faits on peut déduire la loi suivante : — *Chaque espèce a pris naissance en coïncidence géographique et chronologique avec une autre espèce très-voisine et préexistante.* (Wallace, 1855: 185-186)

Un élément récurrent dans beaucoup des points de la liste de Wallace est la notion d'affinité (ou relation) entre taxons. Wallace considérait que les patrons d'affinité entre taxons, vus géographiquement ou géologiquement (stratigraphiquement), sont mieux expliqués par la « création » de nouvelles espèces à partir d'anciennes. Géographiquement, cela signifie que, les nouvelles espèces émergent à l'intérieur des distributions spatiales des anciennes espèces ; stratigraphiquement, le nouveau émerge à partir des distributions temporelles de l'ancien.

La vision du monde de Wallace — qui pensait-il nécessitait une explication — n'était pas très différente de celle de Candolle et Lyell à cause de l'emphase de Wallace sur les patrons d'affinité taxonomique. Candolle, par exemple, était bien au courant des points résumés sous la bannière de la « Géographie » de Wallace (points 1-4). Candolle avait même introduit le terme « endémique » pour décrire ces genres et familles pour lesquels, selon ses mots, « toutes les espèces croissent dans un seul pays (je les appellerai, par analogie avec le langage médical, *genres endémiques*) » (Candolle, 1820: 412), en contraste d'autres genres et familles, de plus large distribution, pour lesquels, « les espèces sont réparties sur le monde entier (je les appellerai par un motif analogue, *genres sporadiques*) » (Candolle, 1820: 412). Les points résumés sous la bannière de la « Géologie » de Wallace, en contraste, n'étaient pas connus à l'époque de Candolle.

Wallace conçut sa « loi » comme une explication de certains faits concernant les distributions spatiales et temporelles des organismes — à la fois fossiles et récents. En particulier, sa « loi » expliquait prétendument en termes généraux *comment* les patrons géographiques et stratigraphiques en venaient à exister. Ce qui est important est de réaliser que ces faits — les patrons d'affinités — étaient connus avant que Wallace ne tente de les expliquer en référence à un principe théorique concernant la création de nouvelles espèces.

Considérons encore les bourdons du sous-genre *Cullumanobombus* (figure 6.10). Selon le raisonnement de Wallace, les distributions des quatre espèces auraient pris leur origine par dérivation, en fin de compte, à partir de la distribution d'un unique « antitype » (ou espèce ancestrale), qui pourrait avoir été soit restreinte dans sa distribution ou largement répandue à travers l'hémisphère nord. Dans le premier cas, la

dispersion à partir de l'aire de distribution originale restreinte de l'espèce ancestrale serait nécessairement valable pour les différentes distributions des espèces récentes. Les distributions des bourdons seraient, vu sous cet angle, exactement comparables aux distributions des Galápagos telles qu'interprétées par Wallace dans le passage cité précédemment.

RELATIONS ENTRE RÉGIONS

Sous la surface de l'argument de Wallace au sujet de l'origine de nouvelles espèces se trouve une autre idée portant plus directement sur les données empiriques de la biogéographie — une idée qui dérive des patrons d'affinité. L'idée n'est pas simplement l'affinité entre taxons, mais l'affinité entre les aires occupées par les taxons. Cette idée ne fut pas tellement développée par Wallace, mais elle fut considérée quelques années plus tard par Philip Sclater (1858) :

Un problème important en histoire naturelle, et un qui n'a pas jusqu'à présent été très soulevé, est celui de la détection des divisions primaires les plus naturelles de la surface terrestre, prenant les quantités de similarité ou dissimilarité des corps organisés comme notre seul guide.

Le monde est cartographié en tant de portions, selon la latitude et la longitude, et l'on tente de donner la principale caractéristique pour distinguer la Faune et la Flore de chacune de ces divisions ; mais l'on ne prête bien peu voire aucune attention au fait que deux de ces divisions géographiques ou plus peuvent entretenir des relations bien plus proches entre elles qu'avec une troisième. (Sclater, 1858: 130-131)

Il y a quelques problèmes avec les notions de Sclater concernant les aires (en tant que délimitées par la latitude et la longitude) et les relations d'aires (en tant que déterminées par la similarité ou la dissimilarité) comme cela sera discuté ci-après. Mais sa formulation du problème fut l'une des premières (interrelations d'aires). Ce problème fut bientôt exploré en pratique par Wallace, qui en 1863 publia une analyse des interrelations de quatre aires : Sumatra, Java, Bornéo et l'Asie continentale. Son analyse conclut :

Java possède de nombreux oiseaux qui ne sont jamais passés à Sumatra, bien qu'elles soient séparées par un détroit de seulement 15 miles de large, et avec des îles au centre du chenal. Java, en fait, possède plus d'oiseaux et d'insectes qui lui soient propres que Sumatra ou Bornéo, et ceci indiquerait qu'elle fut séparée plus tôt du continent ; la suivante en individualité organique est Bornéo, tandis que Sumatra est si identique à la péninsule Malaise en toutes ses formes animales, que nous pourrions tranquillement conclure qu'elle fut l'île la plus récemment démembrée. (Wallace, 1863: 228)

Le concept de Wallace des interrelations de ces quatre aires peut être exprimé en un diagramme de branchement (figure 6.14), qui peut être aisément interprété pour suggérer l'idée d'un développement historique

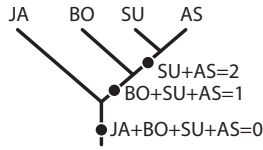


FIGURE 6.14. Le concept d'Alfred Wallace des interrelations historiques de quatre aires : Java (JA), Bornéo (BO), Sumatra (SU), et l'Asie continentale (AS). Dans Wallace (1863).

d'une terre autrefois continue qui a été divisée initialement en deux fragments : l'un, Java ; l'autre, un continuum Bornéo + Sumatra + Asie. Ensuite ce dernier a été divisé en deux fragments : l'un, Bornéo ; et l'autre, un continuum Sumatra + Asie. Enfin, Sumatra et l'Asie ont été divisées.

Vu dans le contexte historique, le concept de Wallace (figure 6.14) a les caractéristiques d'un arbre, plutôt que d'un cladogramme ; et un arbre au sein duquel les « ancêtres » sont spécifiés — non comme aires uniques mais comme combinaison d'aires. D'une manière intéressante, les « ancêtres » (SU + AS, etc.) spécifient les composantes d'un cladogramme d'aires. Il est intéressant de voir le concept comme un cladogramme — c'est-à-dire, comme un résumé général de connaissance. En cela, on peut se demander, la connaissance est-elle représentée par la composante SU + AS ? Par la composante BO + SU + AS ? Par la composante JA + BO + SU + AS ?

La synthèse de ces sujets par Wallace, cité précédemment, ne donne aucune réponse à ces questions, pas même à la première : bien que la plupart des espèces trouvées à Sumatra soit également trouvée en Asie continentale, il pourrait y avoir un plus grand nombre d'espèces partagées par Bornéo et le continent, ou par Java et le continent. Même si ça n'est pas le cas, les espèces partagées sont-elles la connaissance représentée par les composantes ? Comme cela sera argumenté ci-après, la réponse est non.

Wallace, en fait, a fondé ses conclusions non sur les espèces partagées, mais plutôt sur le nombre relatif d'espèces endémiques. Il y a un problème évident avec cet argument. Premièrement, on pourrait se demander, qu'est-ce qui est nécessaire au fait de suggérer l'existence d'une aire d'endémisme ? La réponse est évidente : une espèce endémique. Mais une espèce endémique est-elle suffisante pour prouver que cela soit vrai ? La réponse est affaire d'opinion. Si une n'est pas assez, deux le sont-elles ? Ou dix ? Ou vingt ? Clairement, la découverte d'espèces endémiques supplémentaires, disons, à Java, peut seulement confirmer que Java est une aire d'endémisme. Chaque espèce endémique nouvellement découverte est une information confirmatoire mais redondante.

Si les espèces endémiques établissent tout juste l'identité d'une aire d'endémisme, quel type d'information pourrait bien servir à indiquer les relations entre les différentes aires d'endémisme ? Cette question sera considérée ci-après et, en détail, dans les deux chapitres suivants. Il suffit pour le moment de noter que, selon les informations fournies par Wallace (nombre relatif d'espèces endémiques), le cladogramme correct pour les

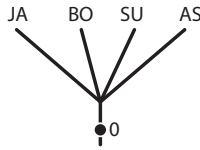


FIGURE 6.15. Le cladogramme correct pour les quatre aires de Wallace, sur la base de l'information fournie par lui-même (les nombres relatifs d'espèces endémiques, qui suggèrent, ou confirment, l'existence de ces quatre aires d'endémismes).

quatre aires est simplement le cladogramme le plus général possible, c.-à-d. le cladogramme tertiaire (figure 6.15). Il ne faudrait pas conclure, par conséquent, que le concept de Wallace (figure 6.14) est faux, car son concept est, après tout, l'une des possibilités incluses dans le cladogramme tertiaire.

Il est inutile de dire que parce que Wallace était précoce dans sa vision de l'histoire de ces aires, il était vainement maladroit. Il était, en fait, en train d'ouvrir de nouvelles voies par ses tentatives, dont en voici une, utiliser l'information distributionnelle des organismes comme base pour inférer l'histoire des masses continentales. Sa tentative n'était pas la première, mais elle en fut certainement l'une des premières, qui vint à un moment intéressant dans l'histoire de la biogéographie. Une part considérable de connaissances avait déjà été acquise sur les distributions des plantes et des animaux, sur les aires d'endémisme, sur l'histoire de la terre, sur les possibilités de l'évolution organique, de sorte que Wallace aurait pu poser les questions des précédents paragraphes. Bien sûr, il ne le fit pas, mais il n'avait alors pas l'avantage du recul.

Wallace, en fait, ne s'intéressait pas directement aux aires d'endémisme et à leurs interrelations. Pas plus que Scater dans son papier de 1858, dans lequel il argumentait qu'il y a, comme le montrent les oiseaux, six régions zoologiques majeures dans le monde. Rétrospectivement, et Scater et Wallace ont manqué l'opportunité de traiter de manière décisive la question des interrelations d'aires. Le fait que l'opportunité fut manquée peut être apprécié par l'analyse de l'exemple de Wallace. Wallace n'a pas fourni le nombre exact d'espèces endémiques à Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie. Considérons, donc, un nombre hypothétique d'espèces endémiques d'oiseaux et d'insectes — nombres pour lesquels la magnitude relative suit la logique de l'argument de Wallace :

| | Espèces Endémiques | |
|---------|--------------------|----------|
| | Oiseaux | Insectes |
| Java | 4 | 4 |
| Bornéo | 3 | 3 |
| Sumatra | 2 | 2 |
| Asie | 1 | 1 |

Le nombre de cladogrammes différents possibles pour 10 espèces est à

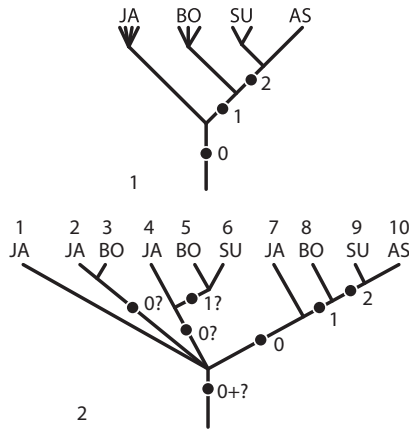


FIGURE 6.16. Deux cladogrammes pour 10 espèces hypothétiques endémiques de Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie, avec une analyse de leurs composantes (0, 1, 2).

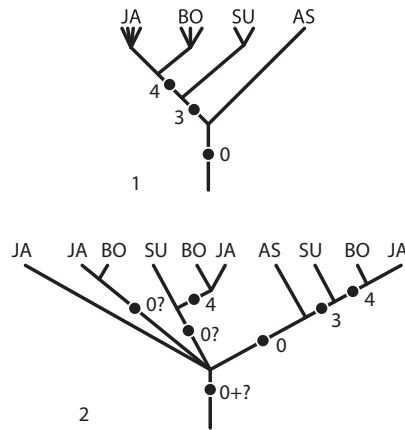


FIGURE 6.17. Deux cladogrammes pour 10 espèces hypothétiques endémiques de Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie, avec une analyse de leurs composantes (0, 3, 4).

peu près de 35 millions. Considérons deux cladogrammes des dix espèces qui sont parfaitement cohérents avec le concept de Wallace (figure 6.16) ; et deux autres (figure 6.17), cohérents entre eux, mais qui mèneraient à un autre concept des interrelations des quatre aires (figure 6.18).

Étant donné les cladogrammes spécifiant les interrelations des espèces endémiques, telles que celles de la figure 6.16, les composantes des cladogrammes peuvent être examinées et comparées avec les composantes du concept de Wallace (figure 6.14). Par convention, les composantes sont numérotées comme suit :

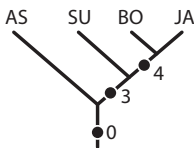


FIGURE 6.18. Un concept alternatif des interrelations de quatre aires : Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie (cf. figure 6.14).

Composante 0 : $JA + BO + SU + AS$

Composante 1 : $BO + SU + AS$

Composante 2 : $SU + AS$

Le cladogramme 6.16.1 inclut chacune de ces trois composantes. Le cladogramme 6.16.2 inclut sept composantes comme suit :

| Composantes | Occurrence |
|-------------|------------|
| 0 | 4 |
| 1 | 2 |
| 2 | 1 |

La composante 0 revient quatre fois ; la composante 1, deux fois ; la composante 2, une fois. D'une manière intéressante, la composante 0 se manifeste de quatre façons différentes ; et la composante 1, de deux façons différentes :

| Composante 0 | | Composante 1 | |
|---------------|------------|---------------|------------|
| Manifestation | Occurrence | Manifestation | Occurrence |
| 10 espèces | 1 | 2 espèces | 1 |
| 2 espèces | 1 | 3 espèces | 1 |
| 3 espèces | 1 | | |
| 4 espèces | 1 | | |

Il n'apparaît pas vraiment, et semble contre-intuitif, que toutes ces manifestations procèdent réellement des mêmes composantes. Par conséquent elles seront analysées plus en détail dans l'ordre listé ci-dessus, en commençant par la composante 0.

Dix espèces : toutes les dix espèces sont reliées entre elles, indiquant que les aires sont reliées entre elles d'une certaine façon (figure 6.19.1).

Deux espèces : deux espèces sont reliées entre elles, indiquant que Java et Bornéo sont reliées d'une certaine façon (figure 6.19.2).

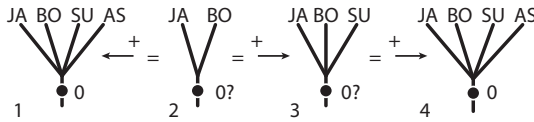


FIGURE 6.19. Quatre manifestations de la même composante (0). Si les items 1 et 2 sont ajoutés, le résultat (suivant la flèche entre) est l'item 1 ; $2 + 3 = 3$; $3 + 4 = 4$.

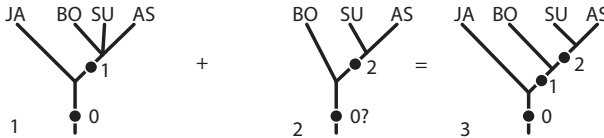


FIGURE 6.20. Addition de composantes informatives (1, 2), qui résulte en un cladogramme maximalelement informatif incorporant les deux composantes.

Trois espèces : trois espèces sont reliées entre elles, indiquant que Java, Bornéo et Sumatra sont reliées entre elles d'une certaine manière (figure 6.19.3).

Quatre espèces : quatre espèces sont reliées entre elles, indiquant que Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie sont reliées entre elles d'une certaine façon (figure 6.19.4).

Il est clair que les premiers et derniers éléments (dix et quatre espèces) sont exactement les mêmes. Un moment de réflexion montre que les deux autres éléments (deux et trois espèces) sont compris dans le premier et le quatrième. Si l'on additionne les éléments 1 et 2, par exemple, le résultat est bien l'élément 1 (suivant la flèche entre la figure 6.19.1 et la figure 6.19.2) ; c'est parce que l'élément 2 indique bien que Java et Bornéo sont apparentées d'une certaine façon, pas qu'elles sont plus proches entre elles qu'aucune des deux ne l'est de Sumatra ou de l'Asie (un cladogramme à au moins 3-taxons serait requis pour indiquer cela). De manière similaire, si on additionne les éléments 2 et 3, le résultat est l'élément 3 ; si l'on additionne les éléments 3 et 4, le résultat est l'élément 4. Des composantes de ce type (manifestations de la composante 0) sont non-informatives pour les interrelations d'aires, comme cela peut être apprécié en comparaison avec les composantes informatives.

Composante 1 : Bornéo, Sumatra et l'Asie sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de Java (figure 6.20.1).

Composante 2 : Sumatra et l'Asie sont plus proches entre elles qu'aucune des deux ne l'est de Bornéo (figure 6.20.2).

On peut additionner les composantes 1 et 2 et, ensembles avec la composante 0, elles produisent un cladogramme des aires complètement résolu, et pleinement informatif (figure 6.20.3).

Les deux manifestations de la composante 1 (figure 6.16) peuvent être analysées de manière similaire (figure 6.21).

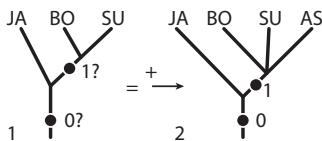


FIGURE 6.21. Deux manifestations de la même composante (1). Si les items 1 et 2 sont ajoutés, le résultat (suivant la flèche) est l'item 2.

Deux espèces : deux espèces endémiques de Bornéo et Sumatra, respectivement, et plus proches entre elles qu'aucune ne l'est d'une espèce endémique de Java, indiquant que Bornéo et Sumatra sont plus fortement reliées entre elles qu'aucune ne l'est de Java (figure 6.21.1).

Trois espèces : trois espèces endémiques de Bornéo, Sumatra et l'Asie, respectivement, et plus proches entre elles qu'aucune ne l'est d'une espèce endémique de Java, indiquant que Bornéo, Sumatra et l'Asie sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de Java (figure 6.21.2).

La complexité de ce type d'analyse semble contraignant au premier abord, mais en réalité son sens est aisément saisissable intuitivement après un peu de pratique. Considérons encore une fois les deux cladogrammes de la figure 6.16, et supposons que l'un d'entre eux (disons 6.16.1) corresponde aux oiseaux de Wallace ; et l'autre (figure 6.16.2), à ses insectes. Avec ces cladogrammes Wallace aurait eu des preuves indépendantes (des oiseaux *et* des insectes) que son concept (figure 6.14) était correct, tel que cela pouvait être déterminé à partir des faits concernant la distribution et les relations de ces organismes. Considérons également, encore une fois, les deux cladogrammes de la figure 6.17, et supposons qu'ils correspondent, mais pas ceux de la figure 6.16, aux oiseaux et aux insectes de Wallace. Avec ces cladogrammes il aurait eu des preuves indépendantes que son concept (figure 6.14) était faux. Une supposition supplémentaire est, peut-être, digne d'être considérée : que le cladogramme 6.16.1 corresponde aux oiseaux de Wallace ; et le cladogramme 6.17.1, à ses insectes. Dans ce cas, il n'aurait rien pu conclure du tout.

Wallace, bien sûr, n'avait pas de cladogrammes pour les espèces qu'il croyait être endémiques de ces aires. On pourrait être tenté de conclure que Wallace n'avait pas encore pénétré la nature du problème biogéographique qu'il posait par les interrelations de ces aires. Cette conclusion serait augmentée par le fait que Wallace modifia plus tard ses idées sur ces questions. Il écrit (1876) :

Ces indications variées nous permettent de revendiquer, comme une supposition admissible et même probable, qu'à une certaine époque durant la période géologique du Pliocène, Bornéo, telle que nous la connaissons, n'existait pas ; mais était représentée par une île montagneuse à son extrémité septentrionale actuelle, avec peut-être quelques plus petits îlots

au sud. Nous avons donc une ouverture claire de Java à la péninsule siamoise ; et comme l'ensemble de cette mer mesure moins de 100 brasses * de profondeur, il n'est pas difficile de supposer une élévation de la terre connectant les deux ensembles, indépendant de Bornéo d'un côté et de Sumatra de l'autre. Cette union n'a probablement pas duré longtemps ; mais elle fut suffisante pour permettre l'introduction à Java du *Rhinoceros javanicus*, et ce groupe d'espèces de mammifères et d'oiseaux indochinois et himalayen qu'elle seule possède. Lorsque cette crête eut disparu par subsidence, l'élévation suivante eut lieu un peu plus à l'est, et produit l'union de nombreux îlots qui, aidés par la dénudation aérienne, formèrent l'actuelle île de Bornéo. Il est probable que cette élévation fut suffisamment intense pour unir Bornéo pendant un moment avec la péninsule Malaise et Sumatra, ainsi aidant à produire cette forte ressemblance des genres et même des espèces, que ces pays manifestent, et effaçant la plupart de leur ancienne spécificité, dont, cependant, nous avons encore quelques traces chez les nâsiques et *Ptilocerus* de Bornéo, et dans le nombre considérable de genres de mammifères et d'oiseaux confinés à deux des trois divisions de la Malaisie typique. La subsidence qui encore divisa ces pays par des bras de mer plutôt plus larges qu'actuellement, aurait pu laisser Bangka isolée, comme précédemment, avec sa proportion de faune commune, dans certains cas, subséquemment modifiée.

Ainsi nous pouvons comprendre comment les relations spéciales entre les espèces de ces îles peuvent avoir été formées. Pour rendre compte de leurs caractéristiques zoologiques plus profondes et plus générales, nous devons remonter plus loin en amont. (Wallace, 1876: 358-359)

Le point de vue modifié de Wallace semble désespérément complexe et largement spéculatif, mais il peut assez facilement être réduit en un digramme arborescent défini, en partie, par deux composantes : 0 et 1 (figure 6.22). Le cladogramme correspondant au diagramme arborescent est celui de la figure 6.23, qui diffère du concept original de Wallace seulement par une composante 2 manquante (« SU + AS » de la figure 6.14). D'une manière intéressante, Wallace abandonna la composante 2 car les espèces qu'il pensait endémiques à Bornéo furent plus tard trouvées à Sumatra et ailleurs :

Chez les oiseaux nous trouvons difficilement quoi que ce soit pour différencier Bornéo et Sumatra de manière claire. *Pityriasis* et *Carpococcyx*, autrefois considérés comme propres à la première, sont maintenant également trouvés dans la dernière. . . La Péninsule Malaise est peut-être la mieux connue, mais il est probable que et Sumatra et Bornéo soient aussi riches en espèces. Excepté les genres notés précédemment, et deux ou trois autres trouvés sur deux îles seulement, on peut dire des trois districts que nous considérons maintenant qu'ils ont une faune aviaire quasi-identique, comportant largement les mêmes espèces et pratiquement toutes avec des espèces proches des mêmes genres. Il n'y a pas de groupes bien-marqués qui caractérisent particulièrement l'une de ces îles plutôt qu'une autre, si

* Ndt. environ 183 mètres

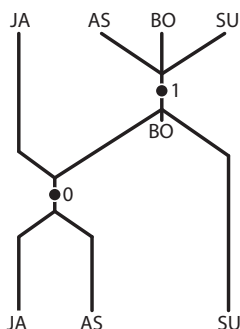


FIGURE 6.22. Le concept révisé d'Alfred Wallace des interrelations historiques de quatre aires (Java, Bornéo, Sumatra, Asie), avec deux composants indiquées (0, 1). Dans Wallace (1876).

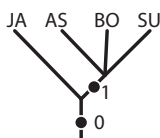


FIGURE 6.23. Le cladogramme correspondant au concept révisé de Wallace des interrelations de quatre aires (cf. figure 6.22).

bien que même la quantité de spécificité que Bornéo montre sans aucun doute chez les mammifères, ne se retrouve que faiblement chez ses oiseaux. (Wallace, 1876: 355)

En cela Wallace était cohérent avec sa croyance originelle que les nombre relatifs de taxons endémiques étaient en eux-mêmes, ou en partie, suffisants pour indiquer des degrés relatifs d'interrelations entre des aires. Considérons donc encore, un nombre hypothétique d'espèces endémiques d'oiseaux et d'insectes uniformément répartis entre Bornéo, Sumatra et l'Asie (nombres simulant les données révisées de Wallace sur ce sujet) :

Il y a, comme avant, environ 35 millions de cladogrammes possibles pour dix taxons. Considérons deux cladogrammes des dix espèces qui sont parfaitement cohérents avec le concept original de Wallace (figure 6.24; cf. figures 6.14, 6.16) ; et deux autres cladogrammes, cohérents entre eux, mais qui mèneraient à un concept d'interrelations des quatre aires différent

| | Espèces endémiques | |
|---------|--------------------|----------|
| | Oiseaux | Insectes |
| Java | 4 | 4 |
| Bornéo | 2 | 2 |
| Sumatra | 2 | 2 |
| Asie | 2 | 2 |

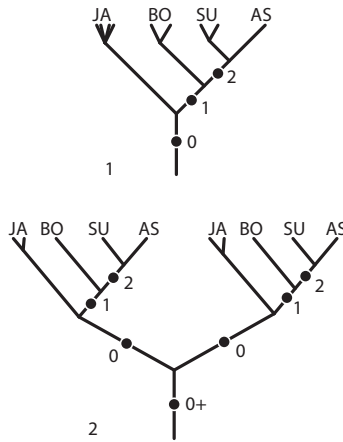


FIGURE 6.24. Deux cladogrammes pour 10 espèces hypothétiques endémiques de Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie, avec une analyse de leurs composantes (0, 1, 2).

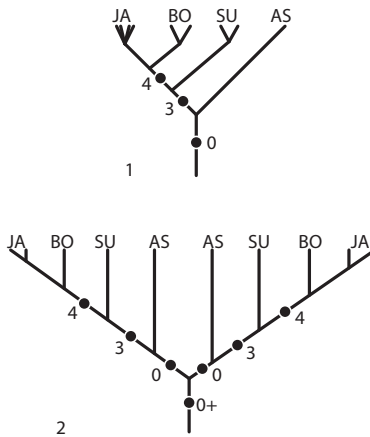


FIGURE 6.25. Deux cladogrammes pour 10 espèces hypothétiques endémiques de Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie, avec une analyse de leurs composantes (0, 3, 4).

(figure 6.25; cf. figures 6.17, 6.18).

D'après les considérations précédentes, on peut conclure que le nombre relatif d'espèces endémiques permet différents cladogrammes des interrelations des espèces. En soi, le nombre relatif d'espèces endémiques est non-informatif pour la nature des interrelations entre espèces et, conséquemment, pour la nature des interrelations entre les aires d'endémisme. Si ces conclusions sont acceptées, alors les idées de Wallace sur ces questions, dans ce cas particulier, peuvent être jugées en conséquence. En effet, Wallace proposa une hypothèse sur les interrelations

d'aires — une hypothèse qui mène à certaines prédictions relatives aux interrelations des espèces endémiques. Plus spécifiquement, son point de vue antérieur (figure 6.14) prédit deux composantes (1, 2) dans tout cladogramme de relations entre espèces; et son point de vue plus tardif (figure 6.23) prédit seulement une composante (1) dans tout cladogramme tel celui-ci. Plus précisément, son point de vue antérieur (figure 6.14) prédit :

- (1.) Étant donné quatre espèces endémiques de quatre aires, les espèces endémiques de Bornéo, Sumatra et l'Asie, respectivement, sont plus proches entre elles (et seront trouvées telles) qu'aucune ne l'est d'une espèce endémique de Java.
- (2.) Étant donné trois espèces endémiques de Bornéo, Sumatra et l'Asie, respectivement, les espèces endémiques de Sumatra et de l'Asie sont plus proches entre elles (et seront trouvées telles) qu'aucune ne l'est d'une espèce endémique de Bornéo.

Et son point de vue plus tardif prédit le premier des deux éléments précédents, mais pas le second.

7

PATRONS DE LA BIOGÉOGRAPHIE : ANALYSE DE COMPOSANTES

ERREURS DE PRÉDICTION

La prédiction, telle que nous l'avons considérée dans le chapitre précédent, selon laquelle il devrait y avoir une correspondance entre relations entre espèces et relations entre aires, est dans sa généralité facilement accessible. Que cette correspondance existe effectivement ou non, ou puisse être découverte, est une question d'intérêt pour la présente recherche. Des réponses définitives sur ces éléments d'information concernant le monde du vivant n'ont pas encore été obtenues. Wallace n'a jamais considéré ces questions, tout comme la plupart des biogéographes depuis l'époque de Wallace. Ces questions sont des conséquences de la biogéographie de la vicariance, qui s'est principalement développée ces vingt-cinq dernières années.

Pourquoi ces questions ont tant tardé à se poser est en soi une question à laquelle on ne peut répondre de manière très satisfaisante, au-delà du fait évident que Wallace et d'autres biogéographes après lui, étaient occupés à se poser et à explorer des questions différentes. Wallace, par exemple, s'intéressait au nombre relatif d'espèces endémiques. Aussi, une analyse attentive des diagrammes de branchement (cladogrammes) est un autre développement de ces vingt-cinq dernières années. Enfin, il y a une raison supplémentaire (l'erreur d'échantillonnage) — le problème de l'établissement correct des relations entre espèces mis à part — qui a pu être importante. Cette raison est directement liée au test de prédictions particulières. Considérons encore une fois le cladogramme 7.1.2, montrant

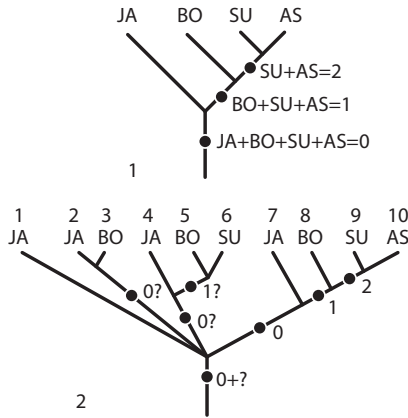


FIGURE 7.1. Cladogrammes du (1) concept d'interrelations de quatre aires de Wallace (cf. figure 6.14), et (2) de 10 espèces hypothétiques endémiques de ces aires (cf. figure 6.16.2).

les relations entre 10 espèces hypothétiques, endémiques de Java, de Bornéo, de Sumatra et de l'Asie. Supposons que ces 10 espèces existent et soient réellement reliées entre elles comme spécifié par le cladogramme. Supposons également qu'un spécialiste souhaitant tester les prédictions qu'implique le concept original de Wallace (figure 7.1.1) échantillonne ces 10 espèces et choisisse par hasard les espèces 6, 7, 8 et 10. Supposons finalement qu'il arrive à l'estimation correcte des relations entre espèces (figure 7.2). Il devrait trouver deux composantes (5!, 6!) qui apparemment contredisent les prédictions. Dans ce cas, l'apparente contradiction devrait provenir seulement de l'erreur d'échantillonnage, pas d'une estimation incorrecte des relations entre espèces. Ainsi, le spécialiste aurait réellement découvert les composantes 0 et 1, mais les aurait mal identifiées, à cause du seul hasard, comme de nouvelles composantes contredisant les prédictions qu'implique le concept original. Une erreur d'échantillonnage de la sorte a pu être très courante par le passé et pourrait être très courante encore actuellement. Si c'est le cas, sa présence pourrait avoir totalement frustré les efforts dans la recherche d'une possible correspondance entre relations entre espèces et relations entre aires.

L'erreur d'échantillonnage résulte d'un manque de connaissance des espèces et de leurs occurrences, soit parce que certaines espèces (par exemple, les espèces 1-5 et 9 de la figure 7.1.2) sont omises, soit parce qu'elles sont inconnues ou non collectées. Les espèces pourraient même être éteintes. Pour l'instant, il n'est pas possible d'établir les réelles difficultés causées par une erreur d'échantillonnage, car ce type de problèmes a été très peu étudié. Cependant, le spécialiste n'est pas totalement à la merci de l'erreur d'échantillonnage. Dans ce cas précis, par exemple, le spécialiste peut comparer le concept original (figure 7.1.1) et le résultat (7.2) et, pensant que le résultat peut être dû à une erreur d'échantillonnage,

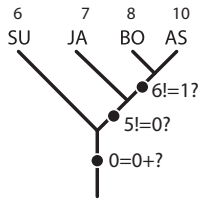


FIGURE 7.2. Cladogramme de quatre espèces hypothétiques endémiques de Sumatra, Java, Bornéo, et l'Asie, avec une analyse de leurs composantes (5!, 6!). Les composantes sont des falsificateurs apparents du concept de Wallace, mais en réalité prennent source dans une erreur d'échantillonnage (cf. figure 7.1). La composante 5! = la composante 0 ; la composante 6! = la composante 1.

inférer que la composante 5! = la composante 0 et que la composante 6! = la composante 1. Ces inférences mèneraient à certaines prédictions secondaires :

1. Que l'espèce 6 est apparentée à des espèces encore non découvertes, endémiques de, ou présentes à, Java, Bornéo ou l'Asie (espèces 4 et 5 de la figure 7.1.2).
2. Que les espèces 7, 8 et 10 sont apparentées à une espèce encore inconnue, endémique de, ou présente à, Sumatra (espèce 9 de la figure 7.1.2).

Des cas d'erreur d'échantillonnage, peuvent donc mener à un ensemble secondaire de prédictions qui, en effet, permettent de surmonter l'erreur d'échantillonnage — à condition bien sûr que le concept initial soit correct et que les relations entre les espèces connues soient correctement estimées. L'ensemble secondaire de prédictions est différent des prédictions précédentes, ou primaires, car l'ensemble secondaire n'est pas falsifiable. Considérons, par exemple, la prédiction 1 : que l'espèce 6 est apparentée à des espèces encore non découvertes, endémiques de, ou présentes à, Java, Bornéo ou l'Asie. Etant donné la prédiction, on pourrait chercher ces espèces encore non découvertes. Trouver ces espèces, bien sûr, satisfierait la prédiction. Mais ne pas les trouver ne réfuterait pas la prédiction, car la prédiction affirme seulement qu'il y a des espèces encore non découvertes. La prédiction ne dit rien sur le moment auquel de telles espèces pourraient être trouvées, par qui elles pourraient être trouvées, ou quel type de recherche serait suffisant pour les trouver et en quel endroit exact. Par conséquent, les prédictions secondaires ont, au mieux, seulement une valeur heuristique. Si on les suit, elles peuvent mener à la découverte d'espèces jusque-là inconnues, ou dont les relations étaient jusque-là inconnues ou insoupçonnées.

Parce que les prédictions secondaires ont une valeur potentielle, leur origine peut être considérée en plus ample détail.

| Concept original
(figures 7.1.1, 7.1.2)
composantes | Résultats trouvés
(figure 7.2)
composantes |
|---|--|
| 0 : JA+BO+SU+AS | 0 : JA+BO+SU+AS |
| 1 : BO+SU+AS | 5! : JA+BO+AS |
| 2 : SU+AS | 6! : BO+AS |

Comment les composantes 5! et 6! pourraient-elles être inférées, à cause de l'erreur d'échantillonnage, pour représenter les composantes 0 et 1? Si l'erreur d'échantillonnage résulte de l'information manquante, l'information manquante peut être ajoutée aux composantes 5! et 6!, de façon à les convertir en composantes du concept original.

| Résultat trouvé | Elément ajouté | Conversion |
|-----------------|----------------|-------------------|
| 5! : JA+BO+AS | + SU | = 0 : JA+BO+SU+AS |
| 6! : BO+AS | + SU | = 1 : BO+SU+AS |
| 6! : BO+AS | + JA | = 0 : JA+BO+SU+AS |

La seule possibilité pour la composante 5! est de lui ajouter l'élément SU, convertissant ainsi la composante 5! en composante 0. Il y a deux possibilités pour la composante 6! : ajouter SU résulte en la composante 1; ajouter JA résulte en la manifestation de la composante 0. D'une manière intéressante, ajouter l'élément SU à la composante 6! ajoute également SU à la composante 5! Par conséquent les deux composantes (5!, 6!) qui apparemment contredisent le concept original sont converties en composantes du concept original par la simple addition de SU à la composante 6! — en d'autres termes, par la découverte d'une espèce endémique de, ou présente à, Sumatra et la détermination correcte de ses relations.

La simple découverte d'une espèce endémique de Sumatra ne cause pas en soi la conversion des composantes propres à la falsification, car il existe un autre aspect de l'erreur d'échantillonnage, illustré par une assertion incorrecte ou imprécise des relations entre les espèces. Cet aspect de l'erreur d'échantillonnage peut aussi être envisagé comme dû au manque d'information — l'information nécessaire à l'assertion correcte et pleinement informative des relations entre les espèces. Supposons, par exemple, que l'espèce 9 (avec les relations telles que montrées dans la figure 7.1.2) est découverte et qu'elle est ajoutée au cladogramme 7.2. Il y a 10 façons différentes de l'ajouter (figure 7.3), dont une seule (7.3.10) est correcte et pleinement informative dans tous ses détails.

Quatre des 10 cladogrammes (7.3.1-4) possèdent inchangées les composantes propres à la falsification (5!, 6!). Dans six cladogrammes (7.3.5-10), la composante 5! est convertie en composante 0. Dans trois d'entre eux (7.3.5-7), la composante 6! persiste : dans l'un d'eux (7.3.6), une

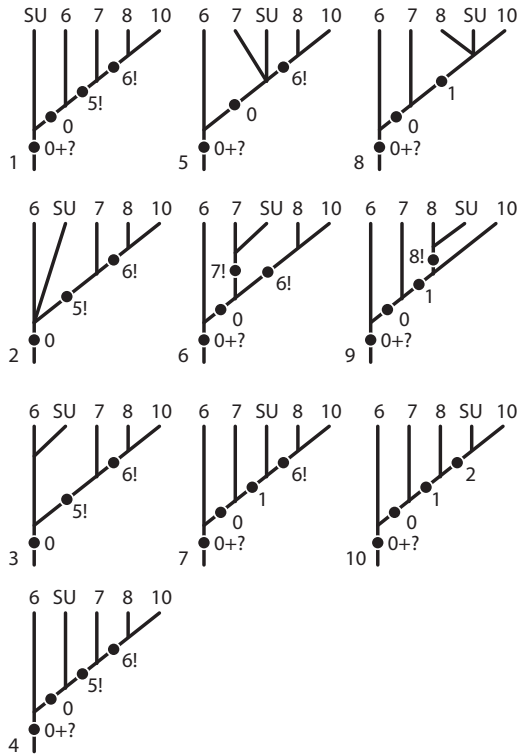


FIGURE 7.3. Dix cladogrammes, chacun spécifiant une relation différente pour une espèce hypothétique et récemment découverte endémique de Sumatra (cf. figure 7.2).

nouvelle composante propre à la falsification apparaît (7!); dans un autre (7.3.7), la composante 1 apparaît. Dans les trois cladogrammes restants (7.3.8-10), la composante 6! est convertie en composante 1 : dans l'un d'eux (7.3.9), une nouvelle composante propre à la falsification apparaît (8!); dans un autre (7.3.10), la composante 2 apparaît.

Une espèce endémique de Sumatra nouvellement découverte aura l'une des 10 relations montrées dans la figure 7.3. Si c'était l'espèce 9, et que l'espèce 10 était la plus proche (figure 7.3.10), certains des cladogrammes seraient erronés, pas simplement en manquant d'information (7.3.8), mais en contenant des composantes propres à la falsification quand en réalité il n'y en a pas.

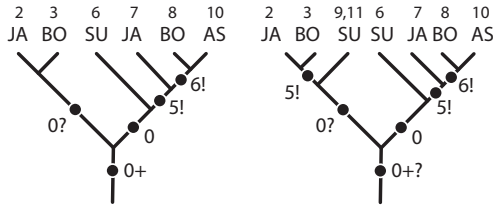


FIGURE 7.4. Cladogrammes avec composantes falsifiantes (cf. figures 7.1, 7.5). Dans le cladogramme 1 les composantes falsifiantes sont le résultat d'espèces manquantes (cf; figure 7.1). Dans le cladogramme 2 il y a une composante falsifiante supplémentaire qui dans une circonstance (9, cf. figure 7.1) est le résultat d'une assertion relationnelle incorrecte; dans une autre (11, cf. figure 7.5), celui d'espèces manquantes.

| Nombre de cladogrammes | Composantes falsifiées par cladogramme |
|------------------------|--|
| 2 | 0 |
| 3 | 1 |
| 5 | 2 |

Un résumé des dix cladogrammes montre que dans cinq d'entre eux (7.3.5, 7.3.7-10) il y a une réduction (à moins de deux) du nombre de composantes propres à la falsification. Dans deux d'entre eux (7.3.8, 7.3.10) la réduction est totale (à zéro).

Dans les limites du problème considéré, il n'est pas possible d'augmenter le nombre de composantes propres à la falsification, à moins que les relations entre les espèces ne soient mal interprétées. Ainsi, aucune autre espèce (parmi les espèces 1-5 de la figure 7.1.2) ne peut être ajoutée aux cladogrammes de la figure 7.3, de façon à augmenter le nombre de composantes propres à la falsification, à moins que l'espèce ajoutée ne soit incorrectement placée sur le cladogramme (si, par exemple, l'espèce de SU de la figure 7.4.2 est l'espèce 9). Si toutefois des espèces supplémentaires sont échantillonnées, le nombre de composantes propres à la falsification peut augmenter, à cause de l'erreur d'échantillonnage, même si les relations sont correctement interprétées. Considérons par exemple, la possibilité que le cladogramme 7.1.2 soit le résultat de l'échantillonnage d'un cladogramme plus large et plus complexe (figure 7.5). Dans ce cas, l'espèce SU de la figure 7.4.2 représenterait l'espèce 11 (figure 7.5) avec sa position correcte sur le cladogramme et le nombre de composantes apparemment propres à la falsification s'élèverait à trois.

L'effet d'une assertion incorrecte des relations ne peut être évalué en l'absence d'une certaine idée de ce que sont des relations correctes. Supposons, par exemple, qu'un groupe de quatre taxons d'oiseaux soit étudié dans un premier temps avec les résultats montrés dans la figure 7.6.1 et qu'un groupe de quatre taxons d'insectes soit ensuite étudié avec

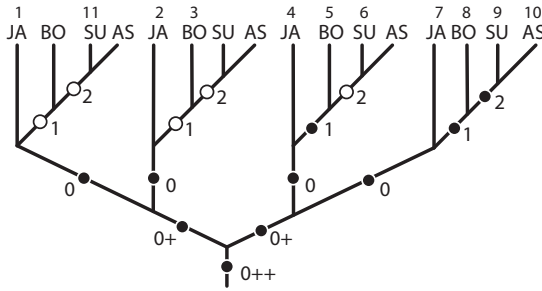


FIGURE 7.5. Une interprétation qui permettrait aux composantes falsifiantes des cladogrammes 7.4.1 et 7.4.2 d'être le résultat d'espèces manquantes plutôt que d'assertions relationnelles incorrectes.

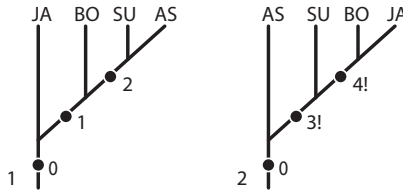


FIGURE 7.6. Deux cladogrammes : l'un pour 4 taxons d'oiseaux hypothétiques (1); l'autre pour 4 taxons d'insectes hypothétiques (2).

les résultats montrés dans la figure 7.6.2. Les insectes devraient fournir deux composantes propres à la falsification (3!, 4!). Si le même résultat est attendu pour les deux groupes, mais que les résultats sont en conflit, on pourrait suspecter que le conflit est dû à l'erreur d'échantillonnage. Alternativement, si des résultats différents sont attendus pour les deux groupes et que les résultats sont en conflit, on n'aurait aucune raison de douter de la véracité des résultats malgré leur conflit. Ce qui indique une erreur selon la première attente n'indique pas une erreur selon la seconde attente.

Il y a des raisons de penser que la assertion des relations est parfois erronée et qu'une assertion erronée des relations, lorsqu'elle est avancée, se voit indiquée par un conflit comme celui entre les figures 7.6.1 et 7.6.2. Etant donné un tel cas de conflit et d'erreur possible, que peut-il être fait pour étudier cette possibilité même? Les résultats pourraient être revérifiés dans l'espoir qu'une erreur puisse être découverte. Si aucune erreur n'est découverte, que peut-on alors dire? Un échantillonnage supplémentaire d'information sur les taxons pourrait être envisagé, de manière à permettre l'établissement d'un ensemble indépendant de relations. Si les nouveaux résultats dupliquent l'ancien, on pourrait avoir une plus grande confiance dans le fait que les résultats, même s'ils sont en conflit, ne sont pas dus à une erreur d'échantillonnage. On pourrait inférer qu'il y a deux types de relations d'aires — un type indiqué par les oiseaux et un autre type indiqué

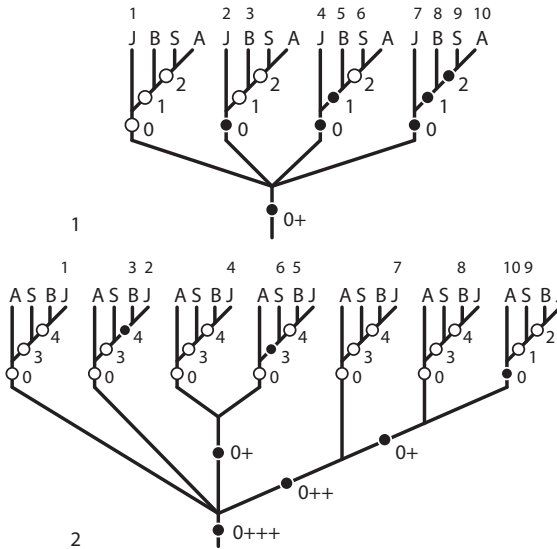


FIGURE 7.7. Interprétations d'un cladogramme pour 10 taxons de poissons hypothétiques (cf. figure 7.1.2); l'un (1) sur la base du concept de relations d'aires fourni par les oiseaux hypothétiques de la figure 7.6.1; l'autre (2), sur celle du concept de relations d'aire fourni par les insectes hypothétiques de la figure 7.6.2.

par les insectes.

Alternativement, on peut se tourner vers un troisième groupe d'organismes, par exemple les poissons. S'il existe un groupe de 10 taxons de poissons, distribués et apparentés comme montré par la figure 7.1.2, cela tendrait à s'accorder avec les résultats obtenus pour les oiseaux; d'une manière alternative, s'il existe un groupe de 10 taxons de poissons, distribués et apparentés comme montré par la figure 6.17.2, cela tendrait à s'accorder avec les résultats obtenus pour les insectes. Dans le premier cas, il y aurait des raisons de conclure que si les résultats des oiseaux ou des insectes étaient faux, les insectes seraient probablement faux; et dans le second cas, les oiseaux.

La logique de l'argument ci-dessus semble d'emblée suffisante, mais le problème peut être analysé sous la supposition d'erreurs dues aux espèces manquantes (le premier aspect de l'erreur d'échantillonnage), plutôt qu'à des assertions incorrectes de relations. Ainsi, si les résultats des poissons sont ceux de la figure 7.1.2, ils peuvent être interprétés comme résultant des espèces manquantes, reliées entre elles et distribuées selon chacun de ces deux patrons possibles: l'un spécifié par la figure 7.6.1 et l'autre spécifié par la figure 7.6.2 (figure 7.7).

Une comparaison des deux interprétations montre à quel point les résultats hypothétiques obtenus pour les poissons sont expliqués parcimonieusement par différents concepts de relations d'aires. Dans un

cas (7.7.1) les résultats requièrent 12 éléments d'erreur ; dans l'autre cas (7.7.2), les résultats requièrent 36 éléments d'erreur (tableau 7.1). Sur la base de cette comparaison, on peut conclure que les résultats hypothétiques sont expliqués avec une meilleure économie par le premier plutôt que par le dernier concept ; et que, s'il existe une unique explication pour tous les organismes (oiseaux, insectes, poissons), l'explication implique le premier, non le dernier, concept de relations d'aires. On peut également arriver à la même conclusion en comptant simplement le nombre de fois qu'un concept doit être répliqué pour prendre en compte les données. Les résultats obtenus pour les poissons, qui peuvent être expliqués par quatre répliquations d'un seul concept (figure 7.7.1), requièrent sept répliquations de l'autre concept (figure 7.7.2).

TABLEAU 7.1. Items d'erreur

| | <i>Cladogramme 7.7.1</i> | | <i>Cladogramme 7.7.2</i> | |
|--------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------|---------------|
| | <i>Occurrences</i> | <i>Totaux</i> | <i>Occurrences</i> | <i>Totaux</i> |
| Espèces manquantes : | | | | |
| JA | 0 | | 3 | |
| BO | 1 | | 4 | |
| SU | 2 | | 5 | |
| AS | 3 | 6 | 6 | 18 |
| Composantes manquantes : | | | | |
| 0+++ | - | | 0 | |
| 0++ | - | | 0 | |
| 0+ | 0 | | 0 | |
| 0 | 1 | | 6 | |
| 1 | 2 | | - | |
| 2 | 3 | | - | |
| 3 | - | | 6 | |
| 4 | - | 6 | 6 | 18 |
| Totaux | | 12 | | 36 |

Comme noté plus haut, l'information nécessaire à la résolution des relations d'aires n'était généralement pas disponible pour Wallace et est encore assez peu disponible même aujourd'hui. Les données sur les distributions des oiseaux, par exemple, sont abondantes, mais, en ce qui concerne les relations entre taxons, il n'y a virtuellement aucune information disponible qui résoudrait les relations d'aires. Des exemples, choisis au hasard dans la *Checklist des oiseaux du monde* de Peters, sont présentés dans la figure 7.8. Une comparaison des mêmes deux interprétations des données sur les oiseaux est montrée en figure 7.9. Les données sont expliquées avec la même efficacité par les deux concepts. En d'autres termes, les données sur les oiseaux sont non-informatives en ce qui concerne les relations d'aires (tableau 7.2).

Un troisième aspect de l'erreur d'échantillonnage est illustré par la possibilité qu'une espèce manquante puisse déjà avoir été trouvée et

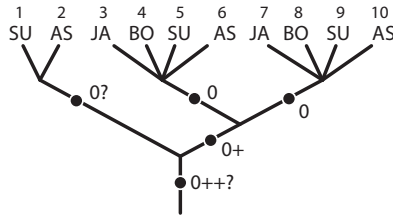


FIGURE 7.8. Cladogramme de certains taxons d'oiseaux : 1-2, *Rhopodytes tristiselongatus* et *R. t. longicaudatus*; 3-6, *Otus spilocephalus angelinae*, *O. s. luciae*, *O. s. stresemanni*, *O. s. vulpes*; 7-10, *Strix leptogrammica bartelsi*, *S. l. leptogrammica*, *S. l. myrtha*, *S. l. maingayi*. Données issues de J. L. Peters (1940), Check-list of Birds of the World, 4 :52, 88-89, 157-58 (Cambridge, Mass. : Harvard University Press).

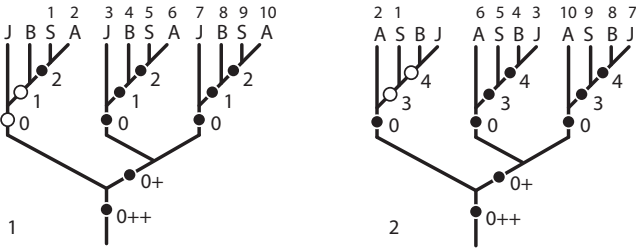


FIGURE 7.9. Interprétations d'un cladogramme pour certains taxons d'oiseaux (cf. figure 7.8) : l'un (1) sur la base du concept de relations d'aires fourni par les oiseaux hypothétiques de la figure 7.6.1; l'autre (2), sur celle du concept de relations d'aire fourni par les insectes hypothétiques de la figure 7.6.2.

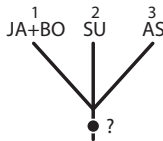


FIGURE 7.10. Un groupe hypothétique de trois espèces de poissons, dont l'une est présente à Java et à Bornéo.

identifiée non comme une espèce précédemment inconnue, mais mal-identifiée comme une espèce précédemment connue et connue pour être endémique d'une aire ou d'une autre. Considérons encore l'exemple hypothétique des cladogrammes contradictoires pour les oiseaux et les insectes (figure 7.6). Supposons encore qu'un groupe de poissons soit étudié et dans lequel il y a seulement trois espèces, dont l'une est présente dans deux aires (figure 7.10).

Trouver que, par exemple, un taxon particulier censé être endémique de Java (ou Bornéo) soit présent également à Bornéo (ou Java) devrait réduire d'un le nombre de taxons censés être endémiques de Java (ou de

TABLEAU 7.2. Items d'erreur

| | <i>Cladogramme 7.9.1</i> | | <i>Cladogramme 7.9.2</i> | |
|--------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------|---------------|
| | <i>Occurrences</i> | <i>Totaux</i> | <i>Occurrences</i> | <i>Totaux</i> |
| Espèces manquantes : | | | | |
| JA | 1 | | 1 | |
| BO | 1 | | 1 | |
| SU | 0 | | 0 | |
| AS | 0 | 2 | 0 | 2 |
| Composantes manquantes : | | | | |
| 0++ | 0 | | 0 | |
| 0+ | 0 | | 0 | |
| 0 | 1 | | 0 | |
| 1 | 1 | | - | |
| 2 | 0 | | - | |
| 3 | - | | 1 | |
| 4 | - | 2 | 1 | 2 |
| Totaux | | 4 | | 4 |

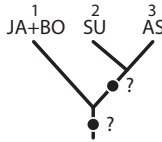


FIGURE 7.11. Un cladogramme hypothétique des trois espèces de poissons (cf. figure 7.10), avec les deux composantes possibles (●?) non spécifiées.

Bornéo). Etant donné que le nombre de taxons endémiques est encore assez grand pour permettre à l'aire d'être considérée comme une aire d'endémisme, le problème des relations d'aires n'en serait pas changé (le problème disparaîtrait si le taxon en question était le seul endémique, car le trouver ailleurs aurait réduit à zéro la liste des taxons endémiques).

Si le taxon à large répartition (espèce 1 à Java et Bornéo) peut être placé dans un cladogramme informatif (p. ex. figure 7.11), le cladogramme peut être analysé selon deux suppositions concernant la nature du taxon à large répartition.

SUPPOSITION 1

Sous la supposition que les occurrences javanaises et bornéennes de l'espèce 1 ne seront jamais distinguées comme des taxons séparés, il pourrait dans ce cas être avancé que ce qui est vrai d'une occurrence est aussi vrai de l'autre. Concrètement (figure 7.11), si l'espèce 2 à Sumatra et l'espèce 3

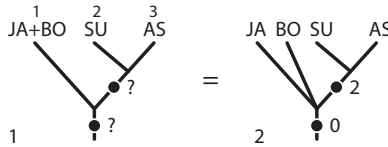


FIGURE 7.12. Analyse des composantes d'aires (2) impliquées par le cladogramme d'espèces (1) pour les trois espèces de poissons (figure 7.11).

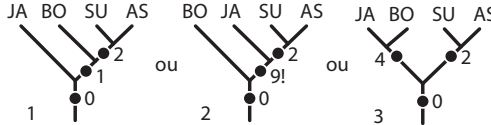


FIGURE 7.13. Les trois cladogrammes d'aires dichotomiques permis par l'analyse des composantes de la figure 7.12.

en Asie sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'espèce 1 à Java (ou Bornéo), alors les espèces 2 et 3 sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'espèce 1 à Bornéo (ou Java). Sous cette supposition, le cladogramme d'espèces comporte une composante (2; figure 7.12.2), qui permet trois cladogrammes d'aires dichotomiques (figure 7.13). Dans ce cas, les poissons hypothétiques tendraient à confirmer les oiseaux (figure 7.6.1), pas les insectes (figure 7.6.2).

Le cladogramme d'espèces (figure 7.11) peut être interprété comme résultant d'espèces manquantes reliées entre elles selon chacun des 15 patrons dichotomiques de relations d'aires possibles (figures 7.14 et 7.15). Dans les figures 7.14.1-3, il y a une espèce manquante dans chaque interprétation (une espèce manquant de manière conjointe à Java et Bornéo). Et il y a une composante manquante à chaque interprétation : la composante (1) de 7.14.1; la composante (9) de 7.14.2; et la composante (4) de 7.14.3. Dans les figures 7.15.1-12, il y a cinq espèces et cinq composantes manquantes à chaque interprétation (tableau 7.3). Certaines interprétations permettent un placement alternatif des occurrences ou javanaises (7.15.1-2) ou bornéennes (7.15.10-11) de l'espèce 1 (figure 7.16).

Sous la supposition 1, par conséquent, le cladogramme d'espèces est suffisant pour diviser les 15 cladogrammes d'aires possibles en deux ensembles : un de 3 cladogrammes d'aires et l'autre de 12. Le premier ensemble inclut les cladogrammes d'aires qui sont des interprétations économiques par rapport au dernier ensemble. Une analyse de composantes des cladogrammes d'espèces donne une seule composante d'aires informative (2). Le taxon à large répartition en lui-même (espèce 1) ne contribue à aucune composante d'aires.

Une analyse similaire peut être effectuée pour un cladogramme d'espèces différent avec le taxon à large répartition (espèce 6) à une position différente (figures 7.17 et 7.18). Encore une fois, le taxon à large répartition ne contribue à aucune composante d'aires; il n'y a qu'une

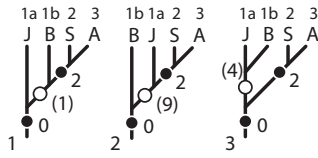


FIGURE 7.14. Trois interprétations économiques (cf. figure 7.15) du cladogramme d'espèces pour les trois espèces de poissons (figure 7.11).

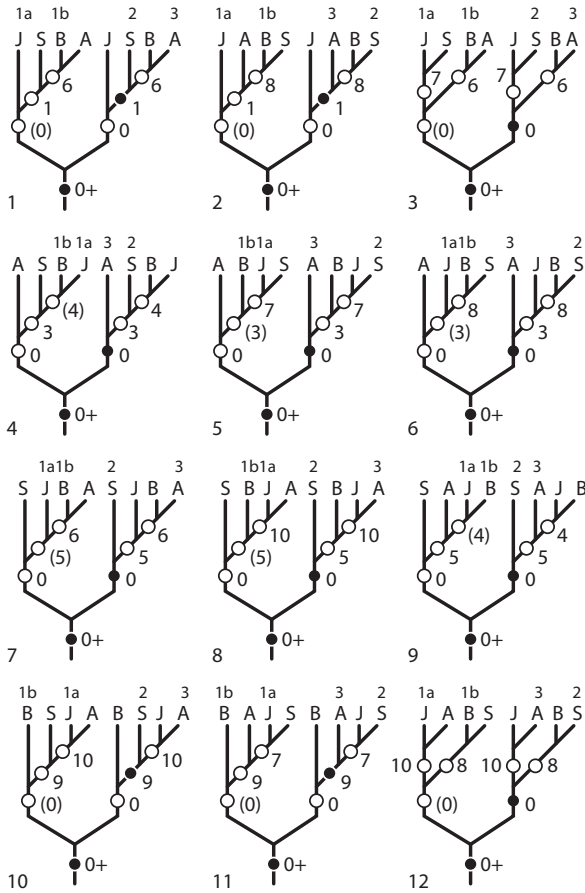


FIGURE 7.15. Douze interprétations non économiques (cf. figure 7.14) du cladogramme d'espèces pour les trois espèces de poissons (figure 7.11).

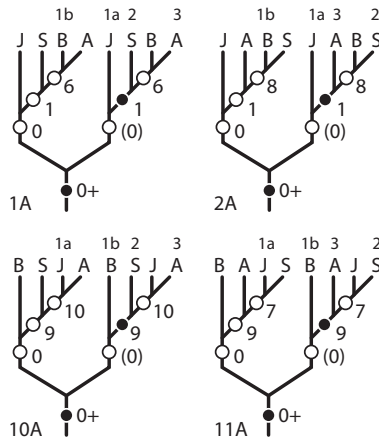


FIGURE 7.16. Analyse des composantes d'aires (2) impliquées par le cladogramme d'espèces (1) pour un groupe différent de trois espèces.

seule composante d'aires résolue (1); et il y a trois cladogrammes d'aires dichotomiques et économiques possibles (figure 7.18). D'une manière intéressante, la combinaison de deux cladogrammes d'espèces (figures 7.19.1-2) est équivalente à celle de leurs cladogrammes d'aires relatifs (figures 7.19.3-4). La combinaison donne deux composantes d'aires (1 et 2), qui spécifient comme économique un seul des 15 cladogrammes d'aires dichotomiques possibles. Par conséquent, sous la supposition 1, deux cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires sont suffisants pour spécifier un cladogramme d'aires complètement résolu (dichotomique) — si chaque cladogramme d'espèces apporte une composante d'aires différente et si les composantes d'aires sont combinables en un seul cladogramme. Si les composantes d'aires sont non-combinables, aucun cladogramme d'aires informatif ne nécessite de résultats (p. ex. figure 7.20).

Il y a 15 cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre aires (figure 7.21). Il y a 18 cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires possibles (figure 7.22). Chacun de ces cladogrammes d'espèces permet trois cladogrammes d'aires économiques (tableau 7.4). Toute combinaison de deux cladogrammes d'espèces ou plus spécifiera un nombre de cladogrammes d'aires économiques, qui peut être déterminé en comparant les listes de cladogrammes à trois aires spécifiés par les cladogrammes d'espèces. Par exemple, les deux cladogrammes d'espèces de la figure 7.19 sont les numéros 1 (7.19.1) et 16 (7.19.2), selon que A=Java, B=Bornéo, C=Sumatra et D=Asie; leur combinaison spécifiera comme économique seulement le cladogramme d'aire 1 (7.19.5). Les deux cladogrammes d'espèces de la figure 7.20 (cf. figures 7.12 et 7.13) sont les numéros 1 (7.20.1) et 5 (7.20.2) et leur combinaison spécifiera comme également économiques six cladogrammes d'aires : 1 (7.13.1), 11 (7.13.2), 13 (7.13.3), 2, 8, 14.

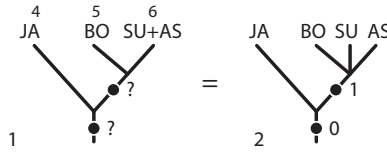


FIGURE 7.17. Analyse des composantes d'aires (2) impliquées par le cladogramme d'espèces (1) pour un groupe différent de trois espèces.

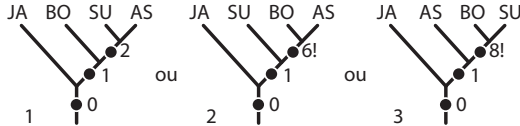


FIGURE 7.18. Les trois cladogrammes d'aires dichotomiques permis par l'analyse de composantes de la figure 7.17.

Les cas impliquant des taxons à large répartition sont dans une certaine mesure ambigus sous la supposition 1, car ils permettent un certain nombre de cladogrammes dichotomiques alternatifs. Pour deux des quatre cas considérés ci-dessus (figures 7.12.1, 7.17.1), la représentation graphique ne pose aucun problème, car chaque analyse de composantes produit un cladogramme d'aires (partiellement résolu) secondaire (figures 7.12.2, 7.17.2). Dans un cas impliquant deux taxons à large répartition (figure 7.19), il n'y a aucun problème de représentation, car les deux analyses de composantes (figures 7.19.3-4) sont combinables en un cladogramme d'aires (dichotomique) primaire (figure 7.19.5). Dans un autre cas impliquant deux taxons à large répartition (figure 7.20), il y a un problème de représentation, car les deux différentes analyses de composantes produisent un cladogramme d'aires (non-informatif) tertiaire (figure 7.20.5). Dans ce cas, le cladogramme tertiaire signifie seulement qu'il n'y a pas de cladogramme d'aires informatif qui soit une interprétation économique des deux cladogrammes d'espèces. Le cladogramme tertiaire n'est pourtant pas un résumé exact, ou une représentation exacte, des deux analyses de composantes en conflit, étant donné que le cladogramme tertiaire permettrait tous les cladogrammes d'aires possibles, même si les analyses de composantes n'incluent que les composantes 2 et 6 (figures 20.3-4). Les analyses de composantes n'indiquent pas comme économiques les interprétations fondées sur les cladogrammes d'aires contenant les composantes 8 (BO+SU) et 10 (JA+AS) et ceux contenant les composantes 4 (BO+JA) et 7 (JA+SU), sauf en combinaison avec, respectivement, les composantes 2 (SU+AS) et 6 (BO+AS). Les analyses de composantes, en somme, permettent 6 des 15 cladogrammes d'aires possibles. Graphiquement, deux cladogrammes d'aires secondaires sont requis pour spécifier ces six possibilités.

Un schéma alternatif de représentation graphique est possible en faisant appel aux réseaux. L'analyse de composantes de la figure 7.12.2 est

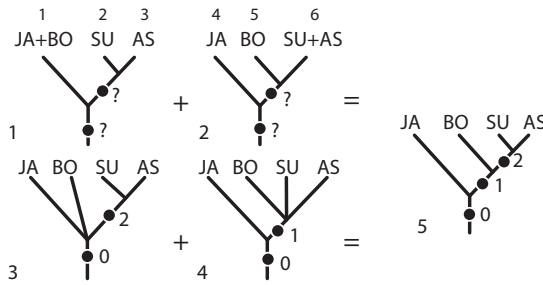


FIGURE 7.19. La combinaison de deux cladogrammes d'espèces différentes (1-2), ou deux analyses de composantes d'aires différentes (3-4), dont la combinaison de chacun donne le même cladogramme d'aires complètement résolu (5).

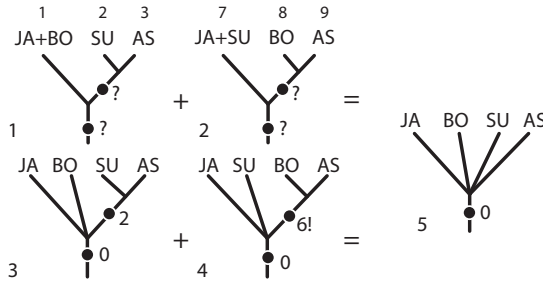


FIGURE 7.20. La non-combinaison de deux cladogrammes d'espèces différents (1-2), ou deux analyses de composantes d'aires différentes (3-4), dont la non-combinaison de chacun donne un cladogramme d'aire non-informatif (5).

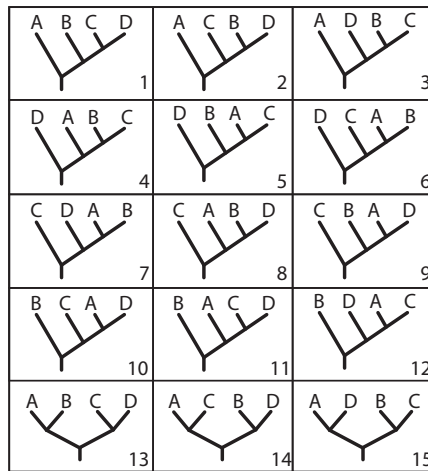


FIGURE 7.21. Les 15 cladogrammes d'aires possibles (quatre aires) complètement résolus (dichotomiques).

TABLEAU 7.4. Supposition 1 (l'entrée verticale est numérotée comme dans la figure 7.21; l'entrée horizontale est numérotée comme dans la figure 7.22)

| <i>Cladogramme
d'aïres</i> | <i>Cladogrammes d'espèces à 3-taxons 4-aïres</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
| 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - |
| 2 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - |
| 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - |
| 4 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| 5 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - |
| 6 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 |
| 7 | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 |
| 8 | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 9 | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - |
| 10 | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | - |
| 11 | 1 | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| 12 | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - |
| 13 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| 14 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - |
| 15 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - |

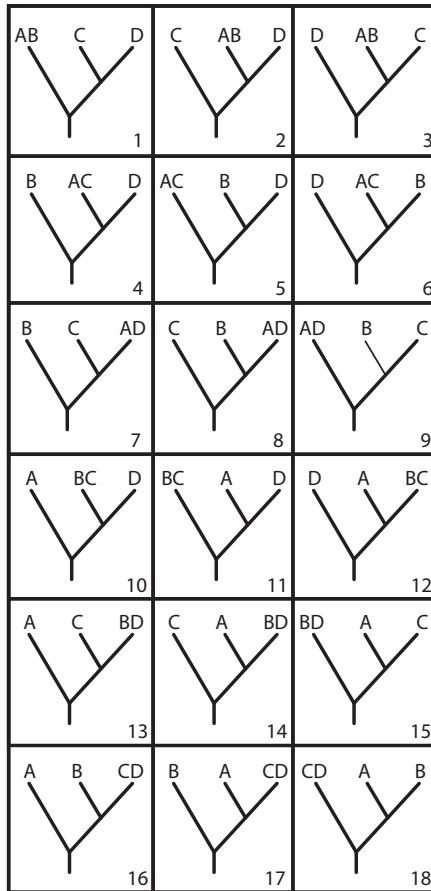


FIGURE 7.22. Les 18 cladogrammes d'espèces à 3-taxons 4-aires possibles.

équivalente à un réseau avec seulement trois de ses cinq racines possibles (figure 7.23.2), chacune avec son propre chemin à travers le réseau et chacune donnant un des cladogrammes d'aires dichotomiques de la figure 7.13. L'analyse de composantes de la figure 7.17.2 est équivalente à trois réseaux (figures 7.24.2-4), chacun avec une racine et un chemin et chacun donnant l'un des cladogrammes d'aires dichotomiques de la figure 7.18. Combinés, les réseaux sont eux-mêmes équivalents à un réseau moins informatif, avec une seule de ses sept racines possibles (figure 7.24.5; voir plus loin pour une explication des différentes racines possibles), qui permet néanmoins trois chemins différents à travers le réseau.

Dans la mesure où les analyses de composantes peuvent être combinées pour produire un cladogramme d'aires complètement résolu (figures 7.19.3-5; 7.25.1-3), leurs réseaux équivalents peuvent être combinés de manière à

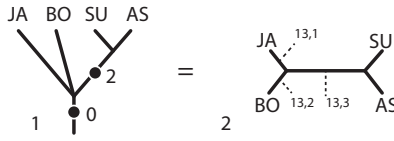


FIGURE 7.23. Une analyse de composantes (1; cf. figure 7.12), et son réseau équivalent avec trois racines spécifiées (2; cf. figure 7.13).

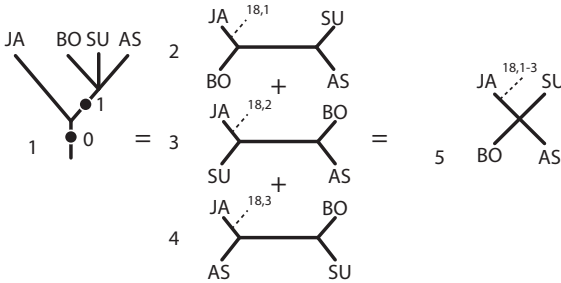


FIGURE 7.24. Une analyse de composantes (1; cf. figure 7.17); ses trois réseaux équivalents (2-4), chacun avec une racine spécifiée (cf. figure 7.18); et leur réseau modifié équivalent avec une racine spécifiée (5).

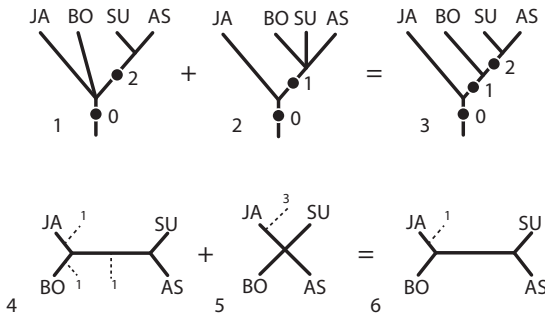


FIGURE 7.25. La combinaison de deux analyses de composantes différentes (1-2) en un cladogramme d'aires complètement résolu (3); avec la combinaison équivalente des réseaux correspondants (4-5) en un réseau avec une unique racine et un unique chemin (6) spécifiant le même cladogramme d'aires (3).

donner les mêmes résultats (figures 7.25.4-6). La combinaison des réseaux implique juste la préservation des racines et des chemins, s'il en existe, qui sont communs aux deux réseaux. Dans le premier réseau (7.25.4) il y a trois racines, chacune avec un chemin; dans le second réseau (7.25.5) il y a une racine avec trois chemins, dont l'un est le même que dans le premier réseau (JA; cf. figures 7.23.2 et 7.24.2). La combinaison des réseaux réduit par conséquent le nombre de racines et de chemins possibles à un (figure 7.25.6).

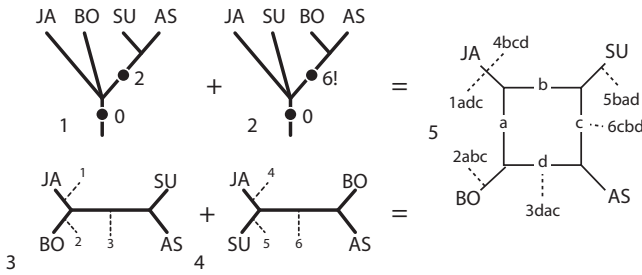


FIGURE 7.26. Deux analyses de composantes en conflit (1-2 ; cf. figure 7.20) ; leurs réseaux équivalents (3-4) ; et leur combinaison en un réseau modifié à cinq racines et six chemins de réseaux spécifiés (5).

Les analyses de composantes en conflit de la figure 7.20 sont équivalentes à deux réseaux (figures 7.26.3-4), sans aucune racine ni chemin en commun. Elles peuvent néanmoins être combinées en un réseau modifié comportant cinq des sept racines possibles (figure 7.26.5), dont l'une (JA) permet deux chemins alternatifs, faisant un total de six, à travers le réseau. Une notation supplémentaire est nécessaire pour éliminer certaines combinaisons et redondances. Ainsi, pour chaque racine, le chemin approprié à travers le réseau peut être désigné par des petites lettres (a, b, c, d), avec pour conséquence qu'une même racine locale peut mener à différents cladogrammes (p. ex. 1 et 4) selon les différents chemins notés. Que les deux analyses de composantes en conflit (figures 7.26.1-2) puissent être représentées par un tel réseau modifié (figure 7.26.5) n'est pas particulièrement intéressant ou important en soi, parce que le réseau modifié n'est rien de plus qu'une simplification des deux réseaux équivalents aux analyses de composantes (figures 7.26.3-4). Ce qui pourrait importer, c'est la possibilité que les analyses de composantes en conflit soient informatives dans leur combinaison, ce qui ne peut être en soi justement désigné par un unique cladogramme d'aires secondaire ou tertiaire. L'information peut être comprise et présentée graphiquement d'une façon générale, comme un ensemble restreint de possibilités permises par le réseau modifié. En omettant les détails à propos des chemins, un tel réseau peut être présenté d'une manière simple (figure 7.27.1). Ou bien, les chemins peuvent être indiqués sous une forme rudimentaire par de courtes lignes qui spécifient leurs directions initiales à travers le réseau (figure 7.27.2).

SUPPOSITION 2

Sous la supposition que les occurrences javanaises et bornéennes de l'espèce 1 puissent dans le futur être distinguées comme des taxons séparés, alors ce qui est vrai de l'une des occurrences ne l'est pas nécessairement de

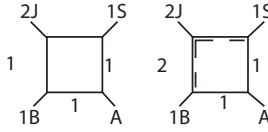


FIGURE 7.27. Réseaux modifiés (cf. figure 7.26), dans lesquels les détails des chemins sont omis (1) ou sont réduits sous la forme de petites lignes qui indiquent les directions initiales des chemins à travers le réseau (2).

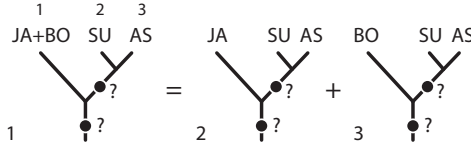


FIGURE 7.28. Analyse préliminaire en deux possibilités de composantes d'aires (2-3) impliquées par le cladogramme d'espèces (1) des trois espèces de poissons (cf. figure 7.12).

l'autre. Concrètement (figure 7.28), si l'espèce 2 à Sumatra et l'espèce 3 en Asie sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'espèce 1, la relation pourrait être vraie seulement pour l'occurrence javanaise et non pour l'occurrence bornéenne (figure 7.28.2), ou l'inverse (7.28.3). Sous cette supposition, le cladogramme d'espèces (figure 7.28.1) donne deux possibilités pour l'analyse de composantes, mais chaque possibilité inclut seulement trois des quatre aires d'intérêt (figures 7.28.2-3).

Une possibilité est analysée dans la figure 7.29, qui montre qu'il y a cinq cladogrammes d'aires, pour les quatre aires, dichotomiques et économiques. La seconde possibilité est analysée dans la figure 7.30, qui montre qu'il y a également cinq cladogrammes d'aires, pour les quatre aires, dichotomiques et économiques. La comparaison des deux possibilités montre que trois cladogrammes d'aires sont répétés (figures 7.29.2 et 7.30.4 ; 7.29.3 et 7.30.3 ; 7.29.4 et 7.30.2), ce qui donne un total de sept cladogrammes d'aires différents, dont trois sont répétés une fois chacun. Les sept cladogrammes d'aires différents réduisent à trois analyses de composantes différentes (figure 7.31) spécifiant conjointement ces sept cladogrammes. Dans ce cas aussi les poissons hypothétiques tendraient à confirmer les oiseaux (figure 7.6.1), pas les insectes (figure 7.6.2), car une ou deux composantes du cladogramme des oiseaux se retrouve(nt) dans cinq des sept cladogrammes d'aires, tandis que les deux composantes du cladogramme des insectes ne se retrouvent dans aucun des sept cladogrammes d'aires.

Le cladogramme d'espèces (figures 7.11 et 7.28.1) peut être interprété comme résultant d'espèces manquantes reliées entre elles selon chacun des 15 patrons dichotomiques de relations d'aires possibles (figures 7.32 et 7.33). Dans les figures 7.32.1-7, il y a une espèce manquante à chaque interprétation (une espèce manquante conjointement à Java et Bornéo). Et il y a une composante manquante à chaque interprétation : la composante

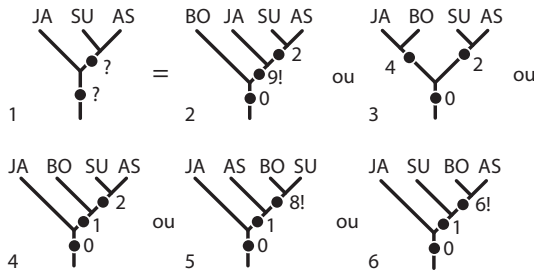


FIGURE 7.29. Analyse de l'une des possibilités (1) pour les composantes d'aires, sous la forme de cinq cladogrammes d'aires alternatifs (2-6).

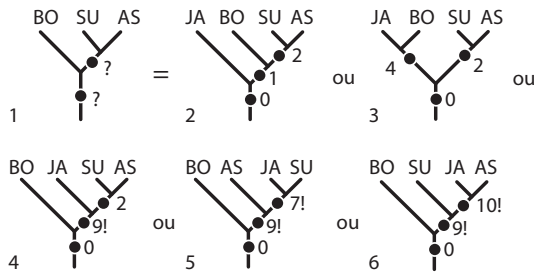


FIGURE 7.30. Analyse d'une seconde possibilité (1) pour les composantes d'aires, sous la forme de cinq cladogrammes d'aires alternatifs (2-6).

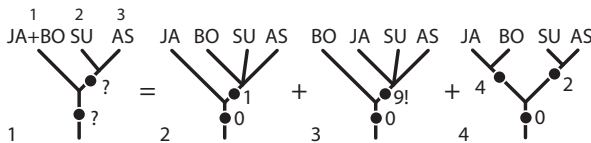


FIGURE 7.31. Résumé de l'analyse de composantes (les deux possibilités) du cladogramme d'espèces (1) pour les trois espèces de poissons (cf. figure 7.12).

(9) de 7.32.1; (7) de 7.32.2; (10) de 7.32.3; (1) de 7.32.4; (8) de 7.32.5; (6) de 7.32.6; (4) de 7.32.7. Dans les figures 7.33.1-8, il y a cinq espèces et cinq composantes manquant à chaque interprétation (tableau 7.5). Chaque interprétation de la figure 7.33 permet un placement alternatif de l'occurrence, ou javanaise ou bornéenne, de l'espèce 1; des exemples des deux interprétations sont présentés dans la figure 7.34.

Sous la supposition 2, donc, le cladogramme d'espèces est suffisant pour diviser les 15 cladogrammes d'aires dichotomiques en deux ensembles : un ensemble de sept et l'autre de huit. Le premier ensemble inclut ces cladogrammes d'aires qui sont des interprétations économiques par rapport à ceux du dernier ensemble. L'analyse de composantes du cladogramme d'espèces donne quatre composantes (figure 7.31), dont trois

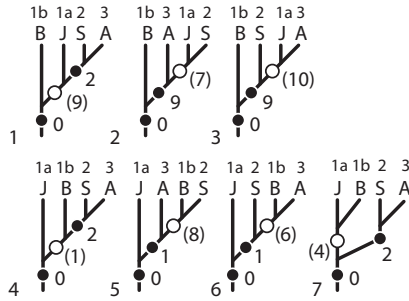


FIGURE 7.32. Sept interprétations économiques (cf. figure 7.33) du cladogramme d'espèces pour les trois espèces de poissons.

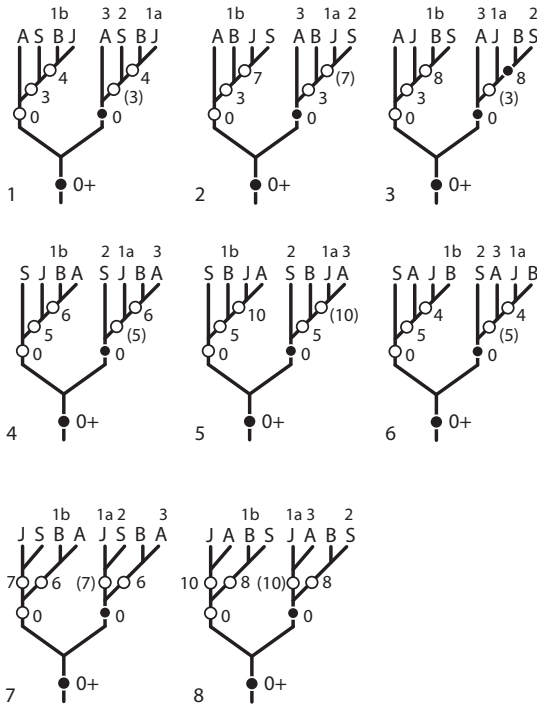


FIGURE 7.33. Huit interprétations non économiques (cf. figure 7.32) du cladogramme d'espèces pour les trois espèces de poissons.

sont informatives (7, 9, 2), mais il y a un conflit entre deux d'entre-elles (1 et 9). Le taxon à large répartition (espèce 1) ne contribue en lui-même à aucune composante d'aires qui soit informative; par conséquent la composante 4 n'est pas vraiment informative.

Une analyse similaire peut être effectuée pour un cladogramme d'espèces

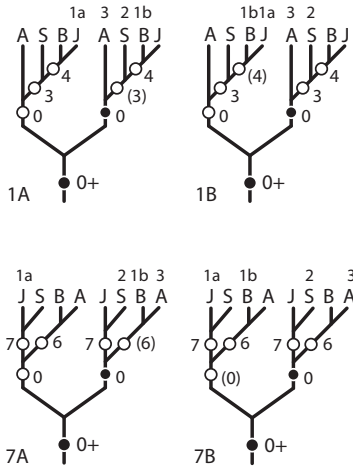


FIGURE 7.34. Deux des huit interprétations qui permettent un placement alternatif de Java et Bornéo (cf. figure 7.33).

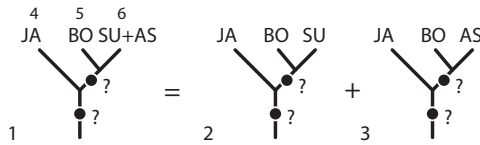


FIGURE 7.35. Analyse préliminaire en deux possibilités de composantes d'aires (2-3) impliquées par le cladogramme d'espèces (1) pour un groupe de trois espèces différent (cf. figure 7.17).

différent ayant le taxon à large répartition (espèce 6) à une autre position (figure 7.35). Encore une fois, le taxon à large répartition (espèce 6) ne contribue à aucune composante d'aires; il y a neuf composantes d'aires, toutes sont informatives, mais plusieurs sont en conflit; et il y a sept cladogrammes d'aires dichotomiques possibles (figures 7.36 à 7.38).

La combinaison des deux cladogrammes d'espèces (figures 7.39.1-2) est équivalente, comme précédemment, à la combinaison de leur cladogrammes d'aires relatifs (figures 7.31 et 7.38). Sous la supposition 2, la combinaison donne une seule composante d'aires (1), permettant trois des 15 cladogrammes d'aires dichotomiques possibles (cf. figure 7.19). D'une manière intéressante, la substitution par un cladogramme d'espèces différent (figure 7.39.5), en conflit sous la supposition 1 (figure 7.20), donne la même composante d'aires (1). Combiner l'ensemble des trois cladogrammes d'espèces donne le même résultat (figure 7.40). La substitution par un troisième cladogramme d'espèces (figure 7.41.3), également en conflit sous la supposition 1, donne une composante d'aires supplémentaire (2) et un cladogramme (dichotomique) d'aires

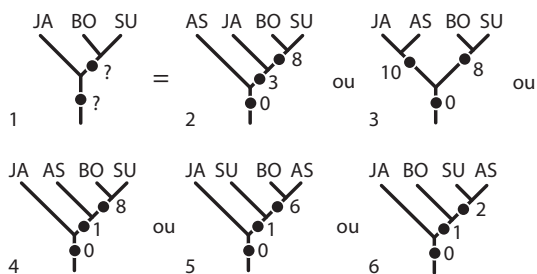


FIGURE 7.36. Analyse de l'une des possibilités (1) pour les composantes d'aires, sous la forme de cinq cladogrammes d'aires alternatifs (2-6).

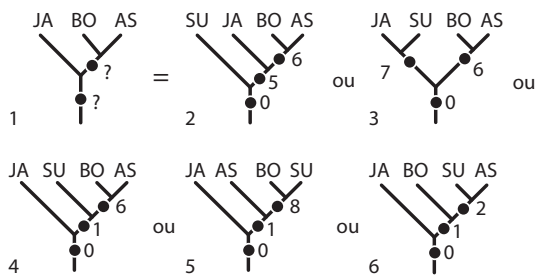


FIGURE 7.37. Analyse d'une seconde possibilité (1) pour les composantes d'aires, sous la forme de cinq cladogrammes d'aires alternatifs (2-6).

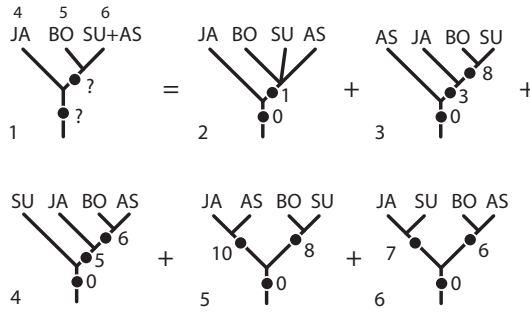


FIGURE 7.38. Résumé de l'analyse de composantes (les deux possibilités) du cladogramme d'espèces (1) pour les trois espèces de poissons (cf. figure 7.17).

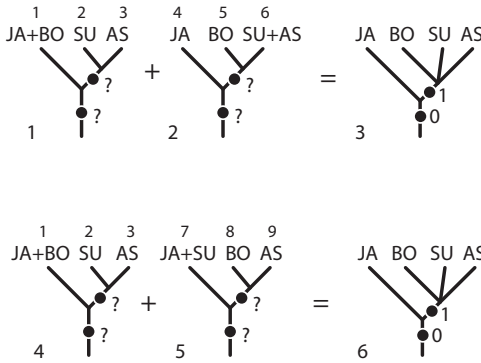


FIGURE 7.39. La combinaison de différentes paires de cladogrammes d'espèces (1-2; 4-5), chacun donnant un cladogramme d'aires secondaire à une composante (1).

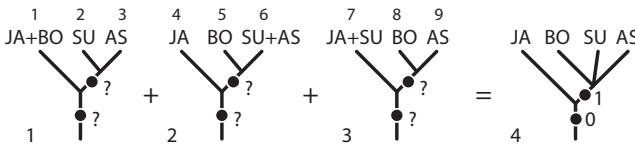


FIGURE 7.40. La combinaison de trois cladogrammes d'espèces différents (1-3), qui donne un cladogramme d'aires secondaire à une composante (1).

complètement résolu (figure 7.41.4). Dans certains cas (p. ex. figure 7.42), seuls deux cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires sont nécessaires pour produire un cladogramme d'aires complètement résolu (figure 7.42.3).

Il y a 15 cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre aires (figure 7.21). Il y a 18 cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires possibles (figure 7.22). Chacun de ces cladogrammes d'espèces permet sept

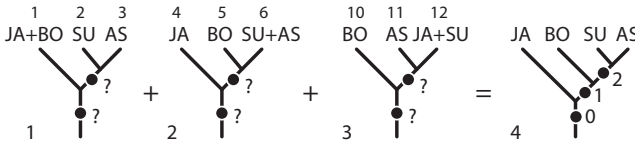


FIGURE 7.41. La combinaison de trois cladogrammes d'espèces différents (1-3), qui donne un cladogramme d'aires complètement résolu (4).

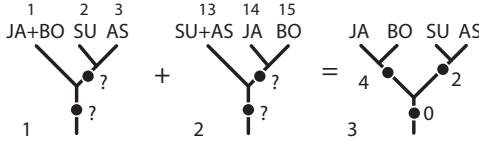


FIGURE 7.42. La combinaison de deux cladogrammes d'espèces différents (1-2), qui donne un cladogramme d'aires complètement résolu (3).

cladogrammes d'aires économiques sous la supposition 2 (tableau 7.6). Toute combinaison de deux cladogrammes d'espèces ou plus spécifiera un nombre de cladogrammes d'aires économique, qui peut être déterminé par la comparaison des listes de sept cladogrammes d'aires spécifiés par les cladogrammes d'espèces. Par exemple, les trois cladogrammes d'espèces de la figure 7.40 sont les numéros 1 (7.40.1), 16 (7.40.2) et 5 (7.40.3), sous la supposition que A=Java, B=Bornéo, C=Sumatra et D=Asie; combinés ils spécifient les cladogrammes d'aires 1, 2 et 3 comme interprétations économiques. Les trois cladogrammes de la figure 7.41 sont les numéros 1 (7.41.1), 16 (7.41.2) et 4 (7.41.3), qui en combinaison spécifient le cladogramme d'aires 1 (7.41.4). Les deux cladogrammes d'espèces de la figure 7.42 sont le 1 (7.42.1) et le 18 (7.42.2), qui en combinaison spécifient le cladogramme d'aires 13 (figure 7.42.3).

Les entrées du tableau 7.6 (chiffres 1 et 2) reflètent la redondance dans les différentes possibilités de l'analyse de composantes. Par exemple, dans les figures 7.29 et 7.30, certains cladogrammes d'aires sont répétés dans l'analyse du cladogramme d'espèces 1 (figure 7.28.1) : 1 (figure 7.29.4, 7.30.2), 11 (7.29.2, 7.30.4) et 13 (7.29.3, 7.30.3). Dans les figures 7.36 et 7.37, d'autres cladogrammes d'aires sont répétés dans l'analyse du cladogramme d'espèces 16 (figure 7.35) : 1 (7.36.6, 7.37.6), 2 (7.36.5, 7.37.4) et 3 (7.36.4, 7.37.5).

Les cas impliquant des taxons à large répartition sont dans une certaine mesure ambigus sous la supposition 2, car ils permettent un certain nombre de cladogrammes dichotomiques alternatifs. Pour tous les cas considérés ci-dessus (p. ex. figures 7.31 et 7.38), il y a un problème de représentation graphique des analyses de composantes, car chaque analyse produit une suite de cladogrammes conflictuels et qui ne peuvent être combinés en une seule structure cladistique qui soit complètement informative.

Un schéma alternatif de représentation graphique est possible en faisant

TABLEAU 7.6. Supposition 2 (l'entrée verticale est numérotée comme dans la figure 7.21; l'entrée horizontale est numérotée comme dans la figure 7.22)

| <i>Cladogramme
d'aïres</i> | <i>Cladogrammes d'espèces à 3-taxons 4-aïres</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
| 1 | 2 | - | - | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - |
| 2 | 1 | 1 | - | 2 | - | - | 1 | 1 | 2 | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - |
| 3 | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | - | - | 2 | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - |
| 4 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | 1 | - | 1 | 1 | - | 1 |
| 5 | - | - | 2 | - | - | 2 | 1 | - | 1 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | 1 | 1 |
| 6 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | 1 | 1 | - | - | 2 | - | 1 | 1 | - | - | 2 |
| 7 | - | 2 | - | - | 1 | 1 | - | 2 | - | 1 | 1 | - | 2 | - | 2 | - | - | 2 |
| 8 | - | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | 1 | 1 | - | - | 2 | - | 1 | - | 1 |
| 9 | - | 2 | - | 1 | 1 | - | - | 2 | - | 2 | - | - | 2 | - | 2 | - | 1 | 1 |
| 10 | 1 | 1 | - | 2 | - | - | 2 | - | - | - | 2 | - | - | 1 | 1 | - | 2 | - |
| 11 | 2 | - | - | 2 | - | - | 2 | - | - | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | - | 2 | - |
| 12 | 1 | - | 1 | 2 | - | - | 2 | - | - | 1 | 1 | - | - | - | 2 | - | 2 | - |
| 13 | 2 | - | - | 1 | - | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | 2 |
| 14 | - | 1 | 1 | - | 2 | - | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | - | - | 2 | 1 | 1 | - |
| 15 | - | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - | - | 2 | - | 2 | - | 1 | 1 | - | 1 | 1 | - |

appel à un réseau modifié. Un tel réseau permettant les 15 cladogrammes dichotomiques possibles est montré en figure 7.43.1. Il y a sept racines possibles : quatre racines, chacune avec trois différents chemins à travers le réseau (3J, 3S, 3B, 3A) et trois racines à chemin unique (1, 1, 1). Comme noté plus haut, les chemins peuvent être spécifiés par leurs directions initiales, comme indiqué par les courtes lignes à l'intérieur du carré. Les trois racines à chemin unique (1, 1, 1) divisent les quatre aires en deux groupes de deux chacun. La racine à l'intérieur du carré donne JA et BS ; la racine sur le côté donne JS et BA ; la racine au-dessous donne JB et SA. Parce que trois chemins par racine est le maximum pour quatre aires et inclut toutes les possibilités, l'indication des chemins n'est pas nécessaire et le réseau modifié peut être simplifié comme celui de la figure 7.43.2, qui est complètement informatif quant aux racines et chemins.

L'analyse de composantes de la figure 7.31 est équivalente à un réseau modifié avec trois de ses sept racines possibles, qui permettent sept chemins à travers le réseau (figure 7.44). L'analyse de composantes de la figure 7.38 est équivalente à un réseau modifié avec cinq de ses sept racines possibles, qui permettent sept chemins à travers le réseau (figure 7.45, où la direction initiale pour les racines S et A est indiquée par de courtes lignes s'étendant jusqu'à J). Combinées, les deux analyses de composantes (réseaux) sont elles-mêmes équivalentes à un réseau avec une seule de ses sept racines possibles (figure 7.46.3), qui cependant permet trois différents chemins à travers le réseau (cf. figures 7.39.1-3). La combinaison des réseaux (figure 7.46) implique simplement la préservation des racines et chemins, s'il en existe, communs aux deux réseaux.

Une autre combinaison implique les cladogrammes d'espèces des figures 7.39.4 et 7.39.5 (figure 7.47), ce qui donne le même résultat (cf.

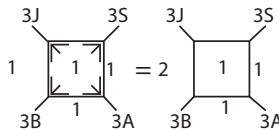


FIGURE 7.43. Réseaux modifiés permettant l'ensemble des 15 cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre aires. Dans l'un (1) les trois chemins possibles pour chacune des quatre racines (J, B, S, A) sont spécifiés par de petites lignes indiquant les directions initiales à travers le réseau. Dans l'autre (2) les chemins ne sont pas indiqués mais sont censés comprendre toutes les possibilités.

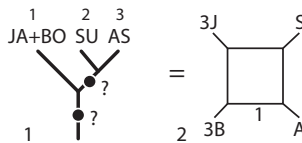


FIGURE 7.44. Un cladogramme d'espèces (1) et son analyse de composantes sous la forme d'un réseau modifié avec trois racines et sept chemins (2).

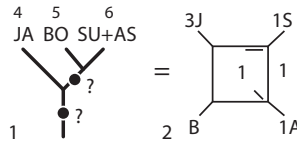


FIGURE 7.45. Un cladogramme d'espèces (1) et son analyse de composantes sous la forme d'un réseau modifié avec trois racines et sept chemins (2). Pour deux chemins (S et A), la direction initiale (vers J) est indiquée par de petites lignes à l'intérieur du carré.

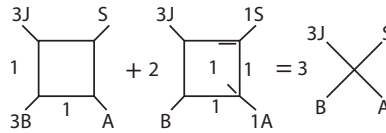


FIGURE 7.46. La combinaison des analyses de composantes (1-2) de deux cladogrammes d'espèces (cf. figures 7.39.1-2, 7.44 et 7.45), qui donne un réseau modifié (3) avec une racine et trois chemins (cf. figure 7.39.3).

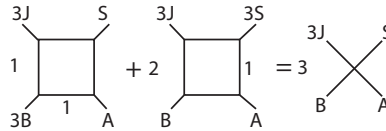


FIGURE 7.47. La combinaison des analyses de composantes (1-2) de deux cladogrammes d'espèces (cf. figures 7.39.4-5), qui donne un réseau modifié (3) avec une racine et trois chemins (cf. figure 7.39.6).

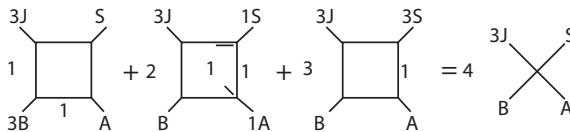


FIGURE 7.48. La combinaison des analyses de composantes (1-3) de trois cladogrammes d'espèces (cf. figures 7.40.1-3), qui donne un réseau modifié (4) avec une racine et trois chemins (cf. figure 7.40.4).

figure 7.39.6). Combiner l'ensemble des trois cladogrammes d'espèces (figure 7.40) donne également le même résultat (figure 7.48). Une combinaison différente de trois cladogrammes d'espèces produit un réseau avec une racine et un chemin uniques, ou en d'autre termes un seul cladogramme dichotomique (figure 7.49). Finalement, la combinaison de deux cladogrammes d'espèces, qui sous l'analyse de composantes donne un cladogramme d'aires dichotomique (figure 7.42), donne le même résultat qu'avec les réseaux (figure 7.50).

Le lien entre les suppositions 1 et 2 peut être démontré graphiquement

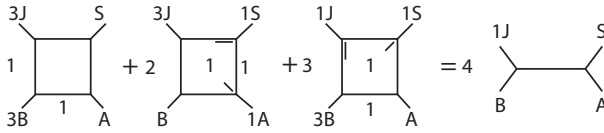


FIGURE 7.49. La combinaison des analyses de composantes (1-3) de trois cladogrammes d'espèces (cf. figures 7.41.1-3), qui donne un réseau (4) avec une racine et un chemin (cf. figure 7.41.4).

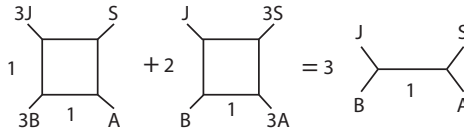


FIGURE 7.50. La combinaison des analyses de composantes (1-2) de deux cladogrammes d'espèces (cf. figures 7.42.1-2), qui donne un réseau (3) avec une racine et un chemin (cf. figure 7.42.3).

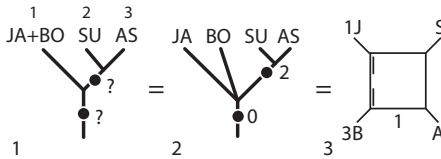


FIGURE 7.51. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et son analyse de composantes sous la supposition 1, sous la forme d'un cladogramme d'aires (2) et d'un réseau modifié avec trois racines et trois chemins (3).

en faisant appel aux réseaux. Considérons un cladogramme d'espèces de 3 taxons dans quatre aires (figure 7.51.1). Sous la supposition 1, l'analyse de composantes peut être représentée comme un cladogramme d'aires (figure 7.51.2) ou comme un réseau modifié avec trois racines et trois chemins (figure 7.51.3). Sous la supposition 2, le même cladogramme d'espèces (figure 7.52.1) donne deux possibilités pour l'analyse de composantes (figures 7.52.2-3). Si chaque possibilité est représentée comme un réseau modifié (figure 7.53) et si les deux possibilités sont comparées pour les éléments communs (figures 7.54.1-2), le résultat (figure 7.54.3) est le même que l'analyse de composantes sous la supposition 1 (figure 7.51.3). Le lien est le même pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires ayant l'espèce à large répartition (6) dans l'autre position au sein du cladogramme (figures 7.55 à 7.58).

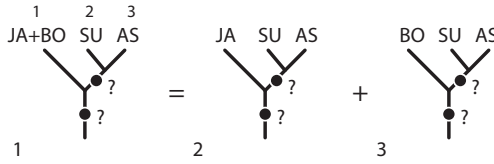


FIGURE 7.52. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et les deux possibilités pour son analyse de composantes sous la supposition 2, chacune sous la forme d'un cladogramme d'aires de trois aires (2-3).

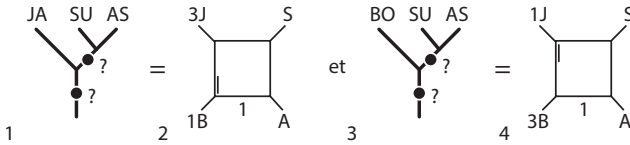


FIGURE 7.53. Les deux possibilités pour l'analyse de composantes sous la supposition 2 (1, 3), chacune sous la forme d'un réseau modifié avec trois racines et cinq chemins (2, 4).

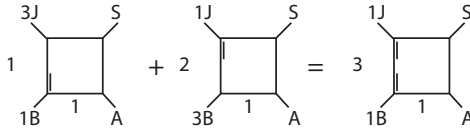


FIGURE 7.54. La combinaison des deux possibilités pour l'analyse de composantes sous la supposition 2 (1-2), qui donne un réseau modifié avec trois racines et trois chemins (3; cf. figure 7.51.3).

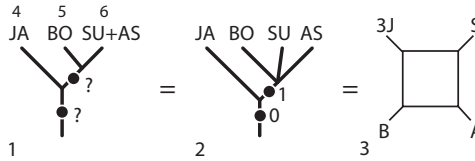


FIGURE 7.55. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et son analyse de composantes sous la supposition 1, sous la forme d'un cladogramme d'aires (2) et d'un réseau modifié avec une racine et trois chemins (3).

TAXONS A LARGE RÉPARTITION ET DISTRIBUTIONS REDONDANTES

Les suppositions 1 et 2 émergent comme de nouveaux aspects de l'analyse des cladogrammes d'espèces quand toutes les aires sont représentées et qu'un taxon ou plus possède une large répartition. Considérons le cladogramme d'espèces 7.59.1. Sous la supposition 1, son analyse de

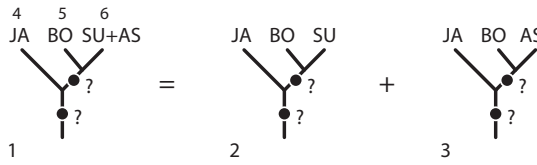


FIGURE 7.56. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et les deux possibilités pour son analyse de composantes sous la supposition 2, chacune sous la forme d'un cladogramme d'aires de trois aires (2-3).

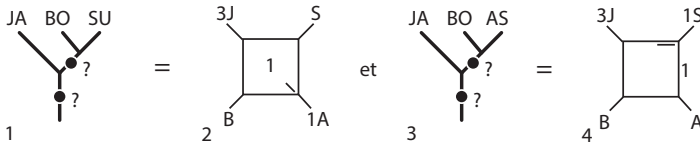


FIGURE 7.57. Les deux possibilités pour l'analyse de composantes sous la supposition 2 (1, 3), chacune sous la forme d'un réseau modifié avec trois racines et cinq chemins (2, 4).

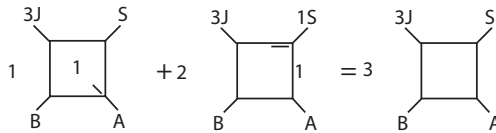


FIGURE 7.58. La combinaison des deux possibilités pour l'analyse de composantes sous la supposition 2 (1-2), qui donne un réseau modifié avec une racine et trois chemins (3; cf. figure 7.55.3).

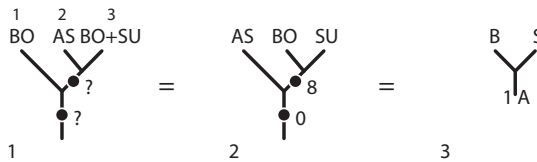


FIGURE 7.59. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et son analyse de composantes sous la supposition 1, sous la forme d'un cladogramme d'aires (2) et d'un réseau avec une racine et un chemin (3).

composantes donne la composante 8 (figure 7.59.2), qui peut également être représentée comme un réseau à une racine et un chemin (figure 7.59.3). Considérons le cladogramme d'espèces 7.60.1. Sous la supposition 1, son analyse de composantes ne donne aucune composante informative (figure 7.60.2); l'analyse peut également être représentée comme un réseau à trois racines et trois chemins (figure 7.60.3).

Sous la supposition 2, les résultats sont différents. Le cladogramme

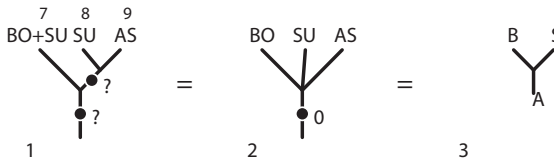


FIGURE 7.60. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et son analyse de composantes sous la supposition 1, sous la forme d'un cladogramme d'aires (2) et d'un réseau avec trois racines et trois chemins (3).

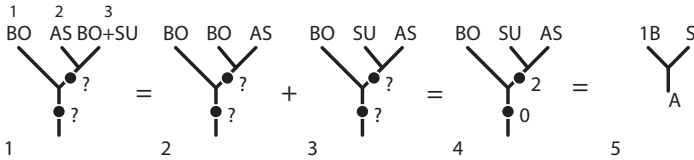


FIGURE 7.61. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et les deux possibilités pour son analyse de composantes sous la supposition 2 (2-3), et l'analyse de composantes définitive sous la forme d'un cladogramme d'aires (4) et d'un réseau avec une racine et un chemin (5).

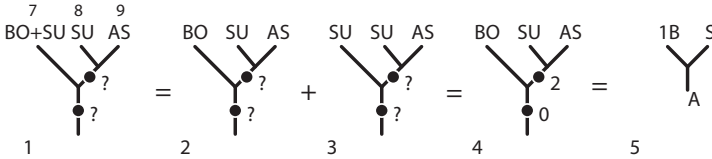


FIGURE 7.62. Un cladogramme d'espèces de trois taxons (1) et les deux possibilités pour son analyse de composantes sous la supposition 2 (2-3), et l'analyse de composantes définitive sous la forme d'un cladogramme d'aires (4) et d'un réseau avec une racine et un chemin (5).

d'espèces 7.59.1 (figure 7.61.1) donne deux possibilités pour l'analyse de composantes (figures 7.61.2-3). Une de ces possibilités est non-informative (figure 7.61.2), laissant l'autre (figure 7.61.3), incluant l'ensemble des trois aires, pour résultat (figure 7.61.4), qui peut être représenté comme un réseau à une racine et un chemin (figure 7.61.5). Le cladogramme d'espèces 7.60.1 (figure 7.62.1) donne aussi deux possibilités pour l'analyse de composantes (figures 7.62.2-3). De la même manière, une de ces possibilités est non-informative (figure 7.62.3), laissant l'autre (figure 7.62.2), incluant l'ensemble des trois aires, pour résultat (figure 7.62.4), qui peut être également représenté comme un réseau à une racine et un chemin (figure 7.62.5).

Les résultats de telles analyses de composantes sous la supposition 1 (figures 7.59.2-3 et 7.60.2-3) diffèrent entre celles-ci. Au contraire des résultats sous la supposition 2 (figures 7.61.4-5 et 7.62.4-5), en revanche ceux-ci diffèrent des résultats sous la supposition 1.

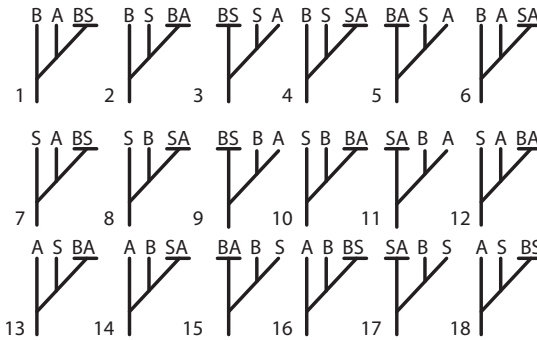


FIGURE 7.63. Les 18 cladogrammes d'espèces possibles pour trois aires et trois taxons, dont l'un est présent dans deux aires.

| SUPPOSITION | | 1 | 2 |
|---|---|--|--|
| $\begin{matrix} A & B & S \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 1= & & 8 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} S & B & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 2= & & 6 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 3-6= & & \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 1-6= & & 2 \end{matrix}$ |
| $\begin{matrix} A & B & S \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 7= & & 8 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 8= & & 2 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 9-12= & & \end{matrix}$ | $\begin{matrix} S & B & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 7-12= & & 6 \end{matrix}$ |
| $\begin{matrix} S & B & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 13= & & 6 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 14= & & 2 \end{matrix}$ | $\begin{matrix} B & S & A \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 15-18= & & \end{matrix}$ | $\begin{matrix} A & B & S \\ & \diagdown & / \\ & Y & \\ & & \\ 13-18= & & 8 \end{matrix}$ |

FIGURE 7.64. Résumé des analyses de composantes des 18 cladogrammes d'espèces de la figure 7.63, sous les suppositions 1 et 2.

Pour des cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant un taxon à large répartition dans deux aires, il y a 18 possibilités (figure 7.63). Sous la supposition 1, six possibilités (1-2, 7-8, 13-14) donnent des analyses de composantes informatives; et 12 possibilités (3-6, 9-12, 15-18) donnent des analyses de composantes non-informatives (figure 7.64). Sous la supposition 2, toutes les 18 possibilités donnent des analyses de composantes informatives : les possibilités 1-6 donnent la composante 2; les possibilités 7-12 donnent la composante 6; et les possibilités 13-18 donnent la composante 8 (figure 7.64). Dans aucun des cas les résultats de la supposition 1 sont les mêmes que ceux de la supposition 2.

Chaque cladogramme d'espèces peut être interprété comme ayant résulté d'espèces manquantes selon chacun des trois patrons dichotomiques de relations d'aires (figures 7.65 et 7.66). Pour les cladogrammes d'espèces donnant des analyses de composantes informatives sous la supposition 1 (figures 7.65.1 et 7.65.5), une interprétation (figures 7.65.2 et 7.65.8)

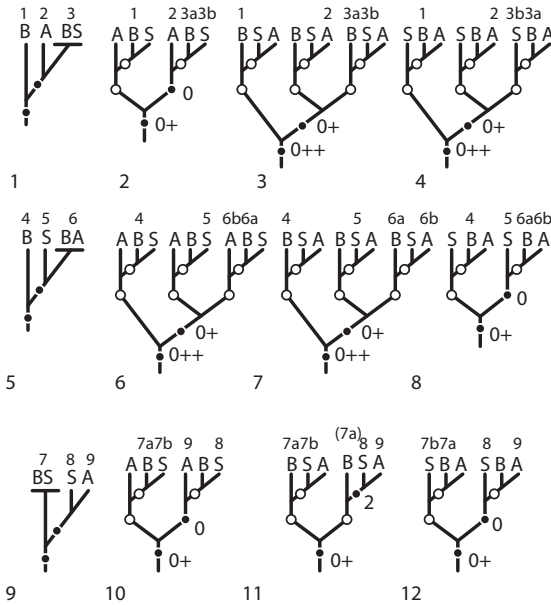


FIGURE 7.65. Trois cladogrammes d'espèces (1, 5 et 9), chacun avec trois interprétations sous la supposition 1 (2-4, 6-8 et 10-12). Pour les cladogrammes d'espèces 1 et 5, une interprétation est économique (2 et 8), et deux interprétations ne sont pas économiques (3-4 ; 6-7). Pour le cladogramme d'espèces 9, toutes les interprétations sont également économiques (10-12).

est plus économique que les deux autres (figures 7.65.3-4 et 7.65.6-7), mais l'interprétation économique n'inclut pas la composante informative (composante 8 pour le cladogramme d'espèces 7.65.1 et composante 6 pour le cladogramme d'espèces 7.65.5). Pour les interprétations économiques, il y a trois espèces manquantes et trois composantes manquantes (figures 7.65.2 et 7.65.8); pour les interprétations non-économiques des mêmes cladogrammes d'espèces, il y a six espèces manquantes et six composantes manquantes (figures 7.65.3-4 et 7.65.6-7). Pour les cladogrammes d'espèces donnant une analyse de composante non-informative sous la supposition 1 (figures 7.65.9-12), l'ensemble des trois interprétations inclut trois espèces manquantes et trois composantes manquantes. L'une de ces interprétations (7.65.11) permet un placement alternatif de l'occurrence bornéenne d'un taxon (7a entre parenthèses).

Tous les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires (figure 7.63) sont informatifs sous la supposition 2 (figure 7.66). Des trois interprétations possibles pour chaque cladogramme d'espèces, une interprétation est économique et les deux autres non. Toutes les interprétations économiques incluent la composante informative. Pour les interprétations économiques (figures 7.66.3, 7.66.7 et 7.66.11) il n'y a aucune espèce manquante et aucune composante manquante; pour les interprétations non-économiques

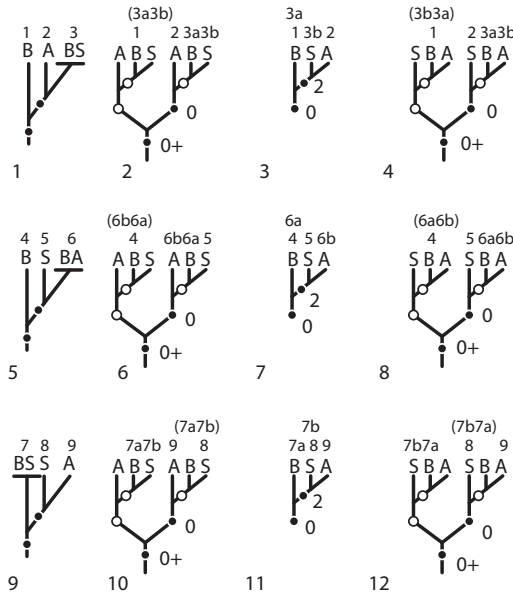


FIGURE 7.66. Trois cladogrammes d'espèces (1, 5 et 9), chacun avec trois interprétations sous la supposition 2 (2-4, 6-8 et 10-12). Pour chaque cladogramme d'espèces, une interprétation est économique (3, 7 et 11), et deux interprétations ne sont pas économiques (2 et 4, 6 et 8, 10 et 12).

(figures 7.66.2, 7.66.4, 7.66.6, 7.66.8, 7.66.10 et 7.66.12), il y a trois espèces manquantes et trois composantes manquantes. Chaque interprétation non-économique permet un placement alternatif de l'une des deux (mais pas des deux) occurrences du taxon à large répartition : 3a ou 3b (figures 7.66.2 et 7.66.4) ; 6a ou 6b (figures 7.66.6 et 7.66.8) ; 7a ou 7b (figures 7.66.10 et 7.66.12).

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant deux taxons à large répartition, chacun dans deux aires, il y a 33 possibilités (figures 7.67-7.69). Sur les trente premières, seules six sont informatives sous la supposition 1, mais sous la supposition 2 chacune des trente donne une composante informative (figure 7.68). Les trois autres possibilités sont informatives sous les deux suppositions (figure 7.69) : sous la supposition 1 elles donnent une composante informative ; mais sous la supposition 2, elles permettent une analyse de composantes sous la forme d'un réseau à deux racines et deux chemins — en somme une demi-composante.

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant trois taxons à large répartition, chacun dans deux aires, il y a 15 possibilités (figure 7.70). Toutes sont non-informatives sous la supposition 1. Sous la supposition 2, neuf donnent une demi-composante (figures 7.70.1-9) et six donnent une composante informative (figure 7.70.10-15).

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant un taxon à

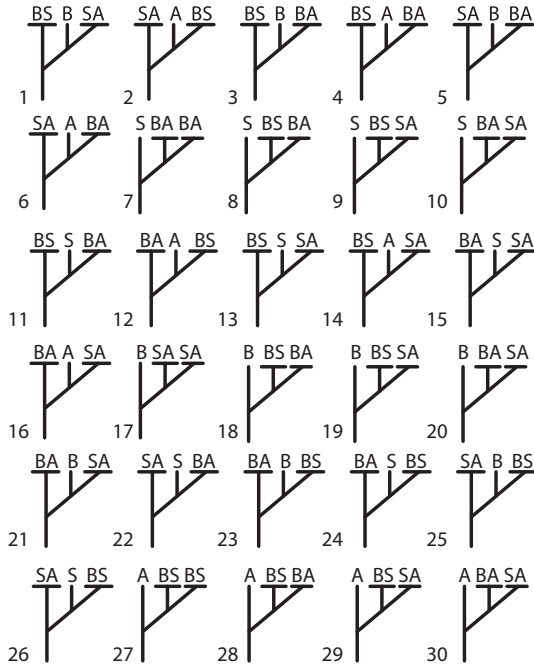


FIGURE 7.67. Trente cladogrammes d'espèces pour trois aires et trois taxons, dont deux sont présents dans deux aires.

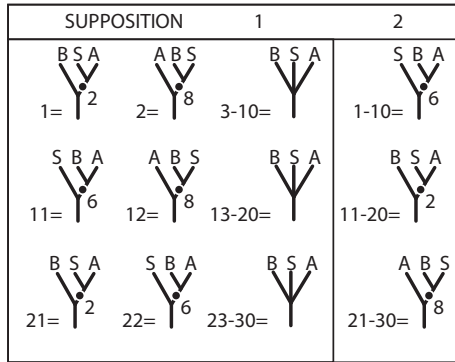


FIGURE 7.68. Résumé des analyses de composantes des 30 cladogrammes d'espèces de la figure 7.67, sous les suppositions 1 et 2.

large répartition dans trois aires, il y a 9 possibilités (figure 7.71), dont aucune n'est informative sous la supposition 1. Sous la supposition 2 chacune donne une composante informative.

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant deux taxons à

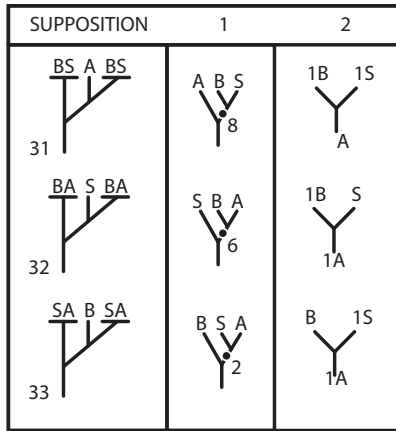


FIGURE 7.69. Trois cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont deux sont présents dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous les suppositions 1 et 2 (suite de la figure 7.67).

large répartition (un dans trois aires et un autre dans deux aires), il y a 27 possibilités (figures 7.72 et 7.73). Vingt-et-une sont non-informatives sous la supposition 1, mais sous la supposition 2 chacune donne une composante informative (figure 7.72). Trois sont informatives sous les deux suppositions (figures 7.73.22-24), donnant soit une composante informative (supposition 1) soit une demi-composante (supposition 2). Trois sont non-informatives sous la supposition 1, mais informatives sous la supposition 2, donnant une demi-composante (7.73.25-27).

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant trois taxons à large répartition (un dans trois aires et deux dans deux aires), il y a 15 possibilités (figures 7.74 et 7.75). Toutes sont non-informatives sous la supposition 1. Sous la supposition 2, trois donnent une composante informative (figure 7.74) et neuf donnent une demi-composante (figures 7.75.4-12). Trois sont non-informatives sous les deux suppositions (figures 7.75.13-15).

Pour les cladogrammes d'espèces à 3-taxons-3-aires ayant trois taxons à large répartition (deux dans trois aires et un dans deux aires), il y a 6 possibilités, dont toutes sont non-informatives sous la supposition 1 (figure 7.76). Sous la supposition 2, trois donnent une demi-composante (figures 7.76.1-3) et trois sont non-informatives (figures 7.76.4-6).

UN POST-SCRIPTUM SUR LA REDONDANCE

Les exemples de redondance traités précédemment (figures 7.59-7.76) impliquent tous des taxons à large répartition ; il est pourtant possible que

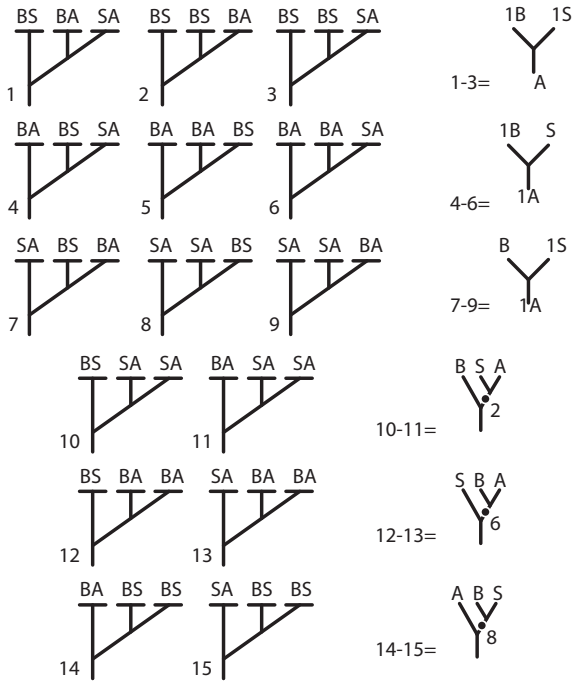


FIGURE 7.70. Quinze cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, tous présents dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous la supposition 1. Sous la supposition 1, l'ensemble des 15 cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

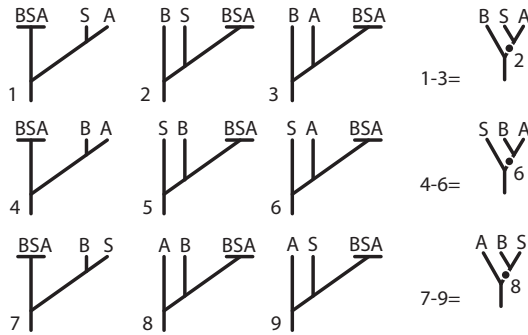


FIGURE 7.71. Neuf cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont un est présent dans trois aires), et leurs analyses de composantes sous la supposition 2. Sous la supposition 1, l'ensemble des 9 cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

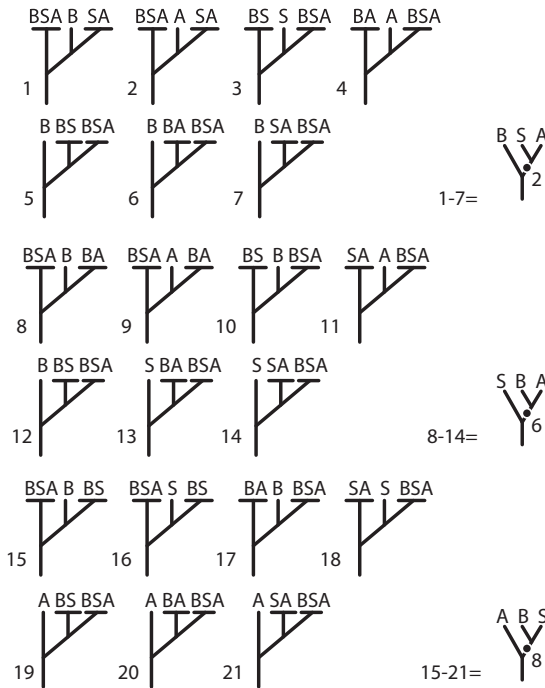


FIGURE 7.72. Vingt-et-un cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont un est présent dans trois aires et dont un autre est présent dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous la supposition 2. Sous la supposition 1, l'ensemble des 21 cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

les cladogrammes d'espèces incluent des taxons endémiques redondants. Pour des cladogrammes d'espèces à 4-taxons-3-aires n'impliquant aucun taxon à large répartition, il y a 27 possibilités. Neuf de celles-ci (figure 7.77, gauche) diffèrent des autres en ce que les deux taxons se trouvant dans la même aire forment un seul groupe. Parce que l'information fournie sur les relations d'aires reste la même qu'un groupe soit représenté dans une aire donnée par une seule espèce ou par deux espèces ou plus qui sont tous plus proches entre eux que d'aucun autre, ces neuf cladogrammes d'espèces peuvent être automatiquement réduits à des cladogrammes d'aires (figure 7.77, droite).

Les suppositions 1 et 2 émergent encore comme de nouveaux aspects de l'analyse des 18 cladogrammes d'espèces restants (figure 7.78). Considérons le cladogramme d'espèces 7.78.1. Sous la supposition 1, il n'a qu'une seule interprétation économique, donnant la composante 2 (figure 7.79.1). Cependant, la composante pourrait être le résultat de la supposition selon laquelle les deux morceaux d'information relatifs à l'aire représentée deux fois (Bornéo) sont vrais. Nous pourrions donc supposer au lieu de cela que les deux morceaux d'information n'ont pas besoin d'être vrais

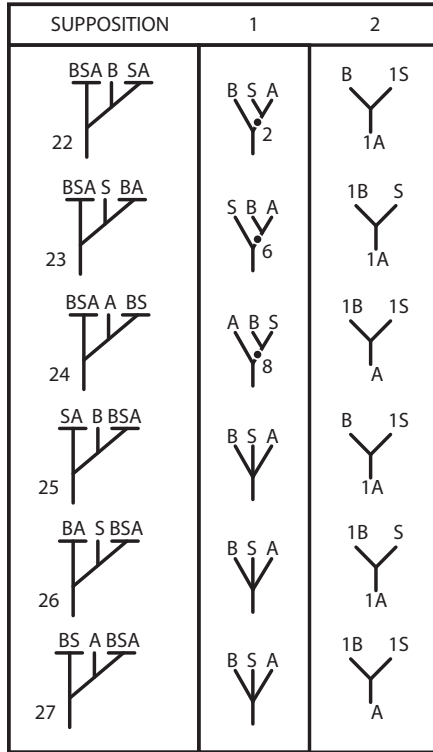


FIGURE 7.73. Six cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont un est présent dans trois aires et dont un autre est présent dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous les suppositions 1 et 2 (suite de la figure 7.72).

(supposition 2). Si les relations d'aires indiquées par une occurrence, traitée indépendamment, sont les mêmes que celles indiquées par la seconde occurrence quand traitée indépendamment, le cladogramme d'espèces pourrait être interprété comme le résumé de l'information commune aux deux possibilités. Par exemple, si la première occurrence de Bornéo dans le cladogramme d'espèces 7.78.1 est écartée, la composante 2 est résolue et si la seconde occurrence de Bornéo est écartée, la composante 2 est encore résolue. Dans le cas du cladogramme d'espèces 7.78.1, la même composante est résolue aussi bien sous la supposition 1 que sous la supposition 2.

Le cladogramme d'espèces 7.78.2 est cependant non-informatif sous la supposition 1, car l'ensemble des trois relations d'aires possibles donne des interprétations équitablement économiques. Sous la supposition 2, la composante 2 est résolue quelle que soit l'occurrence de Sumatra écartée. Des 18 cladogrammes d'espèces considérés, neuf donnent des analyses de composantes informatives et neuf non-informatives sous la supposition 1 et neuf donnent des analyses composantes pleinement informatives et neuf

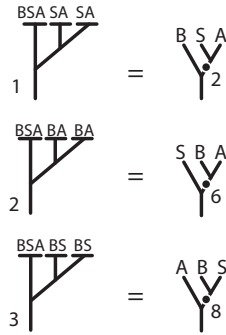


FIGURE 7.74. Trois cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont un est présent dans trois aires et dont deux autres sont présents dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous la supposition 2. Sous la supposition 1, l'ensemble des trois cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

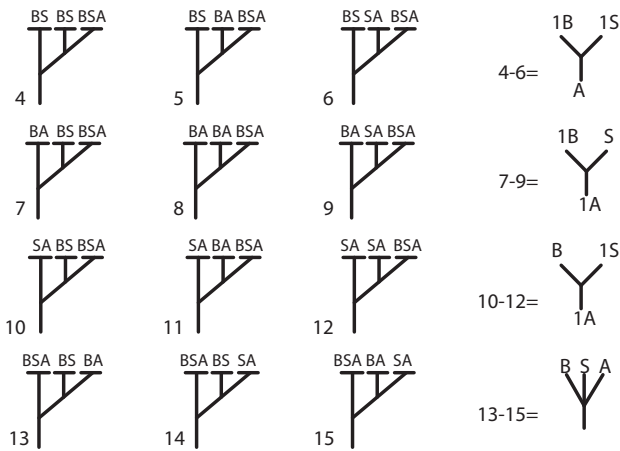


FIGURE 7.75. Douze cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont un est présent dans trois aires et dont deux autres sont présents dans deux aires), et leurs analyses de composantes sous la supposition 2. Sous la supposition 1, l'ensemble des 12 cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

partiellement informatives (une demi-composante) sous la supposition 2 (figure 7.79).

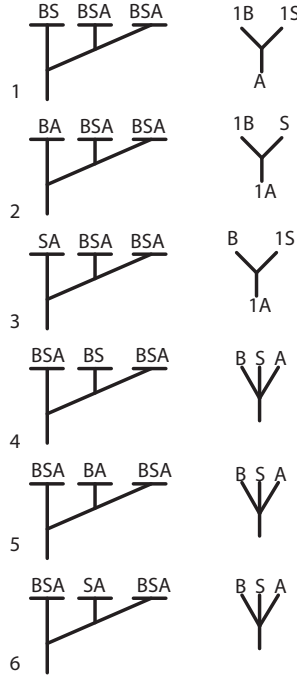


FIGURE 7.76. Six cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont deux sont présents dans trois aires et dont un autre est présent dans deux aires), et leurs analyses de composants sous la supposition 2. Sous la supposition 1, l'ensemble des six cladogrammes d'espèces sont non-informatifs.

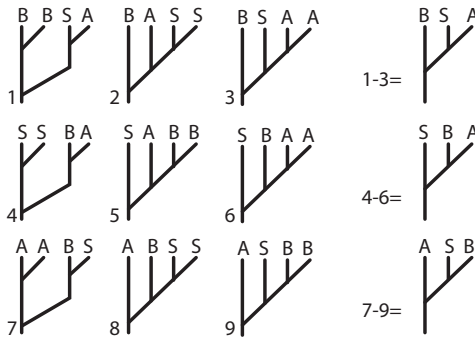


FIGURE 7.77. Neuf cladogrammes d'espèces (pour trois aires et trois taxons, dont aucun n'est présent dans plus d'une aire), et les cladogrammes d'aires qu'ils donnent directement.

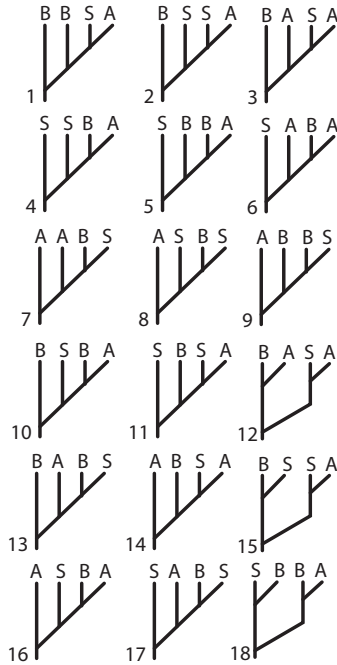


FIGURE 7.78. Dix-huit cladogrammes d'espèces supplémentaires (pour trois aires et trois taxons, dont aucun n'est présent dans plus d'une aire), qui ne donnent pas directement des cladogrammes d'aires (suite de la figure 7.77).

LE MONDE RÉEL

Supposons alors que, nous voulons tester le concept de relations entre Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie de Wallace (figure 7.1.1). Nous pourrions étudier cinq groupes d'organismes et nous pourrions trouver des distributions et des relations comme celles montrées dans la figure 7.80. Après analyse, chaque cladogramme d'espèces se révélerait explicable avec économie (sous chaque supposition) par un ensemble de cladogrammes d'aires, pouvant être représentés par un réseau modifié (figure 7.80). En combinant les réseaux, une ou plusieurs racines et chemins peuvent fournir des explications économiques de toutes les données, ou presque toutes; dans le cas des données de la figure 7.80, il y a une seule racine et chemin qui explique avec le plus d'économie tous les cladogrammes d'espèces sous les deux suppositions. Dans ce cas, l'explication généralement économique correspond à l'hypothèse de relations d'aires de Wallace. Dans d'autres cas, aucune explication unique n'émerge comme la plus économique et seul un ensemble d'explications peut être indiqué. Supposons qu'une explication unique soit résolue; cela reflète-t-il les véritables relations entre les aires ?

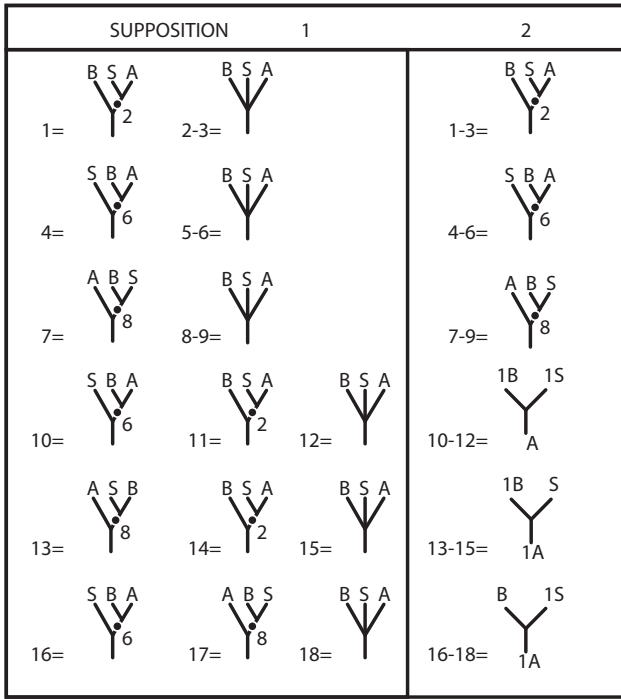


FIGURE 7.79. Résumé des analyses de composantes des 18 cladogrammes d'espèces de la figure 7.78, sous les suppositions 1 et 2.

Dans le cas des données de la figure 7.80, l'un des groupes (7.80.3) permet une unique explication économique sous la supposition 2. On pourrait se demander quelle est la probabilité que ce cladogramme d'aires explique économiquement les quatre autres cladogrammes d'espèces (sous la supposition 2) par l'effet seul du hasard. Le groupe 7.80.1 permet sept explications économiques (sur le total de 15); la probabilité de trouver l'unique explication économique pour le groupe 7.80.3 indiquée également pour le groupe 7.80.1 par le seul effet du hasard est de $7/15$, ou 0,47. Le groupe 7.80.2 permet également sept explications économiques; l'unique explication économique pour le groupe 7.80.3 dans les deux groupes 7.80.1 et 7.80.2 par le seul effet du hasard est de $7/15 * 7/15$, ou 0,22. Le groupe 7.80.4 permet cinq explications économiques; la probabilité de trouver la même chose une fois encore par le seul effet du hasard est de 0,07. Le groupe 5 permet seulement une explication économique, ramenant la probabilité de trouver la même chose une fois encore par le seul effet du hasard est de 0,005. Une analyse similaire des résultats sous la supposition 1 mène à une valeur de probabilité similaire; par conséquent un facteur non aléatoire semblerait opérer dans ces données. L'hypothèse qu'il y a un ensemble non-aléatoire de relations d'aires peut bien sûr être vérifiée en prenant

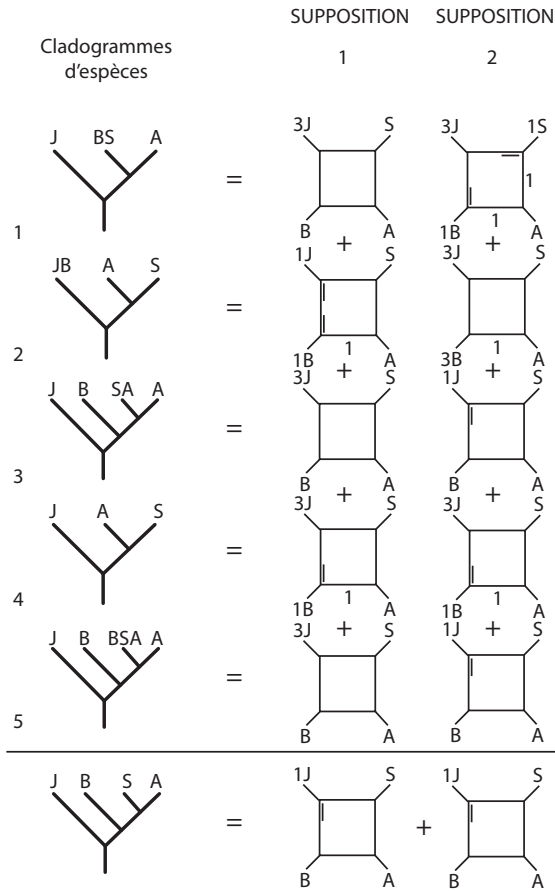


FIGURE 7.80. Cinq cladogrammes d'espèces (gauche) et leurs analyses de composantes sous les suppositions 1 et 2 (droite), avec la combinaison de leurs possibilités (bas).

des échantillons indépendants, c.-à-d. en étudiant les distributions et les relations entre les aires pour d'autres groupes d'organismes se trouvant à Java, Bornéo, Sumatra et l'Asie.

ÉVALUATION DES SUPPOSITIONS

Nous avons vu que les cladogrammes d'espèces incluant des taxons à large répartition sont dans une certaine mesure ambigus et que l'information qu'ils portent dépend, au moins en partie, sur le fait que l'on suppose ou

non que ce qui est vrai d'un taxon à large répartition dans une partie de son étendue doit également être vrai quant à son occurrence dans d'autres parties de son étendue. Pour les cladogrammes d'espèces n'incluant aucun élément redondant (figures 7.10-7.58), les résultats sous la supposition 1 (le cladogramme d'espèces est vrai pour toutes les occurrences du taxon à large répartition) sont un sous-ensemble de ceux sous la supposition 2 (tableaux 7.4 et 7.6). Par exemple, le cladogramme d'aires 1 (figure 7.21) est une explication économique des cladogrammes d'espèces 1, 10, 13 et 16 (figure 7.22) sous la supposition 1 et une explication économique des cladogrammes d'espèces 1, 4, 5, 7, 9, 10, 13 et 16 (figure 7.22) sous la supposition 2. Par conséquent la différence entre les suppositions 1 et 2 pourrait sembler être uniquement une question de degré. Cependant, pour les cladogrammes d'espèces incluant des éléments redondants à large répartition (figures 7.59-7.76), les résultats sous la supposition 1 ne sont pas un sous-ensemble de ceux sous la supposition 2; dans tout cas où un cladogramme d'espèces est informatif sous les deux suppositions, les résultats sous la supposition 1 contredisent ceux sous la supposition 2. Il est alors évident que, le choix de la supposition peut substantiellement affecter les résultats et la question est alors de savoir s'il y a une raison de préférer une supposition à l'autre dans ces cas où elles mènent à des résultats différents. Une indication pourrait venir de ces cas où les résultats des deux suppositions diffèrent, les interprétations économiques sous la supposition 1 n'incluent pas la composante informative trouvée dans le résultat (figure 7.65); on pourrait donc suspecter que la composante informative est un artefact de la supposition et pas véritablement informative. Nous ne pouvons pas tester la validité des suppositions à l'aide de données réelles, parce que nous ne saurions jamais par avance quelles sont les vraies relations d'aires. Nous pourrions cependant mener une « expérience de pensée » en supposant qu'un certain ensemble de relations d'aires soit vrai, en déterminant quels types de taxons à large répartition l'on pourrait s'attendre à rencontrer et en vérifiant (si jamais) laquelle des suppositions inclurait les correctes relations d'aires comme explications économiques des données. Deux méthodes différentes de génération de taxons à large répartition seront examinées.

Expérience 1 :

Dans cette expérience, supposons que nous avons quatre aires (a-d) originellement continues (figure 7.81, en haut à gauche) et que trois événements subséquents aient eu lieu : le premier, divisant l'aire abcd en séparant l'aire a de l'aire bcd ; le second, divisant l'aire bcd en séparant l'aire b de cd ; et le troisième, séparant les aires c et d. Si l'aire abcd avait été à l'origine occupée par des populations d'une espèce endémique et si les populations dans chaque aire avaient donné lieu à spéciation après l'isolation de l'aire, nous pourrions nous attendre à trouver aujourd'hui un groupe de quatre espèces (A-D) endémiques des aires respectives (a-d) et reliées entre elles comme montré par le cladogramme d'espèces (figure 7.81, en haut à droite). Mais il est possible que l'une des populations ou plus

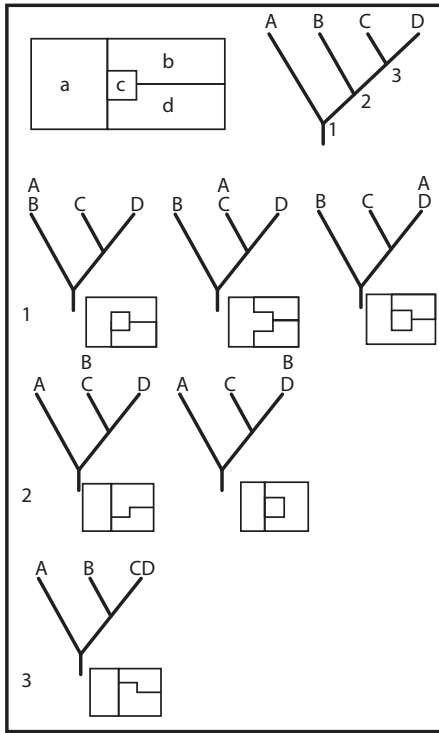


FIGURE 7.81. Quatre taxons dans quatre aires correspondantes, avec les interrelations suivant le cladogramme d'aires dans le bord supérieur droit et les distributions suivant la carte dans le bord supérieur gauche. Ligne 1, cladogrammes d'espèces possibles et configuration des régions si un groupe ne répond pas à l'évènement 1; ligne 2, cladogrammes d'espèces possibles et configuration des régions si un groupe ne répond pas à l'évènement 2; ligne 3, cladogrammes d'espèces possibles et configuration des régions si un groupe ne répond pas à l'évènement 3.

puisse ne pas avoir donné lieu à spéciation, auquel cas nous nous attendrions à trouver une espèce à large répartition dans deux des aires ou plus.

Supposons, par exemple, qu'aucune spéciation n'apparaisse suite au premier évènement, parce que la nouvelle barrière entre les aires a et bcd était inefficace dans l'empêchement des échanges d'organismes entre ces aires. Si tel est le cas, alors au moment du second évènement (séparant l'aire b de l'aire cd) une seule espèce resterait présente dans l'ensemble des quatre aires. Si la spéciation a bien eu lieu dans l'aire b suite au second évènement, il y a deux possibilités : soit les aires a et b retiennent efficacement les échanges de l'une à l'autre mais pas avec l'aire cd, soit les aires a, c et d retiennent efficacement les échanges de l'une à l'autre mais pas avec l'aire b. Dans le premier cas, nous pourrions obtenir le premier cladogramme d'espèces de la ligne 1 (figure 7.81) si la spéciation a eu lieu de

nouveau après le troisième évènement ; dans le second cas, nous pourrions obtenir ou le deuxième ou le troisième cladogramme d'espèces de la ligne 1 (figure 7.81), selon que le troisième évènement empêche efficacement les échanges entre les aires c et d mais pas a et c, ou a et d, respectivement. De manière similaire, si la spéciation *avait* eu lieu suite au premier évènement, mais pas au deuxième, nous pourrions obtenir le cladogramme d'espèces de la ligne 2 (figure 7.81), selon que le troisième évènement empêche efficacement les échanges entre les aires c et d mais pas b et c, ou b et d respectivement. Finalement, si la spéciation avait eu lieu suite aux deux premiers évènements mais pas au troisième, nous pourrions obtenir le cladogramme d'espèces montré dans la ligne 3 (figure 7.81).

Une analyse similaire pour un cladogramme primaire à 4-taxons différent est montrée dans la figure 7.82. Si la spéciation n'avait pas eu lieu suite à la séparation entre les aires a et b, le cladogramme de la ligne 1 est attendu ; si elle n'avait pas eu lieu suite à la séparation entre les aires c et d, le cladogramme de la ligne 2 est attendu. Si la spéciation n'avait pas eu lieu suite à la séparation entre les aires ab et cd, deux alternatives apparaissent. Si les deux derniers évènements étaient simultanés, les espèces dans les aires a et b doivent être isolées les unes des autres et les espèces dans les aires c et d doivent être isolées les unes des autres, mais les espèces dans les deux paires d'aires n'ont pas besoin d'être isolées les unes des autres et pourraient ressortir indépendantes, produisant le cladogramme à 2-taxons montré en ligne 3 (figure 7.82). Si les deux derniers évènements ne se sont pas produits simultanément, les espèces dans chaque paire d'aires (ab et cd) peuvent uniquement être associées avec les espèces d'un membre de l'autre paire d'aires. Ainsi, si la séparation des aires a et b précède celle des aires c et d, les quatre cladogrammes de la ligne 4 pourraient en résulter et si la séparation des aires c et d se produit en premier, les quatre cladogrammes de la ligne 5 pourraient être trouvés.

Dans le premier cas (figure 7.81), un total de six cladogrammes d'espèces à 3-taxons-4-aires parmi les 18 possibles pourrait résulter de l'absence de spéciation chez un groupe suite à l'un de ces évènements ; ces six cladogrammes d'espèces sont les numéros 1, 4, 7, 10, 13 et 16 de la figure 7.22. Dans le second cas (figure 7.82), un total de dix cladogrammes d'espèces de la sorte (numéros 1, 4, 6, 7, 8, 10, 12, 13, 14 et 18) pourrait en résulter. Dans le premier cas, la comparaison des tableaux 7.4 et 7.6 indique que bien que le cladogramme d'aires supposé être vrai dans notre expérience (numéro 1 de la figure 7.21) serait résolu comme une explication économique de l'ensemble des six cladogrammes d'espèces résultant sous la supposition 2, il serait résolu comme une explication économique de seulement quatre des cladogrammes d'espèces résultant (1, 10, 13 et 16) sous la supposition 1. De manière similaire, bien que le cladogramme d'aires supposé être vrai dans le second cas (numéro 13 de la figure 7.21) serait résolu comme une explication économique de l'ensemble des dix cladogrammes d'espèces résultant sous la supposition 2, il serait résolu comme une explication économique de seulement deux d'entre eux (1 et 18) sous la supposition 1. Nous pouvons donc conclure que la supposition

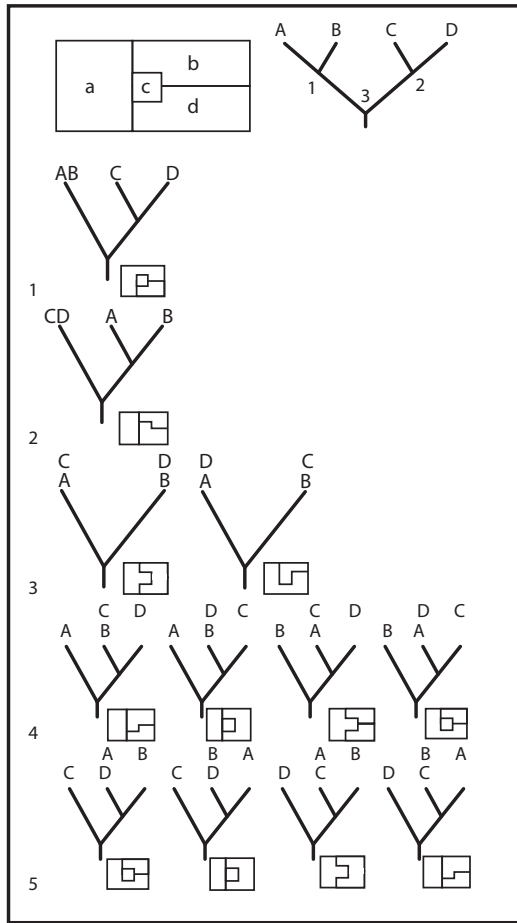


FIGURE 7.82. Taxons et distributions comme dans la figure 7.81, avec les interrelations suivant le cladogramme d'aires dans le bord supérieur droit. Cladogrammes d'espèces et configurations des régions possibles comme dans la figure 7.81, avec les lignes 3-5 possibles si un groupe ne répond pas à l'évènement 3.

2 est la plus réaliste dans ces cas où les taxons à large répartition sont le résultat de l'absence de spéciation chez un groupe suite à un évènement ou plus.

Expérience 2 :

Nous pourrions également nous attendre à obtenir un taxon à large répartition dans des cas où, pour une raison quelconque, un taxon originellement endémique d'une aire a été capable d'étendre sa répartition dans une aire supplémentaire ou plus. Supposons, pour les besoins de

cette expérience, que nous avons trois espèces originellement distribuées à Bornéo, Sumatra et en Asie, respectivement, que les espèces à Sumatra et en Asie sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'espèce de Bornéo (comme dans le concept original de Wallace, figure 7.1.1) et que l'une des espèces a étendu sa répartition de manière à inclure également l'une des autres aires. Un total de six cladogrammes d'espèces peut être généré en ce sens; ils sont montrés comme étant les numéros 1-6 de la figure 7.63. Une comparaison avec la figure 7.64 montre qu'alors que sous la supposition 2, tous les six cladogrammes d'espèces résultants peuvent être expliqués économiquement uniquement par les relations d'aires supposées (c.-à-d. ils résolvent tous une composante Sumatra plus Asie, la composante 2), sous la supposition 1 quatre des six cladogrammes d'espèces (numéros 3-6) sont non-informatifs et les deux autres (numéros 1 et 2) résolvent des composantes non présentes dans les relations d'aires supposées. Nous pouvons donc conclure que la supposition 2 est également la plus réaliste dans ces cas où les taxons à large répartition sont le résultat d'un taxon ayant étendu sa répartition.

RÉSULTATS DE LA BIOGÉOGRAPHIE : RÉGIONS

RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES : L'ASPECT CLADISTIQUE

Une approche cladistique de la biogéographie présuppose qu'il y ait des aires d'endémisme reliées entre elles. La relation d'aires doit être comprise à un niveau général, dans le sens que la relation d'aires inclut et peut être divisée en relations entre espèces parmi les membres de groupes particuliers d'organismes qui sont naturellement présents dans les aires. On ne sait généralement pas, même aujourd'hui, si la relation d'aires est simple ou complexe : si un unique cladogramme d'aires inclut toutes les relations entre espèces pertinentes, ou si deux cladogrammes ou plus sont nécessaires pour représenter toutes les relations entre espèces de taxons endémiques à n'importe laquelle de ces aires.

On prêtera très peu d'attention ici au concept d'aires d'endémisme. Le concept a été défini il y a bien longtemps par A-P de Candolle ; sommairement, une aire d'endémisme est délimitée par les distributions plus ou moins coïncidentes de taxons n'étant présents nulle part ailleurs.

Les taxons endémiques peuvent être des sous-espèces, des espèces ou des groupes d'espèces. Un exemple d'une aire d'endémisme est celui des îles hawaïennes. Les taxons endémiques d'Hawaï incluent quatre espèces de plantes du genre *Keysseria* — de petits arbustes pérennes qui se trouvent à Hawaï dans des tourbières à découvert entre 1000 et 1700 m ; dix autres espèces du genre sont présentes principalement à l'ouest d'Hawaï, dont huit espèces connues de Nouvelle Guinée (figure 8.1). Toujours endémique

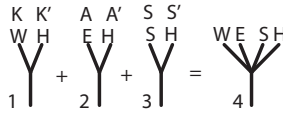


FIGURE 8.1. Trois cladogrammes d'aires non-informatifs (1-3), où Hawaï (H) est reliée aux aires d'endémismes de l'ouest (W, représenté par K et K', espèces de *Keysseria*), de l'est (E, par A et A', espèces d'*Argemone*), et du sud (S, par S et S', espèces de *Sophora*). La combinaison des trois résulte uniquement en le cladogramme d'aires tertiaire non-informatif (4).

d'Hawaï, une espèce du genre de plantes *Argemone* — des herbes à feuilles épineuses atteignant jusqu'à un mètre de hauteur et poussant en altitude ; 26 autres espèces du genre sont présentes à l'est d'Hawaï, principalement en Amérique du Nord ; on dit que l'endémique hawaïenne, *A. glauca*, est proche de la chilienne *A. hunnemannii* (figure 8.2). Une espèce de plante du genre *Sophora* (section *Edwardsia*, série *Tetrapterae*) est également endémique d'Hawaï — arbustes ou petits arbres jusqu'à 15 de mètres, poussant dans les forêts élevées, le long des ruisseaux et des versants montagneux ; 12 autres espèces de cette série (*Tetrapterae*) sont présentes dans des localités éparées au sud d'Hawaï (figure 8.3).

Pour toute aire d'endémisme, telle qu'Hawaï, l'information de ce type sur les distributions est abondante, comme cela a été le cas pour la plupart des aires depuis la deuxième moitié du dix-neuvième siècle. Représentée cladistiquement, cependant, l'information est totalement non-informative en ce qui concerne les relations d'aires — ici entendue comme l'aspect cladistique de la relation biogéographique (figure 8.4).

Au premier abord, on pourrait supposer que, comme le montre *Keysseria*, l'aire d'endémisme d'Hawaï est plus proche de certaines aires d'endémisme de l'ouest (figure 8.4.1) ; ou, comme le montre *Argemone*, de celles de l'est (figure 8.4.2) ; ou, comme le montre *Sophora*, de celles du sud (figure 8.4.3). Étant donné ces trois types de preuves, on pourrait conclure que la relation entre Hawaï et les autres aires d'endémisme est complexe — qu'Hawaï est apparentée à de nombreux endroits, en fait à toutes les autres aires d'endémisme du monde. Et l'on pourrait considérer comme absurde, du fait de cette complexité, la possibilité qu'Hawaï et toutes les autres aires d'endémisme, soient reliées entre elles sous la forme d'un patron représenté en un unique cladogramme. Il pourrait sembler, par exemple, que *Keysseria* implique un cladogramme, *Argemone* un deuxième et *Sophora* un troisième. Pourtant la possibilité n'est en aucun cas contredite par les trois exemples listés ci-dessus, chacun serait interprétable, avec autant d'économie, par n'importe lequel des quinze cladogrammes dichotomiques possibles pour quatre aires, dont deux sont présentés dans la figure 8.5. Ces exemples, en somme, ne contiennent aucune composante informative sur les relations d'aires concernant Hawaï et les autres aires à l'ouest, à l'est et au sud.

Un problème avec les trois exemples précédents est que chacun d'eux est juste une assertion à 2 aires (figures 8.4.1-3) et les assertions à 2 aires sont

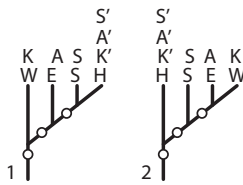


FIGURE 8.2. Deux des 15 interprétations dichotomiques possibles des distributions d'espèces combinées de *Keyseria* (K, K'), *Argemone* (A, A'), et *Sophora* (S, S'), en référence aux relations d'aires de quatre aires d'endémisme : W (ouest), E (est), S (sud), et H (Hawaï).

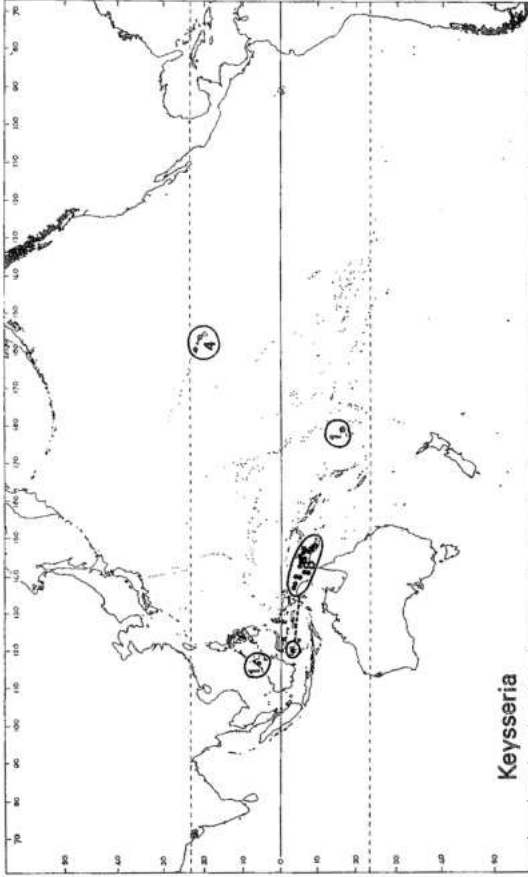


FIGURE 8.3. Distribution des espèces de plantes du genre *Keysseria* (Compositae). Huit espèces sont présentes en Nouvelle Guinée, dont une est également présente à Célebes; une à Bornéo; une aux Fidji; et quatre à Hawaï. D'après M. M. J. Van Balgooy (1975), Pacific Plant Areas, vol. 3 (Leiden : Rijksherbarium), figure de la page 329.

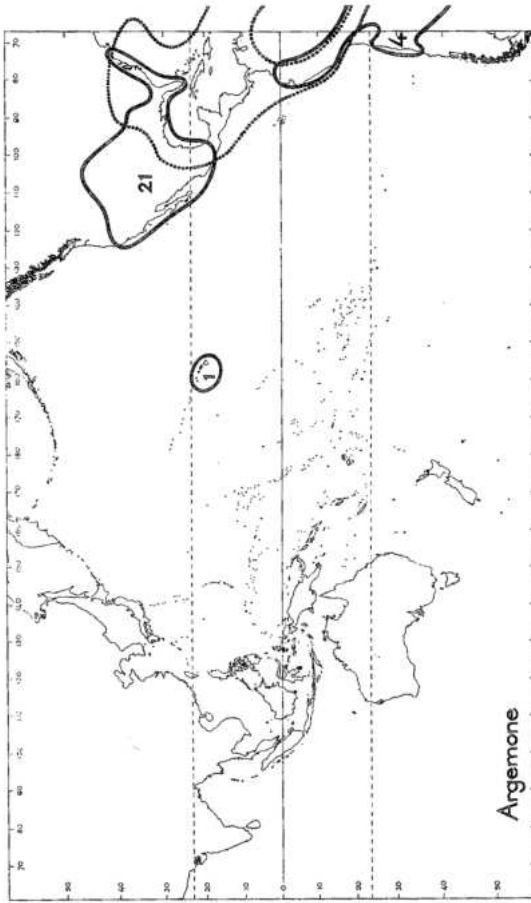


FIGURE 8.4. Distribution des espèces de plantes du genre *Argemone* (Papaveraceae). Une espèce est présente à Hawaï; quatre au Chili; 21 en Amérique du Nord; une espèce (les lignes en pointillés représentent *A. mexicana*) chevauche globalement les aires de répartition. On dit que l'espèce hawaïenne, *A. glauca*, est proche parente d'une espèce chilienne, *A. hannemannii*. Adapté de C. G. J. Van Steenis and M. M. J. Van Balgooy (1966), Pacific Plant Areas, vol. 2 (Blumea, supplément, vol. 5), figure de la page 235.

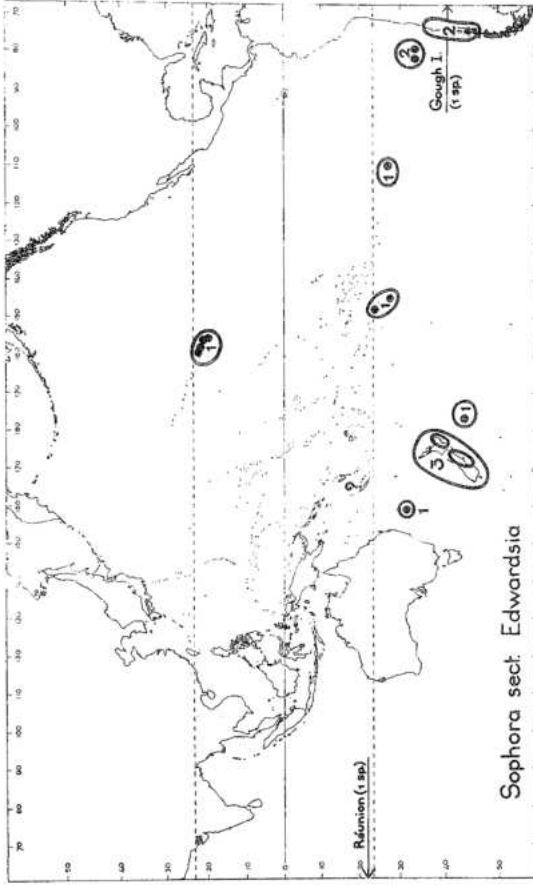


FIGURE 8.5. Distribution des espèces de plantes du genre *Sophora*, section *Edwardsia*, série *Tetraptera* (*Leguminosa*). Treize espèces sont réparties à La Réunion, Lord Howe, Nouvelle Zélande, Chatham, Rapa, Raivavae, Pâques, Juan Fernandez, Chili, Gonçalo Alvares, Hawai. D'après Van Steenis and Van Balgooy (1966 ; voir la légende de la figure 8.2), figure de la page 285.



FIGURE 8.6. Cladogrammes d'aires (1-3) sous la forme d'assertions à trois aires conjointement non-informatives (cf. figure 8.4).

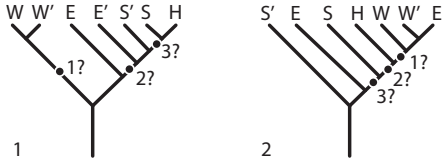


FIGURE 8.7. Deux des nombreux cladogrammes d'aires économiques qui résulteraient de la combinaison des cladogrammes d'aires conjointement non-informatifs comme dans la figure 8.6.

non-informatives, que ce soit seules ou conjointement, car elles sont toutes cohérentes avec n'importe quelle relation d'aires. Mais même si chacune de ces assertions particulières devait être faite de manière plus détaillée, par exemple sous la forme d'une assertion à 3 aires (figures 8.6.1-3), elles resteraient conjointement non-informatives, au sens où elles ne pourraient pas être combinées en un unique cladogramme économique d'aires. De nombreux cladogrammes seraient aussi économiques les uns que les autres (figures 8.7.1-2). Le problème avec de telles assertions à 3 aires est, bien sûr, qu'elles contiennent seulement un élément en commun (H).

Une comparaison qui pourrait rendre ces assertions à 3 aires informative serait, par exemple, avec un cladogramme d'espèces d'un groupe tel que le genre de plantes *Xylosma* — environ 100 espèces d'arbustes et d'arbres aux mœurs et à l'écologie variée (figure 8.8). *Xylosma* n'est pas seulement représenté par des espèces endémiques d'Hawaï, mais aussi d'aires de l'ouest, de l'est et du sud. Un cladogramme détaillé des espèces de *Xylosma* pourrait aussi bien être en accord qu'en désaccord, dans ses conséquences sur les relations d'aires, avec chacune des assertions à 3 aires des figures 8.6.1-3. Dans chacun des cas (accord ou désaccord), les assertions à 3 aires seraient informatives.

Brundin (1966) a tenté une approche cladistique des relations d'aires des portions tempérées des continents du sud (Australie, Nouvelle-Zélande, Amérique du Sud et Afrique), à travers l'étude des relations entre espèces dans trois sous-familles de chironomes (Chironomidae). Dans une sous-famille (Diamesinae), il trouva un complexe de relations intercontinentales pour 20 espèces (figure 8.9). Le cladogramme d'espèces peut être simplifié pour donner deux éléments d'information pour les relations d'aires au sein de ces quatre aires : 1. La Nouvelle-Zélande, l'Australie et l'Amérique du Sud sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'Afrique (figure 8.10.1); 2. L'Australie et la Nouvelle-Zélande sont chacune plus proche de l'Amérique du Sud qu'elles ne le sont entre elles (figure 8.10.2), avec

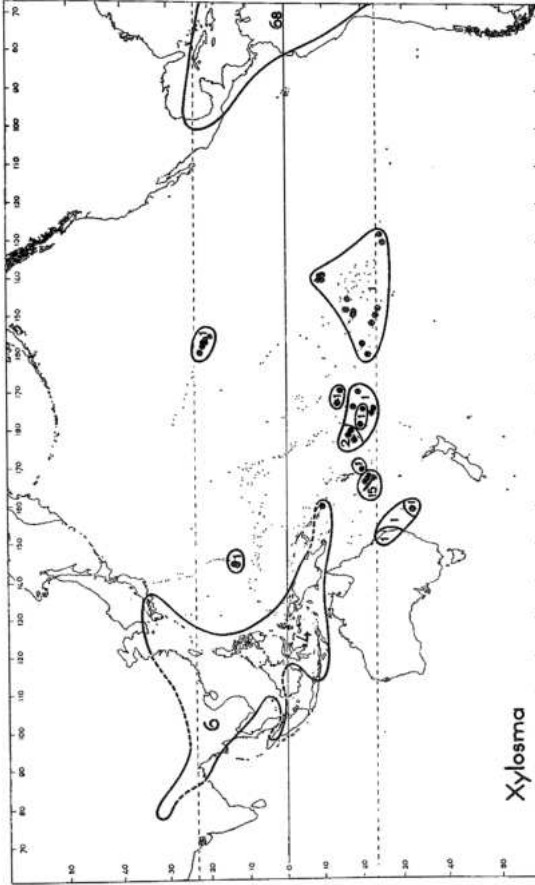


FIGURE 8. 8. Distribution des espèces de plantes du genre *Xylosma* (Flacourtiaceae), avec environ 100 espèces dans les régions à l'ouest, à l'est et au sud d'Hawaii. D'après Van Steenis and Van Balgooy (1966 ; voir la légende de la figure 8.2), figure de la page 193.

comme conséquence que les distributions sud-américaines sont complexes (plus d'une aire est impliquée).

Dans la deuxième sous-famille (Podominae) il trouva des relations intercontinentales pour 126 espèces australes (figure 8.11). Ce cladogramme d'espèces peut être simplifié pour donner les mêmes deux éléments d'information que dans le cas précédent (figure 8.10). Dans la troisième sous-famille (Aphroteniinae) il trouva des relations intercontinentales pour huit espèces (figure 8.11). Ce cladogramme d'espèces peut être simplifié pour donner une information : l'Australie et l'Amérique du sud sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de l'Afrique (figure 8.12).

Les résultats de Brundin étaient d'un très grand intérêt pour de nombreuses raisons qui relèvent de son interprétation générale, que nous allons brièvement passer en revue ici. Considérons le cladogramme d'aires de la figure 8.12; il est représenté, ou implicite, dans les cladogrammes d'espèces de l'ensemble des trois sous-familles (figures 8.9, 8.11). Qu'un même cladogramme à 3 aires soit répété deux fois dans les cladogrammes d'espèces de trois groupes de diptères pourrait être considéré comme une simple coïncidence. Mais la probabilité que cette coïncidence soit due au seul effet du hasard, peut être calculée, en gardant à l'esprit que pour trois aires (ou trois taxons), il y a trois cladogrammes dichotomiques possibles. Ainsi, la probabilité que le même cladogramme soit répété une fois, par le seul effet du hasard est de 1 sur 3, ou 33 pour cent. La probabilité qu'il soit répété deux fois, comme dans le cas précédent, est de 1 sur 3^2 , ou 11 pour cent — une probabilité approchant le seuil (5 pour cent) à partir duquel les scientifiques commencent à douter sérieusement que le seul hasard soit en jeu.

Brundin a cependant pointé du doigt le fait que le cladogramme d'aires impliqué par ses études est le même que celui tenu pour vrai par les géologues étudiant les possibilités d'une dérive continentale dans l'hémisphère sud. À cette époque, on croyait que tous les continents du sud avaient été assemblés en un supercontinent (le Gondwana) et que quand ce supercontinent a commencé à se fragmenter, la première séparation d'importance fut entre l'Afrique et un bloc continental incluant l'Amérique du Sud, l'Antarctique, la Nouvelle-Zélande et l'Australie. Des événements subséquents, croyait-on, avaient mené à la fragmentation de ce bloc continental. Ainsi, le cladogramme d'aires (figure 8.12) était vu par Brundin comme en adéquation avec le phénomène de dérive continentale. La probabilité que le même cladogramme soit répété une troisième fois est de 1 sur 3^3 , ou environ 4 pour cent — assez convaincant pour Brundin pour lui avoir permis d'écrire :

La théorie de la dérive des continents fournit une base répondant aux exigences soulevées par la nature des relations transantarctiques, comme en font preuve les chironomes. En effet, la correspondance entre l'histoire exprimée par les patrons de distribution et les phylogénies reconstruites d'une part, et les récentes opinions concernant la nature géologique et les connexions mutuelles des fragments du Gondwana, et les datations sur le morcellement du Gondwana d'autre part, est si forte que la concordance se

retrouve même dans les détails. (Brundin, 1966: 454)

Les détails mentionnés par Brundin concernent les relations duales entre l'Australie et la Nouvelle-Zélande avec l'Amérique du Sud et les relations géologiques tout aussi complexes entre ces aires — questions sur lesquelles nous n'insisterons pas plus ici.

Les aires occupées par les moucherons étudiés par Brundin comprennent grossièrement quatre aires majeures : l'Afrique du Sud, l'Amérique du Sud orientale et occidentale avec les îles associées, la Nouvelle-Zélande et le sud-est de l'Australie-Tasmanie (figure 8.13). Trois de ces aires majeures étaient déjà reconnues comme aires d'endémisme par Candolle en 1820 et la quatrième (la Nouvelle-Zélande) fut reconnue par Candolle en 1838, quand il augmenta sa liste de 20 à 40 régions. Candolle reconnut également la complexité du sud de l'Amérique du Sud, qu'il subdivisa en plusieurs régions (Chili, Pérou, Terre-de-Feu, Juan Fernández, Malouines). L'existence de toutes ces aires ont été confirmées une fois de plus par les études de Brundin sur ses moucherons, tout comme beaucoup d'autres personnes ayant étudié d'autres groupes de plantes et d'animaux au cours des nombreuses années séparant l'époque de Candolle de celle de Brundin.

Par rapport à la vision que Candolle avait des choses, l'œuvre de Brundin est novatrice dans l'exploration du problème des relations d'aires, un problème que Sclater posa il y a plus de cent ans et un problème que Wallace essaya d'explorer dans les Indes orientales. Alors que Wallace approcha le problème à travers la considération des niveaux relatifs d'endémisme, Brundin tenta de s'atteler directement à l'aspect cladistique par l'étude des relations entre les espèces endémiques. Si le sens des résultats de Brundin est qu'il y a un patron de relations d'aires non-aléatoire, alors ses remarques au sujet de la dérive continentale tombent sous le sens : l'évolution des patrons continentaux devient une explication causale des relations d'aires mises en évidence par les moucherons et une explication causale de leurs cladogrammes d'espèces dans la mesure où ils montrent des éléments de patron communs.

Il est intéressant de noter rétrospectivement que Candolle s'est demandé pourquoi il y aurait des aires d'endémismes (ses « habitations »). Il écrit :

Ce fait nous amène à l'idée déjà indiquée plus haut, savoir, que les stations tiennent uniquement à des causes physiques agissant actuellement, et que les habitations pourroient bien avoir été en partie déterminées par des causes géologiques qui n'existent plus aujourd'hui. Dans cette hypothèse on consevroit facilement pourquoi certaines plantes ne se trouvent jamais sauvages dans des lieux où elles viennent parfaitement dès qu'on les y apporte. Mais cette théorie participe, il faut l'avouer, à l'incertitude de toutes les idées relatives à l'état ancien de notre globe et à l'origine primitive des êtres organisés. (Candolle, 1820: 413)

Candolle remarquait également que « toute la théorie de la géographie botanique repose sur l'idée que l'on se fait de l'origine des êtres organisés et de la permanence des espèces » (1820: 417). Candolle s'est intéressé à ces questions très brièvement, en se référant particulièrement à l'opinion

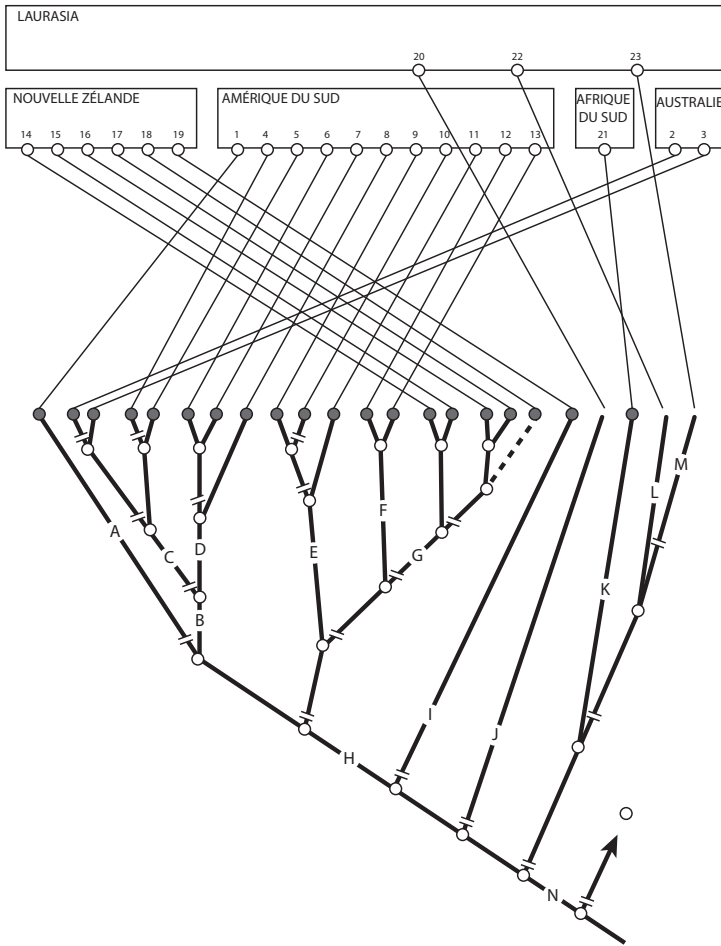


FIGURE 8.9. Cladogramme pour 20 espèces australes de la sous-famille Diamesinae (Diptera, Chironomidae). D'après Brundin (1966), figure 635, p. 448.

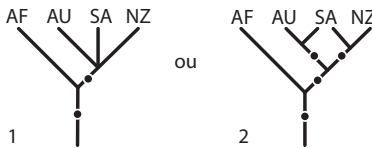


FIGURE 8.10. Cladogrammes d'aires simplifiés impliqués par les relations d'espèces des Diamesinae (cf. figure 8.9).

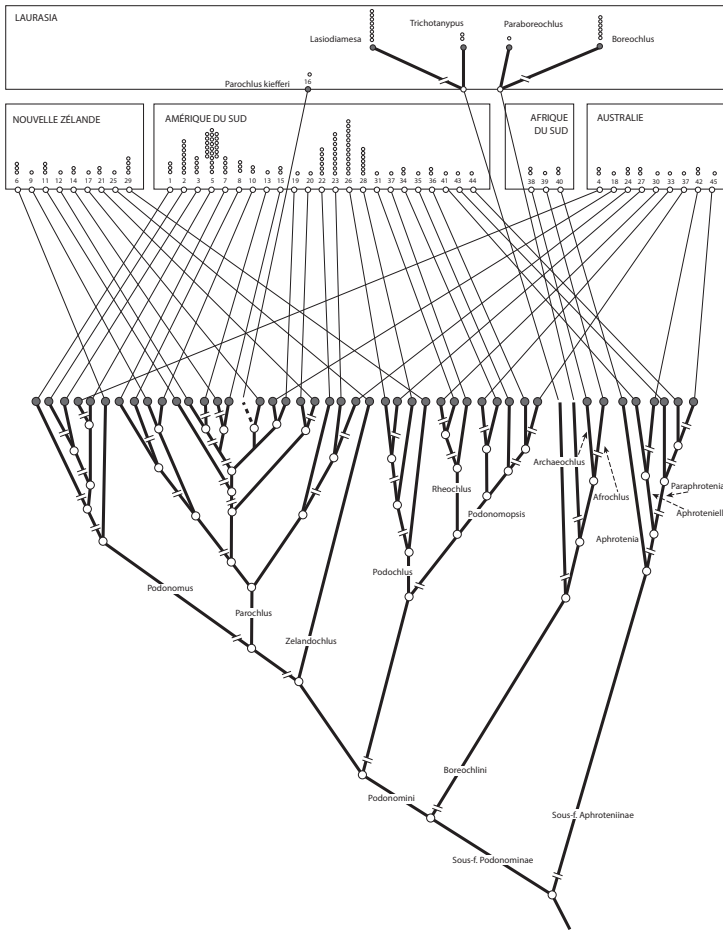


FIGURE 8.11. Cladogramme pour 126 espèces australes de la sous-famille Podonominae et huit espèces australes de la sous-famille Aphroteniinae (Diptera, Chironomidae). D'après Brundin (1966), figure 634, p. 442.



FIGURE 8.12. Cladogramme d'aires simplifié impliqué par les relations d'espèces des Aphroteniinae (cf. figure 8.11).

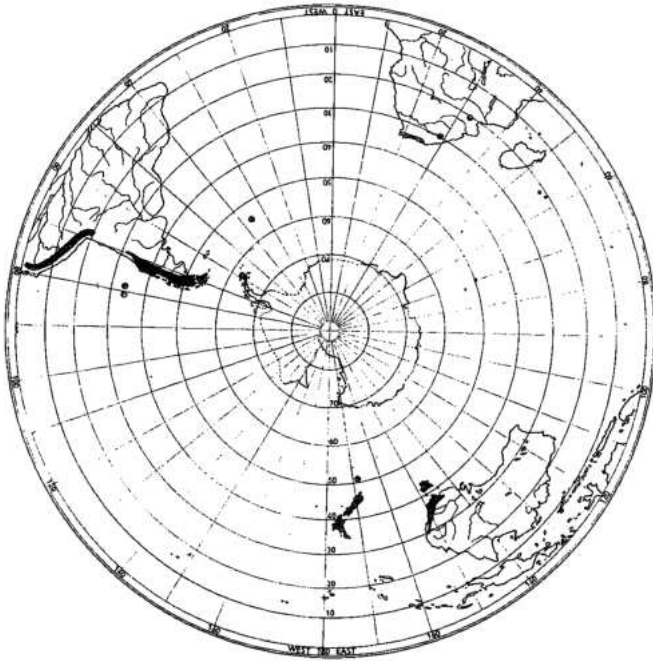


FIGURE 8.13. Distribution australe des sous-familles de chironomides Podominae et Aphroteniinae. D'après Brundin (1966), figure 633, p. 441.

alors courante que les espèces sont permanentes et en se référant à différentes théories sur l'origine des espèces par l'action de causes externes et l'hybridation. Il n'a considéré aucune de ces théories comme particulièrement convaincante et a conclu que les causes des différences entre les espèces sont dues à des choses jusque-là inconnues.

L'idée que le changement géologique ou géographique puisse être un facteur causal dans l'émergence des espèces et dans le développement des aires d'endémisme, est donc une vieille idée, dont les germes sont présents dans les écrits de Buffon, Candolle et d'autres. Cette idée est un complément quasi-nécessaire d'une théorie de l'évolution, incluant la théorie de la sélection naturelle devenue populaire à la suite de la publication par Darwin de *L'Origine des espèces* en 1859. Toutefois, ce qui distingue les résultats de Brundin des efforts des biologistes du dix-neuvième siècle n'est pas la théorie évolutionnaire en elle-même, ne serait-ce que sous son apparence d'explication causale, mais plutôt son intérêt pour l'aspect cladistique des relations d'aires telles qu'illustrées, d'une part par les cladogrammes d'espèces des trois sous-familles de moucheron qu'il a étudiées et d'autre part par les cladogrammes d'aires qu'il a extrait de la littérature géologique. En bref, il a juxtaposé les cladogrammes d'aires *biologiques* et *géologiques* (Rosen, 1978). Que ces deux ensembles

de patrons, biologiques et géologiques, soit en accord entre eux, même dans des éléments détaillés de patron, par le seul effet du hasard est, comme mentionné, improbable. Ce qui est novateur dans l'argument de Brundin, donc, n'est pas sa tentative d'explication causale en référence aux œuvres combinées de l'évolution biologique et géologique, mais plutôt la nature et la structure des phénomènes qui, croyait-il, demandaient à être expliqués. Ces phénomènes, collectivement et conceptuellement, constituent l'aspect cladistique. Ils sont les composantes des cladogrammes, qui spécifient un patron hiérarchique des relations d'aires.

La période entre Sclater et Brundin s'est étendue sur plus de cent ans. Ce fut une période d'activité considérable en systématique et en biogéographie et la littérature de cette période est vaste. Et pourtant, cette littérature ne s'intéresse virtuellement pas à l'aspect cladistique, en particulier lorsqu'il s'agit de relations d'aires. À la place, il y avait une préoccupation pour les différents concepts de relation d'aires, chacun apparemment fondé sur la vieille notion, ravivée par Darwin et Wallace, de la dispersion (ou migration) des organismes d'une région à une autre. Trois types de concepts étaient communs :

- (1) Les niveaux d'endémisme, comme illustré par la discussion de Wallace sur les Indes Orientales. Ceci implique qu'une aire avec un haut degré d'endémisme aura été isolée un temps plus long d'autres aires avec des degrés d'endémisme moindres ; ou que les barrières étanches à la dispersion sont plus anciennes et plus permanentes que les plus perméables.
- (2) La similarité biotique, comme illustré par de nombreux auteurs ayant compté le nombre de taxons en commun entre différentes aires (pas nécessairement des aires d'endémisme). Ceci implique que les aires avec de nombreux taxons en commun auraient été isolées les unes des autres un temps plus court (ou ne sont pas isolées du tout) que des aires avec lesquelles elles ont peu de taxons en commun.
- (3) Les relations de dispersion, comme illustré par de nombreux auteurs ayant cru qu'ils pouvaient discerner les routes des migrations passées des plantes et des animaux entre différentes aires. Ceci implique que les aires qui semblent avoir permis la plupart des dispersions entre elles auraient été isolées les unes des autres un temps plus court (ou n'auraient pas été isolées du tout) que des aires avec lesquelles il y a eu moins de dispersion.

Dans une certaine mesure, ces trois concepts sont similaires et ont été appliqués de manière similaire. Chacun d'eux peut mener à un résultat similaire : un concept de relation d'aires qui peut être exprimé par un cladogramme d'aires. Si elles sont des aires d'endémisme, une prédiction serait possible : à savoir que les relations spécifiées dans le cladogramme seront vraies pour tous les taxons endémiques de ces aires (ou pour plus d'entre eux qu'attendu par le seul effet du hasard). Pour tester une telle prédiction, on aurait seulement besoin d'étudier l'aspect cladistique des relations entre espèces entre taxons endémiques — un test qui semble

n'avoir que rarement, voire jamais, été mené avant l'époque de Brundin. Une raison pour ce long retard dans l'intérêt porté à l'aspect cladistique est que l'aspect cladistique n'était pas clairement perçu et que, le plus souvent, il était remplacé par l'un ou l'autre des trois concepts précédents. Une autre raison est que les aires étaient communément définies en se référant aux limites géographiques ou politiques, ou en se référant aux divisions arbitraires de latitude et de longitude, mais sans se référer aux aires d'endémisme locales. Dans certains cas, les aires d'endémisme et les limites géographiques ou même politiques facilement perceptibles pourraient coïncider, comme dans le cas des îles, des îles hawaïennes en particulier. Mais le plus souvent, les aires — particulièrement les grandes — étaient définies et étudiées sans se référer à l'endémisme à un niveau local. Une aire large définie en ces termes, par exemple l'hémisphère nord, l'Amérique du Nord, les Etats-Unis, ou l'état d'Utah, pourrait contenir une ou de nombreuses aires d'endémisme locales à l'intérieur de ses limites. Si plus d'une aire y est contenue, les différentes aires pourraient avoir diverses relations d'aires. Et grouper les aires locales sans se référer aux relations d'aires qu'elles auraient pu avoir aurait été une erreur dès le départ.

Ainsi, la littérature de la période pré-cladistique demande une évaluation critique dans chaque cas particulier si l'on souhaite juger de sa pertinence par rapport au problème des relations d'aires. Une première étape est de déterminer quelles sont les connexions, si elles existent, entre les aires qu'un auteur aurait reconnues et les aires d'endémisme locales y étant contenues; une deuxième étape consiste à déterminer quel concept de relation d'aires un auteur emploie; une troisième étape concerne la détermination du concept de relation entre espèces qu'un auteur emploie. Le lecteur pourrait alors être en position de juger de la signification, s'il en existe, de l'information, des arguments et des conclusions présentées par l'auteur dans le passage en question.

Une évaluation critique n'a bien sûr pas besoin d'être réservée aux papiers publiés avant 1966. Un bon exemple a été fourni par Keast (1973), qui a publié un commentaire et une critique en réponse à l'apport de Brundin sur les moucheron australiens. Keast conclut :

Les biotes tempérés de l'actuel sud de l'Amérique du Sud et de l'Australie sont plus proches entre eux qu'aucun ne l'est de celui de l'Afrique. Puisque ce patron est répété dans une large variété de groupes, dont les exigences écologiques diffèrent très largement, il ne peut y avoir aucun doute que cela soit une différence fondamentale et que ce n'est pas un artefact résultant d'extinctions secondaires en Afrique. Les données biologiques, par conséquent, confirment les données géologiques sur le fait que l'Afrique se soit séparée plus tôt de la masse continentale gondwanienne. (Keast, 1973: 338)

Ici, Keast se fait l'écho des mots de Brundin cités précédemment. Parce que Keast discute et critique les distributions de nombreux groupes de plantes et d'animaux, on pourrait s'attendre à ce qu'au moins certains de ces groupes soient informatifs par rapport à la composante cladistique pertinente (figure 8.12). Ce n'est pourtant pas le cas, comme le révèle

l'inspection de ses tableaux de données, par exemple son tableau résumant les distributions de 39 groupes d'insectes (figure 8.14). Dans aucun cas n'est indiqué la moindre composante cladistique. La plupart des groupes sont distribués soit en Amérique du Sud + Australasie (incluant l'Australie et la Nouvelle Zélande), soit en Amérique du Sud + Australasie + Afrique. Pour les Podominae de Brundin, Keast affirme que les « formes africaines [sont] très distinctes » — ce qui ne dit rien d'explicite à propos de leurs relations. Et pour les Diamesinae de Brundin il affirme l'existence de « très faibles [relations entre les espèces] N. Z.-Aust. et Amer. d. S.-Africaines » quand il n'y a aucune composante cladistique qui corresponde à l'une ou l'autre de ces relations dans le cladogramme d'espèces de Brundin, pour la sous-famille en question (figure 8.9). Le concept de relation d'aires employé par Keast est de toute évidence le numéro 2 : la similarité biotique, qui dans ce cas signifie que, dans sa liste, il y a peu de taxons communs à l'Amérique du Sud et à l'Afrique (ou l'Australasie et l'Afrique) qui ne soient pas également présents en Australasie (ou Amérique du Sud), alors qu'il y a beaucoup de taxons communs à l'Amérique du Sud et à l'Australasie qui ne soient pas également présents en Afrique. Le problème avec ces « nombreux taxons » est qu'ils sont non-informatifs par rapport aux relations d'aires sous l'aspect cladistique *parce qu'ils* ne sont pas représentés en Afrique. Ce qui serait informatif ce sont les cladogrammes d'espèces pour les groupes présents dans les trois aires, tels que les Notonemourinae, Macropathinae, Hydropsichidae et les Megalyridae (figure 8.14). Au vu des concepts de relations entre espèces de Keast (qui ne sont peut-être pas si importants ici, dans la mesure où Keast résume simplement les concepts de relations entre espèces tels que conçus par d'autres auteurs), ses commentaires au sujet des moucheron de Brundin laissent pour le moins perplexe. Et, considérant la distribution d'un certain groupe de plantes il écrit :

Puisque les Proteaceae représentent l'exemple « classique » d'une famille méridionale disjointe elles ont souvent été citées comme illustrant les fortes relations phytogéographiques entre l'Afrique, l'Australasie et l'Amérique du Sud, et comme argument en faveur des anciennes connexions terrestres directes au sud (p. ex. Beard, 1959). Johnson et Briggs (1963), cependant, dans leur analyse détaillée de l'histoire et des relations des Proteaceae, ils confirment Burbidge (1960) sur le fait que les relations entre espèces australiennes et sud-américaines sont résolument plus fortes qu'avec n'importe quel membre africain. Ainsi, au sein de la sous-famille complexe des Grevilleoideae les genres *Lomatia*, *Oreocallis*, et *Gevuina* sont partagés, et *Embothrium* en Amérique du Sud, un proche parent d'*Oreocallis*, est relativement similaire à *Telopia* en Australie. Le seul membre de cette super-famille présent en Afrique du Sud est *Brabeium*, un genre endémique spécialisé lié à *Macadamia* en Malaisie, Nouvelle-Calédonie et Australie orientale. (Keast, 1973: 319)

Le lecteur pourrait aimer analyser ce passage, peut-être en se référant à la publication de Keast, pour découvrir exactement quels concepts de relations d'aires et d'espèces son auteur emploie.

Quelques groupes d'insectes partagés entre l'Amérique du Sud, l'Australasie et/ou l'Afrique: disjoint dans les zones tempérées froides du sud

XXX - diversifié XX - modérément diversifié X - relativement insignifiant

| Groupe | Distribution dans les terres du sud | | | Autorité et statut |
|---|--|-------------|---------|--|
| | Amérique du sud | Australasie | Afrique | |
| Plecoptera (perles) | | | | Illies (1965, 1969), la dernière sous famille penetra l'Afrique par le nord apparemment (Illies, 1965) |
| Eustheniidae | XXX | XXX | | |
| Australoperlidae | XXX | XXX | | |
| Gripopterygidae | XXX | XXX | | |
| Notonemourinae (Capniidae) | XXX | XXX | XXX | |
| Megaloptera | | | | |
| Nannochoristidae | XXX | XXX | | Kuschel (1960) |
| Hemiptera | | | | |
| Peloriidae | | | | Evans (1958); Kuschel (1960) |
| Eniocephalidae (<i>Gamostolus</i>) | XXX | XXX | | |
| Odonata (Libellules) | X | X | | |
| Aeschnidae | | | | Kimmins (in Holdgate, 1963) |
| Neopealinae | XX | XX | | |
| Neopealinae | X | XX | | |
| Ephemeroptera (éphémères) (divers genres) | XXX | XXX | | Kuschel (1960) |
| Orthoptera (Sauterelles, criquets) | | | | |
| Deinacridinae | XX | XX | | Kuschel (1960) |
| Macropathinae | XX | XX | XX | |
| Cylindrachetidae | XXX | XXX | | |
| | Les faunes de sauterelles d'Australie semblent provenir du nord | | | Keay (1959) |
| Coleoptera (scarabés) | | | | |
| Camariidae | X | X | | Kuschel (1960) |
| Belidae | XXX | XXX | | |
| Cylydrorhiniinae et Eriirhiniinae | XXX | XX | | |
| Carabidae | 4 sous tribues réparties entre l'Am du S et l'Australasie, aucune partagé avec l'Afrique | | | Darlington (1965) |
| Diptera (mouches) variété | 9 familles comportant un genre ou plus communes en Am du S et en Australie, seulement 2 présentes en Afrique et à Madagascar | | | Paramanov (1959) |
| Chironomidae | | | | |
| Podonominae | Fortes relation Am du S/Australie, faible relation Am du S/NZ, les formes africaines sont distinctes | | | Brundin (1966) |
| Diamesinae | Proche en Am du S/NZ, Faible relation chez celles d'Am du S/Australie et chez celles d'Am du S/Afrique | | | |
| Trichoptera (trichoptères) | | | | |
| Tripletidinae | XX | XX | | Ross (1967) |
| Hydropsychidae | X | X | X | |
| Hydrobiosinae | XXX | XX | | Ross (1967) |
| Rhynchopsychidae | XX | XXX | | |
| Philorheithridae | XXX | XXX | | |
| Hymenoptera (gêpes, fourmies) | | | | |
| Megalyridae | XX | XX | XX | |
| Thynnidae | XXX | XXX | | Kuschel (1960) |
| Plumariidae | XX | | XX | |

FIGURE 8.14. Distributions australes de 39 groupes d'insectes. D'après Keast (1973), tableau 2, pp. 313-14. Reproduction avec l'autorisation de D. H. Tarling et S. K. Runcorn, eds., *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, 1 :309-43.

NIVEAUX D'ENDÉMISME

Bien qu'il soit généralement reconnu que l'endémisme reflète l'isolement de certaines aires, il existe des problèmes variés associés non seulement avec ce concept, mais aussi avec les données illustrant ce concept. Briggs (1974), par exemple, a compilé des données ayant trait aux niveaux d'endémisme de la faune marine côtière d'îles variées (tableau 8.1). Il y a de la variabilité entre les îles et de la variabilité entre les groupes variés d'organismes présents sur ces mêmes îles. Pour les poissons, Briggs a trouvé des niveaux d'endémisme allant de 0 pour cent (Macquarie) à 56 pour cent (Juan Fernandez); et pour Macquarie il a trouvé des niveaux d'endémisme allant de 0 pour cent (poissons) à 83 pour cent (échinodermes). La plupart de la variabilité, pensait-il, était due à un échantillonnage inadéquat.

On a depuis longtemps réalisé que le nombre absolu d'espèces sur des îles, ou sur des aires continentales, était une fonction de la taille de ces îles ou de ces aires continentales. En 1838, Candolle a analysé la distribution de 8 523 espèces de plantes de la famille des Compositae, en relation avec 39 aires qu'il avait reconnues comme des régions botaniques, qui incluent des îles et des zones continentales. Une augmentation graduelle du nombre d'espèces avec l'aire de la région (figure 8.15) apparaît dans son analyse. À peu près la même relation lie le nombre d'espèces endémiques à l'aire de la région (figure 8.16). Il semblerait qu'il n'y ait pas de différence entre aires d'endémisme insulaires et continentales en ce sens.

L'intérêt pour les îles est devenu à la mode à la suite de la publication de MacArthur et Wilson (1967). Un de leurs résultats est que la relation entre le nombre d'espèces et la surface de l'aire insulaire a été largement explorée, par exemple par Slud (1976), qui a compilé des données sur des espèces d'oiseaux terrestres présentes dans 163 îles des mers chaudes (figure 8.17). Ses résultats semblent pratiquement les mêmes que ceux de Candolle en 1838.

Le concept de niveau d'endémisme, cependant, est plus problématique. MacArthur et Wilson, par exemple, ont publié une figure (d'après Mayr, 1965a), indiquant qu'il y a une nette augmentation du niveau d'endémisme avec l'augmentation de la surface insulaire (figure 8.18). Cette augmentation est critiquable, comme on peut l'apprécier par l'inspection des données de Candolle (1838) sur les plantes (figure 8.19), car on ne peut discerner de relation similaire à celle présentée par MacArthur et Wilson. Leurs données concernent des espèces d'oiseaux et un problème avec leurs données pourrait être simplement un artefact taxonomique, dû à la pratique ornithologique de la reconnaissance des formes endémiques au niveau de la sous-espèce. Par conséquent, la plupart de l'endémisme réel pourrait être masquée si seules les espèces endémiques sont dénombrées. Une remarque de Mayr à ce sujet est significative : « Ces graphiques doivent être considérés comme de simples approximations car le nombre exact de résidents, nicheurs, dans l'avifaune terrestre n'est pas sûr pour certaines de ces îles, et dans bien des cas une décision arbitraire doit être prise pour savoir si l'on doit appeler espèce ou sous-espèce une population

TABLEAU 8.1. Pourcentage d'espèces endémiques de divers groupes d'organismes marins côtiers (compilés par Briggs 1974) et de plantes terrestres (compilées par Good 1974). Abréviations : E, échinodermes ; F, poissons ; C, crustacés ; M, mollusques ; O, autres groupes marins ; P, plantes terrestres ; -, aucune donnée.

| | <i>E</i> | <i>F</i> | <i>C</i> | <i>M</i> | <i>O</i> | <i>P</i> |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Lord Howe | 17 | - | - | - | - | 30 |
| Norfolk | - | 4 | - | - | - | 25 |
| Hawaï | 30 | 34 | 45 | 20 | - | 90 |
| Pâques | - | 35 | - | - | - | 6 |
| Marquises | - | - | - | 20 | - | - |
| Cocos-Keeling | - | 1 | - | 0 | - | 0 |
| Palaos | - | - | - | - | 28 | - |
| Galápagos | - | 23 | 15 | 16 | 38 | 42 |
| Cocos | 2 | 7 | 9 | 5 | 2 | - |
| Clipperton | - | - | 0 | 5 | - | - |
| Revillagigedo | - | 10 | - | 0 | - | 30 |
| Guadeloupe | - | - | - | 10 | - | - |
| Kermadec | 39 | - | - | 34 | - | 15 |
| Juan Fernandez | 80 | 56 | 27 | 52 | 32 | 70 |
| Amsterdam/Saint-Paul | - | 28 | - | - | - | 41 |
| Tristan da Cunha/Gough | - | - | - | - | 25 | 64 |
| Chatham | - | - | 0 | 15 | 7 | 20 |
| Macquarie | 83 | 0 | - | 64 | 60 | 10 |
| Kerguelen/Heard/McDonald/
Marion/Prince Edouard/Crozet | 37 | 66 | - | - | 30 | - |
| Géorgie du sud | 12 | 34 | - | 60 | 9 | 6 |
| Bouvet | 8 | 50 | - | 40 | - | - |
| Grande Bermude | 0 | 5 | 0 | - | - | 8 |
| Cap Vert | - | 4 | 33 | 11 | - | 30 |
| Açores | - | 1 | - | - | - | 20 |
| Madère | - | 3 | - | - | - | 20 |
| Sainte-Hélène/Ascension | 50 | 25 | 17 | 52 | - | 95 |

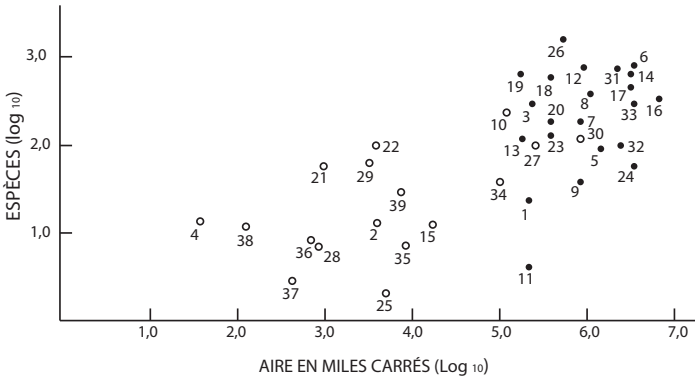


FIGURE 8.15. Lien entre le nombre d'espèces endémiques de Compositae et la superficie (miles carrés) de 39 régions d'endémisme, comprenant régions insulaires (○) et continentales (●). Les superficies sont en miles au carré, on retrouve les valeurs données par Candolle en multipliant par un facteur neuf. Les régions sont numérotées comme suit, selon la terminologie de Candolle : 1. Terres Magellaniques; 2. Iles Malouines; 3. Chili; 4. Ile Juan Fernandez; 5. Rio de la Plata; 6. Brésil; 7. Colombie; 8. Pérou; 9. Guiane; 10. Antilles; 11. Amérique centrale; 12. Mexique; 13. Californie; 14. Etats-Unis, Canada; 15. Iles Aleutiennes; 16. Sibérie; 17. Europe boréale et moyenne; 18. Europe méditerranéenne; 19. Orient; 20. Barbarie; 21. Madère; 22. Canaries; 23. Egypte et Arabie; 24. Afrique équinoxiale; 25. Açores; 26. Cap de Bonne-Espérance; 27. Madagascar; 28. Ile Zanzibar; 29. Ile Maurice; 30. Iles de l'Inde; 31. Inde continentale; 32. Cochinchine, Chine, Japon; 33. Nouvelle-Hollande et Diémen; 34. Nouvelle-Zélande; 35. Nouvelle-Calédonie; 36. Iles de la Société; 37. Iles Tristan d'Acunha; 38. Ile Sainte-Hélène; 39. Iles Sandwich. Données issues de Candolle (1838), tableau IV.

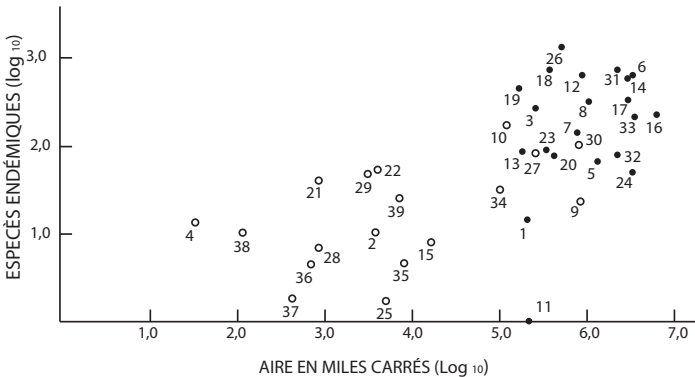


FIGURE 8.16. Lien entre le nombre d'espèces endémiques de Compositae et la superficie (miles carrés) de 39 régions d'endémisme, comprenant régions insulaires (○) et continentales (●). Données issues de Candolle (1838), tableau IV (cf. figure 8.15).

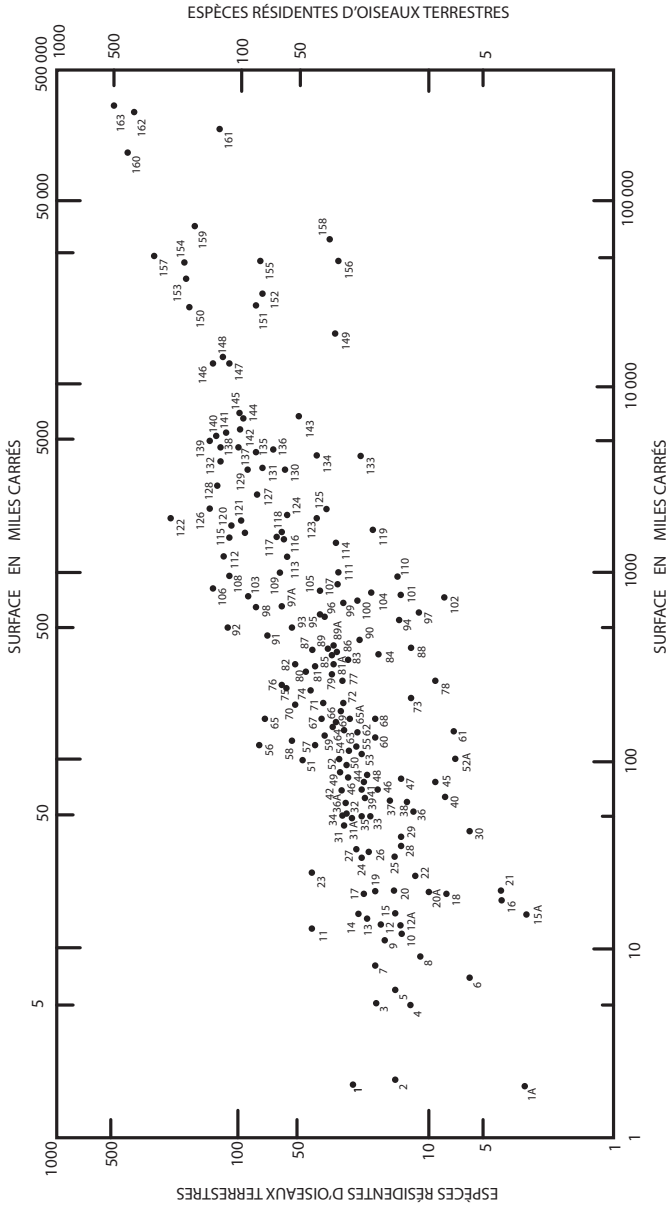


FIGURE 8.17. Lien entre le nombre d'espèces résidentes d'oiseaux terrestres et la superficie (miles au carré) de 175 îles des mers chaudes : 1, Santa Ana (Salomon) ; 1A, Laysan ; 2, Rabida (Galápagos) ; 3, Saba ; 4, Lord Howe ; 5, Barbareta ; 6, Annobon ; 7, Saint-Eustache ; 8, île de la Providence ; 9, Anegada ; 10, Saint-André ; 11, Gizo ; 12, Virgin Gorda ; 12A, Norfolk ; 13, Culebra ; 14, Maria Cleofas ; 15, Mono ; 15A, Henderson ; 16, Cocos (Pacifique Est) ; 17, Saint-Jean ; 18, Grande Bermude ; 19, Tortola ; 20, Utila ; 20A, Cayo Largo ; 21, Clarion ;

FIGURE 8.17. Suite de la page précédente.

22, Mona; 23, San José (Pearl Is.); 24, Nissan; 25, Guanaja; 26, Saint-Thomas; 27, Montserrat; 28, Anguilla; 29, Saint-Martin; 30, Rodriguez; 31, Vieques; 31A, Car Nicobar; 32, Anatom; 33, Nevis; 34, Maria Magdalena; 35, île du Prince; 36, Tutuila; 36A, Camorta; 37, Marie Galante; 38, Aldabra; 39, Barbuda; 40, Christmas (Océan Indien); 41, Saint-Christophe; 42, Aruba; 43, Charles; 44, Roatan; 45, Socorro; 46, Grand Cayman; 47, Guadeloupe; 48, Sainte-Croix; 49, Moheli; 50, Bonaire; 51, Rendova; 52, Maria Madre; 52A, Niue; 53, Antigua; 54, Hierro; 55, Aurora; 56, Tobago; 57, La Grenade; 58, Cozumel; 59, Saint-Vincent; 60, Pompéi; 61, Lanai; 62, Mayotte; 63, Anjouan; 64, La Gomera; 65, Colba; 65A, Enggano; 66, Kandavu; 67, Taveuni; 68, Barbados; 69, Curaçao; 70, V ella Lavella; 71, Efate; 72, Penecost; 73, Guam; 74, St. Lucia; 75, Maïa; 76, Kolombangara; 77, Tanna; 78, Molokai; 79, La Palma; 80, La Gonâve; 81, La Dominique; 81A, Saint-Thomé; 82, Pemba; 83, Lanzarote; 84, Santiago; 85, Grande Comore; 86, Ambrym; 87, Martinique; 88, Tahiti; 89, Rennell; 89A, Grande Nicobar; 90, Upolu; 91, Margarita; 92, Basilan; 93, Nouvelle-Géorgie; 94, Kauai; 95, Guadeloupe; 96, Grande Canarie; 97, Oahu; 97A, Simalur; 98, Zanzibar; 99, Fuerteventura; 100, Savaii; 101, île Maurice; 102, Maui; 103, Bunguran; 104, Santa Cruz; 105, Tenerife; 106, Boiko; 107, Erromango; 108, Japon; 109, Biak; 110, La Réunion; 111, Malekula; 112, Waigeo; 113, Ile des Pins; 114, Socotra; 115, Bohol; 116, Choiseul; 117, Santa Isabel (Salomon); 117A, Nias; 118, San Cristobal (Salomon); 119, île Isabela; 120, Cebu; 121, Lombok; 122, La Trinité; 123, Espiritu Santo; 124, Malaita; 125, Vanua Levu; 126, Bali; 127, Guadalcanal; 128, Leyte; 129, Buru; 130, Porto Rico; 131, Bougainville; 132, Mindoro; 133, Hawaï; 134, Vîtu Levu; 135, Sumba; 136, Jamaïque; 137, Panay; 138, Palawan; 139, Negros; 140, Samar; 141, Florès; 142, Sumbawa; 143, Nouvelle-Calédonie; 144, Céram; 145, Halmahera; 146, Hainan; 147, Timor; 148, Formose; 149, Grande Ile (Terre de Feu); 150, Ceylan; 151, Tasmanie; 152, Haïtu; 153, Mindanao; 154, Luzon; 155, Cuba; 156, Ile du Nord (Nouvelle Zélande); 157, Java; 158, Ile du Sud (Nouvelle Zélande); 159, Célèbes; 160, Sumatra; 161, Madagascar; 162, Bornéo; 163, Nouvelle Guinée. Adapté de P. Slud (1976), Geographic and climatic relationships of avifaunas with special reference to comparative distribution in the Neotropics. Smithsonian Contrib. Zool. no. 212; figure 9, p. 23.

endémique » (Mayr, 1965a: 587). Un autre problème pourrait être que l'échantillonnage des points soit biaisé par l'omission de petites îles avec une faune d'oiseaux résidents fortement endémique, comme soulevé par Slud (1976), à propos des îles Cocos, avec seulement quatre espèces résidentes, toutes endémiques.

Quoi qu'il en soit, il apparaît que les niveaux d'endémisme varient considérablement pour des raisons qui ne sont pas bien comprises. Il n'est pas non plus facile de juger à quel point la variation est réelle et à quel point elle est fautive. Pour les groupes peu collectés et étudiés, comme les invertébrés marins, la plupart de la variation peut être due à un échantillonnage inadéquat. Pour des groupes relativement bien collectés comme les oiseaux, la plupart de la variation peut être due au biais taxonomique.

Par rapport à l'aspect cladistique, des niveaux variés d'endémisme ne semblent pas pertinents; ce qui est pertinent ce sont les relations entre les taxons endémiques. Par rapport au problème de leurs relations, se concentrer sur les niveaux relatifs d'endémisme, comme illustré par l'intérêt de Wallace pour les Indes Orientales, résulterait seulement en l'association d'îles telles que Cocos, Clipperton, les Bermudes et les Açores — une association probablement insensée sous l'aspect cladistique.

Un intérêt porté aux niveaux d'endémisme fait cependant ressortir certaines îles. Hawaï et les Galápagos en sont un bon exemple. Des quatre groupes mentionnés par Briggs, l'endémisme varie entre 20 pour cent et 45 pour cent pour Hawaï et entre 15 pour cent et 38 pour cent pour les Galápagos. Généralement reconnus comme endémiques, ces biotes sont activement étudiés. Il ne serait pas surprenant que la poursuite de ces études résulte en une plus grande précision taxonomique, permettant au taxonomiste de reconnaître un plus grand nombre et un plus grand pourcentage d'organismes natifs d'Hawaï ou des Galápagos comme des taxons distincts, c.-à-d. comme espèces ou sous-espèces endémiques. En effet, on pourrait raisonnablement s'attendre à ce que la plupart des organismes marins natifs d'Hawaï soit finalement considérés comme endémiques, comme c'est le cas des plantes terrestres. Alors que cela pourrait paraître raisonnable pour une aire comme Hawaï, cela pourrait ne pas être vrai pour des îles comme Cocos ou les Bermudes, pour lesquels, relativement à Hawaï, l'endémisme semble moins marqué, ou tout du moins, moins facilement perceptible par le taxonomiste. Toutefois, on peut se demander si la différence entre ces apparents niveaux d'endémisme est une différence de degré ou de nature? Si différents niveaux d'endémisme (tableau 8.1) reflètent simplement la relative facilité de reconnaître des taxons endémiques, alors il semblerait que la future recherche taxonomique soit destinée à produire des niveaux d'endémisme de plus en plus élevés et peut-être plus uniformes, pour toutes les régions insulaires. Quoi qu'il en soit, des niveaux d'endémisme comme tels ne semblent pas pertinents devant la question des relations d'aires, c.-à-d. l'aspect cladistique.

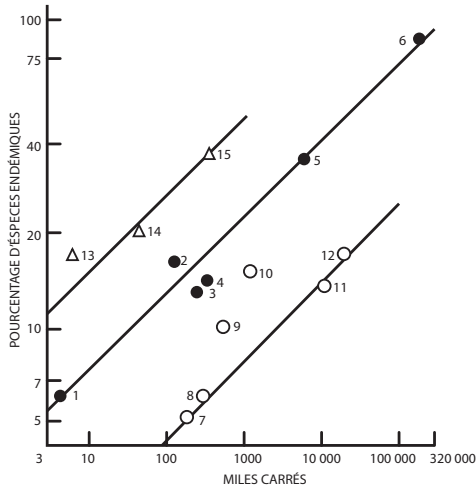


FIGURE 8.18. Pourcentage d'espèces d'oiseaux résidentes endémiques en fonction de la superficie des îles, dans trois types d'îles. Cercles pleins (îles solitaires et bien isolées) : 1, Lord Howe; 2, Pompéi; 3, Rennell; 4, Chatham; 5, Nouvelle Calédonie; 6, Madagascar. Cercles vides (îles uniques proche du continent ou de larges archipels) : 7, îles Mussau; 8, Pemba; 9, Manus; 10, Socotra; 11, Timor; 12, Tasmanie. Triangles (îles du Golfe of Guinée) : 13, Annobon; 14, île du Prince; 15, Saint-Thomé. Figure et légende d'après MacArthur and Wilson (1967), figure 60, p. 174. Adapté de Mayr (1965b), pp. 1587-88, figure 1.

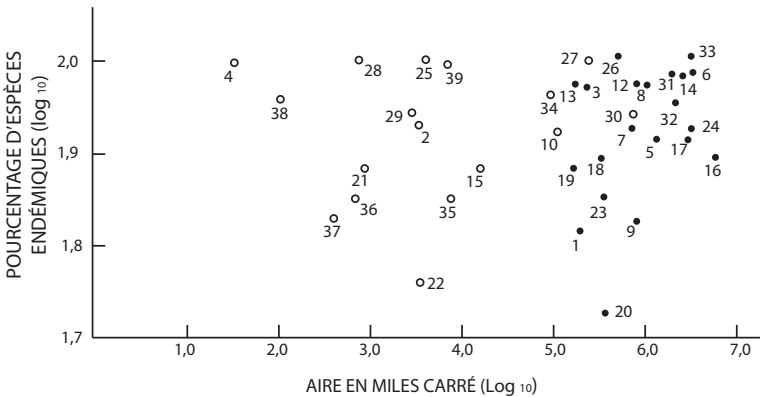


FIGURE 8.19. Lien entre le pourcentage d'espèces endémiques de Compositae et la superficie (miles carrés) de 38 régions d'endémisme, comprenant régions insulaires (o) et continentales (●). La région 11 est omise; cf. figures 8.15, 8.16. Données issues de Candolle (1838), tableau IV.

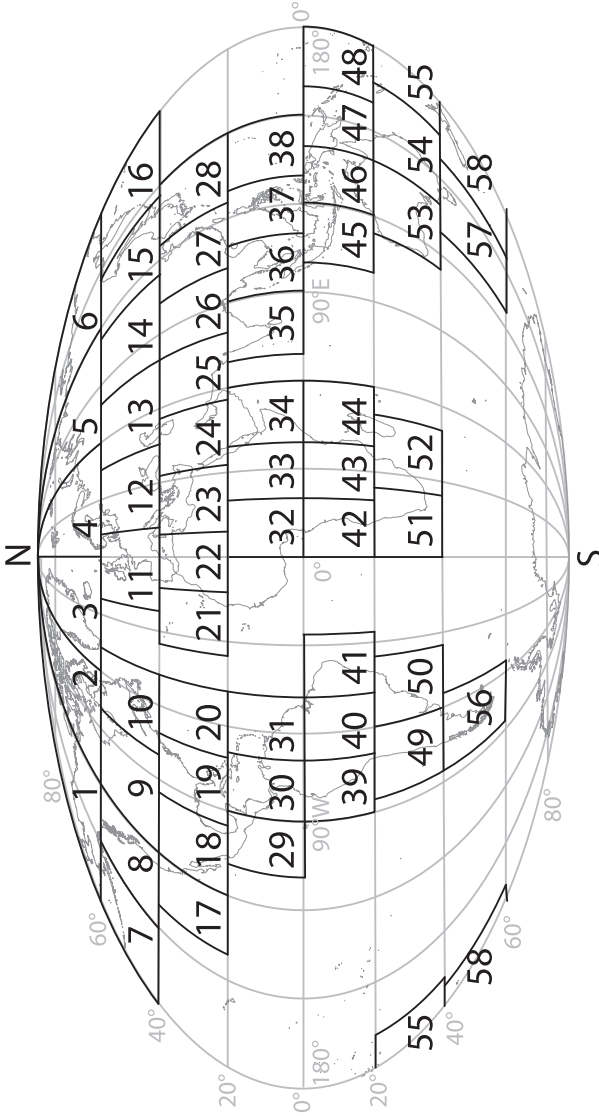


FIGURE 8.20. Division arbitraire de la surface du globe en 58 régions. D'après P. H. A. Sneath (1967), Conifer distributions and continental drift, *Nature* 215 : 467-70, figure 2, p. 468.

SIMILARITÉ BIOTIQUE

La similarité comme concept est ambiguë en ce sens que toutes les choses sont plus ou moins similaires et leurs similitudes dépendent du point de vue de l'observateur. La biogéographie est toujours une étude des similitudes relatives, mais les aires devant être comparées et la mesure de similarité devant être employée, sont sujettes à diverses définitions et interprétations. Une possibilité est de commencer avec des aires d'endémisme et d'approcher le problème des relations d'aires à travers l'étude des relations entre espèces de taxons endémiques. Dans ce cas, toutes les aires seraient plus ou moins proches les unes des autres et leurs relations seraient spécifiables en un cladogramme d'aires (ou plus). Une deuxième possibilité est de commencer avec des aires définies arbitrairement, par exemple suivant la division du paysage global en 58 aires (figure 8.20). Etant donné ce schéma de division, on pourrait toujours approcher le problème des relations d'aires à travers l'étude des relations entre espèces de taxons endémiques. Dans ce cas également, toutes les aires seraient plus ou moins proches les unes des autres et leurs relations seraient spécifiables en un cladogramme d'aires (ou plus). Une troisième possibilité applicable aux aires d'endémisme, ou aux aires définies arbitrairement, est de compter le nombre de taxons en commun des différentes aires et de considérer ce partage comme une mesure de relation d'aires. Cette troisième possibilité permet divers traitements mathématiques divers, en accord avec un quelconque indice numérique de similarité, dont il existe des dizaines. Mais dans ce cas également, toutes les aires seraient plus ou moins proches les unes des autres (ou plus ou moins similaires) et leurs relations seraient spécifiables en un cladogramme d'aires (ou plus). Cependant, construire un cladogramme d'aires par une analyse des valeurs de similarité requiert une procédure mathématique supplémentaire (regroupement) et il y a beaucoup de procédures de regroupement différentes.

Le but n'est pas ici de reprendre les divers indices mathématiques et procédures d'agrégation qui pourraient être employés dans des analyses de similarité, mais de noter seulement la nature des résultats. Considérons un exemple : un cladogramme d'aires de 22 aires (figure 8.21), dérivé d'un certain traitement mathématique des valeurs de similarité (figure 8.22), obtenues grâce à l'utilisation d'un certain indice de similarité pour 820 espèces de papillons. Certaines de ces aires sont celles considérées par Wallace : Java, Bornéo, Sumatra et la Malaisie occidentale (Asie) et leurs relations sont les mêmes que celles initialement estimées par Wallace, selon les niveaux relatifs d'endémisme. Considérons un second exemple : un cladogramme d'aires des mêmes 22 aires (figure 8.23), dérivé de la même manière, pour 876 espèces d'oiseaux. Considérons un troisième exemple : un cladogramme d'aires de 14 aires (figure 8.24), dérivé de la même manière, pour 124 espèces de chauves-souris.

Les trois cladogrammes d'aires diffèrent à plusieurs égards, que le lecteur pourrait déterminer de lui-même. Il peut être noté ici que les auteurs des trois cladogrammes (Holloway et Jardine) concluent que

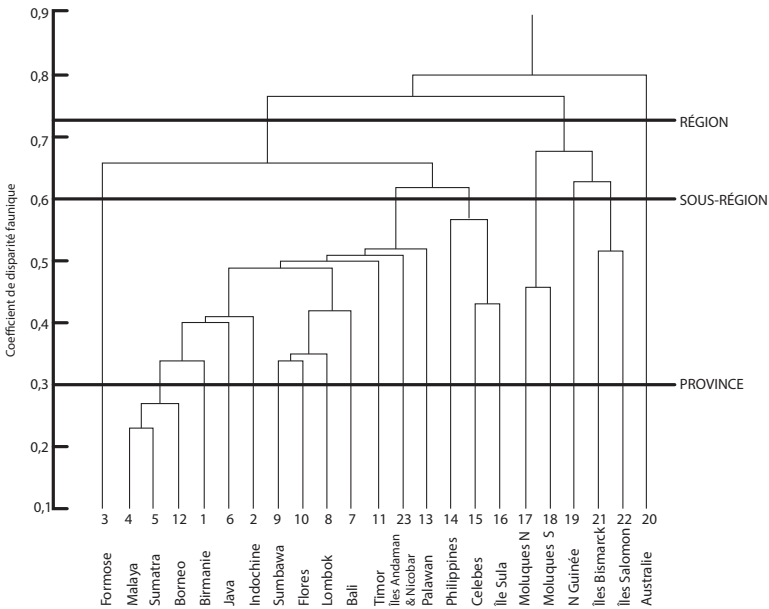


FIGURE 8.21. Cladogramme pour 22 régions (avec les Moluques unies), dérivé d'une analyse d'agrégation de simple-lien à partir des coefficients de similitude faunique, sur la base des distributions de 870 espèces de papillons (Rhopalocera). D'après Holloway and Jardine (1968), figure 1, p. 161.

« toute généralisation faite sur la base d'une analyse des distributions devrait être considérée comme étant *strictement relative* à une aire d'étude particulière et à un groupe taxonomique d'étude particulier » (Holloway et Jardine, 1968: 185). Malgré cette mise en garde, les trois cladogrammes d'aires peuvent être soumis à l'analyse cladistique. Un obstacle, cependant, survient du fait que, bien que les mêmes 22 aires apparaissent dans deux des cladogrammes (figures 8.21, 8.23), seules 14 aires apparaissent dans le troisième cladogramme (figure 8.24). Certaines des 14 aires sont les mêmes que celles des deux autres cladogrammes (p. ex. Malaisie occidentale, Sumatra) ; certaines des 14 aires sont des combinaisons de celles des deux autres cladogrammes (p. ex. Bornéo-Palawan, Java-Bali) ; une des 14 aires n'apparaît pas dans les deux autres cladogrammes (Sangir et Talaud). Les aires communes à l'ensemble des trois cladogrammes incluent neuf aires codées comme suit : 1. Australie ; 2. Moluques ; 3. Salomon ; 4. Nouvelle-Guinée ; 5. Célèbes ; 6. Philippines ; 7. Indochine ; 8. Sumatra ; 9. Malaisie occidentale. Les trois cladogrammes peuvent être simplifiés, pour surmonter l'obstacle de la comparaison, de manière à montrer l'information qu'ils contiennent à propos de ces neuf aires. Ainsi, les papillons sont représentés par la figure 8.25 ; les oiseaux par la figure 8.26 ; les chauves-souris par la figure 8.27. Les composantes (numérotées 1-12) des cladogrammes d'aires simplifiés varient entre les trois, mais certaines d'entre elles sont répliquées

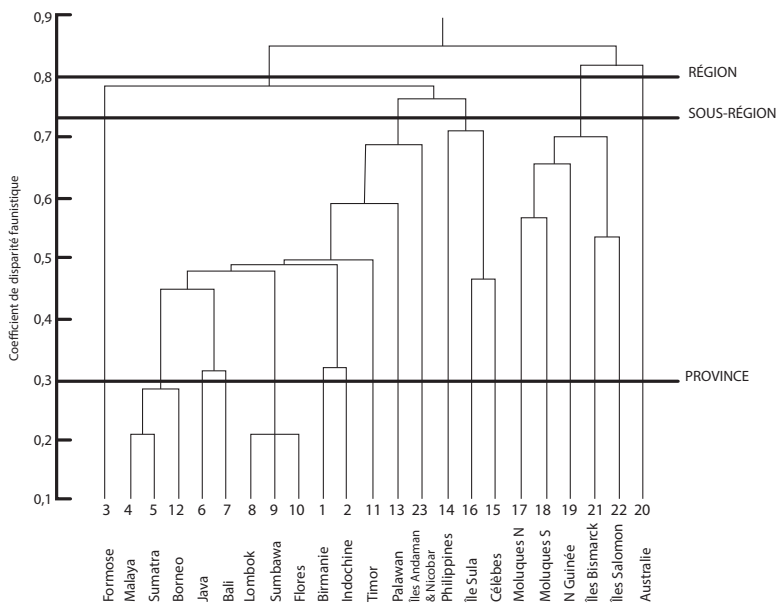


FIGURE 8.22. Cladogramme pour 22 régions (avec les Moluques unies), dérivé par une analyse d'agrégation de simple-lien à partir des coefficients de similitude faunique, sur la base des distributions de 876 espèces d'oiseaux. D'après Holloway and Jardine (1968), figure 2, p. 162.

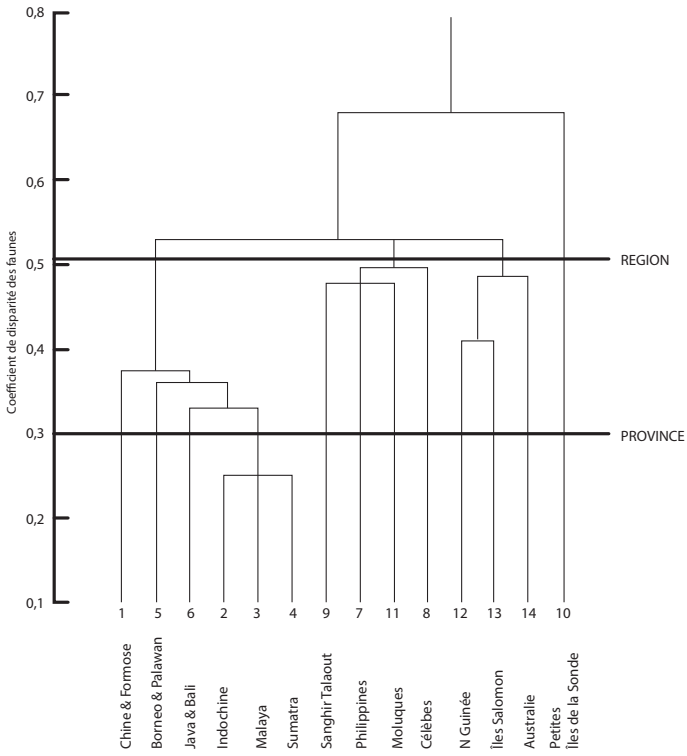


FIGURE 8.23. Cladogramme pour 14 régions, dérivé par une analyse d'agrégation de simple-lien à partir des coefficients de similitude faunique, sur la base des distributions de 124 espèces de chauves-souris. D'après Holloway and Jardine (1968), figure 3, p. 163.

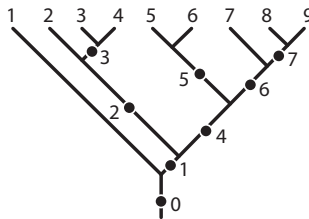


FIGURE 8.24. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les papillons (cf. figure 8.21).

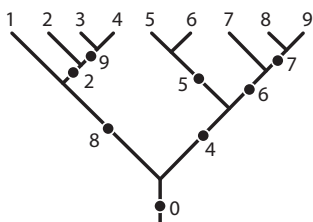


FIGURE 8.25. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les oiseaux (cf. figure 8.23).

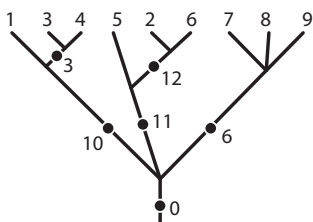


FIGURE 8.26. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les chauves-souris (cf. figure 8.24).

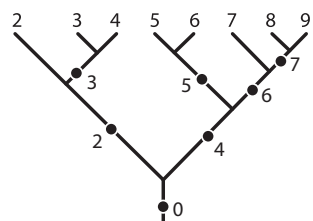


FIGURE 8.27. Cladogramme d'aires général (cf. figures 8.25-8.27).

| AVES | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|-----------|---------|-----------------|-------------------|
| 1 | 0.32 | 0.84 | 0.48 | 0.66 | 0.6 | 0.71 | 0.83 | 0.788 | 0.83 | 0.9 | 0.66 | 0.79 | 0.79 | 0.86 | 0.918 | 0.97 | 0.97 | 1 | 0.97 | 1 | 0.69 | Birmanie | | | |
| 0.4 | 2 | 0.79 | 0.57 | 0.66 | 0.66 | 0.68 | 0.81 | 0.804 | 0.82 | 1 | 0.75 | 0.78 | 0.78 | 0.86 | 0.963 | 0.94 | 0.94 | 1 | 0.97 | 1 | 0.73 | Indochine | | | |
| 0.7 | 0.67 | 3 | 0.93 | 0.92 | 0.93 | 0.97 | 0.94 | 0.915 | 0.92 | 0.94 | 0.93 | 0.94 | 0.87 | 0.91 | 0.941 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0.89 | Formosa | | |
| 0.34 | 0.53 | 0.81 | 4 | 0.21 | 0.52 | 0.78 | 0.84 | 0.839 | 0.85 | 0.89 | 0.42 | 0.72 | 0.78 | 0.88 | 0.904 | 0.97 | 0.97 | 1 | 1 | 1 | 0.97 | 0.73 | Malaya | | |
| 0.42 | 0.59 | 0.86 | 0.23 | 5 | 0.42 | 0.59 | 0.75 | 0.747 | 0.76 | 0.84 | 0.28 | 0.7 | 0.78 | 0.88 | 0.904 | 0.96 | 0.93 | 0.97 | 1 | 1 | 0.97 | 0.96 | 0.73 | Sumatra | |
| 0.48 | 0.64 | 0.85 | 0.44 | 0.39 | 6 | 0.31 | 0.57 | 0.639 | 0.67 | 0.8 | 0.53 | 0.79 | 0.76 | 0.81 | 0.881 | 0.94 | 0.94 | 0.97 | 0.97 | 1 | 0.97 | 1 | 0.73 | Java | |
| 0.69 | 0.74 | 0.89 | 0.69 | 0.65 | 0.5 | 7 | 0.47 | 0.474 | 0.56 | 0.73 | 0.69 | 0.8 | 0.74 | 0.83 | 0.875 | 0.92 | 0.89 | 0.97 | 0.94 | 0.94 | 0.94 | 0.97 | 0.74 | Bali | |
| 0.73 | 0.74 | 0.86 | 0.65 | 0.73 | 0.57 | 0.41 | 8 | 0.201 | 0.33 | 0.53 | 0.76 | 0.89 | 0.72 | 0.75 | 0.859 | 0.86 | 0.83 | 0.91 | 0.93 | 0.94 | 0.94 | 0.94 | 0.84 | Lombok | |
| 0.7 | 0.73 | 0.86 | 0.73 | 0.76 | 0.67 | 0.59 | 0.33 | 9 | 0.2 | 0.51 | 0.76 | 0.84 | 0.72 | 0.75 | 0.859 | 0.86 | 0.83 | 0.91 | 0.89 | 0.91 | 0.94 | 0.84 | 0.84 | Sumbawa | |
| 0.73 | 0.85 | 0.85 | 0.78 | 0.81 | 0.77 | 0.76 | 0.47 | 0.329 | 10 | 0.49 | 0.82 | 0.84 | 0.8 | 0.76 | 0.884 | 0.89 | 0.84 | 0.88 | 0.86 | 0.92 | 0.97 | 0.83 | 0.83 | Flores | |
| 0.86 | 0.92 | 0.88 | 0.92 | 0.86 | 0.81 | 0.83 | 0.72 | 0.513 | 0.51 | 11 | 0.89 | 0.94 | 0.83 | 0.79 | 0.913 | 0.89 | 0.84 | 0.87 | 0.83 | 0.89 | 0.92 | 0.89 | 0.75 | Borneo | |
| 0.47 | 0.71 | 0.86 | 0.3 | 0.27 | 0.47 | 0.69 | 0.73 | 0.795 | 0.86 | 0.86 | 12 | 0.59 | 0.76 | 0.85 | 0.864 | 0.97 | 0.97 | 0.97 | 0.97 | 0.97 | 0.97 | 0.96 | 0.75 | Timor | |
| 0.68 | 0.78 | 0.88 | 0.62 | 0.64 | 0.66 | 0.82 | 0.85 | 0.882 | 0.9 | 0.96 | 0.54 | 13 | 0.9 | 0.82 | 0.887 | 0.97 | 0.94 | 1 | 0.96 | 1 | 0.97 | 0.84 | 0.84 | Palawan | |
| 0.73 | 0.81 | 0.9 | 0.67 | 0.71 | 0.73 | 0.85 | 0.79 | 0.832 | 0.87 | 0.9 | 0.62 | 0.64 | 14 | 0.71 | 0.794 | 0.94 | 0.84 | 0.94 | 0.94 | 0.97 | 0.91 | 0.94 | 0.78 | Philippines | |
| 0.82 | 0.81 | 0.94 | 0.81 | 0.82 | 0.75 | 0.79 | 0.8 | 0.743 | 0.84 | 0.78 | 0.75 | 0.78 | 0.58 | 15 | 0.461 | 0.86 | 0.77 | 0.91 | 0.94 | 0.89 | 0.91 | 0.8 | 0.8 | Celebes | |
| 0.88 | 0.89 | 0.94 | 0.82 | 0.88 | 0.85 | 0.86 | 0.86 | 0.886 | 0.89 | 0.86 | 0.81 | 0.8 | 0.79 | 0.4 | 16 | 0.82 | 0.77 | 0.9 | 0.96 | 0.88 | 0.91 | 0.86 | 0.86 | Iles Sula | |
| 0.93 | 0.94 | 0.94 | 0.89 | 0.89 | 0.9 | 0.88 | 0.91 | 0.912 | 0.93 | 0.89 | 0.89 | 0.89 | 0.88 | 0.78 | 0.777 | 17 | 0.52 | 0.69 | 0.9 | 0.69 | 0.74 | 0.94 | 0.94 | N. Moluques | |
| 0.93 | 0.94 | 0.94 | 0.94 | 0.93 | 0.86 | 0.94 | 0.91 | 0.94 | 0.91 | 0.97 | 0.89 | 0.89 | 0.92 | 0.88 | 0.78 | 0.769 | 0.43 | 18 | 0.73 | 0.9 | 0.74 | 0.81 | 0.94 | S. Moluques | |
| 0.97 | 0.97 | 1 | 0.97 | 0.94 | 0.97 | 1 | 0.96 | 0.957 | 0.88 | 0.94 | 0.94 | 1 | 0.94 | 0.91 | 0.895 | 0.68 | 0.73 | 19 | 0.81 | 0.64 | 0.73 | 1 | 1 | Nouvelle guinée | |
| 0.97 | 0.97 | 0.97 | 1 | 1 | 0.97 | 0.97 | 0.93 | 0.936 | 0.92 | 0.92 | 0.97 | 1 | 0.97 | 0.94 | 0.963 | 0.83 | 0.89 | 0.82 | 20 | 0.88 | 0.9 | 1 | 1 | 1 | Australie |
| 0.96 | 0.97 | 0.97 | 0.97 | 0.96 | 0.92 | 0.96 | 0.94 | 0.97 | 0.916 | 0.94 | 0.91 | 1 | 0.97 | 0.93 | 0.9 | 0.884 | 0.73 | 0.72 | 0.64 | 0.85 | 21 | 0.55 | 0.97 | 0.97 | Iles Bismarck |
| 0.93 | 0.93 | 0.94 | 0.94 | 0.94 | 0.94 | 0.95 | 0.97 | 0.94 | 0.886 | 0.94 | 0.89 | 0.94 | 0.97 | 0.92 | 0.89 | 0.862 | 0.72 | 0.71 | 0.69 | 0.86 | 0.5 | 22 | 1 | 1 | Iles Solomon |
| 0.52 | 0.63 | 0.86 | 0.55 | 0.62 | 0.7 | 0.84 | 0.76 | 0.836 | 0.78 | 853 | 0.73 | 0.73 | 0.83 | 832 | 0.887 | 0.94 | 0.94 | 0.91 | 0.97 | 0.94 | 0.92 | 23 | 1 | 1 | Andaman & Nicobar |

RHOPALOCERA

FIGURE 8.28. Valeurs de similarité. D'après Holloway and Jardine (1968), tableau 1, p. 160.

(tableau 8.2). Le patron de répllication est improbable sous le seul effet du hasard ($P=10^{-4}\%$). Toutes les composantes répliquées sont combinables en un seul cladogramme d'aires général (figure 8.28), qui peut être considéré comme une indication de ce qu'attestent ensemble les papillons, les oiseaux et les chauves-souris des relations des neuf aires.

À l'exception de l'aire 1 (Australie), toutes les neuf aires sont présentes dans le cladogramme général. Parmi les 12 composantes informatives différentes des cladogrammes d'aires simplifiés (figures 8.25-8.27), six n'apparaissent pas dans le cladogramme général. Trois d'entre elles (composantes 1, 8, 10) impliquent différentes relations pour l'Australie et n'importe quelles deux parmi les trois sont en conflit l'une avec l'autre; n'importe laquelle des trois pourrait être ajoutée au cladogramme général sans conflit, mais aucune paire d'entre elles ne pourrait être ajoutée; ces trois composantes sont donc des composantes ambiguës. Parmi les trois composantes restantes (9, 11, 12), une (9) est dérivée des oiseaux (figure 8.26) et deux (11, 12) sont dérivées des chauves-souris (figure 8.27). La composante 9 est en conflit avec les composantes 11 et 12; toutes les trois sont en conflit avec le cladogramme général; ces trois composantes sont donc de fausses composantes. Ces six composantes (ambiguës + fausses) représentent une variabilité qui semble aléatoire. D'une manière intéressante, l'ensemble des six composantes informatives du cladogramme général apparaissent aussi dans le cladogramme d'aires simplifié pour les papillons.

Certaines aires restantes dans les trois cladogrammes d'aires originaux (figures 8.21, 8.23 et 8.24) peuvent maintenant être analysées. Elles sont codées comme suit : 10. Formose; 11. Palawan; 12. Timor; 13. Bornéo; 14. Java; 15. Bali; 16. Lombok; 17. Florès; 18. Sumbawa. Pour les besoins de la comparaison, les étapes suivantes sont effectuées pour rendre les éléments perturbateurs du cladogramme des chauves-souris comparables aux cladogrammes des papillons et des oiseaux : Chine-Formose est considérée équivalente à Formose; Les Petites îles de la Sonde sont considérées équivalentes à Lombok + Sumbawa + Florès + Timor; Bornéo-Palawan et Java-Bali sont considérées comme aires à large répartition. Il en résulte trois cladogrammes d'aires simplifiés (figure 8.29, 8.30 et 8.31), avec l'analyse de composantes sous la supposition 1 pour le cladogramme des chauves-souris. Quatre composantes sont répliquées (tableau 8.3), et il est improbable que le patron de répllication soit dû au hasard ($P = 0.2\%$). Toutes les composantes répliquées sont combinables en un unique cladogramme général (figure 8.32), qui peut être considéré comme une indication de ce que les papillons, oiseaux et chauves-souris attestent conjointement au sujet des relations des neuf aires.

Parmi les 11 composantes informatives différentes des cladogrammes d'aires simplifiés (figures 8.29, 8.30 et 8.31), six n'apparaissent pas dans le cladogramme général (figure 8.32). Deux d'entre elles (composantes 22 et 23), toutes deux issues des chauves-souris, sont en conflit avec le cladogramme général; ces deux composantes sont donc de fausses composantes. Parmi les quatre composantes restantes (16, 17, 20, 21),

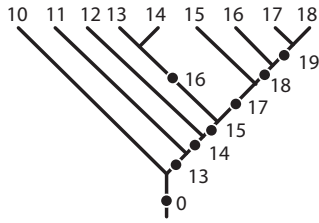


FIGURE 8.29. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les papillons (cf. figure 8.21).

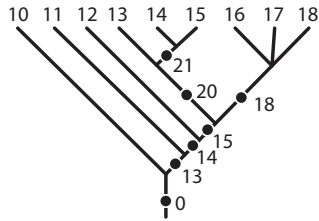


FIGURE 8.30. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les oiseaux (cf. figure 8.23).

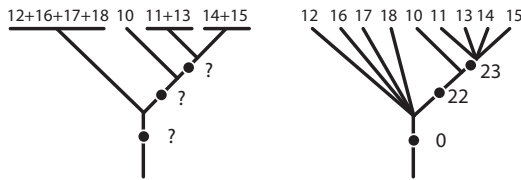


FIGURE 8.31. Cladogramme d'aires simplifié fondé sur les chauves-souris (cf. figure 8.24).

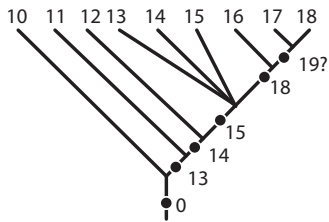


FIGURE 8.32. Cladogramme d'aires général (cf. 8.29-8.31).

TABLEAU 8.2. Probabilités (P) de répétition des composantes (C) dans les cladogrammes d'aires. Pour une composante qui répète une composante précédemment résolue, la probabilité est celle d'une répétition due au seul hasard, on suppose que les composantes sont résolues une à une dans l'ordre listé pour chaque cladogramme. Les fractions de probabilités pour la répétition : cladogramme 8.26 (3/36, 2/21, 2/10, 1/4, 1/1), cladogramme 8.27 (4/36, 2/20)

| Nombre
de termes | Nombre de
composantes
possibles | Cladogrammes | | | | | | P pour les
composantes
de même nombre
de termes, % | P cumulée,
% |
|---------------------|---------------------------------------|--------------|-------|------|-------|------|-------|---|-------------------------|
| | | 8.25 | | 8.26 | | 8.27 | | | |
| | | C | P : % | C | P : % | C | P : % | | |
| 2 | 36 | 3 | - | 5 | 8.33 | 3 | 11.1 | 8.81 x 10 ⁻² | 8.81 x 10 ⁻² |
| | | 5 | - | 7 | 9.52 | | | | |
| | | 7 | - | 9 | - | 12 | - | | |
| 3 | 84 | 2 | - | 2 | 20.0 | 6 | 10.0 | 0.50 | 4.44 x 10 ⁻⁴ |
| | | 6 | - | 6 | 25.0 | 10 | - | | |
| | | | | | | 11 | - | | |
| 4 | 126 | | | 8 | - | | | | 10 ⁻⁴ |
| 5 | 126 | 4 | - | 4 | 100 | | | | 10 ⁻⁴ |
| 8 | 9 | 1 | - | | | | | | 10 ⁻⁴ |

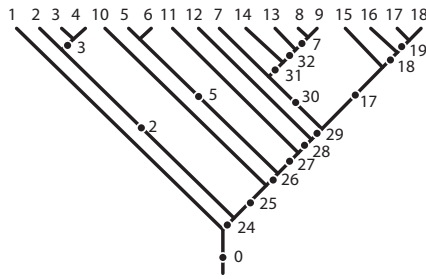


FIGURE 8.33. Cladogramme d'aires fondé sur les papillons (cf. figure 8.21).

chacune pourrait être ajoutée isolément au cladogramme général, mais elles sont conflictuelles (16 et 21, 17 et 20 et 21, 20 et 17, 21 et 16 et 17) ; ces quatre composantes sont donc des composantes ambiguës. Ces six composantes (fausses + ambiguës) représentent une variabilité qui semble aléatoire.

La composante 19 n'est pas répliquée, mais elle a été ajoutée au cladogramme général de manière à produire une estimation très détaillée cohérente avec le patron de composantes répliquées. La composante 19 n'est en conflit avec aucune des composantes vraies ou ambiguës. Mais la composante 19 pourrait représenter de la variation aléatoire. Sous la supposition que les quatre composantes répliquées sont conjointement vraies en un certain sens, il n'y a qu'une probabilité de 1 sur 3 pour que la composante 19 soit aussi vraie en un certain sens. D'une manière intéressante, l'ensemble des cinq composantes informatives du cladogramme général (figure 8.32) apparaissent dans le cladogramme d'aires simplifié des papillons.

Ces analyses partielles des trois cladogrammes d'aires originaux (figures 8.21, 8.23 et 8.24) ne contiennent aucun élément commun et ne peuvent être directement combinées en un unique cladogramme spécifiant les relations générales des 18 aires. Avec les aires codées comme précédemment, et les mêmes étapes effectuées relativement au cladogramme des chauves-souris, toutes les 18 aires peuvent être considérées ensemble. Trois cladogrammes d'aires en résultent, toujours relativement simplifiés par rapport aux trois originaux (figures 8.33-8.35). Onze composantes sont répliquées (tableau 8.4), et il est improbable que le patron de répllication soit dû au seul effet du hasard ($P = 10^{-9}\%$). Toutes les composantes répliquées sont combinables en un unique cladogramme général (figure 8.36), qui peut être considéré comme une indication de ce que les papillons, les oiseaux et les chauves-souris attestent conjointement au sujet des relations des 18 aires.

Parmi les 29 composantes différentes des cladogrammes d'aires simplifiés (figures 8.33-8.35), 16 n'apparaissent pas dans le cladogramme général (figure 8.36). Neuf d'entre elles (composantes 6, 9, 10, 11, 12, 35, 36, 37, 38), incluant une (9) issue des oiseaux et huit issues des chauves-souris, sont en conflit avec le cladogramme général ; ces neuf composantes sont donc de fausses composantes. Parmi les sept composantes restantes (8, 17,

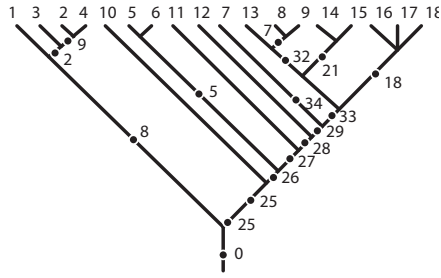


FIGURE 8.34. Cladogramme d'aires fondé sur les oiseaux (cf. figure 8.23).

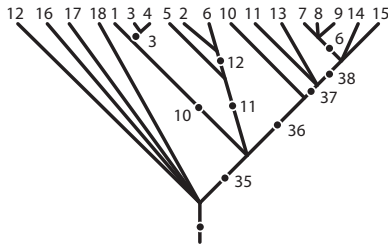


FIGURE 8.35. Cladogramme d'aires fondé sur les chauves-souris (cf. figure 8.24).

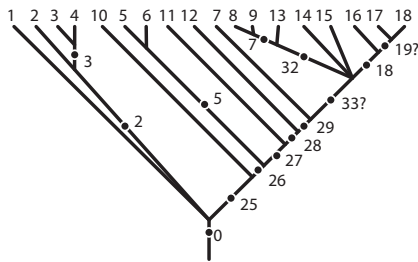


FIGURE 8.36. Cladogramme d'aires général (cf. figures 8.33-8.35).

TABLEAU 8.3. Probabilités (P) de répétition des composantes (C) dans les cladogrammes d'aires. Pour une composante qui répète une composante précédemment résolue, la probabilité est celle d'une répétition due au seul hasard, on suppose que les composantes sont résolues une à une dans l'ordre listé pour chaque cladogramme. Les fractions de probabilités pour la répétition : cladogramme 8.30 (1/35, 1/3, 1/3, 1/2)

| Nombre de termes | Nombre de composantes possibles | Cladogrammes | | | | P pour les composantes de même nombre de termes, % | P cumulée, % |
|------------------|---------------------------------|--------------|-------|------|-------|--|--------------|
| | | 8.29 | 8.30 | 8.31 | | | |
| | | C | P : % | C | P : % | C | P : % |
| 2 | 36 | 16 | - | 21 | - | | |
| | | 19 | - | | | | |
| 3 | 84 | 18 | - | 18 | 2.86 | | 2.86 |
| | | | | 20 | - | | 2.86 |
| 4 | 126 | 17 | - | | | 23 | - |
| | 126 | | | | | 22 | - |
| 6 | 84 | 15 | - | 15 | 33.0 | | 33.0 |
| | 36 | 14 | - | 14 | 33.0 | | 33.0 |
| 8 | 9 | 13 | - | 13 | 50.0 | | 50.0 |
| | | | | | | | 0.159 |

TABLEAU 8.4. Probabilités (P) de répétition des composantes (C) dans les cladogrammes d'aires. Pour une composante qui répète une composante précédemment résolue, la probabilité est celle d'une répétition due au seul hasard, on suppose que les composantes sont résolues une à une dans l'ordre listé pour chaque cladogramme. Les fractions de probabilités pour la répétition : cladogramme 8.34 (4/153, 3/120, 3/160, 2/84, 1/20, 1/4, 1/3, 1/2, 1/1, 1/1), cladogramme 8.35 (6/153)

| Nombre de termes | Nombre de composantes possibles | 8.33 | | | Cladogrammes 8.34 | | | 8.35 | | P pour les composantes de même nombre de termes, % | P cumulée, % |
|------------------|---------------------------------|------|-------|----|-------------------|----|-------|------|-------|--|-------------------------|
| | | C | P : % | C | P : % | C | P : % | C | P : % | | |
| 2 | 153 | 3 | - | 5 | 2.61 | 3 | 3.92 | | | 2.56 x 10 ⁻³ | |
| | | 7 | - | 7 | 2.50 | | | | | | |
| | | 19 | - | 9 | - | 12 | - | | | | |
| | | | | 21 | - | | | | | | |
| 3 | 816 | 2 | - | 2 | 1.88 | 6 | - | | | 2.23 x 10 ⁻³ | 5.72 x 10 ⁻⁸ |
| | | 18 | - | 18 | 2.38 | 10 | - | | | | |
| | | 32 | - | 32 | 5.00 | 11 | - | | | | |
| 4 | 3060 | 17 | - | 8 | - | | | | | | 10 ⁻⁷ |
| | | 31 | - | | | | | | | | |
| 5 | 8568 | 30 | - | 34 | - | 38 | - | | | | 10 ⁻⁷ |
| 7 | 31824 | | | | | 37 | - | | | | 10 ⁻⁷ |
| 8 | 43758 | | | 33 | - | 36 | - | | | | 10 ⁻⁷ |
| 9 | 48620 | 29 | - | 29 | 25.0 | | | 25 | | | 1.43 x 10 ⁻⁹ |
| 10 | 43758 | 28 | - | 28 | 33.3 | | | 33 | | | 4.77 x 10 ⁻⁹ |
| 11 | 31824 | 27 | - | 27 | 50.0 | | | 50 | | | 2.38 x 10 ⁻⁹ |
| 13 | 8568 | 26 | - | 26 | 100 | | | 100 | | | 10 ⁻⁹ |
| 14 | 3060 | 25 | - | 25 | 100 | | | 100 | | | 10 ⁻⁹ |
| 17 | 18 | 24 | - | | | | | | | | 10 ⁻⁹ |

21, 24, 30, 31, 34), chacune pourrait être ajoutée au cladogramme général, mais elles sont conflictuelles (8 et 24; 17, 21 et 34; 21, 17, 30 et 31; 24 et 8; 30, 21 et 34; 31 et 21; 34, 17 et 30); ces sept composantes sont donc des composantes ambiguës. Ces 16 composantes (fausses + ambiguës) représentent une variabilité qui semble aléatoire.

Les composantes 19 et 33 ne sont pas répliquées, mais elles ont été ajoutées au cladogramme général de manière à produire une estimation très détaillée cohérente avec le patron des composantes répliquées. Les composantes 19 et 33 ne sont en conflit avec aucune des composantes vraies ou ambiguës, mais elles pourraient représenter une variation aléatoire.

Sous la supposition que les 11 composantes répliquées soient conjointement vraies en un certain sens, il n'y a qu'une probabilité de 1 sur 3 pour que la composante 19 soit vraie aussi, et seulement une probabilité de 1 sur 5 pour que la composante 33 soit aussi vraie; la probabilité que les deux soient vraies est seulement de 1 sur 15. D'une manière intéressante, 12 des 13 composantes du cladogramme général apparaissent également dans le cladogramme d'aires simplifié des papillons.

Les résultats de ces analyses sont sujets à différents types d'interprétation. Peut-être que la conclusion la plus évidente, sinon la plus intéressante, est qu'il y a quelque chose de fondamentalement différent entre les distributions des papillons et des oiseaux, d'une part, et celles des chauves-souris d'autre part :

Une conclusion est immédiate. Les classifications zoogéographiques dérivées de l'étude des distributions de taxons issus des Rhopalocera [papillons] et des Aves diffèrent largement de celle dérivée des Chiroptera. Il est clair que les classifications zoogéographiques, au moins dans cette région, devraient être considérées comme relatives à des groupes taxonomiques particuliers. (Holloway et Jardine, 1968:164)

Ces auteurs font référence à des « classifications zoogéographiques » complètement différentes, qui comme on peut le voir d'après leurs cladogrammes d'aires (figures 8.21, 8.23 et 8.24) incluent diverses régions, sous-régions et provinces. Ces désignations font référence à des niveaux de similarité biotique variés (représentés par les lignes horizontales traversant les branches des cladogrammes). Ainsi, les régions, sous-régions et provinces correspondent soit aux composantes des cladogrammes soit aux taxons terminaux. Parce que les taxons terminaux sont les mêmes dans les différents cladogrammes, les seules différences notables dans les classifications sont une fonction des diverses composantes des différents cladogrammes d'aires. Par conséquent, le concept de « classification zoogéographique » employé par ces auteurs est directement à mettre en relation avec les composantes des cladogrammes d'aires. Et il est vrai que les composantes issues des chauves-souris diffèrent largement.

Selon l'analyse précédente, cette particularité des chauves-souris est une variation « aléatoire », c.-à-d. une variation qui est inexplicable dans les limites de l'analyse. Holloway et Jardine font allusion à la possibilité que les données des chauves-souris puissent être en effet aléatoires :

Nous discutons d'abord la classification zoogéographique dérivée pour les Chiroptera puisqu'elle diffère nettement de celle dérivée pour les Rhopalocera et Aves. La conclusion émise par Tate (1946) qu'il existe une région intercontinentale ou « Wallacéenne » distincte est confirmée, mais les îles de la Sonde en sont exclues, apparaissant comme une région distincte. Comme Tate l'a montré, la faune de chauves-souris des îles de la Sonde est imparfaitement connue et peu diversifiée. Plus d'information pourrait bien altérer la position des îles de la Sonde dans la classification. (Holloway et Jardine, 1968: 164)

Si la faune de chauves-souris des Petites îles de la Sonde est peu diversifiée, et particulièrement si elle est hautement endémique, la similarité biotique des Petites îles de la Sonde serait petite par rapport aux autres aires, ce qui semble bien être le sens du cladogramme des chauves-souris (figures 8.24, 8.31 et 8.35).

Cependant, il est possible qu'en réalité cette particularité apparente des chauves-souris ne soit pas un effet aléatoire, mais plutôt le reflet d'une différence réelle, pas seulement dans les distributions enregistrées, mais peut-être aussi dans l'écologie et l'histoire. Cette possibilité ne sera pas développée ici.

Comme noté précédemment, la similarité biotique fait référence au nombre relatif de taxons présents dans différentes aires. La plupart des aires dans les analyses précédentes sont des aires d'endémisme. Par conséquent, on peut se demander si le cladogramme général (figure 8.36) pourrait être vrai pour les relations entre espèces de taxons endémiques des aires spécifiées. Si oui, le cladogramme général pourrait être vrai pour les relations de l'ensemble des trois groupes (papillons, oiseaux, chauves-souris), ou deux d'entre eux, ou un seul, ou aucun. Sans connaissance des relations des taxons endémiques parmi ces groupes, il y a peu de choses qui puissent être dites en réponse à cette question. La question n'a pas été étudiée par Holloway et Jardine. La question générale, savoir s'il y a ou non une relation entre similarité biotique et relations de taxons endémiques d'aires de par le monde, reste également non étudiée. Il semble qu'il n'y ait aucun fondement pour une assertion probabiliste applicable au cas présent.

On peut se demander, d'autre part, si le cladogramme général pourrait être vrai pour les relations des aires dans un sens historiquement géographique ou géologique. Les aires impliquées dans l'analyse précédente ont eu une histoire complexe telle qu'un cladogramme pourrait être un résumé approprié et informatif de leurs relations historiques. Cette question n'a pas été étudiée par Holloway et Jardine, qui ont cependant tenté de résumer ce qui était connu, à l'époque, de l'histoire géologique de la région Indo-Australienne. Il y a encore une question générale qui reste non étudiée : savoir s'il y a ou non un lien entre similarité biotique et relations géologiques des aires occupées par les organismes. Et une fois encore, il semble qu'il n'y ait aucun fondement pour une assertion probabiliste applicable au cas présent, du fait que l'on pourrait s'attendre à un type de lien ou à un autre.

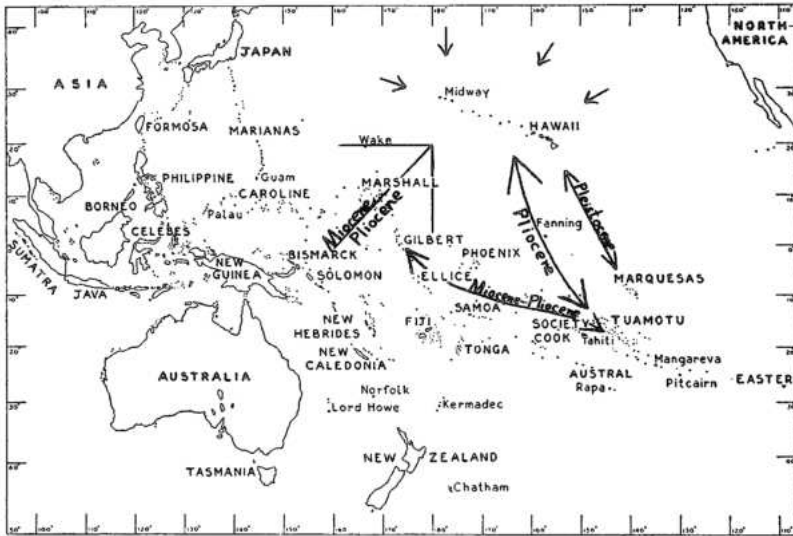


FIGURE 8.37. Routes de dispersion présumées de l'espèce ancestrale des insectes endémiques des îles Hawaiï. D'après E. C. Zimmerman (1948), *Insects of Hawaii*, vol. 1 (Honolulu : University of Hawaii Press), figure 26, p. 96.

RELATIONS DE DISPERSION

Les relations de dispersion présumées ont été le mode dominant, quoique controversé, d'analyse biogéographique depuis l'époque de Wallace et Darwin. Un exemple de relation de dispersion présumée est encore fourni par les îles hawaïennes, remarquées pour leurs biotes hautement endémiques, incluant de nombreux insectes endémiques (figure 8.37) et oiseaux terrestres résidents (figure 8.38). Il est d'usage d'imaginer que les îles hawaïennes avaient été colonisées, par le moyen de migrations longue-distance, par des ancêtres des formes endémiques qui y vivent aujourd'hui :

D'anciens étudiants des oiseaux d'Hawaï ont conclu que l'ensemble des genres endémiques, des espèces, et des sous-espèces a évolué à partir de 15 espèces ancestrales originales. La figure [8.38] montre les origines postulées de ces espèces ancestrales. De telles figures induisent en erreur, cependant, en cela qu'elles révèlent des généralisations seulement, fondées sur ce que les ornithologues tiennent pour être les plus proches parents des oiseaux d'Hawaï dans les régions continentales. (Berger, 1972: 17)

Des routes de dispersion vers Hawaï peuvent facilement être imaginées, en inspectant les Figures 8.1-8.3, montrant les distributions des espèces des genres de plantes *Keysseria*, *Argemone* et *Sophora*. Dans chaque cas, la plupart des espèces de chaque genre sont présentes ailleurs qu'à Hawaï : 10 espèces de *Keysseria* à l'ouest, 26 espèces d'*Argemone* à l'est et 12 espèces

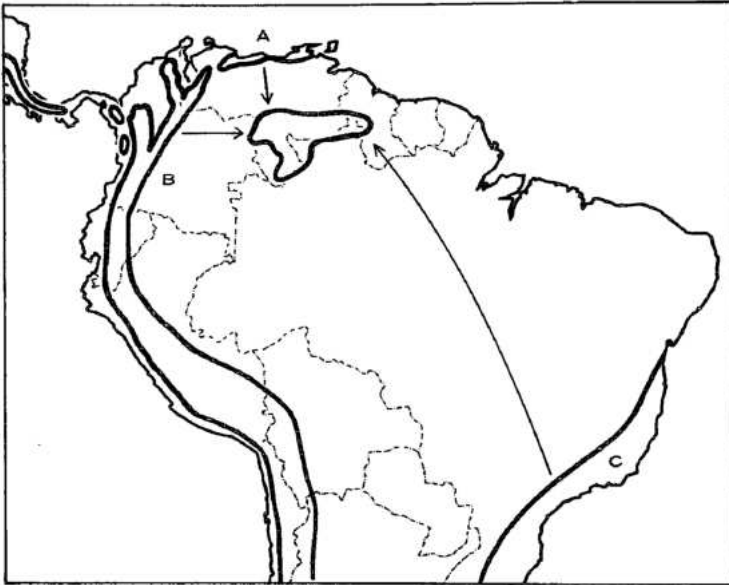


FIGURE 8.39. Routes de dispersion présumées de l'espèce ancestrale des oiseaux endémiques du sud Venezuela. D'après Mayr and Phelps (1967), figure 1, p. 308.

5. Espèces endémiques, membres d'une super-espèce plus largement répandue (4).
6. Espèces non endémiques avec des sous-espèces endémiques (55).
7. Espèces non endémiques sans sous-espèces endémiques (12).

Et ils concluent :

A partir des données fournies ci-dessus, il est évident qu'il y a une gradation complètement uniforme des genres endémiques aux espèces qui n'ont même pas commencé à développer des sous-espèces endémiques. Moins d'un tiers [...] de la caractéristique zone supérieure du Pantepui [...] sont des espèces endémiques. Ces faits sont des preuves concluantes pour la continuité et la longue durée de la colonisation du Pantepui. (Mayr et Phelps, 1967: 291)

Les données présentées par Mayr et Phelps sont semblables à celles des plantes et des oiseaux d'Hawaï : certaines espèces sont liées à l'aire A (nord), certaines à l'aire B (ouest), certaines à l'aire C (sud) et ainsi de suite.

De telles interprétations de la dispersion sont problématiques pour plusieurs raisons, dont la plupart concernent les règles ou les indices utilisés pour reconnaître les centres d'origine, ou aires-sources pour une présumée dispersion. Mais la raison principale est que les interprétations pourraient être simplement fausses, en ce sens que les formes endémiques pourraient représenter les résultats, non pas de la dispersion et de la colonisation, mais plutôt d'un développement *in situ*. Nous n'avons pas pour but ici d'évaluer ces possibilités alternatives pour l'interprétation, mais plutôt de nous



FIGURE 8.40. Un arbre-diagramme reflétant la dispersion des espèces à Hawaï (H) à partir de régions à l'ouest (W), à l'est (E), et au sud (S). 2 : L'aspect cladistique de l'arbre-diagramme (1). 3 : Un cladogramme d'aires non-informatif pour les quatre aires, dérivé de (2).



FIGURE 8.41. Un arbre-diagramme reflétant la dispersion des espèces à Hawaï (H) à partir de régions à l'ouest (W), à l'est (E), et au sud (S), et les interrelations des espèces colonisatrices. 2 : L'aspect cladistique de l'arbre-diagramme (1). 3 : Un cladogramme d'aires non-informatif pour trois des quatre aires, dérivé de (2).

concentrer sur l'aspect cladistique des interprétations dispersalistes. Dans le cas d'Hawaï, par exemple, l'interprétation d'une dispersion peut être représentée par un diagramme arborescent (figure 8.40), qui en soi est non-informatif quand vu sous l'aspect cladistique. Étant non-informatif, il laisse ouverte la possibilité qu'Hawaï ait bien une relation précise avec d'autres aires, tel que cela pourrait être exprimé dans un unique cladogramme d'aires. Le diagramme arborescent ne contient pas non-plus d'information, même si elle pourrait exister ou être obtenue, au sujet des relations entre les aires primaires — les centres d'origine présumés (O, E, S). Si celles-ci sont reliées entre elles d'une manière particulière (comme on pourrait l'inférer à partir de l'étude des relations entre espèces de leurs taxons endémiques), alors un cladogramme d'aires informatif pourrait résulter de l'étude des relations entre les espèces endémiques hawaïennes (figure 8.41). L'information dans un tel cladogramme ne se rapporterait pas seulement à Hawaï, mais plutôt aux relations entre les aires primaires (O, E, S).

Le point intéressant ici est que les relations de dispersion peuvent être représentées par des cladogrammes, qui, à un certain niveau pourraient être informatifs, ou non, quel que soit le cas. « Informatif » bien sûr ne veut pas dire « vrai », mais seulement que les relations de dispersion peuvent parfois avoir un aspect cladistique. Si les relations de dispersion sont vraies, leur aspect cladistique doit également être vrai ; si les relations de dispersion sont fausses, leur aspect cladistique pourrait être, mais pas nécessairement, également faux. Si les relations de dispersion sont non-informatives, comme dans le cas précédent, cela signifie seulement que leur aspect cladistique est indéterminé.

Le concept de centre d'origine a longtemps été associé à l'idée que les éléments majeurs de la géographie terrestre étaient stables au cours de la période de développement des biotes modernes qui y vivent. Mais le

concept a une histoire plus ancienne remontant à Linné. Étant donné une géographie stable, et l'observation que les espèces d'un certain groupe occupent différentes parties du monde, il est aisé d'imaginer que l'histoire du groupe a impliqué la migration d'un endroit à un autre, et l'évolution de nouvelles espèces en chemin.

Les règles, ou indices, utilisés pour reconnaître les centres d'origine et relations de dispersion ont été revus par Cain (1944), qui a listé et discuté 13 de ces éléments :

1. Localisation de la plus grande différenciation d'un type.
2. Localisation de la dominance ou plus grande abondance d'individus.
3. Localisation de formes synthétiques ou proches parentes.
4. Localisation de la taille maximale des individus.
5. Localisation de la plus grande productivité et sa stabilité relative en culture.
6. Continuité et convergence des lignes de dispersion.
7. Localisation de la moindre dépendance dans un habitat restreint.
8. Continuité et netteté des variations individuelles ou modifications radiant à partir du centre d'origine le long de voies de dispersions.
9. Direction indiquée par les affinités géographiques.
10. Direction indiquée par les routes migratoires annuelles chez les oiseaux.
11. Direction indiquée par l'apparition saisonnière.
12. Augmentation du nombre de gènes dominants vers le centre d'origine.
13. Centre indiqué par la concentricité d'aires progressivement de même forme.

Cain concluait :

Une seule solution semble possible, et elle implique des conséquences allant bien au-delà des limites de la présente discussion sur le critère du centre d'origine. Les sciences de la géobotanique (géographie des plantes, écologie végétale, phytosociologie) et de la géozoologie portent un lourd fardeau d'hypothèses et de suppositions [...]. En bien des cas ces suppositions [...] se sont tellement répandues dans la science de la géographie et ont si longtemps fait partie de sa trame que les étudiants du domaine ne peuvent distinguer le fait de la fiction qu'avec difficulté. (Cain, 1944: 210-211)

La critique de Cain, approfondie et bien documentée, donne une certaine idée des difficultés liées au concept de centre d'origine, considérées également par Croizat et al. (1974). Il n'est pas nécessaire de réviser ce sujet ici, sauf pour noter la tentative de relier le concept à l'aspect cladistique, sous le titre de la « règle de progression ». Cette règle date d'Hennig (1950; 1966), qui soutenait qu'un cladogramme de relations entre espèces est parfois suffisant en lui-même pour indiquer le centre d'origine et la direction de dispersion (figures 8.42-8.43). La règle de progression a été récemment discutée par Ashlock (1974; figure 8.44) :

La figure [8.44] illustre l'exemple hypothétique d'Hennig, où le taxon A est trouvé en Nouvelle-Guinée, B au Queensland, C au Victoria, D en

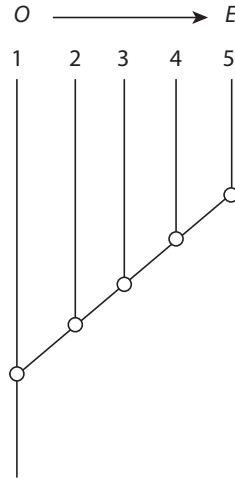


FIGURE 8.42. Un cladogramme des interrelations de cinq sous-espèces de *Mimegralla albimana* (cf. figure 8.42). La flèche implique une dispersion des formes ancestrales de l'ouest (O) vers l'est (E), selon la règle de progression. D'après Hennig (1966), figure 40, p. 136.

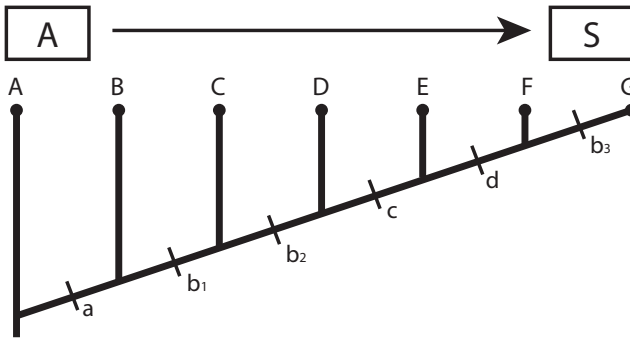


FIGURE 8.43. Un cladogramme hypothétique des interrelations de sept taxons (A-G) dans les aires suivantes : A, Nouvelle Guinée ; B, Queensland ; C, Victoria ; D, Tasmanie ; E, Nouvelle Zélande ; F, Terre de Feu ; G, Chili. « A » et « S » font référence aux secteurs sud de l'Australie et de l'Amérique, respectivement ; « a, b_1 , b_2 , c, d, b_3 » désignent les caractères de définition des groupes de taxons. D'après Ashlock (1974), figure 1, p. 85.

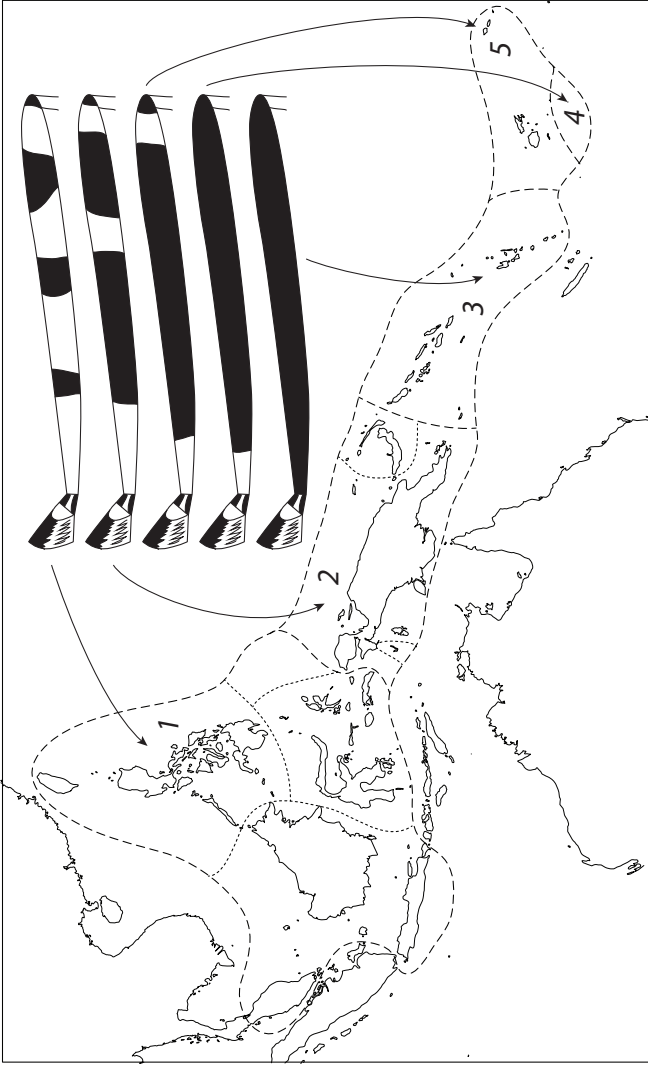


FIGURE 8.44. Marques sur les pattes postérieures, et répartition géographique, de cinq sous-espèces de *Mimagralla albimana* (Diptera, Tylidae). D'après Hennig (1966), figure 39, p. 135.

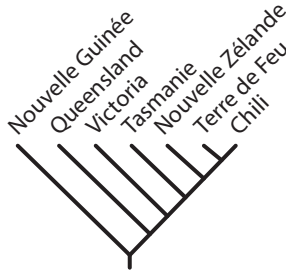


FIGURE 8.45. Le cladogramme d'aires impliqué par le cladogramme d'espèces de la figure 8.44.

Tasmanie, E en Nouvelle-Zélande, F en Terre de Feu, et G au Chili. Si [...] [le cladogramme d'espèces est correct], alors on serait d'accord pour dire que le groupe A à G a en effet progressé de la Nouvelle-Guinée vers l'Australie, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande, et puis directement vers l'Amérique du Sud. (Ashlock, 1974: 85)

L'argument en faveur de la règle de progression dans ce cas particulier est qu'une route de dispersion est plus économique qu'aucune autre :

Pour faire l'hypothèse d'une route alternative vers l'hémisphère nord, il faudrait supposer une migration des taxons dérivés (ou leurs ancêtres) vers une région d'espèces plus primitives, n'ayant pas laissé de traces. (Ashlock, 1974: 85)

Mais la règle de progression, telle qu'appliquée par Hennig et par Ashlock, néglige la possibilité que la dispersion n'ait pas nécessairement eu lieu. La règle semble être un autre exemple de ce que Cain a appelé « le lourd fardeau » de la supposition. Par cela, Cain entendait que parce que la dispersion pourrait être considérée comme un facteur pertinent dans l'histoire du vivant, elle doit alors aussi être un facteur pertinent dans un cas particulier, comme celui discuté par Ashlock, car ce cas illustre un ou plusieurs critères pour la détermination d'un centre d'origine. Sous l'aspect cladistique, bien sûr, le cladogramme d'espèces hypothétique d'Ashlock impliquerait un certain cladogramme d'aires, qui pourrait ou non être illustré par un ou plusieurs groupes réels (figure 8.45). Les interprétations dispersalistes étaient utilisées de façons variées par Linné, Buffon et Candolle. Ce fut Darwin, cependant, qui donna un nouveau rôle à la dispersion, comme un facteur omniprésent expliquant non seulement les anomalies mais également les non-anomalies — pas seulement les espèces à large répartition de Candolle, mais ses régions, ou aires d'endémisme également :

La dissemblance des habitants de diverses régions peut être attribuée à des modifications dues à la sélection naturelle [...]. Les degrés de dissemblance dépendent de ce que les migrations des formes organisées dominantes ont été plus ou moins efficacement effectuées à des époques plus ou moins reculées. (Darwin, 1859: 350)

Tous les principaux faits de la distribution géographique s'expliquent donc par la théorie de la migration, combinée avec la modification ultérieure et la modification des formes nouvelles. (Darwin, 1859: 408)

Pour Darwin, la dispersion était une façon de tenir ensemble les distributions quelquefois distantes des taxons d'un groupe naturel. Mais elle était aussi quelque chose de plus — un argument en faveur d'une géographie stable dans ses éléments majeurs.

Le problème d'une géographie stable versus instable était soulevé dans la littérature anglaise dans un papier remarquable de Forbes (1846), qui soutenait que l'Ancien Monde était autrefois étendu vers l'Atlantique, loin, à l'ouest, incluant ce que sont maintenant des îles comme les Açores, les Canaries, le Cap Vert, etc. . . :

Ce que je crois, c'est qu'une grande terre au Miocène, portant les flores et les faunes particulières du type désormais connus comme méditerranéen, s'étendait loin dans l'Atlantique — de par les Açores — et que, en toute probabilité, la grande ceinture semi-circulaire de la Sargasse entre les 15e et 45e degrés de latitude nord, géographiquement constante, marque la position du littoral de cette ancienne terre, et tient son parentage en ses liens solides. (Forbes, 1846: 348-349)

Il est bien connu que Darwin en est venu à rejeter de tels points de vue du changement dans les éléments majeurs de la géographie terrestre; et parce que, dans son point de vue, la terre n'avait pas changé, les organismes *devaient* avoir migré depuis leurs différentes aires d'origine vers les localités où ils sont maintenant trouvés. Ce faisant, il fonda une longue tradition en biogéographie, explicitement associée à son nom, qui culmina dans les livres de Darlington (1957; 1965) et dans un papier révélateur exposant sa vision de la tradition darwinienne (Darlington, Jr, 1959). Ce qui amena cette tradition à une fin abrupte fut le développement de la théorie de la dérive continentale sous ses deux formes modernes : la tectonique des plaques (p. ex. Tarling and Runcorn, 1973) et l'expansion terrestre (p. ex. Carey, 1976).

Au cours de cette période de plus d'un siècle, quand la tradition darwinienne était souvent affirmée comme prééminente et raisonnable par excellence, de nombreux biogéographes virent les distributions factuelles comme tendant à montrer que la géographie terrestre devait avoir changé, et que la dispersion devait avoir eu beaucoup moins d'importance que Darwin et ses nombreux successeurs ne lui avaient attribué. Dans les temps modernes la figure centrale la plus remarquable de cette position, trop souvent étiquetée comme hétérodoxe et rejetée en conséquence, était Croizat (1958; 1964).

RÉGIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

Au cours de l'histoire de la biogéographie, deux sortes de classifications d'aires ont été tentées : un exemple est celui du souci de Candolle pour

les aires d'endémisme, qu'il définit rapidement en se fondant sur les distributions des plantes; un autre exemple est celui trouvé dans les écrits des premiers zoologistes, tels que Prichard (1826), qui s'intéressait à peu près au même objet, mais qui définit beaucoup moins d'aires, de loin. En accord avec son objectif Prichard écrit :

Par conséquent, en nous référant à la position géographique des pays, nous pouvons diviser la terre en un certain nombre de régions, faites pour devenir les demeures de groupes d'animaux particuliers; et nous pourrions trouver en cherchant que chacune de ces provinces, ainsi conjecturalement marquées, est en fait habitée par une nation distincte de quadrupèdes, si nous pouvons user de ce terme. (Prichard, 1826: 54)

Prichard en vient à définir sept régions :

1. La région Arctique, à peu près la même dans l'Ancien et le Nouveau Monde.
2. La zone tempérée, divisée en deux districts, l'un dans l'Ancien Monde et l'autre dans le Nouveau.
3. La région équatoriale, divisée en trois districts : l'Afrique, l'Amérique et l'Inde continentale.
4. Les îles indiennes, particulièrement les îles de la Sonde et les Moluques.
5. La région papoue, incluant la Nouvelle-Guinée, la Nouvelle-Bretagne, la Nouvelle-Irlande, les Salomon, les Nouvelles-Hébrides et les îles du Pacifique en général.
6. La région australienne.
7. Les extrémités sud de l'Amérique et de l'Afrique.

Swainson (1835) a commenté favorablement la classification de Prichard en régions :

Les objections que l'on peut faire à ces divisions résident principalement dans le fait que l'auteur a perdu de vue la différence entre affinité et analogie, au sens des naturalistes modernes. Et nous pouvons illustrer cette position en regardant plus attentivement les animaux de deux ou trois de ces provinces. 1. Les régions arctiques de l'Amérique, de l'Europe, et de l'Asie, indiscutablement possèdent les mêmes genres, et en de nombreuses circonstances les mêmes espèces; et s'il devait arriver par la suite que ces régions soient suffisamment importantes en elles-mêmes pour constituer une province zoologique, elle en est une très naturelle; car sont communs à toutes, dans de nombreuses circonstances, non seulement les mêmes groupes, mais aussi les mêmes espèces. Mais peut-on en dire autant de la deuxième de ces provinces, faite pour inclure les régions tempérées de trois continents? Certainement pas. Nous trouvons, en effet, des *analogies* à n'en plus finir, entre leurs groupes d'animaux respectifs, mais ils ont chacun un vaste nombre de genres propres; et il y a si peu d'espèces communes aux trois, que la proportion n'est sans doute pas plus grande que 1 pour 50. Les genres, à très peu d'exceptions près, sont uniques, mais sont représentés par des genres analogues; et chaque continent est distinctement séparé dans ses productions animales comme le montrent aussi certainement

et indubitablement les distinctions de leurs habitants respectifs. Pouvons-nous inclure l'Amérique tempérée dans la même province zoologique que les régions parallèles en Europe, alors qu'il n'y a pas trois oiseaux terrestres ou percheurs communs aux deux ? Et que plus des deux tiers des genres trouvés en Amérique son inconnus en Europe ou en Asie ? Voyez les ours des régions tempérées des trois continents : ceux de l'Amérique et de l'Europe sont construits de manière similaire, mais les *espèces* sont différentes ; quant à ceux, encore une fois, de l'Asie, ils sont formés selon un modèle totalement différent. Nous pourrions remplir des pages de faits semblables ; tous tendant, tel que nous le concevons, à illustrer la nécessité de préserver ces relations comme distinctes dans notre conception de la géographie animale, comme nous sommes contraints de le faire dans l'examen des méandres de l'arrangement naturel. Le Dr. Prichard, cependant, a le grand mérite d'avoir conçu l'approche la plus voisine d'une telle théorie de la distribution animale comme le suggère la géographie naturelle de la Terre ; nous n'avons pas besoin de nous demander s'il a échoué dans son étude, puisque d'autres, que l'on pourrait supposer plus compétents pour cette tâche, au regard de leurs propres études, ont erré depuis le début. (Swainson, 1835: 13-14)

Swainson considérait que la classification de Prichard pourrait être améliorée en se référant à trois propositions :

1. Que les pays peuplés par les cinq variétés connues de l'espèce humaine, sont également habités par différentes races d'animaux, se mélangeant jusqu'en leurs confins.
2. Que les régions sont les véritables divisions zoologiques de la terre.
3. Que cette progression des formes animales est à l'unisson avec la première grande loi de l'arrangement naturel, à savoir l'amalgamation graduelle des parties, et la circularité du tout. (Swainson, 1835: 14-15)

Et Swainson considérait que cinq régions devraient suffire :

1. L'Europe ou le Caucase.
2. L'Asie ou la Mongolie.
3. L'Amérique.
4. L'Ethiopie ou l'Afrique.
5. L'Australie ou l'archipel malais.

Bien qu'il sentit que (p. 15) « les limites précises des cinq provinces zoologiques ici supposées, n'admettront pas de définition exacte », (Swainson, 1835: 15) il décrivit néanmoins les régions de la manière suivante :

1. L'ensemble Européen ou Caucasien inclut toute l'Europe, sensu stricto, avec une partie de l'Asie mineure, et les côtes de la Méditerranée : en Afrique du Nord les singularités zoologiques de cette région commencent à disparaître ; elles sont reléguées aux montagnes Caucasiennes, et se mélangent à celles de l'Asie et du nord de l'Amérique.
2. L'ensemble Asiatique : comprenant toute l'Asie orientale à l'est des montagnes de l'Oural, une barrière naturelle et bien définie entre les deux continents. Le siège principal de cette région zoologique est probablement en Asie

centrale ; ses confins occidentaux se mélangent à l'Europe par la Perse, et disparaissent à l'ouest de la chaîne du Caucase ; il s'unit à l'ensemble Africain par les provinces de l'Asie mineure ; et est encore une fois connecté à l'Europe, et également à l'Amérique, par les régions arctiques des trois continents ; finalement, les limites les plus méridionales sont marquées par les îles de Java et Sumatra, où le caractère zoologique de la région Australienne commence à apparaître. 3. L'ensemble Américain. Uni à l'Europe et à l'Asie dans ses limites septentrionales, cette région ou province comprend tout le Nouveau Monde ; mais dont les mélanges à l'autre extrémité sont incertains. Le suivant inclut l'Afrique au sud du Grand Désert : une partie, au moins, des pays bordant la Méditerranée montre une affinité marquée avec l'ensemble Européen ; tandis que l'absence de grands animaux à Madagascar et la présence de genres uniques de la Nouvelle Hollande et l'extrême pointe de l'Afrique du Sud nous mènent au cinquième ensemble ou ensemble Australien. 5. A cette région la nature a donné de singuliers caractères, aussi bien dans sa situation géographique que dans ses productions animales. La Nouvelle Guinée et les îles voisines marquent sa limite dans cette direction ; l'Australie *sensu stricto* est son siège principal, et elle se répand à travers le grand nombre d'îles de l'Océan Pacifique : savoir si cette province se mélange avec l'Amérique ou l'Europe, reste à découvrir ; mais sa connexion à l'Afrique et à l'Asie a déjà été démontrée. (Swainson, 1835: 16-17)

Dans un article qui devait devenir un classique parmi les zoologistes, Sclater (1858) tenta une classification en deux créations et six régions (figures 8.46-8.47) :

Creatio Palaeogeana

- I. Regio Palaearctica (Europe et Asie du Nord)
- II. Regio Aethiopica (Afrique subsaharienne)
- III. Regio Indica (Inde et Asie du Sud)
- IV. Regio Australiana (Australie et Nouvelle-Guinée)

Creatio Neogeana

- V. Regio Nearctica (Amérique du Nord)
- VI. Regio Neotropica (Amérique du Sud)

S'ensuivit une série de papiers écrits sur ce sujet par les zoologistes anglophones qui avaient des idées (et des classifications) qui leur étaient propres, incluant celles remarquables de A. Günther, T. H. Huxley, A. Murray, W. T. Blanford, E. Blyth et J. A. Allen. Les résultats de cet élan d'enthousiasme pour la classification géographique furent repris par Wallace (1876:59-61), qui était en mesure d'avoir le dernier mot sur le sujet, en donnant plusieurs « Raisons pour adopter les six régions proposées en premier par Mr. Sclater ». L'arrangement et la nomenclature de Wallace (figure 8.48) ont été largement utilisés depuis.

Candolle mourut en 1841, bien avant qu'il ait pu avoir l'occasion de se demander quelle connexion il y a, s'il en existe, entre les nombreuses aires d'endémisme de sa liste et les discussions impliquées outre-Manche à propos

| | | Regions. | | |
|----------|---|-----------------|--------------------|-------------|
| Neogæa | { | NEOTROPICAL ... | Austral zone..... | Notogæa. |
| | { | NEARCTIC..... | Boreal zone | } Arctogæa. |
| | { | PALÆARCTIC ... | Paleotropical zone | |
| Palæogæa | { | ETHIOPIAN | Austral zone | } Notogæa. |
| | { | ORIENTAL | | |
| | { | AUSTRALIAN ... | | |

FIGURE 8.46. La modification des deux créations et six régions de Sclater par Wallace. D'après Wallace (1876), tableau de la page 166.

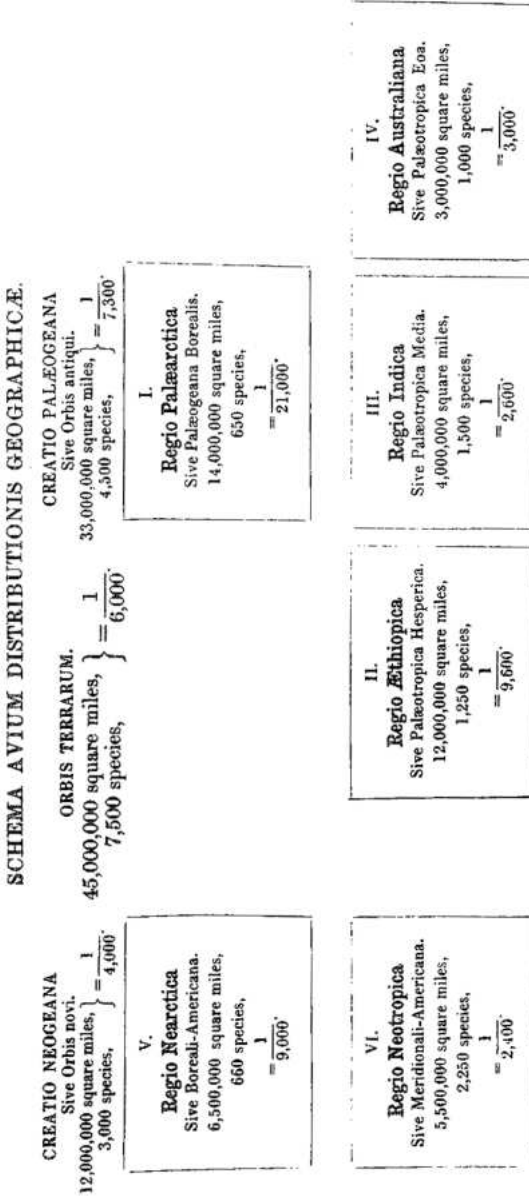


FIGURE 8.47. La classification de Sclater (1858) en deux créations et six régions, sur la base des oiseaux. D'après Sclater (1858), figure de la page 145.

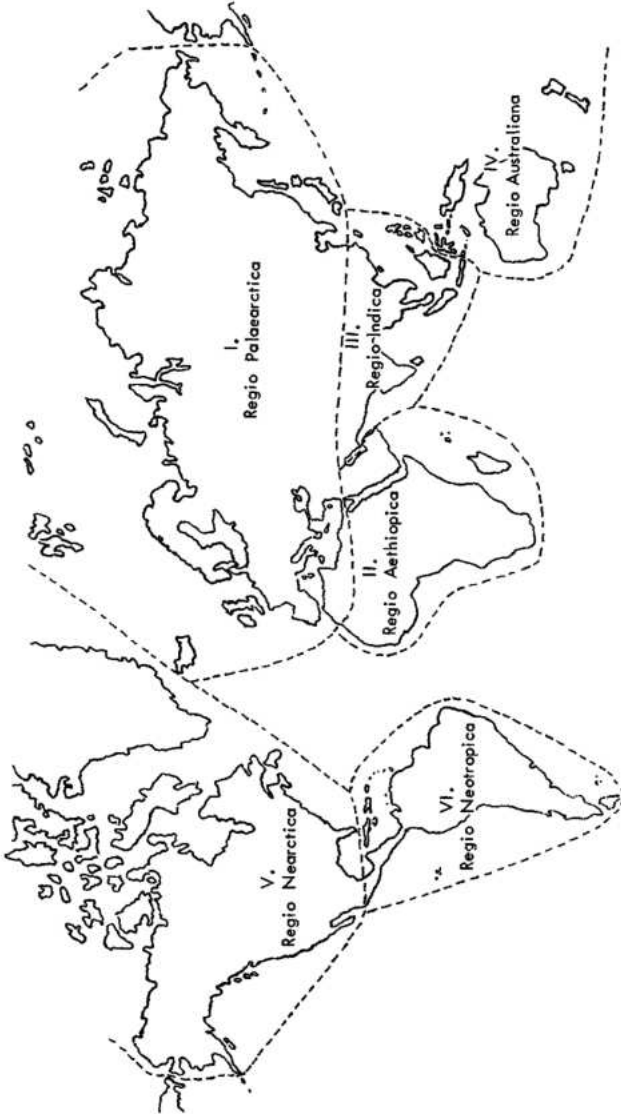


FIGURE 8.48. Une carte des six régions de Sclater (cf. figure 8.46). Adapté de L. F. de Beaufort (1951), Zoogeography of the Land and Inland Waters (London : Sidgwick and Jackson), figure 1, p. 8.

TABLE OF REGIONS AND SUB-REGIONS.

| Regions. | Sub-regions. | Remarks. |
|---------------------|---|--|
| I. Palæarctic... | 1. North Europe.
2. Mediterranean (or S. Eu.)
3. Siberia.
4. Manchuria (or Japan) | Transition to Ethiopian.
Transition to Nearctic.
Transition to Oriental. |
| II. Ethiopian ... | 1. East Africa.
2. West Africa.
3. South Africa.
4. Madagascar. | Transition to Palæarctic. |
| III. Oriental | 1. Hindostan (or Central Ind.)
2. Ceylon.
3. Indo-China (or Himalayas)
4. Indo-Malaya. | Transition to Ethiopian.
Transition to Palæarctic.
Transition to Australian. |
| IV. Australian ... | 1. Austro-Malaya.
2. Australia.
3. Polynesia.
4. New Zealand. | Transition to Oriental.
Transition to Neotropical. |
| V. Neotropical. | 1. Chili (or S. Temp. Am.)
2. Brazil.
3. Mexico (or Trop. N. Am.)
4. Antilles. | Transition to Australian.
Transition to Nearctic. |
| VI. Nearctic | 1. California.
2. Rocky Mountains.
3. Alleghanies (or East U. S.)
4. Canada. | Transition to Neotropical.
Transition to Palæarctic. |

FIGURE 8.49. Les 24 sous-régions de Wallace (1876), quatre par région. Presque toutes (21 sur 24) les sous-régions correspondent assez exactement aux aires d'endémismes précédemment reconnues par Candolle (1838) sur la base de la distribution des plantes : L'Europe du Nord (la région 17 de Candolle); Méditerranéenne (18); Sibérie (16); Manchourie (32, en partie); L'Afrique de l'Est (23); L'Afrique de l'Ouest (24); L'Afrique du Sud (26); Madagascar (27); Hindoustan (31); Ceylan (pas d'équivalent); l'Indochine (32, en partie); Indomalais (30); Austromalais (pas d'équivalent); Australie (33); Polynésie (36); Nouvelle Zélande (34); Chili (3); Brésil (6); Mexique (12); Antilles (10); Californie (13); Montagnes Rocheuses (pas d'équivalent); Monts Allegheny (14, en partie); Canada (14, en partie). D'après Wallace (1876), tableau pp. 181-82.

des divisions primaires de la surface de la terre. Il revint encore à Wallace de décider de cette question, au moins en ce temps là. Et Wallace le fit en reconnaissant un nombre de sous-régions, quatre par région (figure 8.49). Par rapport à ses sous-régions Wallace note :

Les vingt-quatre sous-régions ici adoptées sont le résultat d'une attentive considération de la distribution des genres les plus importants, et du matériel, à la fois zoologique et géographique, disponible pour leur

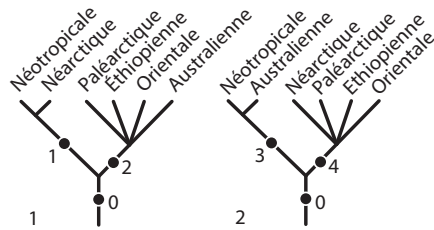


FIGURE 8.50. Cladogrammes d'aires illustrant les classifications des régions par Sclater (1) et Huxley (2). 1, Neogaea ; 2, Paleogaea ; 3, Notogaea ; 4, Arctogaea.

détermination ; et à peine furent-ils décidés, qu'on les trouva en nombre égal dans toutes les régions — quatre dans chaque. Comme cette uniformité est d'un grand avantage dans les présentations en diagramme et en tableau de la distribution de plusieurs familles, j'ai décidé de ne pas la perturber à moins que de très solides raisons apparaissent pour l'adoption d'un plus grand ou plus petit nombre. Ceci n'est cependant pas advenu ; et nous espérons que ces divisions prouveront qu'elles sont satisfaisantes et utiles aux naturalistes en général comme elles l'ont été pour l'auteur. Bien sûr, dans une étude détaillée d'une quelconque région une subdivision bien plus fine peut être requise ; mais même dans ce cas nous croyons que les sous-régions ici adoptées, seront trouvées, avec quelques modifications, en permanence susceptibles d'exposer des résultats généraux. (Wallace, 1876: 80-81)

La plupart des sous-régions de Wallace correspondent exactement aux aires d'endémisme de Candolle fondées sur les plantes (figures 8.49). Par conséquent, les diverses créations et régions variées de Prichard, Swainson, Sclater et d'autres, semblent ne pas être autre chose que des tentatives de groupement d'aires d'endémisme en une classification hiérarchique selon leurs relations — tentatives à propos desquelles il y avait quelques désaccords, comme noté précédemment. Dans sa contribution de 1876 (figure 8.48) Wallace présente deux classifications d'ordre supérieur de régions différentes : une suivant les deux créations de Sclater (Neogaea, Palaeogaea) et une suivant deux divisions principales d'Huxley (Notogaea, Arctogaea). Ces différents schémas peuvent être exprimés par des cladogrammes (figure 8.50). Wallace a publié subséquemment un diagramme (en réalité un réseau), pour lequel il écrit : « l'arrangement des régions suivant indiquera leur position géographique, et dans une mesure considérable leurs relations entre elles » (Wallace, 1881: 52). Vu comme un réseau (figure 8.51), le diagramme permet la classification de Sclater (Neogaea, Palaeogaea), mais pas celle d'Huxley (Notogaea, Arctogaea).

Un élément digne d'intérêt de la période allant de Wallace à aujourd'hui est celui des longues séries de contributions de zoologistes qui, suivant l'impulsion de Wallace, ont essayé de soutenir la notion de six régions. On dit que les botanistes ont suivi leur propre voie, mais dans une récente critique Udvardy (1975) affirme que peu de choses ont changé dans les deux

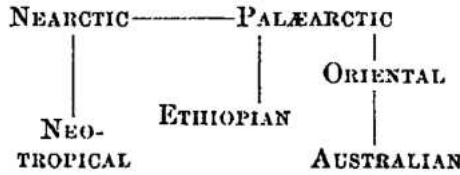


FIGURE 8.51. Le diagramme de Wallace (1881) des liens entre les six régions. Le diagramme est un réseau, qui si enraciné entre « Néarctique » et « Paléarctique » résulterait en les divisions que Sclater fait entre Neogaea et Paleogaea (cf. figure 8.50.1). D'après Wallace (1881), figure de la page 52.

| <u>Système floristique (royaume):</u> | <u>Système faunistique (région):</u> |
|---------------------------------------|--------------------------------------|
| BOREAL | PALEARTIQUE |
| | NEARTIQUE |
| PALEOTROPICAL | ETHIOPIEN ORIENTAL |
| AUSTRALIEN | AUSTRALIEN |
| NEOTROPICAL | NEOTROPICAL |

FIGURE 8.52. Le résumé d'Udvardy (1975) du statut actuel de la classification biogéographique, fondée sur les plantes et les animaux, respectivement. D'après Udvardy (1975), tableau de la page 9.

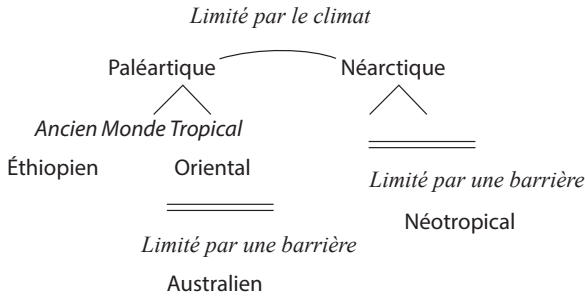


FIGURE 8.53. Le diagramme de Darlington (1957) des relations entre les six régions (cf. figure 8.51). Par rapport à ce diagramme, Darlington écrit : « Voici le principal patron en moyenne de la répartition actuelle des animaux, et on peut dire que la radiation à partir des tropiques continentaux de l'Ancien Monde est aussi le principal patron apparent de la dispersion animale. » D'après Darlington (1957), figure 45, p. 426.

camps depuis l'époque de Wallace (figure 8.52). C'est certainement le cas chez les zoologistes, et il n'est pas difficile de trouver les mêmes concepts encore et encore (figure 8.53).

Les concepts qui persistent en science le font pour une raison : soit parce qu'ils sont jugés suffisamment intéressants pour être testés de manière

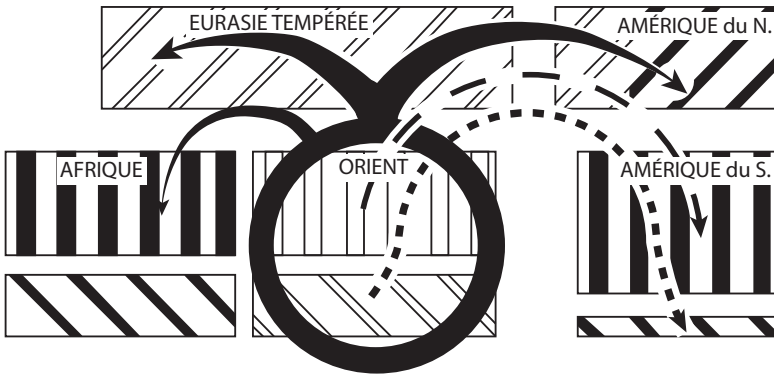


FIGURE 8.54. Le résumé de Darlington (1957) de « l'histoire apparente de la dispersion des poissons d'eau douce ». D'après Darlington (1957), figure 18, p. 100.

répétée, et ils résistent subséquemment aux tests ; soit parce qu'ils cessent d'être suffisamment intéressants pour être testés, et ils survivent grâce à leur propre inertie. Dans le dernier cas, le test du temps n'est pas du tout un test réel.

On peut douter du fait que l'on puisse dire de la classification aboutie des régions de Wallace qu'elle ait été soumise à un test — au sens d'avoir mené à certaines prédictions que de futures observations pourraient ou confirmer ou infirmer. Une tentative dans cette direction est celle de Darlington (1957), qui a résumé les relations des régions, fondées sur la compilation de la littérature sur les vertébrés. Il a publié des diagrammes, dérivés des poissons, grenouilles et mammifères (figures 8.53-8.56), pour chacun desquels l'aspect cladistique peut être spécifié (figures 8.57-8.59). Alors qu'une des composantes de Sclater est présente dans les analyses cladistiques des diagrammes (composante 1 = Neogaea), deux autres composantes présentes sont en conflit avec l'autre composante de Sclater (composantes 5! et 6! en conflit avec la composante 2 = Palaeogaea) et avec les composantes de Huxley également (3 = Notogaea, 4 = Arctogaea). Néanmoins, les composantes de Darlington peuvent être combinées en un unique cladogramme d'aires (figure 8.60.1), qui peut être pris comme une indication de ce que les résumés de Darlington ont à dire au sujet des relations des régions. Curieusement, Darlington préconisait une classification en conflit non seulement avec ce résumé, mais également avec la classification de Sclater. L'aspect cladistique de sa classification est présenté dans la figure 8.60.2 ; la classification est similaire à celle d'Huxley (figure 8.50.2). Mais Darlington inclut seulement une des deux composantes d'Huxley (4 = Arctogaea), et substitue le terme « Megagaea » à celui de « Arctogaea » (figure 8.61).

Rétrospectivement, il est aisé de voir que les résumés de Darlington tentent de coller aux faits de la distribution selon l'idée préconçue d'une

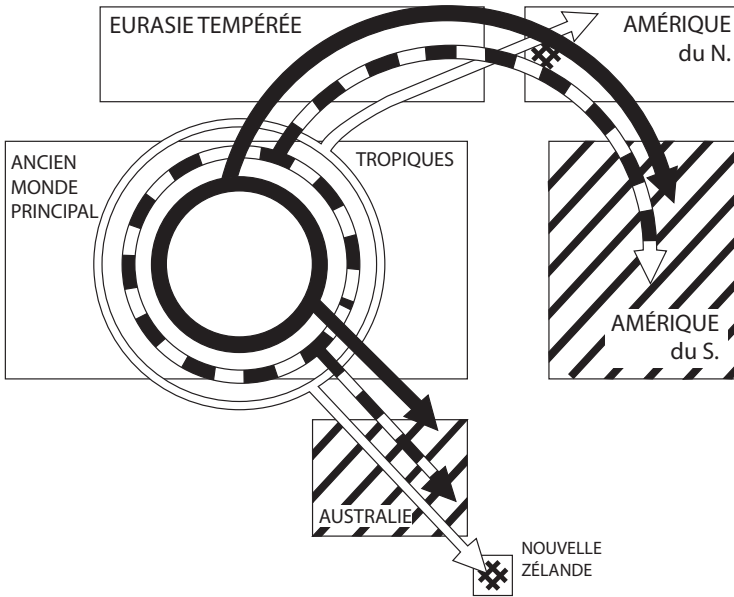


FIGURE 8.55. Le résumé de Darlington (1957) des « dispersions (hypothétiques) successives de trois familles de grenouilles : Leiopelmidae (cercles et flèches blancs) [...] ; Leptodactylidae (cercles et flèches hachurés) [...] ; et Ranidae (cercles et flèches noirs) [...] ». » D'après Darlington (1957), figure 27, p. 157.

géographie stable. Mais ses résumés n'étaient pas sans valeur, pour ses diagrammes tendant à montrer les relations actuelles des organismes. Pour certaines personnes (comme Croizat 1964 et Brundin 1966) il était clair que les diagrammes, et peut-être tout ce qui allait avec, étaient simplement faux ; et que quelque chose d'important était erroné dans l'approche biogéographique qui les avait produits. Toutefois, ces notions avaient le poids de la tradition de leur côté — en l'occurrence une très longue tradition, remontant à Darwin et Wallace, renforcée par ce qui semblait d'impressionnantes synthèses du registre fossile des mammifères réunis en premier par Matthew (1915), puis augmenté par Simpson dans une longue série de publications ayant joui d'une certaine popularité (Simpson, 1940a,b, 1943, 1953, 1965, 1966).

Ainsi il fut possible durant cette période de s'opposer à toutes les objections faites aux notions de stabilité géographique et de dispersion omniprésente des organismes en citant la littérature comme si elle avait la force d'une autorité biblique. Dans ce processus, l'objectant devenait souvent un objet de ridicule, et la biogéographie se métamorphosait à partir de la science en une activité à fortes connotations sociologiques, politiques et même religieuses. Comme cela semble être devenu évident pour Cain dès 1944. Mais pour ajouter au discrédit de la biologie comme un tout, peu de personnes se sont intéressées ou ont eu la témérité de se confronter à cette

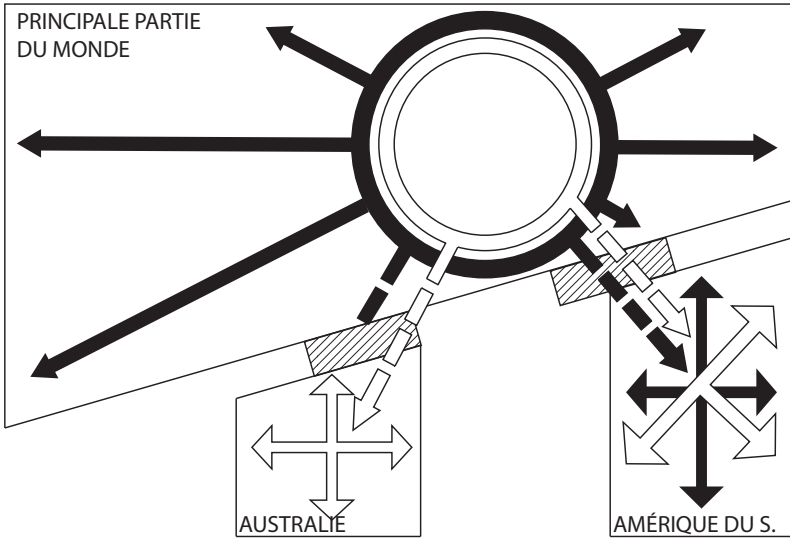


FIGURE 8.56. Le résumé de Darlington (1957) du « du principal patron de radiation des mammifères au début de l'ère Tertiaire. Les cercles et flèches noirs représentent les placentaires ; les blancs les marsupiaux ; les barres hachurées les barrières au début du Tertiaire. » D'après Darlington (1957), figure 42, p. 362.

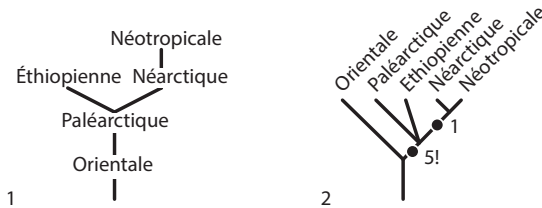


FIGURE 8.57. Résumé de Darlington (1957) des poissons d'eau douce sous la forme d'un arbre-diagramme (1) et du cladogramme d'aires qu'il implique (2 ; cf. figure 8.54).

tradition et de la défier publiquement, elle et les fondements de son pouvoir. A nouveau, le principal, et peut-être unique, défi fut celui de Croizat, qui en vint à croire que le problème n'était pas endémique à la biogéographie mais pandémique au sein de la tradition darwinienne vue comme un tout, allant au-delà des concepts de stabilité géographique et de dispersalisme, pour inclure les concepts d'adaptation et de sélection naturelle — le fonds de commerce des biologistes évolutionnaires encore aujourd'hui.

Ce serait aller trop loin ici que de plonger en détail dans ces questions périphériques à la science. Ces quelques notes servent simplement de rappel pour le lecteur que les scientifiques sont des êtres humains, et que les facteurs humains sont capables de prévaloir dans la discussion publique

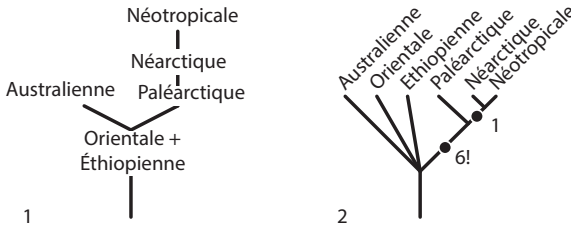


FIGURE 8.58. Résumé de Darlington (1957) des grenouilles sous la forme d'un arbre-diagramme (1) et du cladogramme d'aires qu'il implique (2; cf. figure 8.55).

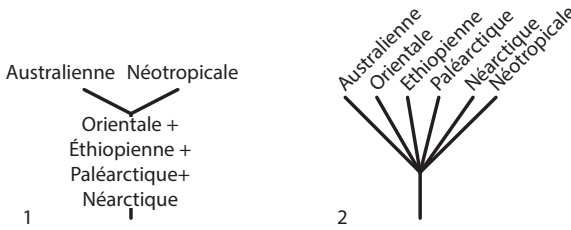


FIGURE 8.59. Résumé de Darlington (1957) des mammifères sous la forme d'un arbre-diagramme (1) et du cladogramme d'aires qu'il implique (2; cf. figure 8.56).

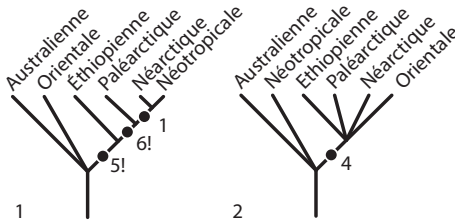


FIGURE 8.60. 1. La combinaison des résumés de Darlington des poissons d'eau douce, des grenouilles, et des mammifères sous la forme d'un cladogramme d'aires (cf. figures 8.54-8.59). 2. Le cladogramme d'aires correspondant à la classification des régions de Darlington (cf. figure 8.61).

de questions scientifiques. L'histoire de la biogéographie, en somme, en est un bon exemple. C'est un champ de recherche riche, mais qui requiert une approche critique.

AU-DELÀ DU DISPERSALISME

Le nombre de biogéographes qui en toute confiance ont tracé des routes de dispersion sur des cartes à continents fixes il y a au moins dix ans et

TABLE 10. THE ACCEPTED SYSTEM OF CONTINENTAL FAUNAL REGIONS

Realm Megagea (Arctogea): the main part of the world

1. Ethiopian Region: Africa (except the northern corner), with part of southern Arabia
2. Oriental Region: tropical Asia, with associated continental islands
3. Palearctic Region: Eurasia above the tropics, with the northern corner of Africa
4. Nearctic Region: North America, excepting the tropical part of Mexico

Realm Neogea

5. Neotropical Region: South and Central America with the tropical part of Mexico

Realm Notogea

6. Australian Region: Australia, with New Guinea, etc.

FIGURE 8.61. La classification des régions de Darlington. D'après Darlington (1957), tableau 10, p. 425.

qui maintenant dessinent toujours avec autant d'assurance des dispersions des mêmes organismes sur des cartes de dérive continentale doivent nous amener à remettre sérieusement en question les procédés des biogéographes. (Edmunds, 1975: 251)

Bien que beaucoup de personnes aient eu des doutes sur les concepts de géographie stable et de dispersion omniprésente, elles manquaient de méthodes pour produire à l'intérieur de la biogéographie même une réfutation assez décisive pour gagner un soutien au sein de la communauté des biologistes, qui étaient généralement occupés par d'autres questions que celle de la biogéographie. Ce qui annonça la fin du dispersalisme fut le retour de la dérive continentale, et sa rapide adoption parmi les géologues des années 1960 et 1970. Alors que pendant une centaine d'années les dispersalistes étaient en mesure de citer la majorité des géologues bien informés pour soutenir le concept de stabilité géographique, la situation changea bientôt de sorte que cette même majorité pouvait désormais être citée pour soutenir le concept de changement géographique à échelle massive. Mais des éléments du dispersalisme persistent toujours dans l'esprit de ceux qui croient que, quelle que soit la réalité de la dérive continentale, elle est arrivée il y a si longtemps qu'elle n'en est plus pertinente pour l'explication causale de la distribution de n'importe quel nombre significatif d'organismes existants. Par ailleurs, les routes de dispersion peuvent être dessinées sur n'importe quelle carte, même sur celles qui reflètent le changement géographique en accord avec la théorie de la dérive continentale. Par conséquent, l'on peut douter que les choses aient beaucoup changé en biogéographie suite aux récents développements de la géologie. Il est vrai, les biogéographes n'affirment plus que leurs données et interprétations prouvent que la dérive continentale n'a pas eu lieu (comme ce fut de coutume pour beaucoup au cours du siècle dernier), mais ceci semble ne pas être plus qu'un léger écart dans la posture publique.

Ce qui est resté généralement non reconnu est que la théorie de la dérive

implique une classification différente des régions biogéographiques, et, en effet, pose un défi au concept même de régions, tel qu'elles ont été comprises depuis le début du dix-neuvième siècle. Bien entendu, peu de personnes se sont jamais intéressées à la classification des régions, et il pourrait sembler généralement inintéressant de savoir si le concept de *Notogaea* ou celui de *Neogaea* doit prévaloir dans la classification future. Mais il y a bien plus en jeu que ces quelques concepts de groupes de régions, notamment toute la question des aires d'endémisme et de leurs interrelations — en somme, l'organisation réelle des biotes de par le monde.

Il est bon de se souvenir à cet égard que Wallace a organisé ses régions comme groupes d'aires d'endémisme. En ce sens les régions sont des taxons de haut rang, dont les espèces sont les aires d'endémisme. Certaines questions méritent d'être posées concernant ce lien : 1. Combien d'aires d'endémisme y a-t-il ? Quelles formes vivantes endémiques les contiennent ? Et, où sont-elles sur la surface du globe ? 2. Les formes endémiques sont-elles reliées entre elles selon un ou des patrons communs ? Et si oui, quel est ce patron ou ces patrons ? Et quels sont les facteurs causaux qui les sous-tendent ?

L'écueil pour une avancée dans ce domaine est la croyance selon laquelle la classification n'est rien d'autre qu'un artifice plus ou moins utile pour différents buts, mais un artifice qui ne fournit aucune information précise sur la nature du monde. Cependant, indépendamment de comment Wallace a pu initialement concevoir ses régions, il a fini par les voir comme un artifice :

Les principes généraux sur lesquels les diverses distributions parmi les animaux terrestres reposent, sont déjà assez bien compris. Ce dont nous avons besoin est d'être capable d'aller dans le détail chez les différents groupes, et ainsi d'expliquer certaines difficultés ou anomalies. Pour détecter des anomalies il est essentiel de comparer la distribution des différents groupes par les moyens d'un système commun de régions. [...] Le seul intérêt réel de l'étude de la distribution géographique repose dans le fait de nous donner une idée des causes qui ont provoqué la très divergente et souvent conflictuelle distribution d'espèces, genres et groupes supérieurs variés, et par là-même être capable d'expliquer la plupart des anomalies de distribution. (Wallace, 1894: 612)

Il ne semble pas avoir effleuré Wallace que, parce que certaines anomalies émergent comme produits dérivés de son système de régions, les anomalies ne sont potentiellement rien de plus que des artéfacts méthodologiques. D'une manière plus remarquable, peut-être, les arguments de Wallace furent soutenus soixante ans plus tard par Darlington, qui lia le système des régions au mètre standard (l'unité de mesure linéaire), et qui conseilla aux spécialistes « d'accepter la norme, de trouver comment ses animaux en diffèrent, et d'essayer de trouver ce que ces différences signifient ». (Darlington. Jr, 1957: 422).

Un point qu'il vaut la peine d'être noté est que la théorie de la dérive continentale offrait immédiatement une explication causale aux nombreuses interrelations entre biotes australs tempérés largement déplacés, en

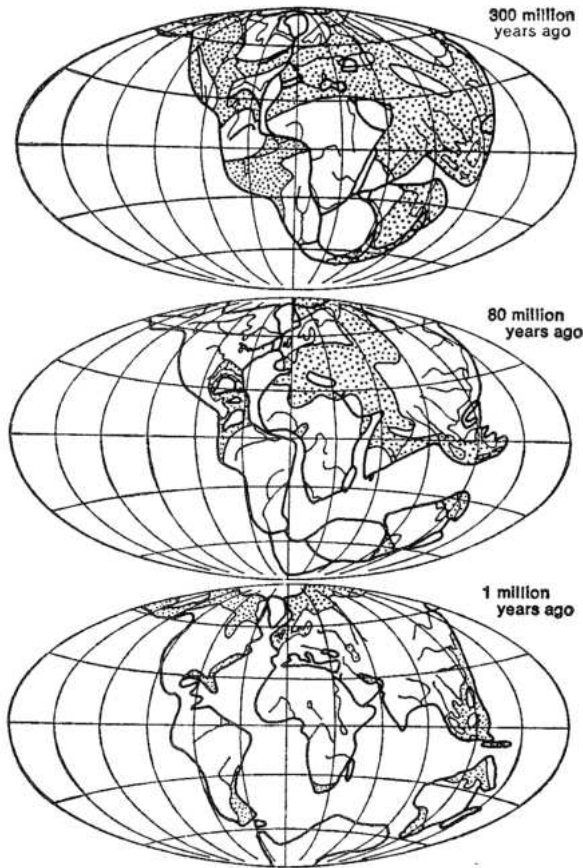


FIGURE 8.62. Le concept d'évolution des continents d'Alfred Wegener (1915). Cette reconstruction était fondée sur les données de nombreux domaines scientifiques et est remarquablement semblable à notre compréhension actuelle de l'évolution des continents du sud [...]. Les régions grisées indiquent où les mers peu profondes couvraient les continents. » Figure et légende d'après D. and M. Tarling (1971), *Continental Drift : A Study of the Earth's Moving Surface* (New York : Anchor), figure 4, p. 6. Copyright © 1971, G. Bell. Reproduit avec l'autorisation de Doubleday.

impliquant qu'au moins des parties de l'Australie, la Nouvelle-Zélande, l'Amérique et l'Afrique du Sud sont plus proches entre elles qu'aucune ne l'est de n'importe quelle autre aire continentale — y compris de ces aires, plus loin au nord des mêmes continents. Qu'est-ce que cela implique pour une classification d'aires, de régions ? L'Australie toute entière devrait-elle être groupée avec les régions néotropicales et éthiopiennes en une même super-région avec un nom exotique et nouveau ? Ou bien les continents devraient-ils être éclatés en pièces, chacune correspondant à une aire

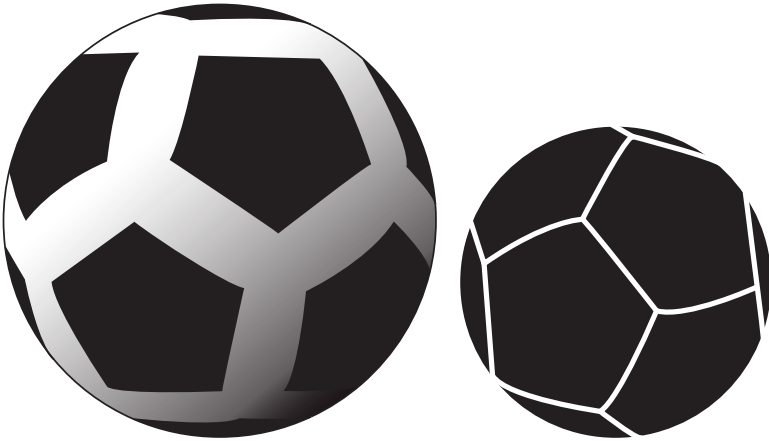


FIGURE 8.63. L'analogie de Carey (1976) entre une terre en expansion et une balle de caoutchouc en train de se gonfler. D'après Carey (1976), figure 25, p. 48.

d'endémisme, qui pourrait être classée différemment, en accord avec leurs relations respectives? L'Australie tempérée, par exemple, pourrait être classée avec l'Amérique et l'Afrique du Sud tempérées en une certaine région n'incluant pas les parties tropicales de ses masses continentales.

Toutefois il pourrait sembler que, les biotes australs tempérés mis à part, la théorie de la dérive continentale ne remet pas tant en cause la classification des régions de Wallace. D'après le concept de Wegener, par exemple, selon lequel tous les continents étaient initialement amassés ensemble, nous semblons observer la différenciation graduelle des régions de Wallace en suivant ce développement au cours du temps (figure 8.62). Les études modernes ont changé la conception classique de Wegener en certains détails, mais la substance demeure. La situation ne changerait pas beaucoup non plus avec un modèle d'expansion terrestre, selon lequel les masses continentales seraient devenues de plus en plus isolées à mesure que l'océan s'élargissait (figure 8.63).

Il reste un grand impondérable dans la théorie de la dérive continentale, un qui permet une origine complexe des continents et des biotes continentaux d'une manière générale : en l'occurrence l'origine et le développement de l'Océan Pacifique. Selon Nur et Ben Avraham (1977), l'Océan Pacifique actuel s'est développé entre les rifts du continent Pacifica, dont les fragments sont éventuellement intégrés, après collision, aux marges continentales bordant maintenant le Pacifique (figure 8.64). Ceci implique que, par exemple, l'Amérique du Nord est un composite géologique, avec la partie occidentale appartenant à un secteur pacifique, et la partie orientale à un atlantique. Il en est de même avec l'Amérique du Sud. Il en est de même, en inversant les directions, avec l'Eurasie.

La théorie de la dérive a longtemps permis une complexité continentale par la collision de fragments continentaux, le cas classique étant la dérive de

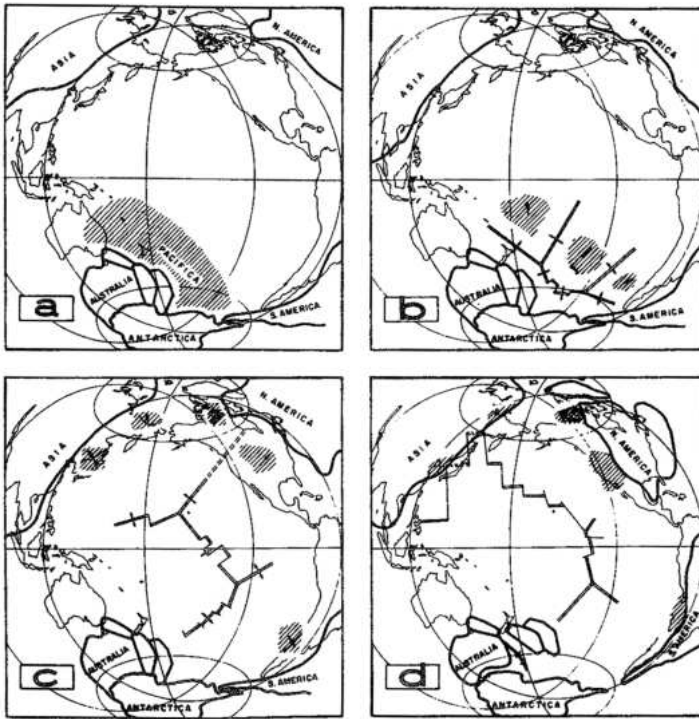


FIGURE 8.64. « Modèle schématique de la fracture du Pacifique et les événements de collision résultants. Ages possibles des étapes : a, 225 Ma. ; b, 180 Ma. ; c, 135 Ma. ; d, 65 Ma. Les lignes normales marquent les contours des continents actuels. Les lignes en gras marquent la localisation des différentes masses continentales au cours de l'évolution géologique. » Figure et légende d'après Nur and Ben-Avraham (1977), fig. 1, p. 142.

l'Inde vers le nord et a collision avec l'Asie. Nur et Ben Avraham suggèrent que la collision continentale est la règle plutôt que l'exception.

S'il est permis que les continents actuels soient d'une origine tectoniquement complexe, qu'en est-il de leurs biotes ? L'idée d'un continent pacifique n'est pas nouvelle, ayant été conçue déjà par des biogéographes confrontant les relations biotiques traversant le Pacifique sous les latitudes tropicales. Croizat (1958: 5), par exemple, est allé assez loin pour affirmer que le biogéographe a mieux fait de laisser la théorie classique de la dérive continentale de côté, car elle échoue complètement à tenir compte des distributions trans-pacifiques (figures 8.65-8.66).

Quelles sont les perspectives en termes de progrès ? Il semblerait que la biogéographie en soit à ses débuts, amorcés par le travail de Candolle et d'autres concernant les aires d'endémisme au niveau le plus local. Le système des régions formalisé par Wallace tentait d'aller au-delà de ce

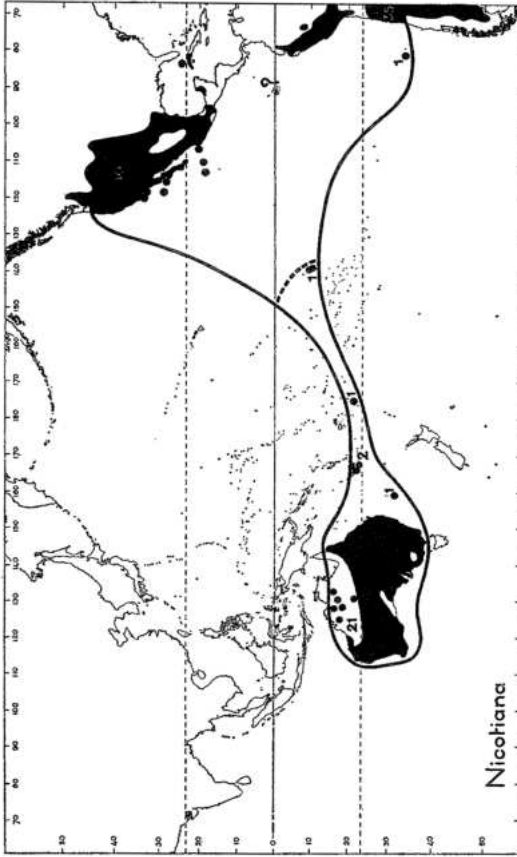


FIGURE 8.65. La distribution des 72 espèces de plantes du genre *Nicotiana* (Solenaceae). D'après Van Steenis and Van Balgooy (1966; voir la légende de la figure 8.2), figure de la page 79.

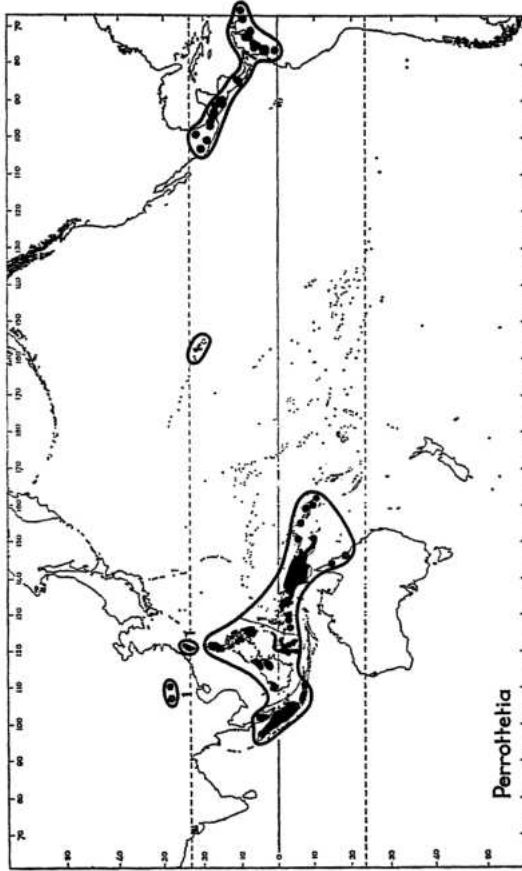


FIGURE 8.66. Distribution des 11 espèces de plantes du genre *Perrottetia* (Celastraceae). D'après Van Steenis and Van Balgooy (1966; voir la légende de la figure 8.2), figure de la page 95.

début. Maintenant, cent ans après, la tentative semble avoir abouti à un échec. La leçon à retenir ? Et bien... peut-être est-il temps d'essayer encore, dans l'espoir que quelque chose, après tout, ait été appris dans l'effort, et que l'aspect cladistique de la relation d'aires puisse être approché directement, par l'analyse de composantes des données sur la distribution et les interrelations des biotes de par le monde.

ÉPILOGUE

Ce livre a exploré la question de l'ordre dans la nature sur deux plans. Même les observations les plus élémentaires des attributs d'organismes vivants révèlent un tableau de caractères déconcertant (similitudes et différences). Ces observations élémentaires pourraient sembler ne révéler que des associations (taxons) chaotiques ou aléatoires d'organismes, chacune indiquée, et soutenue par, différents caractères. On pourrait donc croire que le monde, en ce sens, est complexe. Mais les questions surgissent : le monde pourrait-il être réellement simple plutôt que complexe ? Pourrait-il exister un unique patron de relations (un cladogramme général de taxons) pour tous les organismes, tel qu'un caractère, quel qu'il soit, définirait une composante de ce patron ? Ces biologistes du dix-huitième siècle qui croyaient en l'existence d'un système naturel, et ceux du dix-neuvième siècle et du vingtième qui croyaient également en l'existence d'un système naturel (produit par l'évolution), ont répondu à cette question par l'affirmative. Et le résultat de leur labeur (nos classifications actuelles des organismes) révèle suffisamment de distributions non-aléatoires de caractères, et a une valeur prédictive suffisante, pour rendre leur réponse convaincante.

De manière similaire, même les observations les plus élémentaires des étendues des organismes vivants révèlent un tableau de distributions déconcertant (montrant similitudes et différences). Ces observations élémentaires pourraient sembler ne révéler que des associations (régions) chaotiques ou aléatoires d'aires, chacune indiquée, et soutenue, par les distributions de différents groupes d'organismes. On pourrait donc croire que le monde, en ce sens, est complexe. Mais les questions encore une fois surgissent : le monde pourrait-il être réellement simple plutôt que complexe ? Pourrait-il exister un unique patron de relations (un cladogramme général d'aires) pour tous les organismes, tel que la distribution d'un groupe, quelle qu'elle soit, définirait une composante de ce patron ? Les biologistes des dix-huitième, dix-neuvième et vingtième siècles ont été tous dans l'incapacité de répondre à cette question, par l'affirmative ou non. Mais il est possible que le monde soit ordonné selon la distribution des organismes autant que selon leurs caractères, et que la nature, comme Croizat le maintenait, « se répète toujours », dans la distribution de groupes se succédant, le même patron de relations d'aires, causé par les mêmes événements.

Supposons, pour le moment, que l'on puisse répondre à la seconde

question, comme à la première, par l'affirmative, et qu'une compréhension de la nature en ce sens (un cladogramme général d'aires d'endémisme) puisse s'accomplir. Une des caractéristiques de l'espèce humaine, un désir de comprendre le monde qui nous entoure, pourrait ainsi être facilitée et même satisfaite. Mais les êtres humains désirent comprendre non seulement le monde qui nous entoure, mais aussi notre propre part dans tout ceci. Que pourraient nous apprendre les réponses à ces questions sur nous-mêmes, et sur notre histoire ?

On pourrait se demander, par exemple, si avant le commerce et le trafic des temps historiquement répertoriés, il existait des populations humaines naturelles effectivement restreintes, par la géographie ou l'écologie, à certaines aires. Il y a quelques preuves que cela soit le cas. Des biogéographes intéressés par les néotropiques, par exemple, ont identifié de nombreuses aires de taille relativement petite qui sont chacune occupées par des espèces ou sous-espèces endémiques d'oiseaux (Haffer, 1974, 1978), de « reptiles » et d'amphibiens (Vanzolini, 1970; Müller, 1973), de papillons (Brown, 1976) et de plantes (Prance, 1973). Ces chercheurs soutiennent que des corrélations existent entre ces aires d'endémisme et les expansions et contractions relatives de la forêt tropicale humide et de la savane, respectivement, durant les périodes humides et sèches associées à l'avancée et au retrait des glaciations du Pléistocène. Les aires d'endémisme, dans cette interprétation, représentent de petites parcelles de forêt humide ayant été isolés les uns des autres au plus fort des périodes sèches. Des chercheurs étudiant les langues des peuples sud-américains natifs ont trouvé des distributions des langues (comme avec des éléments archéologiques et ethnographiques) qui sont corrélées à celles des oiseaux, herptiles, papillons et plantes, et ont esquissé une inférence causale :

Le fait de reconnaître que l'Amazonie a souffert des épisodes successifs de fragmentation de la forêt au cours et depuis le Pléistocène fournit aux biologistes un mécanisme pour expliquer la spéciation extensive, les distributions disjointes des taxons, et d'autres éléments biogéographiques qu'on ne pourrait justifier en l'absence de barrières naturelles à la reproduction et à la dispersion. Les mêmes types de patrons sont discernables dans les données linguistiques, archéologiques et ethnographiques, impliquant que les êtres humains furent similairement affectés par le flux et le reflux de la forêt. Bien que des types d'hypothèses géologiques, palynologiques, biogéographiques et culturels soient tous limités et souvent ténus, les correspondances en termes de patrons et de chronologie sont trop proches pour l'être par coïncidence. (Meggers, 1977: 300)

On pourrait se demander, bien sûr, si les distributions similaires des organismes et des langues pourraient avoir ou non la même cause (Whitten, 1979; Meggers, 1979). Si les distributions de groupes d'organismes variés sont toutes le résultat des mêmes événements, on pourrait s'attendre à trouver le même patron de relations de taxons restreints aux aires d'endémisme variées, répété dans chaque groupe. Malheureusement, personne ne sait jusqu'à présent s'il existe ou non un cladogramme général

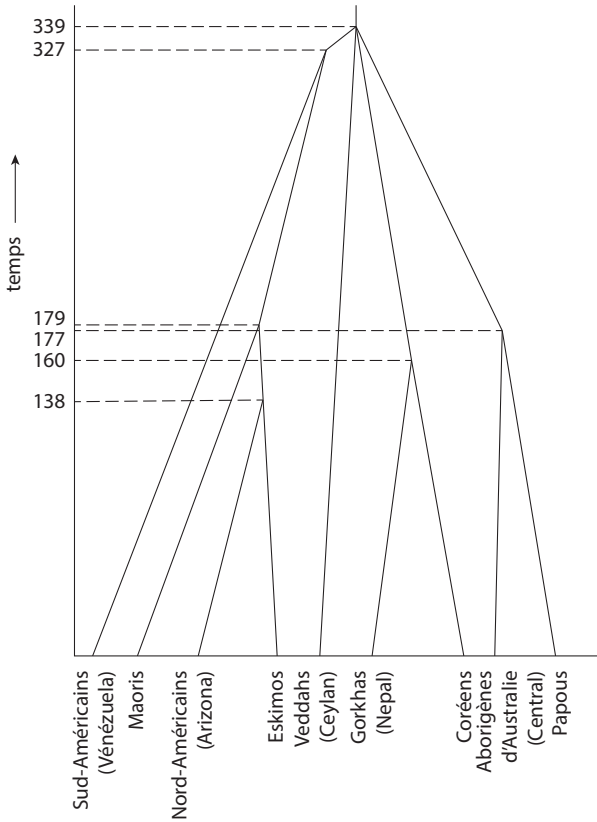


FIGURE 8.67. Un cladogramme de neuf populations humaines d'Asie et d'Amérique, sur la base de données concernant la fréquence des allèles du groupe sanguin à cinq loci. D'après E. A. Thompson (1975), *Human Evolutionary Trees* (Cambridge : Cambridge University Press), figure 5.1(b), p. 99.

pour les habitants des refuges forestiers. Mais qu'en est-il des langues, et des peuples qui les utilisent ? Il est possible de construire des cladogrammes à la fois pour des langues parlées et pour des séries de versions écrites (manuscrits) des mêmes textes (Hoenigswald, 1960; Maas, 1958) ; en effet, les méthodes cladistiques étaient utilisées dans de telles études bien avant leur utilisation explicite en biologie. Malheureusement, personne ne sait jusqu'à présent si les langues sud-américaines sont reliées entre elles de la même manière que les habitants des refuges.

Mais supposons qu'il soit possible de dessiner un cladogramme général pour les aires d'endémisme du monde, et de dessiner un cladogramme pour les différentes populations naturelles humaines, qu'il soit fondé sur les langues, la morphologie, la biochimie, ou soit un cladogramme général comprenant tous les caractères disponibles différenciant les populations

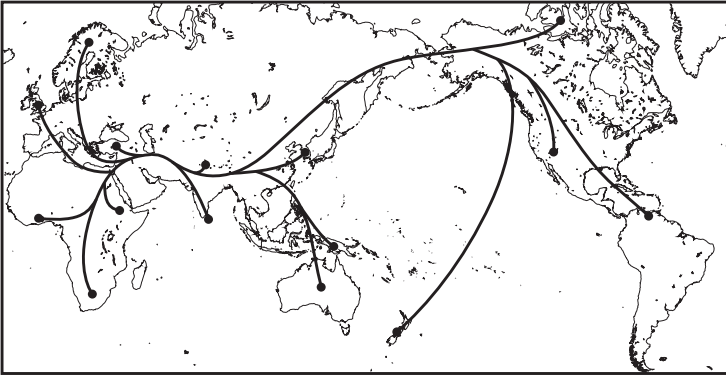


FIGURE 8.68. Un cladogramme non enraciné de 15 populations humaines superposé à leur distribution géographique, sur la base d'un plus ample échantillonnage de données sur les mêmes loci comme dans la figure 8.67. D'après A. W. F. Edwards and L. L. Cavalli-Sforza (1964), Reconstruction of evolutionary trees. In V. H. Heywood and J. McNeill, eds., Phenetic and Phylogenetic Classification (London : The Systematics Association, pub. no. 6), pp. 67-76; figure 1, p. 75.

humaines (figure 8.67). Le cladogramme des humains pourrait, ou pourrait ne pas correspondre à un segment particulier du cladogramme d'aires général (figure 8.68). Si c'est le cas, la conséquence serait que les mêmes événements pourraient avoir causé le patron non-aléatoire des relations dans tous les groupes d'organismes, humains compris, et que chacun des groupes d'organismes impliqués, humains compris, pourrait avoir au moins le même âge minimal (sinon plus vieux).

Supposons en plus que les interrelations entre populations naturelles humaines dans des aires d'endémisme largement séparées, disons, en Australie, Nouvelle-Zélande, Amazonie et Afrique du Sud, correspondent aux interrelations entre oiseaux, herptiles, papillons et plantes de ces aires. Et supposons que les portions pertinentes du cladogramme d'aires général peuvent être corrélées aux événements d'expansion des fonds océaniques séparant les aires, disons, il y a 80 millions d'années. N'aurions-nous pas à considérer la possibilité que les êtres humains aussi, soient aussi anciens, et aient été affectés par les mêmes événements? Les estimations de l'âge de la lignée menant à *Homo* varient déjà de manière stupéfiante, entre approximativement 3,5 et 35 millions d'années (différents auteurs dans Goodman *et al.* 1976). À quel point ces estimations sont-elles précises? Personne ne le sait.

Ce que nous avons, alors, ce sont des questions sans réponses : au sujet des organismes en général, au sujet de leurs interrelations, au sujet des aires d'endémisme, au sujet de leurs interrelations, au sujet des populations humaines et de leurs interrelations. Nous espérons que ce volume puisse au moins attirer l'attention sur ces questions, et peut-être mener également à certaines réponses.

POSTFACE

L'initiative lancée et menée à bien par Paul Chatelain, Valentin Rineau et Paul Zaharias avec l'appui de Malcolm Sanders vient combler un vide dans la littérature cladistique en langue française.

L'ouvrage initial passa notoirement inaperçu chez les systématiciens français lors de sa publication en 1981. Il faisait partie du foisonnement de titres qui, partis des USA, en particulier de New York ont diffusé les idées de Hennig et la « révolution cladistique » en parallèle avec le développement des approches numériques lancés par Sokal et Sneath huit ans plus tôt (1973).

L'ouvrage de Nelson et Platnick a fait oeuvre de nouveauté dans le domaine de l'élaboration des arbres phylogénétiques. Contrairement à la pratique en cours jusque là, qui relevait davantage de l'intuition, tous les auteurs suivant une règle générale en science en étaient venus à considérer que le principe d'économie d'hypothèse, la « parcimonie », est la règle indispensable pour proposer des relations entre taxons fondés sur le principe d'homologie entre les caractères partagés. Comme l'avait formulé Willi Hennig, la synapomorphie, le partage de caractères dérivés entre des taxons différents permet de poser l'hypothèse de leur commune ascendance. Le graphe obtenu, le cladogramme, est un test ouvert exprimant cette relation.

Le principe de parcimonie va être développé de manière systématique dans les programmes informatiques qui vont permettre de combiner des quantités de données d'origines diverses en construisant des tableaux à double entrée Taxons/Caractères pouvant comprendre jusqu'à un nombre très important de composants en fonction de la capacité de traitement des machines. L'arbre supposant un minimum de changement d'état de caractère est préféré à tous les autres non pas parce qu'il est plus « vrai » mais parce que sans cela tout est possible et ne se justifie que par des arguments d'autorité. Mais il est rare qu'une seule solution soit le résultat de l'analyse car il n'y a pas de méthode infaillible pour choisir les caractères homologues significatifs univoques.

Cette méthodologie, qui a bénéficié d'un apport essentiel de l'outil

informatique a été employée dans tous les domaines pour construire des graphes de relations entre taxons en supposant que les caractères retenus soient des « homologues », c'est à dire des caractères ou des états privilégiés, témoignant de l'histoire commune et particulière de ces taxons supposés apparentés.

Le principal problème rencontré dans l'analyse phylogénétique est donc la question de l'homologie et la synapomorphie qui a été relevée par tous les auteurs depuis Hennig. C'est ce concept qui est au coeur de l'ouvrage de Nelson et Platnick : comment mieux préciser la parcimonie en essayant de minimiser, voire éliminer les fausses similarités. Pour cela ils proposent les énoncés à trois éléments, en évitant de mélanger tout en une analyse globale mais en traitant les taxons, c'est à dire les homologues trois à trois.

En même temps, les auteurs appliquent des principes d'épistémologie de Popper : comment conserver un système ouvert au test. C'est une méthode qui se donne pour but de distinguer par le codage informatique les synapomorphies testées des ressemblances fortuites. La méthode est, de plus, ouverte aux problèmes de biogéographie. C'est l'un des ouvrages qui met en avant des idées jusqu'ici peu reprises pour des raisons variées notamment certaines des approches de la « panbiogéographie » de Croizat (1958).

En mettant en avant les relations trois à trois des taxons via leurs caractères supposés « homologues », les auteurs vont créer la « pattern cladistics », une forme de structuralisme, une nouveauté par rapport à l'analyse de parcimonie classique. Chaque analyse aboutit à des propositions ouvertes en vue de la reconstruction phylogénétique. La recherche des relations trois à trois des taxons ou des lieux biogéographiquement liés est menée dans le but de poser des hypothèses historiquement pertinentes sur les relations phylogénétiques entre taxons ou biogéographiques entre biotes, quelque soit la géographie impliquée. Faire un parallèle entre l'histoire des taxons et celle des territoires où ils vivent est un point majeur qui place le vivant dans le contexte géologico-géographique et teste l'histoire des taxons avec l'histoire de leurs lieux de vie .

La recherche initiée par les deux auteurs se concentre sur les relations entre composantes traitées trois par trois et une combinatoire des arbres à trois branches pour obtenir un graphe de groupements de plus en plus larges indépendamment (autant que possible) des idées préconçues sur les relations « évolutives » entre les taxons.

Cependant, il ne faut jamais perdre de vue que toute l'analyse ne mène pas à une solution définitive car il demeurera toujours une quantité importante de biais dans l'analyse et en premier lieu les caractères eux mêmes. Tous sont des constructions intellectuelles non exemptes de préconceptions. Traiter des caractères comme homologues sur la base d'une ressemblance ou d'une distribution particulière dans des organismes n'est pas libre d'interprétations préconçues. L'analyse est là pour réfuter éventuellement ces « identités ».

Nelson et Platnick critiquent les « séries de transformations » de Hennig car elles peuvent parfois être considérées comme mythiques ; elles supposent

en effet des acquis extérieurs à l'analyse elle-même. Elles constituent des hypothèses de travail et ne peuvent être des postulats.

En définitive « l'analyse à trois éléments » est une approche du problème des relations entre taxons en tenant compte le plus ouvertement possible de ce qu'apparaissent ces taxons au travers des caractères qui les identifient ou les regroupent, les homologies et les synapomorphies qui constituent les hypothèses de départ.

Cela peut paraître abscons pour un non systématicien mais il ne faut pas perdre de vue que cette approche, aussi étrange que cela puisse paraître, n'est pas d'obtenir une solution univoque mais une hypothèse ouverte à soumettre au test. Cette dernière est pratiquement inatteignable compte-tenu de la nature et du nombre de données potentiellement disponibles et des présupposés existant lorsqu'on pose une hypothèse d'homologie.

L'approche de Nelson et Platnick est fondamentalement qualitative à la différence des approches informatisées habituelles qui préconisent le quantitatif ; un maximum de données dont l'homologie est souvent difficile à justifier. La philosophie qui veut que « le plus est le mieux » ne devrait pas s'appliquer à la phylogénie. Le mieux sont les solutions qui ouvrent des questions jusqu'ici non posées sur les caractères homologues et les taxons qu'ils permettent de justifier. De ces questions naîtront de nouvelles hypothèses et une ouverture des relations phylogénétiques ou biogéographiques jusqu'ici non posées car les « cladogrammes » disponibles proposés en agglomérant des données d'origines diverses non contrôlées (car difficilement contrôlables, venant d'un agglomérat de sources bibliographiques bien souvent non vérifiées ou basées sur la notoriété de leur auteur) ne peuvent que fermer les questions en donnant des réponses où dominant des éléments invérifiés ou produits par l'optimisation des données manquantes).

En ouvrant les questions et la méthode de construction des « arbres » phylogénétiques, Nelson et Platnick ont fait un pas fondamental dans le domaine de l'approche des hypothèses phylogénétiques. C'est leur travail et la philosophie qui le sous-tend qui a permis d'élaborer le programme « Lisbeth ».

Mais , au risque de me répéter, il reste en conclusion un point qui demeure : au coeur de l'analyse ce qui prévaut c'est l'homologie. Celle-ci n'est pas une donnée brute; il s'agit d'une hypothèse de travail et lorsque l'on construit les caractères et les taxons — car il s'agit bien d'une construction — il demeure nécessaire de rester conscient de toute la culture scientifique qui entre en jeu, ainsi que des présupposés et des traditions qui président à sa construction. Compte tenu de cette réalité, les cladogrammes ne peuvent nous transmettre que ce que nous y avons introduit. Ils demeurent des hypothèses ouvertes et doivent être considérés comme tels. Mais ils sont un outil indispensable malgré leurs défauts inhérents pour se poser les questions pertinentes sur les relations entre les taxons dans le but de mieux comprendre ce qui représente pour nous l'arbre du vivant.

Daniel Goujet
Août 2022

Bibliographie

- ADAMS, III, E. N. (1972). Consensus Techniques and the Comparison of Taxonomic Trees. *Systematic Zoology*, 21(4):390–397.
- ADANSON, M. (1763–1764). *Familles des plantes*, volume 1-2. Paris : Vincent.
- AMIGUES, S. (1988). *Théophraste. Recherches sur les plantes. Tome I, Livres I et II*. Les Belles Lettres.
- AMIGUES, S. (1989). *Théophraste. Recherches sur les plantes. Tome II, Livres III et IV*. Les Belles Lettres.
- ASHLOCK, P. D. (1974). The uses of cladistics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1):81–99.
- BALDWIN, J. M. (ed. 1911). *Dictionary of Philosophy and Psychology*, volume 2. New York : Macmillan.
- BALME, D. M. (1962). ΓΕΝΟΣ and ΕΙΔΟΣ in Aristotle's Biology. *The Classical Quarterly*, 12(1):81–98.
- BERGER, A. J. (1972). *Hawaiian Birdlife*. Honolulu : University of Hawaii Press.
- BERNARD, F. (1895). The principles of palaeontology. *Annual Report of the State Geologist*, 14:129–215.
- BLACKWELDER, R. E. (1967). *Taxonomy : A Text and Reference Book*. New York : Wiley.
- BOWLER, P. J. (1975). The changing meaning of "evolution". *Journal of the History of Ideas*, 36(1):95–114.
- BOYDEN, A. (1973). *Perspectives in Zoology*. Oxford : Pergamon Press.

- BREMEKAMP, C. E. B. (1953). Linné's views on the hierarchy of the taxonomic groups. *Acta botanica neerlandica*, 2(2):242–253.
- BRIGGS, J. C. (1974). *Marine Zoogeography*. New York : McGraw Hill.
- BRISSON, L. (2008). Platon : Œuvres complètes. page 2204.
- BROWN, Jr., K. S. (1976). Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae : Nymphalinae). *Journal of Entomology Series B, Taxonomy*, 44(3):201–242.
- BRUNDIN, L. (1966). Transantarctic relationship and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagytiae. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Fjärde Serien*, 11:1–472.
- BUFFON, comte de, G.-L. L. (1755). *Histoire naturelle, générale et particulière*, volume 5. Paris : Imprimerie royale.
- BUFFON, comte de, G.-L. L. (1761). *Histoire naturelle, générale et particulière*, volume 9. Paris : Imprimerie royale.
- BUFFON, comte de, G.-L. L. (1766). *Histoire naturelle, générale et particulière*, volume 14. Paris : Imprimerie royale.
- CAESIUS, F. (1651). Phytosopficarum tabularum. In HERNÁNDEZ, F., éditeur : *Rerum medicarum Novae Hispaniae thesaurus, seu, Plantarum animalium mineralium Mexicanorum historia*, pages 901–952. Rome : typis Vitalis Mascardi.
- CAIN, S. A. (1944). *Foundations of Plant Geography*. New York : Harper and Brothers.
- CANDOLLE, de, A.-P. (1820). Géographie botanique. In CUVIER, F., éditeur : *Dictionnaire des sciences naturelles*, pages 359–422. Paris et Strasbourg : Levrault.
- CANDOLLE, de, A.-P. (1828). *Mémoire sur la famille des Crassulacées*. Paris : Treuttel & Würtz.
- CANDOLLE, de, A.-P. (1838). *Statistique de la famille des Composées*. Paris et Strasbourg : Treuttel & Würtz.
- CANDOLLE, de, A.-P. (1844). *Théorie élémentaire de la botanique*. Paris : Roret, 3e édition.
- CAREY, S. W. (1976). *The Expanding Earth*. Amsterdam : Elsevier.
- CARPENTER, W. B. (1841). *Principles of General and Comparative Physiology : Intended as an Introduction to the Study of Human Physiology, and as a Guide to the Philosophical Pursuit of Natural History*. London : J. Churchill.

- CHAMBERS, R. (1853). *Vestiges of the Natural History of Creation*. London : J. Churchill.
- CLIFFORD, H. T. et STEPHENSON, W. (1975). *An Introduction to Numerical Classification*. New York : Academic Press.
- CROIZAT, L. (1945). History and nomenclature of the higher units of classification. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 72:52-75.
- CROIZAT, L. (1958). *Panbiogeography*. Caracas : publié à compte d'auteur.
- CROIZAT, L. (1964). *Space, Time, Form : The Biological Synthesis*. Caracas : publié à compte d'auteur.
- CROIZAT, L. (1976). *Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de las Américas*, volume 15-16. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- CROIZAT, L., NELSON, G. et ROSEN, D. E. (1974). Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23(2):265-287.
- CROWSON, R. A. (1970). *Classification and Biology*. New York : Atherton Press.
- DARLINGTON, JR, P. J. (1957). *Zoogeography : the Geographical Distribution of Animals*. New York : Wiley & Sons.
- DARLINGTON, JR, P. J. (1959). Darwin and zoogeography. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103(2):307-319.
- DARLINGTON, JR, P. J. (1965). *Biogeography of the Southern End of the World*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.
- DARWIN, C. (1859). *On the Origin of Species*. (London : John Murray ; reprint, New York : Atheneum, 1967).
- DE BEER, G. R. (1951). *Embryos and Ancestors*. London : Oxford University Press.
- DUNAL, M.-F. (1817). *Monographie de la Famille des Anonacées*. Paris : Treuttel & Würtz.
- DUPUIS, C. (1979). La "Systématique Phylogénétique" de W. Hennig (historique, discussion, choix de références). *Cahiers des naturalistes : bulletin des naturalistes parisiens*, 34:1-69.
- EDMUNDS, G. F. (1975). Phylogenetic biogeography of mayflies. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62(2):251-263.
- FARRIS, J. S. (1977). On the phenetic approach to vertebrate classification. In HECHT, M. K., GOODY, P. C. et HECHT, B. M., éditeurs : *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, pages 823-850. New York : Plenum Press.

- FARRIS, J. S. (1979). On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology*, 28(2):200–214.
- FARRIS, J. S. (1980). The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology*, 28(4):483–519.
- FLEMING, C. A. (1958). Darwinism in New Zealand : some examples, influences and developments. *Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 86:65–86.
- FLEMING, J. (1829). [Review of] On Systems and Methods in Natural History. *Quarterly Review*, 41:302–327.
- FORBES, E. (1846). On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and the geological changes which have affected their area especially during the epoch of the great northern drift. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, 1:336–432.
- GARSTANG, W. (1922). The theory of recapitulation : a critical re-statement of the biogenetic law. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 35(232):81–101.
- GHISELIN, M. T. (1969). *The Triumph of the Darwinian Method*. Berkeley : University of California Press.
- GINGERICH, P. D. (1976). Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *University of Michigan Papers on Paleontology*, 15:1–140.
- GISEKE, P. D. (1792). *Praelectiones in ordines naturales plantarum*. Hambourg : Benj. Gottl. Hoffmann.
- GOODMAN, M. (1975). Protein sequence and immunological specificity. In LUCKETT, W. P. et SZALAY, F. S., éditeurs : *Phylogeny of the Primates : A Multidisciplinary Approach*, pages 219–248. New York : Plenum Press.
- GOODMAN, M. et MOORE, G. W. (1971). Immunodiffusion systematics of the primates i. the catarrhini. *Systematic Zoology*, 20(1):19–62.
- GOODMAN, M., TASHIAN, R. E. et TASHIAN, J. H., éditeurs (1976). *Molecular Anthropology*. New York : Plenum Press.
- GOULD, S. J. (1969). An evolutionary microcosm : Pleistocene and recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in bermuda. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 138(7):407–531.
- GOULD, S. J. (1973). Systematic pluralism and the uses of history. *Systematic Zoology*, 22(3):322–324.
- GOULD, S. J. (1977). *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.

- GRIFFITHS, G. C. D. (1974). On the foundations of biological systematics. *Acta biotheoretica*, 23(3):85–131.
- HAECKEL, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen : Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin : G. Reimer.
- HAFFER, J. (1974). Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 14:1–390.
- HAFFER, J. (1978). Distribution of amazon forest birds. *Bonner zoologische Beiträge*, 29:38–78.
- HENNIG, W. (1950). *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin : Deutscher Zentralverlag.
- HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press.
- HOENIGSWALD, H. M. (1960). *Language change and linguistic reconstruction*. Chicago : University of Chicago Press.
- HOLLOWAY, J. D. et JARDINE, N. (1968). Two approaches to zoogeography : a study based on the distributions of butterflies, birds and bats in the indo-australian area. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 179(2):153–188.
- HORT, A. et GREEN, M. L. (1938). *The "Critica Botanica" of Linnaeus*. London : Ray Society.
- HULL, D. L. (1965). The effect of essentialism on taxonomy—two thousand years of stasis (i). *The British Journal for the Philosophy of Science*, 15(60):314–326.
- HULL, D. L. (1979). The limits of cladism. *Systematic Zoology*, 28(4):416–440.
- HUMBOLDT, von, A. (1816). Sur les lois que l'on observe dans la distribution des formes végétales. *Annales de chimie et de physique, ser. 2*, 1:225–239.
- HUXLEY, J. (1958). Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. In *Systematics of Today*, numéro 6, pages 21–39. (Uppsala : A.-B. Lundquistska Bokhandeln).
- HUXLEY, L. (1900). *Life and Letters of Thomas Henry Huxley*, volume 1. New York : Appleton.
- ICN (1964). *International Code of Zoological Nomenclature*. London : International Trust for Zoological Nomenclature.

- ICN (1975). *International Code of Nomenclature of Bacteria*. Washington : International Association of Microbiological Societies.
- ICN (1978). *International Code of Botanical Nomenclature*. Utrecht : Bohn, Scheltema, and Holkema.
- JARDINE, N. et SIBSON, R. (1971). *Mathematical Taxonomy*. London : Wiley.
- KEAST, A. (1973). Contemporary biotas and the separation sequence of the southern continents. In TARLING, D. H. et RUNCORN, S. K., éditeurs : *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, volume 1, pages 309–343. London : Academic Press.
- LANKESTER, E. R. (1870). On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(31):34–43.
- LARSON, J. L. (1967). Linnaeus and the natural method. *Isis*, 58(3):304–320.
- LATREILLE, P.-A. (1817). Introduction à la géographie générale des arachnides et des insectes. *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle*, t.3:37–67.
- LINNÉ, von, C. (1735). *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera & species*. Leiden : Haak.
- LINNÉ, von, C. (1736). *Fundamenta botanica*. Amsterdam : Schouten.
- LINNÉ, von, C. (1738). *Classes plantarum*. Leiden : Wishoff.
- LINNÉ, von, C. (1751). *Philosophia botanica*. Stockholm : Kiesewetter.
- LINNÉ, von, C. (1754). *Genera plantarum*. 5e ed. Stockholm : Salvii.
- LINNÉ, von, C. (1781). *Select Dissertations from the Amoenitates Academicæ*. London : G. Robinson and J. Robson.
- LOVEJOY, A. O. (1937). *The Great Chain of Being : A Study of the History of an Idea*. Cambridge, Mass. : Harvard University Press.
- LYELL, C. (1832). *Principles of Geology*, volume 2. London : John Murray.
- MAAS, P. (1958). *Textual Criticism*. Oxford : Oxford University Press.
- MACARTHUR, R. H. et WILSON, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N. J. : Princeton University Press.
- MACLEAY, W. (1830a). LXII. On the dying struggle of the dichotomous system. *The Philosophical Magazine*, 7(42):431–445.

- MACLEAY, W. (1830b). XI. On the dying struggle of the Dichotomous System. *The Philosophical Magazine*, 8(43):53–57.
- MACLEAY, W. (1830c). XX. On the dying struggle of the dichotomous system. In a Letter to N. A. Vigors, Esq. F.R.S. *The Philosophical Magazine*, 8(44):134–140.
- MACLEAY, W. (1830d). XXXII. On the dying struggle of the dichotomous system. *The Philosophical Magazine*, 8(45):200–207.
- MACLEAY, W. (1842). On the natural arrangement of fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(57):197–207.
- MACLEAY, W. S. (1819). *Horae entomologicae*, volume 1. London : S. Bagster.
- MATTHEW, W. D. (1915). Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24:171–318.
- MAYR, E. (1957). Species concepts and definitions. *American Association for the Advancement of Science*, 50:1–22.
- MAYR, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134(3489):1501–1506.
- MAYR, E. (1965a). Avifauna : turnover on islands. *Science*, 150(3703):1587–1588.
- MAYR, E. (1965b). What is a fauna? *Zoologische Jahrbücher Der Systematik*, 92:473–486.
- MAYR, E. (1969). *Principles of systematic zoology*. New York : McGraw-Hill.
- MAYR, E. (1972). The nature of the darwinian revolution. *Science*, 176(4038):981–989.
- MAYR, E. (1974). Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 12(1):94–128.
- MAYR, E., LINSLEY, E. G. et USINGER, R. L. (1953). *Methods and Principles of Systematic Zoology*. New York : McGraw-Hill.
- MAYR, E. et PHELPS, Jr., W. H. (1967). The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 136:269–328.
- McKENNA, M. C. (1975). Toward a phylogenetic classification of the mammalia. In TARLING, D. H. et RUNCORN, S. K., éditeurs : *Phylogeny of the Primates*, pages 21–46. New York : Plenum Press.

- MEGGERS, B. J. (1977). Vegetational fluctuation and prehistoric cultural adaptation in amazonia : some tentative correlations. *World Archaeology*, 8(3):287–303.
- MEGGERS, B. J. (1979). Climatic oscillation as a factor in the prehistory of amazonia. *American Antiquity*, 44(2):252–266.
- MICHENER, C. D. (1977). Discordant evolution and the classification of allodapine bees. *Systematic Zoology*, 26(1):32–56.
- MICKEVICH, M. F. (1978). Taxonomic congruence. *Systematic Zoology*, 27(2):143–158.
- 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. 2nd Series : Zoology*, 8(7):173–275.
- MORAVCSIK, J. M. E. (1973). The anatomy of Plato's divisions. In LEE, E. N., MOURELATOS, A. P. D. et RORTY, R. M., éditeurs : *Exegesis and Argument : Studies in Greek Philosophy Presented to Gregory Vlastos*, pages 324–348. Assen : Van Gorcum.
- MORISON, R. (1672). *Plantarum Umbelliferarum distributio nova, per tabulas cognationis et affinitatis ex libro naturæ observata et detecta*. Oxford : Sheldon Theatre.
- MÜLLER, P. (1973). *Dispersal Centres of Terrestrial Vertebrates in the Neotropic Realm : A Study in the Evolution of the Neotropical Biota and Its Native Landscapes*. The Hague : Junk.
- NORDENSKIÖLD, E. (1928). *The history of biology : A survey*. New York : Knopf.
- NUR, A. et BEN-AVRAHAM, Z. (1977). Lost pacifica continent. *Nature*, 270(5632):41–43.
- OGLE, W. (1882). *Aristotle on the Parts of Animals. Translated with introduction and notes*. London : Kegan Paul, Trench.
- OGLE, W. (1912). De partibus animalium. In SMITH, J. A. et ROSS, W. D., éditeurs : *The Works of Aristotle Translated into English*. Oxford : Oxford University Press.
- PARKER, F. H. (1967). *The Story of Western Philosophy*. Bloomington : Indiana University Press.
- PATTERSON, C. (1977). The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. In M. K. HECHT, P. C. G. et HECHT, B. M., éditeurs : *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, pages 579–643. New York : Plenum Press.

- PATTERSON, C. et ROSEN, D. E. (1977). Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes, and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 158:81–172.
- PELLEGRIN, P. (2014). Aristote : Œuvres complètes. page 2923.
- POPPER, K. R. (1959). *The Logic of Scientific Discovery*. New York : Harper and Row.
- PRANCE, G. T. (1973). Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica*, 3:5–26.
- PRICHARD, J. C. (1826). *Researches into the physical history of mankind*. London : Sherwood, Gilbert Piper, 2e édition.
- PRICHARD, J. C. (1836). *Researches into the physical history of mankind*, volume 1. London : Sherwood, Gilbert Piper, 3e édition.
- QUINE, W. V. (1969). *Ontological Relativity and Other Essays*. New York : Columbia University Press.
- RAVEN, C. E. (1942). *John Ray Naturalist : His Life and Works*. Cambridge : Cambridge University Press.
- RAY, J. (1682). *Methodus plantarum nova*. London : Faitborne and Kersey.
- RAY, J. (1703). *Methodus plantarum emendata et aucta*. London : Royal Society.
- ROSA, D. (1918). *Ologenesi*. Florence : R. Bemporad.
- ROSA, D. (1931). *L'Ologénèse*. Paris : Alcan.
- ROSA, D. (1933). Le due strade della biologia pura. *Rivista di Biologia*, 15:437–444.
- ROSEN, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27(2):159–188.
- ROSS, H. H. (1974). *Biological Systematics*. Reading, Pa. : Addison-Wesley.
- SACHS, von, J. (1890). *History of botany (1530-1860)*. Oxford : Oxford University Press.
- SCHAEFER, C. W. (1976). The reality of the higher taxonomic categories. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 14(1):1–10.
- SCHARFF, R. F. (1899). *The History of the European Fauna*. London : Walter Scott.

- SCHARFF, R. F. (1912). *Distribution and Origin of Life in America*. New York : Macmillan.
- SCLATER, P. L. (1858). On the general geographical distribution of the members of the class aves. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 2(7):130–136.
- SIMPSON, G. G. (1940a). Antarctica as a faunal migration route. *Proceedings of the Sixth Pacific Science Congress of the Pacific Science Association*, 2:755–768.
- SIMPSON, G. G. (1940b). Mammals and land bridges. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 30(4):137–163.
- SIMPSON, G. G. (1943). Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241(1):1–31.
- SIMPSON, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85:i–xvi, 1–350.
- SIMPSON, G. G. (1953). *Evolution and Geography. An Essay on Historical Biogeography, with Special Reference to Mammals*. Eugene : Oregon State System of higher education.
- SIMPSON, G. G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press.
- SIMPSON, G. G. (1963). The meaning of taxonomic statements. In WASHBURN, S. L., éditeur : *Classification and Human Evolution*, pages 1–31. Chicago : Aldine.
- SIMPSON, G. G. (1965). *The geography of evolution*. Philadelphia : Chilton Books.
- SIMPSON, G. G. (1966). Mammalian evolution on the southern continents. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 125:1–18.
- SIMPSON, G. G. (1971). Remarks on immunology and gatarrhine classification. *Systematic Zoology*, 20(3):369–370.
- SLUD, P. (1976). Geographic and climatic relationships of avifaunas with special reference to comparative distribution in the neotropics. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (212):1–149.
- SMITH, J. E. (1814). *An Introduction to Physiological and Systematical Botany*. London : Longman, Hurst, Reese, Orme, Brown, 3e édition.
- SNEATH, P. H. A. et SOKAL, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy : The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco : Freeman.

- SOKAL, R. R. et SNEATH, P. H. A. (1963). *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco : Freeman.
- STAFLEU, F. A. (1963). Adanson and the "familles des plantes". In LAWRENCE, G. H. M., éditeur : *Adanson : The Bicentennial of Michel Adanson's Familles des Plantes*, volume 1, pages 123–264. Pittsburg : Hunt Botanical Library.
- STAFLEU, F. A. (1971). *Linnaeus and the Linnaeans*. Utrecht : International Association for Plant Taxonomy.
- STEARNS, W. T. (1957). An introduction to the *Species Plantarum* and cognate works of Carl Linnaeus. In *Species Plantarum : A Facsimile of the First Edition 1753*, pages i–xiv, 1–176. London : Ray Society.
- STRICKLAND, H. E. (1840). On the true Method of discovering the Natural System in Zoology and Botany. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(36):184–194.
- SWAINSON, W. (1834). *A Preliminary Discourse on the Study of Natural History*. London : Longman.
- SWAINSON, W. (1835). *A Treatise on the Geography and Classification of Animals*. London : Longman.
- TARLING, D. H. et RUNCORN, S. K., éditeurs (1973). *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, volume 1-2. London : Academic Press.
- UDVARDY, M. D. F. (1975). *A classification of the biogeographical provinces of the world*. Occasional Paper no. 18, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Morges, Suisse.
- VANZOLINI, P. E. (1970). Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. *Instituto de Geografia Universidade de São Paulo, Serie Teses e monografias*, 3:1–56.
- VARIGNY, H. C. d. (1892). *Histoire de la botanique, du XVI^e siècle à 1860 de Julius von Sachs*. C. Reinwald et Cie, Libraires-Éditeurs.
- VIREY, J.-J. (1825). Remarques sur l'identité de certaines lois générales observées dans une distribution naturelle des insectes et des champignons. *Bulletin Des Sciences Naturelles Et De Géologie*, 4:275–278.
- WALLACE, A. R. (1855). On the law which has regulated the introduction of new species. *Annals and magazine of natural history*, 16(93):184–196.
- WALLACE, A. R. (1856). Attempts at a natural arrangement of birds. *Annals and magazine of natural history*, 18(105):193–216.

- WALLACE, A. R. (1863). On the physical geography of the Malay Archipelago. *The Journal of the Royal Geographical Society of London*, 33:217–234.
- WALLACE, A. R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*, volume 1-2. London : Macmillan.
- WALLACE, A. R. (1881). *Island Life*. New York : Harper.
- WALLACE, A. R. (1894). What are zoological regions? *Nature*, 49(1278): 610–613.
- WHITTEN, R. G. (1979). Comments on the theory of holocene refugia in the culture history of amazonia. *American Antiquity*, 44(2):238–251.
- WILEY, E. O. (1979). An annotated linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, 28(3):308–337.
- WILKINS, J. (1668). *An Essay Towards a Real Character, and a Philosophical Language*. London : Royal Society.
- ZANGERL, R. (1948). The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution*, 2(4):351–374.

ISBN : 978-2-9593212-0-7