

3L 42
41

MÉTHODOLOGIE COMPARÉE DES SCIENCES

ÉVOLUTION ET HISTOIRE

COLLOQUE DE DIJON

28-29 novembre 1977

Réunissant des Philosophes, des Géologues, des Biologistes et des Historiens, ce Colloque a été consacré à la comparaison des méthodes d'approche des phénomènes temporels dans les recherches sur l'Évolution et l'Histoire.

EXTRAIT DE LA REVUE DES QUESTIONS SCIENTIFIQUES

SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE DE BRUXELLES
61, rue de Bruxelles B 5000 NAMUR (Belgique)

Les reconstitutions phylogénétiques « sans fossiles » : les méthodes, leurs possibilités, leurs limites

PAR

Patrick BLANDIN

*Maître-Assistant à l'Université Pierre et Marie Curie
Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure, Paris*

Le Paléontologiste est un chercheur heureux : les documents sur lesquels il travaille, les fossiles, lui sont fournis classés dans le temps. Je ne me cache bien sûr pas l'énorme travail nécessaire à la mise en évidence de ce classement, tout particulièrement là où les mouvements de l'écorce terrestre ont troublé l'ordonnance des dépôts successifs, mais, le Géologue et le Paléontologiste se portant mutuellement secours, il se dégage de leurs efforts associés la compréhension de réelles phylogénèses : pour les groupes que l'on dit « riches en fossiles » on en vient à saisir la marche des filiations, non pas sans doute dans ses plus fins détails, mais du moins dans ses lignes essentielles. Le spécialiste de groupes qui n'ont pas laissé de témoins de leur histoire n'a pas cette chance.

Dans son livre « La Géographie de l'Évolution », le Paléontologiste G.-G. Simpson écrit : « Si les documents fossiles d'un groupe d'organismes sont rares ou s'ils font défaut, l'histoire géographique du groupe doit être reconstruite (si cela est possible) par la déduction tirée des conditions actuelles. En d'autres termes seul le résultat d'une longue séquence de faits est connu et le problème

consiste à rétablir les faits à partir des résultats. C'est toujours un procédé hasardeux et incertain (...). Certaines déductions d'une probabilité moyenne peuvent déjà être faites, pourvu que nous ayons une compréhension claire des principes généraux utiles dans la biogéographie historique » [8]. Ces remarques pertinentes sont directement applicables aux problèmes rencontrés par le Systématicien qui, ne se contentant pas d'être un simple classificateur, œuvre en biologiste cherchant à expliquer. Nombreux sont en effet les organismes dont les ancêtres n'ont laissé aucune trace dans les sédiments, ou si peu qu'il ne saurait être question d'en tirer la riche information qu'apportent par exemple des groupes comme les Ammonites ou les Rongeurs.

Pourtant, de longue date, les Systématiciens ont cherché à établir des classifications « naturelles » qui rendent compte des « affinités » entre espèces. Cette préoccupation était sensible bien avant que la théorie de l'évolution ne prenne forme, mais les « affinités » n'étaient alors perçues que d'un point de vue statique [2-3]. Elles ne sont devenues signes de liens de parenté que dans le cadre d'une vision évolutive de la Biosphère qui a trouvé sa justification d'abord dans les résultats de la Paléontologie. Systématiciens et Paléontologistes étudient ainsi des liens de parenté, des « relations phylogénétiques », mais, les réflexions de Simpson le suggèrent, il existe une différence fondamentale entre leurs travaux lorsque les Systématiciens s'intéressent à des groupes « sans fossiles ».

Le Paléontologiste, travaillant sur documents ordonnés selon le temps, peut espérer reconstituer de véritables filiations entre populations successives dont les fossiles sont autant de témoins ; retraçant des filiations « concrètes », il réalise à proprement parler des reconstitutions phylogénétiques qui sont des *représentations* aussi précises que possible de phénomènes ayant réellement eu lieu.

Le Systématicien, au contraire, ne disposant que des résultats d'un processus, ne peut qu'émettre une *hypothèse* concernant à la fois la nature des espèces antérieurement impliquées dans ce processus,

leur succession dans le temps et leurs liens de parenté ; *il se contente donc de proposer un modèle, mais ce modèle est invérifiable et ne tient que dans la mesure où il paraît plausible*. À tout bien considérer, on peut se demander si de tels modèles méritent le titre de « reconstitutions phylogénétiques » que leur décernent généralement leurs auteurs.

Quoi qu'il en soit, les praticiens de la Systématique évolutive tentent de situer dans le temps des événements dont ils supposent l'existence et imaginent la nature en fonction de ce que sont les espèces actuelles, traces synchrones de processus inconnus. Il convient donc de s'interroger sur les méthodes employées, sur les principes à l'aide desquels on les justifie et sur la validité des résultats qu'elles permettent d'obtenir. En d'autres termes, il faut se demander quelles chances a le « plausible » d'être vrai.

I. MÉTHODOLOGIE : LES PRINCIPES ET LA DÉMARCHE

Un Systématicien opère généralement en tant que spécialiste d'un ensemble d'espèces assez limité, ceci pour d'évidentes raisons d'efficacité ; de ce fait il n'étudie le plus souvent pas des phénomènes évolutifs de grande ampleur, mais travaille plutôt à l'échelle des mécanismes de la spéciation.

Pour concrétiser un peu l'exposé, considérons 3 espèces A, B et C. Bien entendu, il ne s'agit pas de quelque chose comme un arbre, un poisson et une gazelle, mais d'espèces qui paraissent constituer un « groupe naturel ». Cette notion est bien difficile à définir convenablement. Sans doute dira-t-on que des espèces forment un groupe naturel si elles dérivent d'un ancêtre commun, mais, après tout, les poissons et les gazelles ont peut-être bien un ancêtre commun que l'on trouverait en cherchant du côté des premiers vertébrés : pour que la notion de groupe naturel ait une valeur pratique, il faut donc que l'ancêtre commun en question ne soit tout de même pas trop ancien.

Admettant donc que nos 3 espèces ont un ancêtre commun, notre problème consiste à reconstituer le processus par lequel elles se sont formées à partir de lui. Plusieurs schémas phylogénétiques sont également possibles *a priori* (fig. 1), qui se ramènent en fait à deux types. Dans le premier cas, les espèces se sont formées simultanément : les « distances phylogénétiques », les « liens de parenté » sont les mêmes entre 2 quelconques des 3 espèces. Dans le deuxième type de schéma, l'ancêtre commun a donné 2 lignées, l'une conduisant directement à une espèce, l'autre se scindant à son tour pour donner 2 espèces qui sont entre elles plus proches parentes qu'elles ne le sont de la première. De telles considérations sont certes bien banales aux yeux d'un Généalogiste, mais elles situent exactement la problématique du Systématicien : faute d'État civil, il lui faut trouver autrement des raisons de choisir entre ces différents schémas. Les liens de parenté n'étant pas donnés, il faut les déduire de la comparaison des espèces.

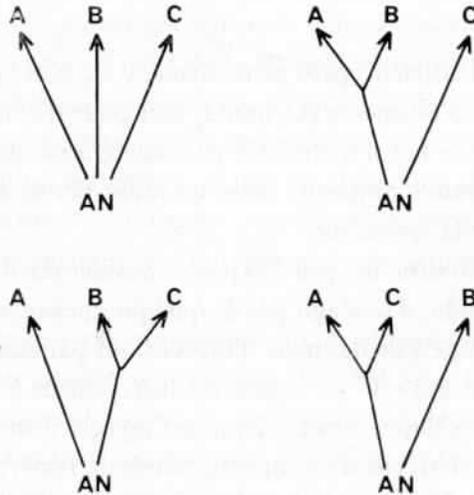


FIG. 1. — Relations phylogénétiques possibles *a priori* entre 3 espèces et leur ancêtre commun (AN).

De fait, la Systématique procède en analysant les *caractères* des espèces et en les comparant de l'une à l'autre. La « Vieille

« Systématique » se contentait de l'étude de caractères morphologiques, mais, de nos jours, la « Nouvelle Systématique » fait appel aux caractères les plus variés : d'une manière très générale on peut en effet définir un caractère comme un attribut identifiable, descriptible et éventuellement mesurable, attribut relatif aussi bien à la structure qu'aux fonctionnements interne et externe de l'organisme considéré.

Dans une optique évolutive, tout caractère présent chez un organisme est le résultat d'un processus. Sa nature, sa présence ou éventuellement son absence sont les traces d'événements passés. Cette idée est particulièrement bien exprimée par Schmid, auteur d'une étude phylogénétique d'un groupe d'insectes [7] ; dans la présentation de ses méthodes il écrit : « Je me suis appliqué (...) à considérer les caractères taxonomiques comme des signes (...) jouant alternativement le rôle de signifiés et de signifiants. Signifiés par l'évolution réelle (...) et signifiants pour la recreation de cette évolution dans notre esprit ». Il écrit aussi : « Une reconstitution phylétique n'a de chance d'aboutir que si nous envisageons l'ensemble des caractères non seulement d'un point de vue synchronique, ce qui reviendrait à considérer les caractères comme des structures seulement, mais aussi dans une perspective diachronique. Dans cette nouvelle dimension, les caractères prendront valeur d'événements (...) qu'il sera théoriquement possible de disposer et classer en séquences ».

De telles affirmations posent donc clairement que les espèces actuelles d'un groupe dont on cherche à reconstituer la phylogénèse ne sont pas seulement le résultat d'un processus, mais que de plus elles fournissent, en tant que collections de caractères, une récapitulation des événements constitutifs de ce processus.

Schmid fait entendre que si des caractères, fruits d'une évolution, sont les signes d'événements évolutifs, ils doivent pouvoir être classés en séquences : considérant 2 caractères, il doit être possible de préciser l'antériorité de l'un par rapport à l'autre.

Comment placer dans une perspective diachronique des caractères qui sont présents dans des espèces contemporaines ? C'est tout

le problème qui est posé là de la définition des caractères anciens et des caractères récents, mais aussi, indirectement, celui plus complexe encore de la définition des caractères primitifs et des caractères évolués. Étroitement liés, mais distincts, ces problèmes sont malheureusement confondus. Alors que dans un cas on cherche à établir les critères objectifs d'un classement chronologique, dans l'autre on est tenté de porter un jugement de valeur, le plus souvent d'ailleurs selon des critères bien confus.

Je n'envisagerai ici que le problème du classement chronologique des caractères. Le principe qui guide la recherche dans ce domaine peut être exprimé de la façon suivante :

Plus un caractère est commun à un grand nombre d'espèces d'un même groupe naturel, plus il a été acquis anciennement au cours de l'évolution de ce groupe.

De ce principe, qui méritera d'être soigneusement discuté, découle la démarche classiquement suivie. L'étude portant sur un nombre N d'espèces dont on présume qu'elles forment un groupe naturel, on établit la liste des caractères qu'elles ont en commun. Ces caractères sont considérés comme des attributs du plus ancien ancêtre du groupe dont on puisse se faire une idée correcte ; cet ancêtre reconstitué est généralement appelé *archétype*. Le travail consiste alors non pas à partir de lui pour imaginer comment ont pu se différencier les espèces actuelles, mais à partir de celles-ci, données concrètes, pour remonter vers lui.

En effet, l'archétype étant défini d'après les caractères communs à tous ses descendants actuels, il est bien évident que ces caractères permanents n'apportent aucune information d'ordre temporel. On pourrait imaginer de préciser davantage l'archétype en considérant qu'un caractère commun à une majorité de ses descendants actuels lui appartenait mais a été perdu dans certaines lignées issues de lui. L'utilisation d'un tel principe ne pourrait être faite qu'avec beaucoup de discernement. Des caractères de l'espèce ancestrale peuvent en effet n'être conservés que dans une minorité de ses descendants et perdus dans des lignées actuellement riches

en espèces ; la Paléontologie fournit de multiples exemples de cas de ce genre. Par ailleurs un tel principe fait intervenir comme événements évolutifs essentiels des pertes de caractères ; de tels événements ont certainement eu lieu, mais bien entendu ils ne sauraient être les seuls : l'évolution s'est faite plus par construction que par simplification.

Il faut donc essayer de remonter le temps en partant des espèces actuelles. Pour ce faire, on s'appuie sur l'idée que deux espèces sont d'autant plus proches parentes qu'elles ont davantage de caractères communs. Le constat d'une étroite ressemblance entre espèces conduit à l'idée d'une étroite parenté, qui suggère la séparation récente des espèces considérées. De même le constat d'une forte dissemblance suggère que les lignées dont sont issues les espèces comparées se sont séparées anciennement.

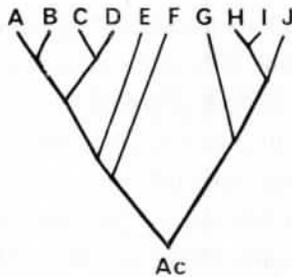


FIG. 2. — Aspect classique des reconstitutions phylogénétiques établies pour un groupe d'espèces sans fossiles connus (Ac : archétype).

L'analyse des caractères communs et celle des caractères différentiels permet ainsi de diviser l'ensemble des espèces étudiées en sous-groupes hiérarchisés, les espèces d'un même sous-groupe ayant entre elles plus de caractères communs qu'elles n'en ont avec celles de tout autre sous-groupe. On admet en conséquence que l'ancêtre direct d'un sous-groupe est nécessairement plus récent que l'ancêtre commun à deux sous-groupes : on peut ainsi remonter progressivement vers l'archétype. De l'application de ces idées résulte l'établissement de schémas tels que celui de la figure 2. Les événements

représentés sont des séparations de lignées à partir d'espèces ancestrales, c'est-à-dire des *cladogénèses*.

Telle est, brièvement exposée dans ses grandes lignes, la méthodologie appliquée dans les reconstitutions phylogénétiques lorsque les seules données disponibles sont les espèces actuelles. La méthode comparative, on le voit, s'appuie sur des principes dont la validité doit faire l'objet d'une discussion rigoureuse.

II. ANALYSE CRITIQUE

La démarche que j'ai décrite utilise le fil conducteur suivant : la comparaison interspécifique des caractères conduit à une estimation des parentés ; la comparaison des degrés de parenté — c'est là que s'opère le « saut » du synchronique au diachronique — conduit au classement en séquence des cladogénèses supposées. Cette procédure soulève plusieurs questions fondamentales, souvent liées, nous allons le voir, à une difficulté essentielle. En effet, même si la méthode comparative permet d'ordonner dans le temps des cladogénèses qui ont sans nul doute eu lieu, elle ne nous fournit aucune indication sur les durées séparant les cladogénèses successives.

La première question qui se pose est celle de la validité du principe selon lequel plus grand est le nombre des espèces d'un groupe possédant un même caractère, plus ancienne est l'acquisition de ce caractère dans l'histoire du groupe. Ce problème n'est pas le plus difficile. Il est certain en effet que lorsque l'évolution aboutit à la réalisation d'un type structural, tel le type Mammifère, elle se poursuit par des modulations de ce type, donnant par exemple les différents ordres. Il n'est donc pas anormal de penser que ce qui est commun à tous les Mammifères a été réalisé au cours de l'évolution avant ce qui est commun à tous les Rongeurs, mais seulement à eux, ou avant ce qui caractérise exclusivement tous les Cétacés. Il semble en effet peu probable que des caractères communs à de nombreuses espèces aient été acquis indépendamment dans leurs lignées respectives après la mise en place de leurs caractères parti-

culiers. D'une manière tout à fait générale, on considère que les caractères relatifs aux catégories taxinomiques de rang élevé (embranchements, classes, ordres) sont apparus avant les caractères relatifs à des catégories de moindre rang (familles, genres, espèces). La hiérarchie taxinomique est dans la mesure du possible représentative d'une suite temporelle, sans quoi elle ne serait qu'un moyen de classer purement artificiel [2].

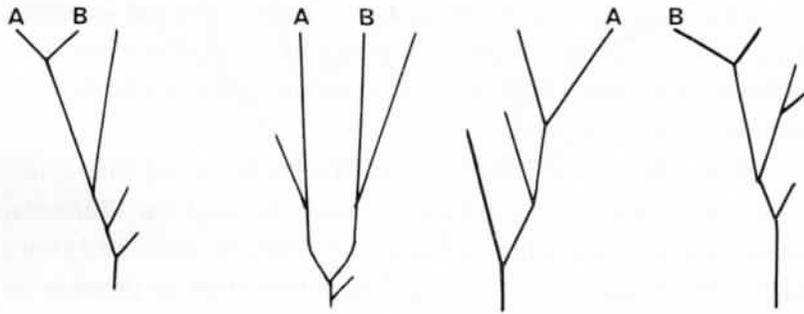


FIG. 3. — Les 3 types d'évolution pouvant expliquer la ressemblance entre 2 espèces. De gauche à droite : séparation récente, évolution parallèle, évolution convergente (d'après Mayr, 1964).

Un problème beaucoup plus complexe concerne la notion de groupe naturel, qui se pose au travers de la question suivante : l'existence de caractères communs à 2 ou plusieurs espèces est-elle une preuve de leur parenté effective ? Ce problème est très classique et je l'évoquerai en me référant notamment à l'analyse brève mais fort claire qui en a été faite par Mayr il y a une dizaine d'années [5]. On peut probablement affirmer que les espèces descendant d'un même ancêtre (donc formant un groupe naturel) ont entre elles plus de caractères communs qu'elles n'en ont avec les espèces d'autres groupes naturels. Une telle proposition relève tout compte fait du simple bon sens, et ne doit pas souffrir trop d'exceptions. Au contraire, la retourner pour dire que des espèces ont un ancêtre commun d'autant plus récent qu'elles se ressemblent davantage ne va pas sans risques. La figure 3, inspirée de Mayr, en fournit la preuve. La

haute ressemblance entre 2 espèces — symbolisées sur la figure par la courte distance qui les sépare — peut en effet résulter de 3 processus évolutifs différents.

Dans un premier cas, qui correspond à la réciproque du principe affirmé plus haut, les 2 espèces sont très voisines parce que leur séparation à partir d'une espèce ancestrale est récente, de sorte qu'elles n'ont pas pu encore se différencier fortement l'une de l'autre.

Dans un second cas, la séparation des 2 espèces est très ancienne, mais elles ont subi des évolutions parallèles, d'où le nombre élevé de leurs caractères communs ; la Paléontologie connaît de bons exemples de ce phénomène.

Enfin, dans le troisième cas, la ressemblance est due à une *convergence évolutive* : les 2 espèces, issues de phylums différents, ont acquis des caractères analogues au cours de leurs évolutions respectives, parce qu'elles ont subi un même type de pression de sélection.

Théoriquement, même en l'absence de fossiles, les cas de convergence devraient être les plus faciles à repérer : si les espèces appartiennent effectivement à des phylums différents, cela doit pouvoir se déceler sans trop de peine. Cependant la convergence peut se réaliser entre espèces d'un même groupe naturel, mais appartenant à des lignées différentes (fig. 4). J'ai l'expérience personnelle d'un tel cas, rencontré au cours de l'étude systématique d'une famille d'araignées africaines [1]. Dans ce genre de recherche le travail se fait à un niveau taxinomique trop bas, le genre, pour que les différences observées entre taxons soient relatives à des caractères structuraux fondamentaux. Décider que certains taxons doivent être plutôt rapprochés en fonction de leurs ressemblances qu'éloignés en fonction de leurs différences, ou inversement, dépend du « poids » relatif accordé par le chercheur aux divers caractères comparés ; reste à savoir si la pondération des caractères peut se faire ou non de manière objective ; je reviendrai sur ce point un peu plus loin. Une chose est en tout cas certaine : lorsqu'il y a conver-

gence phénotypique entre espèces de lignées voisines, il peut être bien difficile, en l'absence de documents fossiles, de savoir si la ressemblance est due effectivement à une évolution convergente ou à une évolution parallèle. Choisir entre séparation récente et longue évolution parallèle paraît plus difficile encore, faute d'informations sur les durées des processus [9].

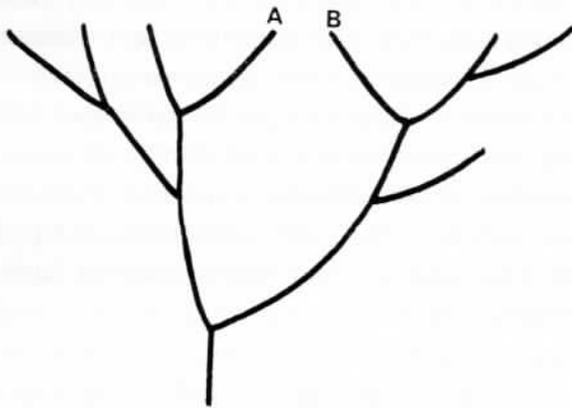


FIG. 4. — Convergence entre 2 espèces de lignées différentes mais appartenant à un même phylum.

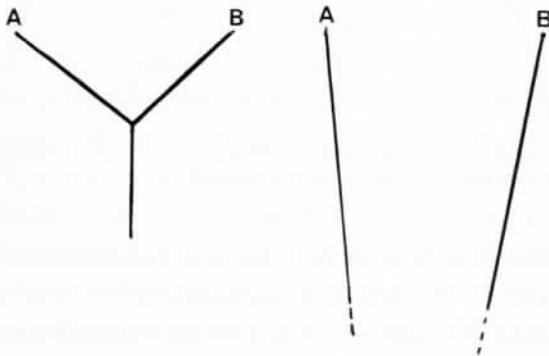


FIG. 5. — Les 2 types d'évolution pouvant expliquer une forte dissemblance entre 2 espèces. À gauche, divergence évolutive rapide ; à droite, divergence évolutive lente mais séparation ancienne (d'après Mayr, 1964).

De la même manière, une forte dissemblance entre espèces n'implique pas nécessairement la grande ancienneté de leur séparation, comme le montre la figure 5 : elle peut aussi bien être due à une divergence évolutive rapide après une séparation récente qu'à une évolution différentielle plus lente mais poursuivie pendant plus longtemps.

Considérons donc à nouveau 3 espèces A, B et C dont nous avons estimé ce que j'appellerai leurs « distances phénotypiques relatives » par l'analyse de leurs caractères, tant communs que différentiels. Nous disposons en fait de plusieurs interprétations phylogénétiques possibles en supposant que l'on parte d'un même ancêtre commun (fig. 6). En aucun cas il n'est possible de choisir avec une certitude absolue, en particulier parce que tout dépend du « poids » accordé aux différents caractères servant aux comparaisons. Le problème de la pondération des caractères, on le voit, mérite que nous nous y arrêtions un moment.

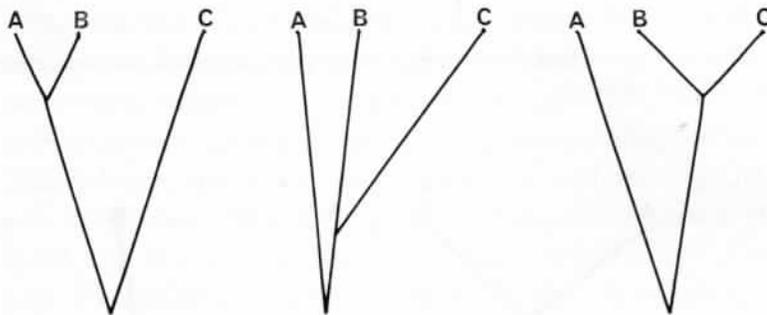


FIG. 6. — 3 schémas phylogénétiques différents pouvant expliquer les « distances phénotypiques relatives » existant entre 3 espèces.

En première approximation, on peut distinguer des caractères fondamentaux et des caractères accessoires. Par caractères fondamentaux il faut entendre ceux qui sont par exemple relatifs au plan d'organisation des organismes étudiés : un papillon est d'abord un Insecte, avec le corps divisé en tête, thorax porteur de 3 paires de pattes et abdomen, avec aussi une chaîne nerveuse située sous le

tube digestif, etc. ; c'est ensuite un Lépidoptère, Insecte à métamorphoses complètes, pourvu de 2 paires d'ailes recouvertes d'écailles et muni d'une trompe suceuse. Tous ces caractères sont plus « fondamentaux » que ceux qui concernent les nervures des ailes, grâce auxquels on préciserait la famille de ce papillon, et ces derniers sont plus fondamentaux que les dessins et les couleurs des ailes qui permettraient de préciser l'espèce. Des caractères ne pouvant servir qu'à la distinction des espèces seront donc volontiers considérés comme accessoires, en ce sens que, par exemple, s'ils varient d'un papillon à l'autre, il n'empêche que ces papillons sont d'abord et avant tout des papillons. En fait, sont considérés comme fondamentaux les caractères relatifs à des catégories de rang élevé dans la hiérarchie taxinomique ; ce sont donc très probablement, comme nous l'avons vu plus haut, des caractères d'acquisition ancienne.

Tout cela est bien évident, mais, comme je l'ai déjà dit, le Systématicien travaille généralement sur des groupes d'espèces limités, fréquemment du niveau de la famille : autant dire que d'emblée il travaille sur des caractères accessoires, dont bien souvent il ignore s'ils ont ou non une signification adaptative. Pour reprendre l'exemple des Lépidoptères, il est évident que les multiples « patterns » spécifiques ne peuvent que bien rarement être interprétés correctement en termes d'adaptations aux facteurs du milieu (sauf dans les cas évidents d'homochromie ou de mimétisme) ; il est alors bien difficile d'apprécier l'importance relative de caractères dont on ne sait s'ils jouent un rôle quelconque dans la survie de l'espèce.

Comment donc le Systématicien peut-il s'en sortir dans ces conditions ? Je crois qu'il faut citer ici une petite phrase de Mayr [5], très importante, mais qui risque fort de nous plonger dans un abîme de perplexité ; je la traduis à peu près littéralement : « Un caractère a d'autant plus de poids qu'il permet mieux de mettre en évidence une relation connue ou soupçonnée ». Il s'agit bien entendu d'une relation phylogénétique. Cette phrase veut très exactement dire que le Systématicien va donner du poids à un caractère qui confirme ce qu'il sait déjà, et ce n'est pas anormal, mais cela veut

dire aussi qu'il lui en donnera si l'étude de ce caractère lui paraît justifier ce que simplement il suppose, ce qui est nettement plus grave.

On en arrive à cette idée que le « Bon Systématicien » trouvera les bons caractères qui lui permettront de reconstituer de bonnes phylogénèses, tandis que le « Mauvais Systématicien », dépourvu de tout flair, ne fera que du mauvais travail. Un schéma phylogénétique ne sera tenu pour plausible et donc, jusqu'à preuve du contraire, accepté comme vrai par la Communauté scientifique qu'en fonction de la confiance accordée par celle-ci à l'auteur du schéma... Cela nous renvoie à un débat sur l'objectivité de certaines connaissances scientifiques qu'il n'y a pas lieu d'entamer ici. Il importe plutôt de voir comment doit opérer le Systématicien pour s'assurer au mieux de la recevabilité de ses reconstitutions phylogénétiques.

Nous avons vu que lorsque 3 espèces sont prises en considération, la seule appréciation globale de leurs distances phénotypiques ne suffit pas à déterminer la succession temporelle des cladogénèses qui leur ont donné naissance. Pour tenter de la préciser, il convient d'analyser les caractères par groupes distincts. Chez des Lépidoptères par exemple, on étudiera séparément la forme des ailes, la disposition des nervures, la structure des pièces génitales, l'ornementation du corps, celle des ailes, etc. en distinguant à chaque fois le cas des mâles et celui des femelles.

Pour chaque groupe de caractères, on définit alors une « situation initiale probable » en tenant compte des caractères communs aux N espèces étudiées, mais aussi de ceux des espèces voisines. La connaissance de celles-ci est en effet indispensable : elle peut permettre de décider si un caractère qui n'est pas commun aux N espèces pouvait néanmoins se trouver chez l'espèce ancestrale et avoir été perdu dans les lignées des espèces ne le possédant pas actuellement, ou si au contraire il a été acquis plus tardivement par certaines espèces seulement.

Il est évident que les solutions choisies n'ont qu'une certaine probabilité d'être bonnes. L'important est alors de voir si l'étude de

chaque groupe de caractères, faite indépendamment, conduit au même schéma phylogénétique : il serait bien gênant que, par exemple, les schémas obtenus séparément par l'étude des mâles et par celle des femelles soient contradictoires ! Si au contraire la concordance entre les divers schémas obtenus est satisfaisante, la reconstitution finale a une bonne probabilité d'être correcte.

Il reste cependant une dernière difficulté à surmonter : le même schéma phylogénétique peut être obtenu par l'étude de 2 groupes de caractères tout simplement parce que ceux-ci ne sont pas à déterminismes génétiques indépendants, mais dépendent par exemple d'un seul gène à effet pléiotrope, c'est-à-dire déterminant plusieurs caractères distincts. Dans un tel cas, le raisonnement ne pourrait évidemment pas s'appuyer sur la bonne concordance des schémas obtenus. Ce risque est d'autant plus faible, bien entendu, qu'un plus grand nombre de caractères sont pris en considération. En particulier, dans la mesure du possible, on ne doit pas se contenter de caractères s'étudiant en termes de présence-absence, mais il faut utiliser aussi des caractères quantitatifs qui sont susceptibles de fournir des informations plus nuancées.

Toute cette recherche, enfin, peut être guidée par l'idée qu'une fois un caractère perdu dans une lignée, sa réacquisition est peu probable, encore que non impossible en théorie (l'évolution n'est pas aussi irréversible qu'on le dit parfois). En effet, une espèce actuelle ayant conservé des caractères de l'espèce primitive, il serait absurde de la faire descendre d'une forme intermédiaire qui les aurait tous perdus.

Au prix d'un travail de ce genre, le Systématicien peut proposer une reconstitution phylogénétique ayant quelques chances de ne pas être mauvaise. Le rôle de son appréciation personnelle étant très souvent déterminant, il ne doit présenter ses résultats qu'avec la plus grande prudence, en exposant les motifs des décisions qu'il a prises et les raisons des choix qu'il a faits.

III. PHYLOGÉNÈSE ET TEMPS

Il reste à soulever une question essentielle. Essayer de reconstituer la phylogénèse d'un groupe « sans fossiles » rencontre de nombreuses difficultés ; certaines paraissent même insurmontables : une « reconstitution phylogénétique » n'est-elle pas alors un simple tableau de détermination de type dichotomique, habilement construit, auquel on se contenterait d'ajouter une flèche indiquant le sens du temps, ou bien est-elle véritablement la représentation, même simplifiée, d'une histoire ?

Considérons à nouveau le schéma de la figure 2, et suivons-en un rameau à partir de l'espèce ancestrale. Nous pouvons le décrire en racontant une suite d'événements, les cladogénèses ; nous pouvons dire ce qui se passe pour une espèce entre les cladogénèses qui l'encadrent, ou du moins fournir des précisions sur un certain nombre de caractères dont on parlera en termes d'acquisition, de transformation, ou de perte.

Il s'agit bien là d'une histoire, mais d'une *histoire sans dates, sans mesure du temps*. Faute de calendrier, il est impossible de comparer les histoires de lignées indépendantes. Reste à savoir si l'on peut trouver ailleurs un calendrier.

Des références temporelles précises, c'est bien évident, ne peuvent être tirées que des données géologiques et de l'étude des groupes possédant les meilleurs documents fossiles. C'est ce qu'affirme clairement Simpson, par exemple, lorsqu'il écrit : « Ainsi la biogéographie historique des Mammifères est-elle importante, non seulement en elle-même, mais aussi pour les informations qu'elle peut donner pour nos déductions, lorsque nous avons affaire à des organismes moins bien connus à l'état fossile » [8].

Une démarche faite dans cet esprit sous-entend en réalité que, dans une région donnée, certains processus évolutifs ont pu se dérouler avec des phases majeures affectant à peu près simultanément tous les groupes habitant cette région. Cette idée est fort bien

exprimée par Simpson qu'il est impossible de ne pas citer longuement ici :

« Sur la Terre tout entière il n'existe pas d'exemple connu d'une faune ayant une ancienneté uniforme dans la région occupée (...). Aucune faune n'est formée entièrement par les descendants d'ascendants qui pénétrèrent ensemble dans la région, mais toutes sont des complexes de groupes dont les ascendants se répandirent dans le territoire à des époques nettement différentes. Dans ce sens on peut dire que les faunes sont *stratifiées* avec des strates d'animaux plus anciens ou plus récents, selon que les ascendants des animaux pénétrèrent plus ou moins tôt dans le territoire. »

« L'évolution par divergence à partir d'un type ancestral, la diversification locale et la spécialisation ont duré d'autant plus longtemps que le groupe a occupé plus longtemps la région. Ainsi il arrive que, suivant une loi comportant des exceptions diverses, une strate plus ancienne de la faune d'une région est plus différenciée, plus particulière de ce territoire et moins semblable aux animaux d'autres territoires » [8].

La reconstitution de l'histoire phylogénétique d'un groupe prend alors une autre dimension. Il ne suffit plus d'établir entre toutes les espèces des distances phénotypiques, même très précises lorsqu'elles sont définies à partir d'un grand nombre de caractères distincts. Ce travail, déjà très lourd, suffirait souvent à contenter les Systématiciens ; il est pourtant indispensable de poursuivre par l'étude de la répartition géographique des espèces, puis de voir par régions quelles sont les espèces constituant les faunes locales, et de voir enfin si ces diverses faunes locales sont effectivement stratifiées, au sens défini par Simpson. Les strates repérées sont alors classées par ancienneté, en appliquant la loi énoncée par cet auteur, mais avec prudence bien entendu, puisque des exceptions sont possibles.

Un tel travail peut être extrêmement difficile à réaliser lorsque l'histoire d'une région a été particulièrement complexe, mais dans certains cas les faits sont relativement schématiques ; c'est notam-

ment celui des continents insulaires comme l'Amérique du Sud. L'étude des Mammifères actuels et fossiles de ce continent montre qu'il a subi des invasions de ce groupe peu nombreuses et espacées, venues de l'Amérique du nord par l'Amérique Centrale, qui n'a pas toujours été un « couloir » continu. À ces invasions, qui sont assez précisément situées dans la chronologie géologique correspondent 3 grandes strates faunistiques. Dans ce cas les Mammifères peuvent donc fournir un véritable système de repérage temporel utilisable pour l'étude d'autres groupes ; l'analyse en strates de ceux-ci devrait permettre de mieux comprendre leur évolution et tout au moins d'en situer les étapes majeures dans le temps.

Il est également parfois possible de faire directement appel à l'histoire géologique d'une région pour tenter de mieux reconstituer l'évolution de certains groupes. Un exemple typique d'une telle démarche est fourni par le travail de Zeuner sur certains Lépidoptères de la Région indo-australienne (au sens biogéographique), les Ornithoptères [10]. Ces insectes sont répandus essentiellement depuis l'Inde jusqu'en Australie et dans les Iles Salomon, en passant par les Iles de la Sonde, les Moluques et la Nouvelle-Guinée ; vers le Nord, ils s'étendent jusqu'à Formose, en passant par les Philippines. Sur cette aire extrêmement morcelée, le groupe des Ornithoptères a donné un grand nombre d'espèces, réputées pour leur beauté, elles-mêmes le plus souvent fragmentées en diverses sous-espèces (une par île, parfois).

Zeuner a tout d'abord suivi la démarche classique de la méthode comparative, en mettant tout particulièrement en relief les concepts de « groupes de sous-espèces » et des « groupes d'espèces », qui peuvent se définir ainsi :

— *groupe de sous-espèces* : ensemble des formes géographiques d'une même espèce, les aires géographiques de 2 sous-espèces étant nécessairement disjointes ;

— *groupe d'espèces* : ensemble d'espèces qui sont de toute évidence étroitement apparentées et donc chacune représente le groupe dans une aire particulière.

Des recouvrements ont lieu fréquemment (ils permettent de constater que les espèces du groupe sont effectivement séparées biologiquement), mais il reste évident que les espèces ont antérieurement habité des aires disjointes.

De ces deux notions Zeuner tire sa « notion-clé ». Ces groupes de sous-espèces et d'espèces correspondent à des « stades phylogénétiques », un stade récent de formation des sous-espèces et un stade antérieur pendant lequel les espèces actuelles ont évolué à partir des sous-espèces d'une espèce ancestrale. Le stade phylogénétique correspond à la période nécessaire au développement d'une espèce et à sa stabilisation : les sous-espèces actuelles représentent un stade phylogénétique « en cours ». Zeuner considère donc un stade phylogénétique comme une unité d'évolution, dont il admet bien entendu que la durée puisse varier suivant les espèces considérées.

La grande idée de Zeuner, une fois ses stades phylogénétiques déterminés par la seule méthode comparative, a été de supposer que dans les diverses lignées d'Ornithoptères, les phases de spéciation ont été dans une large mesure synchrones, parce que déclanchées par les mêmes événements géologiques. Dans le cas particulier de ces insectes, distribués sur un vaste système d'îles, Zeuner pense en effet que les variations du niveau des mers ont pu jouer un rôle important, en réunissant des terres ou au contraire en les isolant. Rassemblant alors tout ce qui était connu à son époque de l'histoire géologique de la Région indo-australienne, Zeuner a tenté de reconstituer la chronologie des principaux événements géologiques et de mettre en concordance avec cette chronologie les stades phylogénétiques successifs qu'il avait reconnus dans le groupe des Ornithoptères.

Bien entendu une telle étude ne vaut que par la qualité du travail comparatif et par la précision des données géologiques. Ce qu'il faut en retenir ici, c'est cette idée très fructueuse de la mise en parallèle des données de la Systématique, de la Biogéographie et de la Géologie.

CONCLUSIONS

Je posais la question, au début de cet exposé, de savoir si les « reconstitutions phylogénétiques » des Systématiciens méritaient vraiment cette appellation. Il convient peut-être, pour en décider, de ramener à de plus justes proportions la différence fondamentale entre les travaux des Paléontologistes et ceux des Systématiciens que je soulignais en introduction.

Les Paléontologistes décrivent des filiations entre espèces qu'ils connaissent parfois même jusqu'au niveau de la structure de leurs populations. Les Systématiciens imaginent des filiations d'archétypes supposés représenter de vraies espèces ; de plus ils ne peuvent bien sûr tenir compte des espèces disparues sans laisser de descendance. Cependant, si décrire une phylogénèse, c'est préciser des filiations entre espèces, les schémas des Systématiciens sont aussi des « modèles de phylogénèses », mais des modèles très certainement simplifiés d'une réalité inaccessible ; leurs auteurs devraient manifester plus d'humilité qu'ils ne le font parfois en présentant leurs résultats.

Ceci dit, lorsqu'ils sont le fruit d'un travail s'appuyant non seulement sur une bonne systématique, mais aussi sur de larges connaissances touchant à la Géologie, à la Biogéographie, à l'Évolution, et même si possible à l'Écologie, ces modèles de phylogénèses proposent indéniablement une description de l'histoire évolutive des groupes étudiés. Cette description est toujours trop simple et insuffisamment datée, même de façon relative : il n'en s'agit pas moins d'une approche de phénomènes temporels.

Le Systématicien qui propose un modèle de phylogénèse doit être bien conscient du fait que toutes les disciplines dont il s'est servi ont encore à progresser : son modèle n'a d'autre fonction que d'être un point de repère dans ce processus qu'est l'évolution des connaissances. Le Systématicien devrait alors toujours terminer son travail en paraphrasant Schmid : « Je souhaite simplement être

parvenu à laisser le problème de la phylogénie du groupe que j'ai étudié en un meilleur état que celui dans lequel je l'ai trouvé ».

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BLANDIN, P. (1974) — Études sur les Pisauridae africaines. II. Définition du genre *Euprosthenoops* Pocock, 1897 et description du genre *Euprosthenoopsis* n. gen. (*Araneae* - *Pisauridae* - *Pisaurinae*). *Revue suisse Zool.*, **81** (4) : 933-947.
- [2] CALLOT, E. (1973) — Systématique (Biologie). In : *Encyclopaedia Universalis*, vol. 15, Paris : 679-683.
- [3] DAGOGNET, F. (1973) — Taxinomie. In : *Encyclopaedia Universalis*, vol. 15, Paris : 762-764.
- [4] HUXLEY, J.S. (1940) — *The New Systematics*. Oxford University Press : 583 pp.
- [5] MAYR, E. (1964) — *The New Systematics*. In : *Taxonomic Biochemistry and Serology*. C.A. Leone ed. The Ronald Press Company, New York : 13-32.
- [6] MAYR, E. (1974) — *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris : 496 pp.
- [7] SCHMID, F. (1970) — Le genre *Rhyacophila* et la famille des *Rhyacophilidae* (*Trichoptera*). *Mémoires de la Société entomologique du Canada*, n° 66 : 230 p. + LII pl.
- [8] SIMPSON G.G. (1969) — *La géographie de l'évolution*. Masson et Cie, Paris : 203 pp.
- [9] THALER, L. (1972) — Phylogénèse. In : *Encyclopaedia Universalis*, vol. 12, Paris : 1068-1072.
- [10] ZEUNER, F.E. (1943) — *Studies in the Systematics of Troides Hübner (Lepidoptera Papilionidae) and its allies ; distribution and phylogeny in relation to the geological history of the Australian Archipelago*. *Trans. zool. Soc. London*, **XXV**, part III, (1) : 107-184.