

REVUE DE STATISTIQUE APPLIQUÉE

J. P. BENZECRI

La classification dans les sciences de la nature

Revue de statistique appliquée, tome 21, n° 1 (1973), p. 5-31

<http://www.numdam.org/item?id=RSA_1973__21_1_5_0>

© Société française de statistique, 1973, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « *Revue de statistique appliquée* » (<http://www.sfds.asso.fr/publicat/rsa.htm>) implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques

<http://www.numdam.org/>

LA CLASSIFICATION DANS LES SCIENCES DE LA NATURE

J. P. BENZECRI

Laboratoire de Statistique de Mathématique

“In taxinomy as in other sciences the aim is that the ordering of science shall approximate or in some estimable way reflect the order of nature. . . Taxinomy, in any case, is a science that is most explicitly and exclusively devoted to the ordering of complex data, and in this respect it has a special, a particularly aesthetic (as has been said), and (as mitht be said) almost a super-scientific place among the sciences”.

G.G. Simpson (1961. p5)

0 Dans le langage de la théorie des ensembles, on peut aisément définir diverses notions de classification : les définitions mathématiques trouvent dans l'usage des sciences de la nature à la fois leur inspiration et leur application ; aussi donnerons-nous d'abord une description sommaire du système auquel est attaché le nom de Linné. Nous considérons ensuite les rapports entre classification descriptive ou phénotypique, (basée sur les apparences des individus) et arbre généalogique : cet exemple fort intéressant en lui-même, fait en effet bien voir comment le conflit de diverses structures qui participent à la fois du continu et du discontinu, interdit au taxinomiste de prétendre dans sa construction déployer, sans coupures arbitraires, l'ordre même du réel. Nous terminons la leçon par l'écologie : cette discipline, vieille de moins d'un siècle, a ramené l'attention des naturalistes sur les principes mêmes de l'art taxinomique pratiqué depuis deux ou trois siècles ; et la taxinomie numérique objet premier de notre cours, est née des judicieuses inventions des écologistes. Quant aux principes et aux critères de classification, et, a fortiori, aux algorithmes, nous ne les exposerons qu'après avoir donné dans une autre leçons les définitions mathématiques.

1. LA HIERARCHIE LINEENNE

10 Le système de classification aujourd'hui en usage, reçut ses fondations au cours du XVII^e et du XVIII^e siècle ; il ne cesse de s'étendre avec les décou-

Le préfixe super n'étant pas reçu en français, nous renonçons à traduire de la langue des gratte-ciels, ce triomphant éloge de notre science !

vertes des naturalistes qui s'ils n'ont pas souvent la chance de rencontrer un mammifère inconnu trouvent communément un nouvel insecte pour ne rien dire des formes microscopiques de la vie ; l'approfondissement des connaissances, lié au progrès de la génétique et de la biologie, est toujours susceptible de modifier les vues des naturalistes sur les ressemblances profondes des espèces, et donc sur leur répartition en classes. Cependant rien ne se fait hors du patronnage du grand Linné ; et G.G. Simpson (1961 ; p. 16) croit même pouvoir distinguer la date de 1758 qui est celle de la 10^e édition du *Systema Naturae*, œuvre monumentale du savant suédois qui signait, en latin, Linnaeus.

Parcourons brièvement le système de la nature, en suivant la première figure qui illustre cette leçon.

11 Les vivants se divisent en deux règnes ; cette division qui s'imposait pour Linné n'est pas si claire pour nous qui connaissons les virus. Nous ne tentons pas même d'esquisser l'architecture du règne végétal : plus encore que dans le règne animal (cf n° 3) les caractères profonds, objets de l'attention du naturaliste averti, sont cachés aux yeux du vulgaire que nous sommes... Un règne est divisé en embranchements ; ce terme (cf. Simpson 1961, p. 16) n'est point dans Linné qui se contentait des classes. Embranchement se dit en anglais *phylum* ; en français, le terme de *phylum* s'emploie souvent, sans référence à un niveau précis de la systématique, pour désigner une grande division de l'empire des vivants (c'est ainsi qu'on a formé le mot de *phylogénie* qui signifie origine, généalogie des classes, cf. n° 2) ; de même le mot de *classe* a, outre son sens technique précis, celui de division de taille quelconque. La classe des mammifères, dans l'embranchement des vertébrés, est sans doute la mieux connue, aussi est-ce celle que nous déployons le plus en détail. (Pour illustrer les principes linguistiques de la systématique, nous présenterons plus bas une partie du système des oiseaux).

12 Ici, une remarque se présente : il conviendrait, pour que la classification fût homogène, que deux divisions du même niveau — e.g. deux classes, ou deux ordres — fussent de la même diversité ; et aussi que toutes les distances entre deux subdivisions d'une division de rang donné (par exemple entre deux ordres de la classe des mammifères, et deux ordres de la classe des amphibiens) fussent comparables. L'hétérogénéité du réel ne permet nullement qu'il en soit ainsi. Un ordre de reptiles comme celui des crocodyliens ne comprend que des animaux de même taille et de même forme ; tandis que tous les chéloniens (tortues) sont de même forme bien que de tailles fort diverses. Au contraire dans l'ordre des carnivores se trouvent des ours et des chats. Diversité plus frappante encore, l'ordre des marsupiaux (mammifères surtout répandus en Australie ; mais les opossums sont américains) reproduit en quelque sorte à l'intérieur de lui-même l'ensemble des autres ordres de la classe des mammifères (monotrèmes mis à part). Il y a en effet outre le kangourou qui, avec son bébé sur le ventre, est de tous les albums, des carnivores marsupiaux (le thylacine, ou loup marsupial) ; une taupe marsupiale ; un marsupial planeur

(le phalanger volant ; homologue des dermoptères, lesquels composent un ordre de mammifères planant à l'aide d'un repli latéral de la peau, comme le font aussi certains rongeurs. . .) Il ne fait pas de doute pour les savants que pour le développement de l'embryon et du tout jeune animal (dans la poche !) les marsupiaux s'opposent aux mammifères les plus connus. Mais ne peut-on pas croire que sur un continent plus vaste, les marsupiaux eussent mérité d'être une sous-classe divisée en ordre ?

Quant aux monotrèmes, ils sont ovipares ; de plus (cf. Hvass et Petter) "La femelle n'a pas de véritables mammelles. . . son lait suinte à travers de nombreux petits orifices de la peau de son ventre." Ainsi on ne peut définir les mammifères par les mammelles, comme le voudrait le nom. Le caractère déterminant serait plutôt les poils, à la base desquels suinte un liquide qui est l'homologue du lait. . . L'étrange ornithorhynque au bec de canard, a été l'occasion d'évoquer ici les principes même de la définition des classes, principes dont nous nous proposons de traiter ailleurs plus en détail.

13 Qu'il n'est pas possible d'employer de façon univoque les noms de divisions (tels que : ordre, famille, genre) dans toute l'étendue des deux règnes de vivants apparaît encore dans une singularité dont notre tableau sommaire offre plusieurs exemples : il existe des classes monotypes. Ainsi l'ordre des tubulidentés ne comporte qu'une seule famille, celle des orychteropodidés, laquelle ne contient qu'un seul genre – *Orychteropus* – ne comportant que l'unique espèce *Orychteropus afer* ; l'ordre est dit monotype parce que là où l'on attendait des ramifications, il n'est en fait possible de donner qu'un seul exemple (typos). Disons, pour user du langage mathématique, que le diamètre de l'ordre des tubulidentés n'est que le diamètre de la seule espèce *Orychteropus afer* : cependant la distance est telle à l'ordre le plus proche (celui des édentés, cfe.g.Hvass et Petter, p. 179) qu'on ne peut inclure l'espèce dans un ordre de diamètre usuel ; aussi bien dans le passé l'orychterope eût été classé avec celui des édentés, la plupart des auteurs selon Simpson (cf, infra 25) en font un ordre à part.

14 Une fois admis que le système de la nature n'a pas la symétrie du palais de Versailles, on peut se permettre d'affiner la terminologie selon la densité des formes existantes au voisinage d'une espèce donnée. Pour classer les mammifères, Simpson (1961, p. 17) s'est placé dans une hiérarchie à 20 niveaux qui sont :

Règne ; embranchement (en anglais Phylum) ; sous-embranchement ; surclasse (superclass) ; classe ; sous-classe ; infra-classe . cohorte ; surordre ; ordre ; infraordre ; surfamille (super family) ; famille ; sous-famille ; tribu ; sous-tribu ; genre ; sous-genre ; espèce ; sous-espèce.

Simpson se garde de donner pour œuvre de la nature ce qui n'est qu'un artifice de savant : "The use of any particular number of levels is a completely arbitrary convention. It does not correspond with anything in nature but is an artifice imposed by practical necessity in the use of any hierarchy." Les sept

niveaux de base (cf notre tableau ; de règne à espèce) sont d'un usage absolument général ; d'où la nécessité de distinguer logiquement, terminologiquement, jusqu'à quatre entités qui matériellement, de par les animaux qu'elles comprennent, coïncident (ainsi de Tubulidenté jusqu'à *Orychteropus afer*). Au contraire, les degrés intermédiaires sont laissés à la décision du taxinomiste. Toutefois selon Simpson : "Thereis, however, one restriction on freedom of action : if a subsidiary level is used within any one group it should, as far as possible be used for all the organisms in that group." Si on veut distinguer au sein d'une classe un sur-ordre, tous les ordres de la classe devront être regroupés en sur-ordres, éventuellement monotypiques etc. . . Pour obéir à cette règle sans multiplier les ordres monotypes, qui sont comme des nœuds inutiles sur les branches de l'arbre taxinomique, on usera du préfixe *sous* plutôt que du préfixe *sur* (pourtant indispensable si on doit distinguer 21 divisions emboîtées). Par exemple si l'on fait des amphibiens une surclasse (superclass) dont les reptiles et les batraciens sont des classes, il faudra trouver une surclasse pour chaque classe de vertébrés ; tandis que subdiviser la classe des amphibiens en sous-classes n'oblige à rien en dehors de cette classe.

Anticipons sur la définition mathématique des hiérarchies stratifiées ou indicées. Pour le naturaliste il est commode qu'une division (e.g. la famille des orychteropodidés) soit non seulement un ensemble d'êtres vivants (ensemble d'ailleurs potentiel, défini par en compréhension – par un ensemble de qualités ; non en extension – comme une collection sans cesse variable d'individus) mais aussi un ensemble considéré à un niveau déterminé (e.g. comme ordre : tubulidentés) ou comme espèce : *orychteropus afer*). C'est là une distinction dont se joue le langage mathématique, mais qui pour le naturaliste pourtant parfaitement averti du contenu du débat est l'occasion de malentendus et de querelles confuses. Pour le grand Simpson l'équation :

$$\text{Tubulidentata} = \text{Orychteropus afer} ,$$

est une assertion invalide où entraîne l'usage de la théorie des ensembles. Pour le mathématicien les issues ne manquent pas à ce piège. On peut d'abord, comme nous le ferons dans la suite, dire qu'une division (e.g. telle famille : les canidés) n'est pas un ensemble de vivants (ou simplement d'espèces), mais un élément de l'ensemble ordonné de toutes les divisions (lequel est la hiérarchie toute entière) ; ensemble muni d'autre part d'une application dans l'ensemble des parties de l'ensemble des animaux. On peut encore, ce qui nous paraît moins adéquat, mais à l'avantage de nous ramener à une distinction qui est faite dans les tous premiers éléments d'un cours sur les ensembles, faire usage d'accolades. De même que x se distingue de $\{x\}$ (ensemble dont l'unique élément est x) et celui-ci de $\{\{x\}\}$, et ainsi jusqu'à l'infini. . . ; de même on peut écrire :

$$\text{orychteropus} = \{\text{orychteropus afer}\}$$

orychtéropodidés = {orychteropus} = {{orychteropus afer}}

tubulidentata = orychtéropodidés = {{orychteropus}}

= {{{orychteropus afer}}}

La véritable difficulté pour le mathématicien est au niveau de la définition de l'espèce dont, nous l'avons dit, l'inventaire en tant qu'ensemble de vivants est impossible ; et dont la définition comme ensemble de qualités n'est pas si claire. Nous reviendrons sur ce point à propos de la théorie de l'évolution qui pour Simpson permet seule de définir l'espèce (comme une notion dynamique donc assez rebelle au formalisme ensembliste).

15 Pour le naturaliste qui use d'une langue naturelle, non de formules, les divers niveaux (qu'ils soient 7 ou 21) doivent recevoir des noms : en mathématiques on peut soit affecter chaque division d'un nombre (qui sera e.g. inversement proportionnel à son diamètre : plus grand pour une famille, plus petit pour un enbranchement) soit seulement spécifier, comme une structure mathématique supplémentaire, l'étagement relatif des divisions (e.g. : carnivore est un ordre, comme crocodiliens : mais carnivore plus diversifié est au dessus – ou au dessous selon la convention de langage adoptée – de crocodilien). Ici il s'agit de hiérarchie stratifiée, là de hiérarchie indicée. A titre d'exercice, notons que la restriction formulée par Simpson (que, dans toute famille où il y a une sous-famille, tout genre doit être placé dans une sous-famille. . .) s'exprimera mathématiquement par : tous les successeurs immédiats d'un même noeud ont même indice (ou sont à la même strate. . .) (c'est là une restriction que le sens esthétique n'exige nullement !

16 Terminons ce numéro par quelques indications sur les noms usités pour désigner les diverses divisions de l'empire des vivants. Le naturaliste qui devant nos triples accolades s'exclame : quelle belle langue que le turc ! doit maintenant nous rendre raison de son latin d'officine. A la vérité, dans la désignation comme dans le calcul, le savant ne peut se passer d'un vocabulaire autre que le vulgaire. La difficulté est seulement de faire un exact partage entre les mots, les conjectures, les idées et les choses. . . Pour les grandes divisions, on utilise généralement des noms d'origines très diverses, mais dont le suffixe peut indiquer e.g. s'il s'agit d'une famille ou d'une sous-famille : Ainsi la famille dont le chat est le type, est la famille des félidés ; qui comprend trois genres dont l'un est felis et contient, entre autres, l'espèce vulgairement appelée chat (si tant est qu'un nom vulgaire puisse correspondre à une espèce). On distingue dans l'ordre des ansériformes (suffixe forme propre aux ordres d'oiseaux, la famille (éventuellement considérée comme un sous-ordre) des anatidés (suffixe idés, usité pour tous les noms de familles, sauf abus de langage : e.g., sur notre tableau, les echidnés) ; cette famille est scindée en plusieurs sous-familles, dont une est celle des anatinés, une autre celle des ansérinés (suffixe iné) ; les types respectifs de ces sous-familles sont les genres anas (canard)

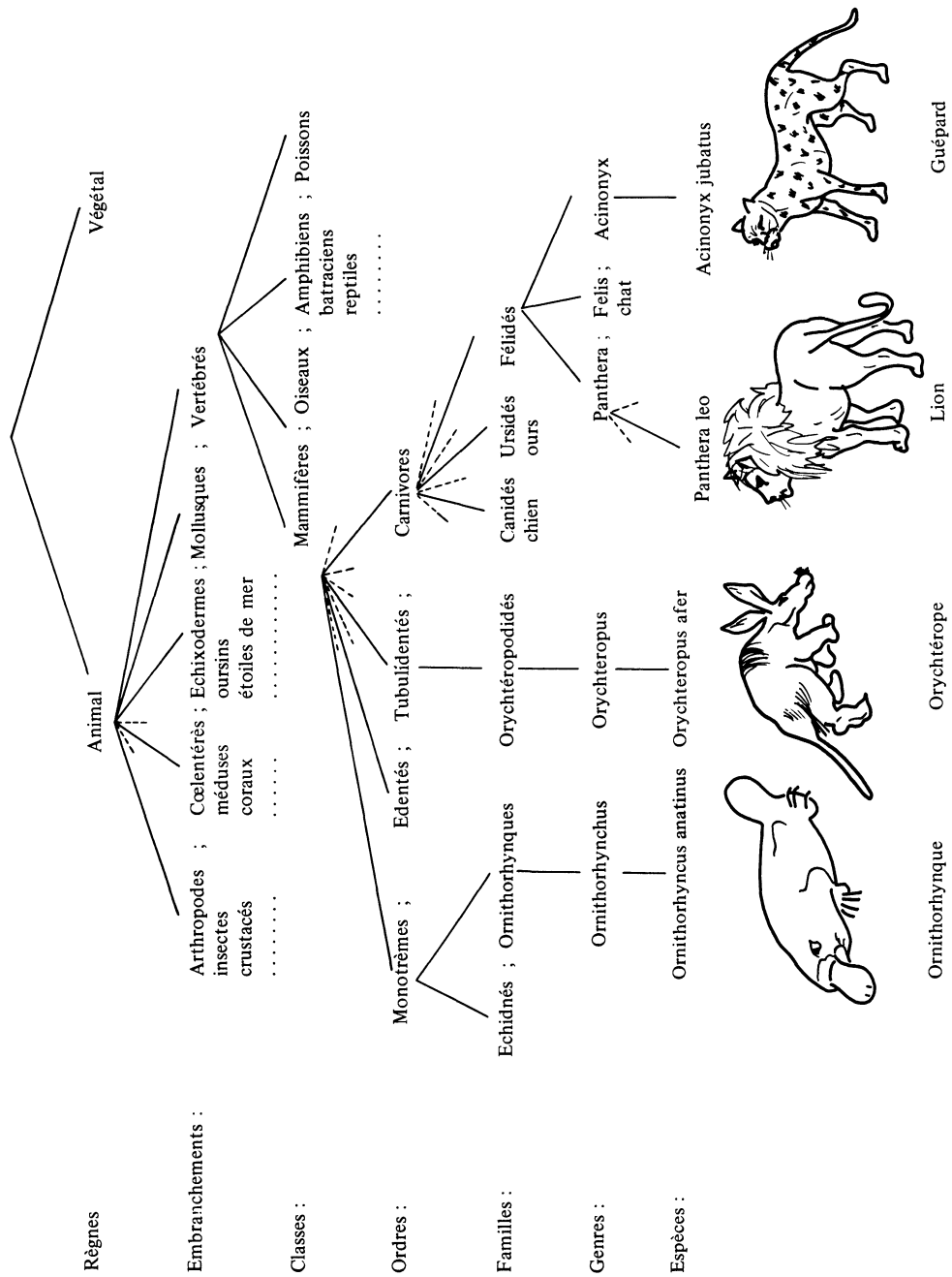


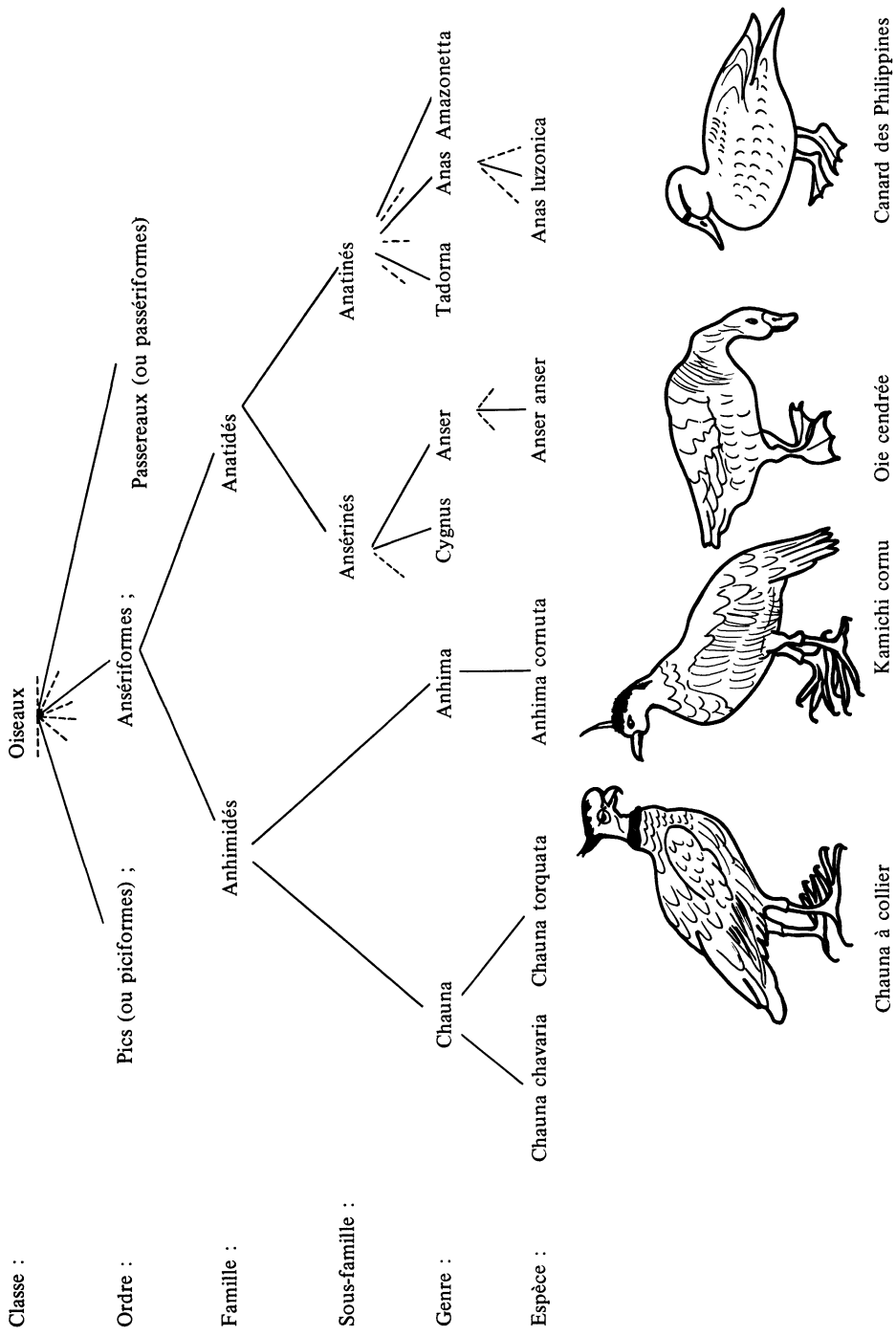
Figure 1

et anser (oie). Une espèce du genre *anas* sera *anas luzonica* ; l'oie cendrée est *anser anser*. On le voit tout l'édifice linguistique dépend des noms latins des genres (e.g. *anas*, *anser*) : ces noms sont, autant que faire se peut des noms de bon latin (mais il y a *wombatus ursinus*, petit marsupial ourson que les australiens appellent *wombat*. . .). Par suffixation les noms de genres donnent des noms de sous-familles, familles, voire ordre dont ils sont les types (par type il faut entendre : exemple choisi par convention pour donner son nom à la classe supérieure ; et rien de plus, cf. Simpson 1961, p. 31 ; par adjonction d'un deuxième mot latin, (latin au moins d'apparence : e.g. *luzonica* pour un animal qui se trouve dans les îles philippines ; ou *zaglomus bruijni*, pour un échidnés décrit par Bruijn ;) on a un nom d'espèce. Parfois, (*anser anser*), le deuxième mot repète le premier. Il peut y avoir encore un troisième nom (pas toujours latinisé) pour les divisions infra-spécifiques. Pour les grandes divisions (e.g ; classes) il est facile de trouver un nom prononçable ou reconnaissable en langue vulgaire ; mais la diversité des espèces va tellement au delà de la précision de l'usage commun que le nom binome latin s'impose souvent presque absolument.

2. PHYLOGENIE ET PHENOTYPIE

20 Les arbres peuvent cacher la forêt. Dans le dédale des nomenclatures, il ne faut pas perdre de vue que l'objet de la systématique est le plus haut qu'on puisse concevoir. Pour étiqueter et mettre en liasses l'ensemble des vivants, il conviendrait en effet de comprendre en toute généralité tout ce que peut être la vie. Or, d'une part l'intimité d'un seul être vivant (comment sa forme croît et se conserve) n'est qu'entrevue ; d'autre part, (et ce d'autant plus que les principes profonds restent à découvrir) les plus savants ont peine à embrasser comme d'un regard la diversité infinie de l'empire des vivants. Cependant bien que la structure de l'espace potentiel des formes qui s'offrent à la vie défie l'imagination et donc a fortiori, la description mathématique (laquelle est comme l'épure exacte des visions de l'intelligence. . .), il faut rendre grâce aux taxinomistes de dessiner des figures à deux ou trois dimensions : les principes suivant lesquels l'homme tente de dominer la multitude des faits ne sont-ils pas tout entiers dans ces simples schémas ? Le présent paragraphe, comme le précédent, sera donc illustré.

21 Sur la figure 3 (dont le principe se trouve, notamment chez Sokal & Sneath, 1963 et chez Simpson, 1961, p. 164) on a, faute de mieux, représenté l'espace potentiel des formes par un plan horizontal ; la coordonnée verticale correspond au temps. Un point du graphique, c'est une forme vivante (la projection horizontale) réalisée à une époque donnée (la cote *t*). Tous les points du plan horizontal ne correspondent pas à des formes viables (entre les dimensions, quelles qu'elles soient, d'un vivant, certaines proportions doivent



Dans ce graphique simplifié nous n'avons marqué ni sous-ordre ni division intermédiaire entre genre et sous famille, bien que ces divisions soient d'un usage commun dans l'ordre des anseriformes.

Figure 2

être respectées pour que la vie soit possible. . .) ; de plus à une époque donnée, toutes les formes viables ne sont pas réalisées (bien des espèces ont disparu qui ne nous sont attestées que par des fossiles ; sous nos yeux mêmes, sans grand cataclysme, la chasse, le déboisement etc. . . font disparaître des espèces d'oiseaux). On suppose que l'ensemble des points occupés du graphique tridimensionnel est comme une forêt, ou un polypier, où chaque vivant est relié par contiguïté à ceux dont il est issu et à ses descendants ; tandis que les coupes horizontales donnent aux époques successives l'état du système des vivants. Ainsi le polypier est une image naïve du modèle qui présuppose à la fois l'évolutionnisme (continuité verticale) et la taxinomie (discontinuité horizontale de branche à branche). En considérant plus attentivement sur la figure 3 les coupes aux époques t_a , t_b , t_c , t_d , on voit apparaître maints traits de l'ordre diachronique (mouvement, évolution) et synchronique (position instantanée) des vivants.

22 Chaque section horizontale (coupe synchronique), est une réunion d'ilôts connexes qu'on assimile à des espèces. Nous désignons chaque espèce par une paire de lettres (cf. supra n° 1 in fine) dont la première, le nom de genre, est une capitale ; et la seconde est une minuscule, la même que celle qui désigne l'époque affectée s'il le faut d'accents. A l'époque t_a , il y a trois genres A, B, C dont chacun comprend deux espèces. A l'époque t_b , les trois espèces Aa', Ba', et Ca ne sont éteintes sans laisser de descendance ; Ba s'est subdivisé

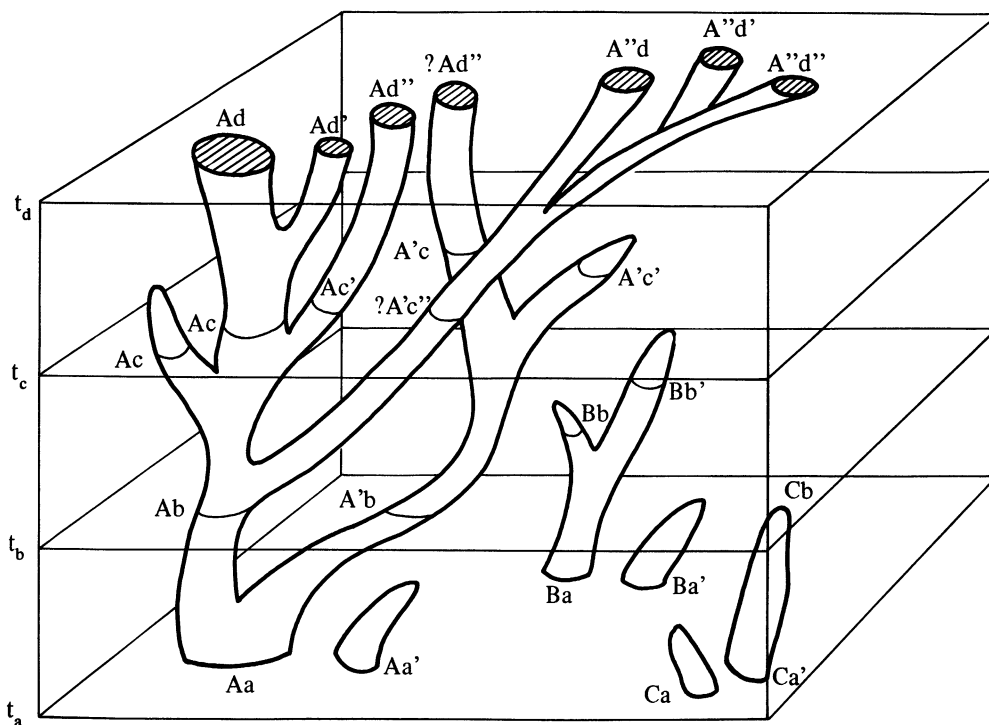


Figure 3

en deux espèces Bb et Bb', où l'on peut toujours reconnaître le genre B ; le genre C est réduit à l'espèce Cb, il est monotype ; l'espèce Aa, qui à l'époque t_a était représentée par une tache étendue, parce qu'elle comprenait une grande diversité de formes, a évolué rapidement en deux espèces, Ab et A'b, trop éloignées pour qu'on en puisse faire un seul genre. A l'époque t_c , les genres B et, C sont éteints ; de A'b sont venues deux espèces A'c et A'c' ; tandis que Ab a quatre descendants, dont trois Ac, Ac' et Ac'' se groupent naturellement en un genre A ; mais la quatrième est si proche qu'on peut préférer l'intégrer au genre A'. Une semblable confluence en un seul genre A' de deux espèces, A'c et A'c'' issues de genres distincts est-elle possible ? On pourrait répondre, si l'on avait une définition rigoureuse de la notion de genre, à partir des seules descriptions synchroniques des espèces, et que l'histoire des vivants était parfaitement connue ; en l'état présent de la science il est possible que d'après l'examen des formes de l'époque t_c , on range les deux espèces A'c et A'c'' dans un même genre, puis que, considérant les fossiles depuis l'époque t_b , on préfère rendre A'c'' au genre A. Les taxinomistes (même ceux qui tels Sokal & Sneath ironisent volontiers sur les pétitions de principes et les cercles vicieux où entraînent une foi naïve dans l'évolutionnisme : "ces deux espèces se ressemblent donc elles doivent avoir même ancêtre ; elles ont même ancêtre, donc en dépit des apparences, elles se ressemblent") sont enclins à douter qu'une forte convergence soit possible entre les espèces issues sinon de genres (at lower levels, at the germs and below, there is a possibility of some degree of overall convergence, admettent Sokal & Sneath, p. 107), du moins d'ordres différents : à la question : Does marked overall convergence ever occur ? Sokal & Sneath (1963, p. 106) répondent en évoquant la paire canisthylacine (le genre chien d'une part ; et de l'autre le loup marsupial, cf. supra) : We believe that the overall similarity of pairs of this kind is not high. "We believe", nous croyons. . . , et pas plus, parce que aucune formule sûre ne permet de chiffrer l'"overall similarity", la similarité d'ensemble. Pour la paire requin (poisson) – marsouin (mammifère) nous avons tous appris qu'il ne faut pas s'arrêter aux apparences ! Revenons à la figure 3. A l'époque t_d sont présentes sept espèces, que l'on peut ranger en deux genres A et A'' : entre Ad'' et Ad''' (celui-ci vestige du genre A' né entre les époques t_a et t_b) se produit une convergence qui appelle les mêmes commentaires que celle déjà remarquée entre A'c'' et A'c. Il est plus intéressant de noter que le genre A'', de l'époque t_d se place au dessus des genres B et C éteints entre t_b et t_c . Doit-on voir là une convergence qui nous ferait retrouver par les descendants de Aa des formes toutes semblables à celles de Ba, ce qui a été dit plus haut laisse entendre qu'il ne peut guère en être ainsi. Cette superposition approximative de A'' à B servira plutôt d'introduction à l'adaptation écologique dont nous reparlerons en commentant d'autres images. Parce que l'espace potentiel des vivants a bien plus de deux dimensions, il est très improbable que A'' et B aient même projection sur cet espace : A'' et B ont seulement en commun certaines coordonnées où l'on peut voir une adaptation générale à un milieu et à un type de vie : en ce sens (cf. Simpson, 1950, p. 326)

chauves-souris qui sont silvicoles frugivores et insectivores sont les successeurs des ptérodactyles (reptiles volants éteints). Milieu et type de vie sont d'ailleurs considérés comme des causes instrumentales majeures non seulement des convergences, mais de tout le progrès des vivants. Nous y reviendrons (figure 5). Avant d'apporter, par la figure 4, une image du continuum des vivants plus conforme à l'humble réalité de nos connaissances mettons en parallèle le poly-pier de la figure 3 et les arbres taxinomiques des figures 1 et 2.

23 Mise à part Ad'', qui offre un exemple de convergence toutes les espèces présentes à l'époque t_d sont issues de Ab ; de plus à une époque t_i intermédiaire entre t_b et t_c , les deux genres A et A'' (de l'époque t_d) ont des ancêtres Ai (entre Ab et Ac) et Ai'' (entre Ab et A'c'') appartenant à un même genre. Ainsi l'arbre taxinomique de la famille des A-idés (considérée à l'époque t_d , cf. figure 3') correspond biunivoquement à un arbre généalogique convenablement découpé dans le polypier.

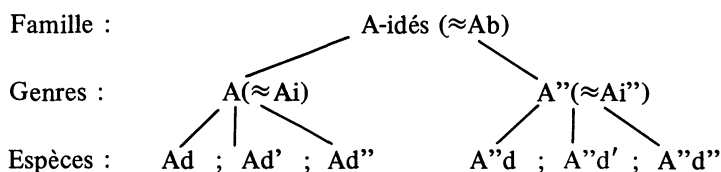


Figure 3'

Cette correspondance est suggestive, mais il n'y faut pas voir une loi simple de la nature, suivant laquelle les espèces non éteintes deviendraient genres puis familles, puis ordres... en se diversifiant dans leur descendance à une vitesse radiale constante. C'est à cette vue simpliste qu'en ont Sokal & Sneath quand ils écrivent ironiquement (1963 ; p. 18) "The advent of the theory of evolution changed the practice of systematics very little, although the professed philosophical basis of systematics was radically altered. Natural classifications were considered to be those established on the basis of monophyletic taxa." Disons en caricature que l'on fit de tous les groupements des lignées monophylétiques, i.e. descendant d'un ancêtre unique, identifié pour le genre avec une espèce de l'époque précédente pour la famille, à une espèce de l'époque antérieure etc. . . La figure 3 suffit à faire concevoir combien l'hétérogénéité de l'empire des vivants s'accommode mal d'une expansion uniforme. Il peut même arriver qu'une classification légitimement reçue contredise ce que l'on présume de la parenté des espèces ; on croit les crocodiles plus proches parents des oiseaux que des lézards ou des tortues (i.e. on croit que crocodiles et oiseaux ont des ancêtres communs dont ni lézards ni tortues ne descendent) et cependant on range crocodiles lézards et tortues dans l'ordre des amphibiens, tandis que les oiseaux forment un ordre à part (cf. Sokal & Sneath p. 226). Cette anomalie ne résulte pas d'une convergence, mais plutôt d'une divergence : la branche des oiseaux s'est éloignée du tronc des reptiles bien plus vite que les autres formes de cet ordre n'ont divergé entre elles. (cf. figure 3'').

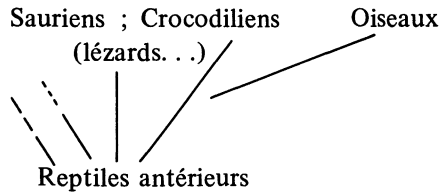


Figure 3''

24 Passons à la figure 4, qui présente selon Simpson un abrégé de ce que l'on peut savoir des origines de la classe des mammifères, et de son déploiement. Une opposition majeure apparaît d'abord entre les figures 3 et 4 — tandis que celle-là est un continuum, celle-ci présente de nombreux traits tiretés : entre les ordres présumés apparentés les intermédiaires manquent. Et Simpson (1960, p. 17) peut affirmer : "Cette absence régulière de formes de transition n'est pas restreinte aux mammifères, mais constitue un phénomène presque universel, ainsi que l'on noté depuis longtemps les paléontologistes. . . (elle) est vraie de presque tous les ordres, de toutes les classes d'animaux, tant vertébrés qu'invertébrés. A fortiori est-elle vraie des classes elles-mêmes et des phyla majeurs d'animaux ainsi que, semble-t-il des catégories correspondantes des plantes". De ce manque de transition, certains ont inféré que l'évolution, véritablement continue à l'intérieur des ordres, est entre les ordres un phénomène discontinu d'une nature inconnue. D'autre ont péremptoirement attribué au hasard la perte des fossiles que nous serions justement le plus curieux de voir. G.G. Simpson ne met pas en doute la continuité des transitions, quand ça ne serait que parce que l'on découvre sans cesse de nouveaux fossiles qui se placent sur les tirets du graphique ; (1961, p. 119) : New discoveries constantly tend to fill in gaps at all levels. For example the transition from class Reptilia to class Mammalia is becoming fairly well represented by known fossils, and the question of where to draw the arbitrary line between the classes is increasingly disputed. Mais l'éminent paléontologue n'en affirme pas moins que la fragilité des transitions étant générale requiert une explication toute autre que le hasard. Nous chercherons cette explication sur la figure 5 ; auparavant, considérons en tant qu'arbre le diagramme des mammifères.

Figure d'après Simpson (1950, p. 174). Les bandes hachurées représentent des ordres de mammifères ; comme sur la figure 3, les groupes éteints se terminent en pointe ; quand les documents fossiles sont par trop déficients, on a supprimé les hachures ; les lignes en tireté représentent des formes de transition non attestées dans les fossiles. L'axe horizontal, ou axe des temps, est gradué approximativement en époques géologiques.

Une première différence, au moins dans les conventions graphiques adoptées, entre les figures 3 et 4 est que, dans celle-ci, les ordres semblent naître non par divergence de deux branches, par dichotomie, mais plutôt comme une excroissance latérale à un tronc qui poursuit sa course rectiligne :

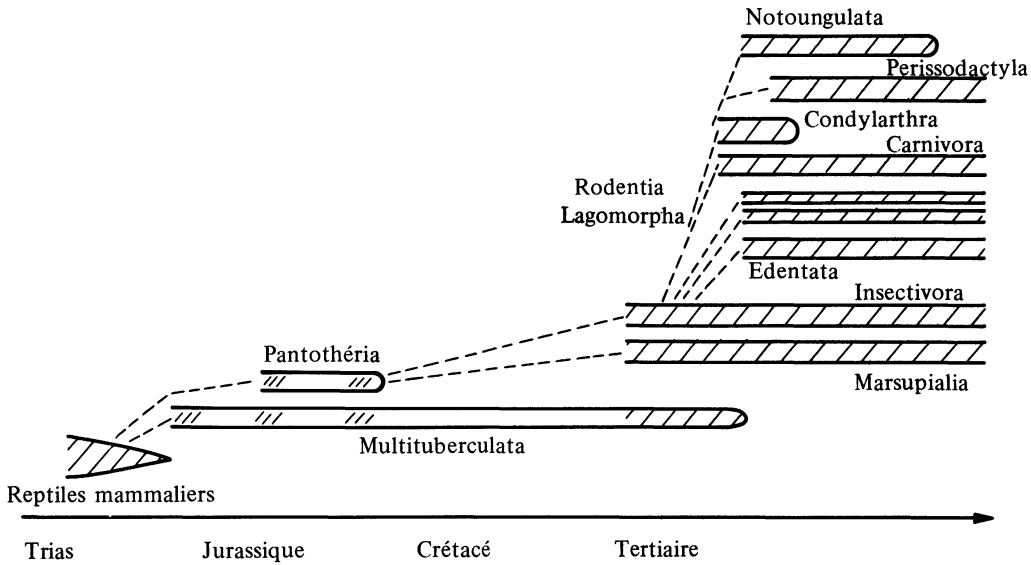


Figure 4

Figure d'après Simpson (1950, p. 174). Les bandes hachurées représentent des ordres de mammifères ; comme sur la figure 3, les groupes éteints se terminent en pointe ; quand les documents fossiles sont par trop déficients, on a supprimé les hachures ; les lignes en tireté représentent des formes de transition non attestées dans les fossiles. L'axe horizontal, ou axe des temps, est gradué approximativement en époques géologiques.

ainsi les Périssodactyles (ordre représenté actuellement par les chevaux les rhinocéros et les tapirs) s'écartent des Condylarthres (ordre éteint) qui continue un temps de se reproduire. Cette dissymétrie des bifurcations sera expliquée sur la figure 5 ; notons seulement ici qu'elle correspond à un type d'opposition pour lequel les linguistes structuralistes ont une prédilection : l'opposition entre marqué et non-marqué ; les deux termes d'une paire ne doivent généralement pas, selon ces linguistes être représentés comme $(A + a)$, $(A + a')$, (i.e. un fond commun A auquel chacun ajouterait sa note distinctive, soit a, soit a'), mais plutôt comme A, $(A + a)$ (d'une part un terme commun, non marqué, A ; d'autre part ce terme affecté d'une marque a). Ainsi en phonétique on dira que dans la paire (p, b), la consonne sourde p est le terme non-marqué ; tandis que la consonne sonore b, comporte en plus des caractères de p une marque qui est la sonorité ; la vibration des cordes vocales ; et en sémantique on dira que par rapport à bronze, airain est un terme marqué, qui a le même sens, mais apporte de surcroît une note poétique etc. . . Cette distinction n'est pas sans intérêt, mais les formalistes en abusent. . .

25 Une autre particularité que la figure 4 trop sommaire, ne révèle pas, est que beaucoup des lignes tiretées sont plutôt des faisceaux de lignes parallèles. Ainsi (Simpson 1961, p. 121), l'ordre des édentés, presque universellement reçu

dans la taxinomie depuis la fin du XVIII^e siècle jusqu'au coeur du XX^e, et toujours conservé par certains auteurs (mais scindé, selon Simpson, en trois ordres : édentés proprement dits, pangolins et tubulidentés, cf. supra n° 1) a certainement trois origines bien distinctes provenant vraisemblablement d'au moins deux ordres différents. S'agit-il là de convergence ? dans une certaine mesure, mais on doit d'abord remarquer le développement parallèle de plusieurs branches. C'est ainsi que sur la figure 4 on voit côte à côte rodentia (rats, castors...) et lagomorpha (lapins) souvent rassemblés sous le titre de rongeurs. Quant à la classe des mammifères reçue depuis Linné, Simpson affirme son origine polyphylétique (multiple) p. 121) : The class Mammalia, of virtually all classifications since Linnaeus, almost certainly arose from several different taxa within the order Therapsida, formerly always and usually now defined as part of the class Reptilia. Sokal & Sneath écrivent de même (p. 104) : It is generally agreed among paleontologists that a minimum of two groups of reptiles (and possibly four of five) independently crossed arbitrary line separating reptiles from mammals. Et c'est pour éluder la représentation délicate de ce passage, que sur la figure 4 l'ordre des monotrèmes (échidnés, ornithorhynques), mammifères ovipares, n'est pas représenté. Nous voici loin des vues simplistes illustrées par la figure 3'.

251 Par rapport à la figure 3, la figure 4 est basculée : ici l'axe des temps est horizontal. Du coup, la dimension verticale se trouve disponible pour l'espace des formes vivantes, qui se trouvent placées d'autant plus haut qu'elles naissent plus tard. Faut-il voir là une sorte d'échelles des valeurs ? Qu'ils soient ou non finalistes (convaincus que l'attrait d'une perfection subsistante gouverne le chargement des vivants...) des naturalistes parlent de progrès et considèrent que les formes les plus parfaites se trouvent parmi celles apparues le plus tard ; e.g., que les mammifères valent mieux que les reptiles. Est-il possible de définir ce mieux sans une réflexion sur l'esprit ? peut-être : un être est d'autant plus évolué qu'il est capable de traiter des informations plus complexes, c'est-à-dire, pour se borner aux apparences observables, de répondre diversement à des variations de plus en plus minimes dans des directions de plus en plus diverses. Mais n'est-ce pas là un essai de définition de l'intelligence artificielle ? Nous y reviendrons à la fin de ce numéro.

26 Considérons maintenant, s'il se peut, plus en détail la mégaévolution, c'est-à-dire les transitions majeures entre grandes classes qui n'apparaissent reliées que par des lignes ténues et discontinues des fossiles. La théorie synthétique de l'évolution, offre de ces transitions une explication que nous exposerons en commentant figures et textes extraits du grand livre : Rythmes et modalités de l'évolution. G.G. Simpson écrit (1950, p. 196) : [les notes entre crochet sont ajoutées par nous] :

“Le dessin typique impliqué est probablement le suivant : une large population est fragmentée en nombreuses petites lignées isolées. Au sein de celles-ci se produisent des différenciations inadaptives et des fixations quelconques

de mutations [, il apparaît une grande diversité de formes nullement avanta­gée dans la lutte pour la vie sur le milieu qui est le leur]. Parmi beaucoup de ces lignées inadaptatives, l'une, ou un petit nombre, sont préadaptatives, c'est-à-dire que certains de leurs caractères tendent à les ajuster à des stations écologiques accessibles tout à fait différentes de celles qu'occupaient leurs ancêtres immédiats [certaines formes nouvelles peuvent avec quelque avantage affronter un mode de vie nouveau qui s'offre à elles]. De tels groupes sont soumis à une forte pression de sélection et évoluent rapidement dans la direction d'une meilleure adaptation à leur nouvel état. [par pression de sélection, il faut entendre état du couple animal – milieu, dans lequel des changements mineurs possibles de l'animal peuvent considérablement l'avantager en son milieu ; pour user des termes mathématiques, disons que la fonction $f(A, M)$ qui exprime la prospérité de l'animal A dans le milieu M a une forte dérivée partielle par rapport à A !] Les très rares lignées qui réalisent avec succès cette parfaite adaptation deviennent alors abondantes et se répandent largement, se différenciant en même temps et se spécialisant à des niveaux taxinomiques inférieurs, au sein de la vaste zone écologique nouvelle”.

“Une petite taille individuelle, sans être un facteur principal, contribue effectivement tant à la rapidité de l'évolution qu'à la pauvreté des découvertes des fossiles. L'image paléontologique de larges populations ancestrales se divisent en nombreux petits groupes, qui habituellement s'éteignent, mais quelquefois évoluent rapidement en des types radicalement nouveaux, est également l'image génétique de la situation qui paraît la plus favorable à la production de types nouveaux de cette sorte”. (1950, pp. 193-194).

Dans ces textes fort denses, nous distinguerons trois thèses principales.

1/ L'ensemble des vivants est comme une matière plastique qui se moule dans les diverses stations écologiques qui s'offrent à elle, tout ce qui vit et n'est pas adapté à la forme du moule étant détruit : c'est le principe de sélection par le milieu et le mode de vie.

2/ Cette matière plastique ne peut être comprise que par une sorte de mécanique statistique : l'objet qui évolue ce n'est pas tant l'individu que le groupe, d'autant moins stable qu'il est plus petit. Cette dernière thèse, que Simpson développe beaucoup, nous paraît justifier le titre de théorie synthétique ; ce dernier mot étant entendu en son sens étymologique, d'élaboration par confrontation, mise en commun.

3/ Pour garder l'image de la matière plastique, la mobilité des molécules (i.e. l'aptitude des individus à changer de forme et à transmettre ces changements) provient des mutations, changements fortuits dans la structure des germes d'où sont issus les descendants.

27 La figure 5, qui selon Simpson reproduit schématiquement l'évolution des ongulés sud-américains, illustre bien la première thèse : la coulée de formes d'abord fragiles dans une zone disponible, parce que proche et aussi inoccupée (non disputée par des concurrents bien adaptés cf. Simpson

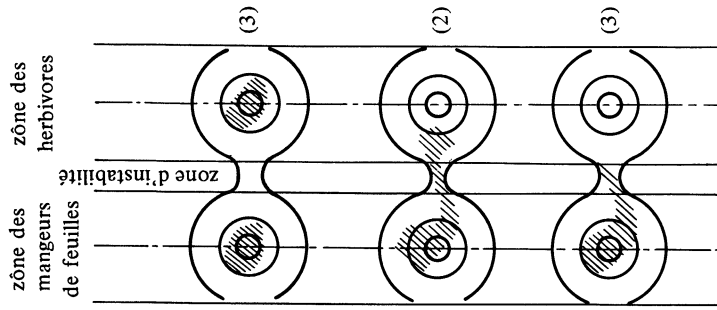


Figure 5'

D'après Simpson 1950, p. 320 ; on distingue :
 (1) Phase inadaptive ; (2) Phase préadaptive ;
 (3) Phase adaptative.

Les lignes sinueuses sont des courbes de niveau de la fonction de prospérité : deux collines, correspondant à deux modes de vie, sont séparées par un col. Les vivants sont figurés en grisé.

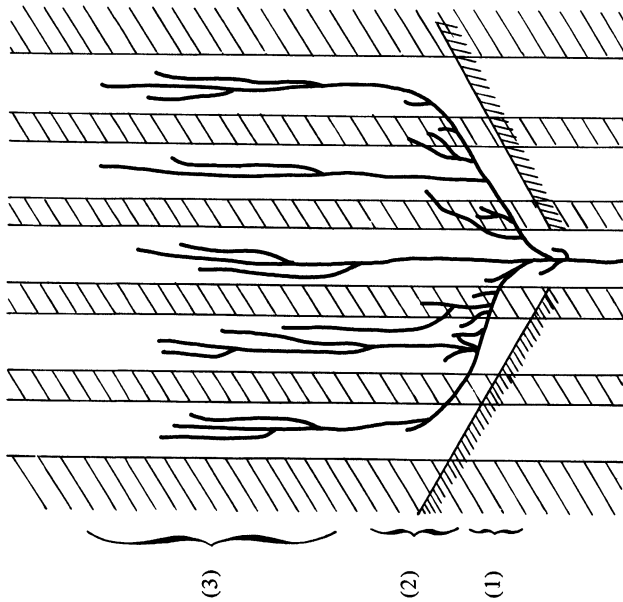


Figure 5

D'après Simpson 1950, p. 327 ; on distingue :
 (1) Ouverture de nouvelles zones d'adaptation ;
 (2) Evolution explosive, avec grande variabilité ;
 (3) Evolution phylétique normale lente et continue.

Les zones laissées en blanc sont celles les plus favorables à la vie. Les lignées animales sont figurées par des traits sinueux, qui s'élèvent dans le temps.

1950, p. 325). La figure 5' présente de même une phase de l'histoire des équidés : l'apparition des herbivores (toujours vivants) à partir de mangeurs de feuilles. Pour les ancêtres des chevaux, la fonction $f(A, M)$ (cf. dessus : prospérité de l'animal A dans le milieu M) offrait deux sommets l'un (A, M) correspondant à la vie M de mangeurs de feuilles, l'autre (A', M') à la vie herbivore M' , Simpson suppose que M' était inoccupé, et que la variation de A à A' affectait principalement la dentition l'herbe étant une nourriture beaucoup plus abrasive que les feuilles. . . Sur une population à mi-chemin entre A et A' (évolution inutile, voire nuisible, inadaptative) commença à s'exercer une pression sélective (par l'avantage qu'il y avait à compléter son alimentation par de l'herbe) : s'ensuivit une phase préadaptive qui aboutit finalement à l'équilibre (ou phase adaptative, lente évolution d'espèces bien adaptées à un milieu. . .)

A la deuxième thèse s'harmonise la conception, si intéressante pour nous, que Simpson (1961, p. 65) propose de l'espèce : *The fundamental unit of evolution is the species. That category cannot be naturally defined in terms of static pattern or morphology but only in terms of dynamic, evolutionary, genetical concepts and relationships among and between populations. . . Taxonomic studies are always statistical in nature. The true object of enquiry, the population in nature, can rarely be observed directly and entire. . .*

Et par statistique, il ne convient pas seulement d'entendre, comme le fait explicitement Simpson, méthode d'observation par échantillonnage, mais mode d'être de l'espèce qui en elle-même n'est jamais qu'un échantillon, (en équilibre statistique parfois très instable) des diverses formes possibles. Cette conception de l'espèce, comme une distribution de masses sur un espace continu, est manifestement présente à l'esprit de Simpson quand, songeant aux apparences multimodales que peut revêtir un échantillon, il écrit (1950, p. 175) : "au niveau des genres et des espèces, certaines absences, apparemment régulières, de types de transition, sont clairement des artifices taxinomiques : les divisions artificielles entre unités taxinomiques sont, pour des raisons pratiques, placées aux endroits où existent des lacunes fortuites. "(ces lacunes fortuites, Simpson les oppose aux lacunes systématiques, qui séparent les grandes unités taxinomiques ; cf. figure 4).

A la définition par l'équilibre statistique, s'oppose la définition par un système clos de propriétés. Simpson que l'univers (codé en un rigide système clos de qualités binaires) des positivistes logiques n'attire nullement, déplore que (Simpson 1961, p. 24) : "Some present-day taxonomists advocate what is essentially a return to scholastic principles"; et ailleurs (p. 22) il parle de théoriciens : "not. . . fully successful in getting away from pre-evolutionary typological definitions." A tout ceci je serais honoré de souscrire pleinement, n'était le couplet contre la scholastique, que Simpson ne connaît (il le dit explicitement) que par oui-dire. . . A la fin de ce numéro nous reprendrons le débat philosophique, tandis qu'au n° 3 nous retrouverons la conception explicite de l'équilibre statistique brillamment défendue par M. Guinochet. Auparavant, il convient de revenir à la thèse 3.

28 Sans nous aventurer dans la génétique, rappelons que l'on considère aujourd'hui que la forme d'un vivant est codée par des macromolécules d'acides nucléiques. Les macromolécules, porteuses de l'hérédité, constituent le patrimoine commun à tous les membres d'une population interféconde : c'est par leurs associations (mariages !) que naissent les individus plus ou moins bien adaptés à survivre et puis à se reproduire. Ces macromolécules sont certainement susceptibles de modifications aléatoires ou mutations, e.g. sous l'action de rayonnement, notons ici que la mutation affecte un sujet isolé, avant de se répandre par la descendance de celui-ci ; la fixation, au sein de l'espèce, du caractère correspondant, dépend entre autres facteurs de la robustesse que confère ce caractère, et, souvent, de la fréquence des mariages entre individus apparentés qui en sont porteurs, c'est notamment pour cette raison que les petites populations sont génétiquement les moins stables, évoluent le plus rapidement : nous revoici devant un phénomène de mécanique statistique). Mais n'y a-t-il pas aussi des modifications systématiques, provoquées par le mode de vie même du sujet porteur ? l'apprentissage dont tout sujet vivant est tant soit peu susceptible affecte-t-il seulement sa mémoire, son corps (soma), ou bien les caractères acquis au cours de la vie se retrouvent-ils transmissibles par germes (gonnes) aux descendants. Simpson répond résolument non ; et avec lui répondent non les savants anglo-saxons héritiers de Darwin. Mais l'école française, attachée aux leçons de Lamarck n'est pas si catégorique : R. Lavocat, (citant P. Grassé et aussi E. Wolf) le rappelait récemment (1965). En ne soulignant pas qu'elle a mis singulièrement en lumière la thèse 2, R. Lavocat ne nous semble pas faire pleine justice à la théorie synthétique : mais sa critique de la thèse 3 nous paraît porter. Que des mutations au hasard, suffisent à la lente dérive des espèces adaptées, c'est quasi un fait de laboratoire (phase 3 de la figure 5). Mais d'une part le mouvement continu de l'évolution d'une lignée n'a jamais été observé au laboratoire entre deux formes qui différencient assez entre elles pour ne plus appartenir à la même espèce ; d'autre part, on voit mal comment des mutations élémentaires causeraient la naissance de nouveaux organes complexes sans lesquels les populations en évolution inadaptative, (phase 1 de la figure 5') ne parviendront même pas au seuil où commence l'évolution préadaptative (phase 2 de la figure 5') ; on doit postuler que sans pression sélective, une longue suite de modifications élémentaires s'est produite et imposée conduisant vers un terme avantageux non pas à taton mais sans même le moindre fil conducteur ; aucun calcul précis de probabilité n'est possible, mais on doute. . . Qu'il y ait ou non proprement hérité de caractères acquis, l'apprentissage collectif d'un certain mode de vie devrait au moins avoir précédé sa fixation génétique. . .

29 La méditation de la vie nous fait voir, à la fois les aléas d'une histoire, la rigueur d'un programme et le sens d'une destinée. Aléas dans ce continuum des formes tronçonné en espèces par les cataclysmes géologiques, et dont visiblement toutes les possibilités sont loin d'être actuellement réalisées (que d'animaux et de plantes disparues qui eussent pu survivre, que d'autres qui n'aient

même jamais apparu). Certitude dans les programmes algébriques que codent les macromolécules d'acides nucléiques, et dont les mutations font comme d'un kaléidoscope surgir tant de combinaisons. Sens, dans cet édifice combien complexe et fragile de la vie, qui pourtant s'est élevé, en dépit des probabilités infinies que le hasard semble offrir à l'algèbre d'en réussir seule le calcul. . .

Les évolutionnistes d'hier avaient dans l'orientation irréversible du progrès une confiance qui refusait toute critique. J. Piaget (1968 p. 44) note qu'au contraire "on a parfois pu soutenir en ces dernières années que l'évolution entière était prédéterminée par une combinatoire fondée sur les composantes de l'ADN [dont sont faites les macromolécules support du programme génétique, J.P. B.] : ce [qui] serait le triomphe d'un structuralisme préformé sur l'évolutionnisme même".

La simple foi de nos pères voyait ordinairement dans les merveilles de la vie l'effet immédiat de l'acte créateur que rapporte la Genèse.

Saint Augustin cependant, scrutateur pieux mais éveillé des Livres Saints, remarque qu'on y parle de jour bien avant la création du soleil. Il ne peut donc s'agir pour lui de l'apparition immédiate, en des jours semblables aux nôtres, de créatures achevées. Saint Augustin, dont la docte méditation précède la marche des sciences, voit dans l'œuvre des six jours la révélation majestueuse du plan de la création, le départ ordonné d'une course, l'ensemencement des champs dont le temps seul révélerait la fécondité "Si nous voyons maintenant toutes les choses se mouvoir dans le temps pour accomplir ce qui convient à leur genre, c'est qu'elles le tiennent de ces formes naturelles que, telles des semences, Dieu répandit dans l'acte de créer quand (Psaume 32) il dit et elles furent faites, il commanda et elles furent créées. Car c'est ainsi qu'il fit les choses à venir il ne fit pas dans le temps des choses temporelles, mais il leur donna que par lui faites elles parcourussent le temps. (Patrologie Lat. T 34 col. 318 : . . . "ut hoc quod nunc videmus temporalibus intervallis ea moveri ad peragenda quae suo cuique generi competunt, ex illis insitis rationibus veniat, quas tanquam seminaliter sparsit Deus in ictu condendi, cum "dixit, et facta sunt, mandavit, et creata sunt "(Psal. 32, 9) ;" . . .col 320 ; "Sic enim fecit quae futura essent, ut non temporaliter faceret temporalia sed ab eo facta current tempora.")

Selon Augustin on peut considérer les créatures à trois niveaux distincts : dans la sagesse immuable du Verbe de Dieu, dans l'ensemencement de l'œuvre des six jours, dans le développement naturel des choses qui, soutenues par le Créateur, naissent à leur heure, telles que nous les voyons. Le premier niveau est celui des premiers versets de l'Évangile selon Saint-Jean ; le second correspond au chapitre 10 de la Genèse ; le troisième, au récit moins solennel de l'histoire du monde qui commence au chapitre 20 de la Genèse (cf. e.g. ibid col 331, 346. . .)

Le grand africain connaissait le prix du temps ; il avait la vision de la pureté mathématique des structures et de leur force séminale ; il ne doutait pas que ce qui nous est déployé en histoires et en formules ne fût éternellement renfermé comme en un point dans la simplicité du Dieu tout puissant.

Et peut-être n'est-ce pas une rencontre fortuite que la génétique soit née des travaux d'un moine augustin : Gregor Mendel.

3. LA SOCIETE VEGETALE

30 Nous l'avons dit plus haut (11) l'ordre profond du monde végétal échappe plus encore au profane que celui du monde animal. Ici, mises à part quelques convergences (poisson-baleine) dont il est aisé de se garder, on reconnaît du moins l'embranchement des vertébrés et ses quatre classes d'après des critères morphologico-biologiques simples. Là, au contraire, la classe des plantes ligneuses (des arbres...) qui s'imposerait suivant de tels critères, ne correspond à rien dans la systématique : une même famille peut contenir à la fois des plantes herbacées des arbustes et des arbres. La cause profonde de cette complexité du règne végétal nous paraît être la suivante : bien qu'inférieur (cf. 251...) à l'animal le végétal a une dimension de plus que lui : la dimension sociale. Certes l'animal est lui aussi une collectivité de cellules d'organes etc... mais, du fait même de la circulation combien plus intense des informations, les parties sont totalement subordonnées au tout : et le nombre des organes majeurs, sinon celui des cellules, est fixé. Comparé à l'animal, un arbre, couvert de fleurs qui sont autant d'appareils reproducteurs indépendants, semble une variété, dont l'organisation assez lâche est souvent plus visible que ne le sont les caractères de ses membres. De cet aspect social de l'individu végétal, bornons-nous à signaler ici deux aspects.

31 M. Guinochet écrit (1955, p. 25). "... aussi bien en morphologie et Anatomie que dans tous les autres domaines de la Biologie végétale il ne doit pas y avoir de cas normaux et anormaux : On ne doit envisager que des cas plus probables permis en ensemble de cas possibles. Ce qui n'est pas la même chose." Transposons cette règle pour l'appliquer au règne animal : Il reste toujours vrai que les dimensions et autres paramètres de l'individu sont dispersés autour de valeurs moyennes ; mais du fait de la rigoureuse interdépendance des parties, les proportions à garder entre les variables sont si étroitement délimitées, que de plus d'un point de vue, c'est presque "la même chose" que si elles étaient invariables.

32 Pour l'individu animal, la mort entraîne la disparition de son programme structurel dans la mesure où celui-ci n'est jamais exactement transmis à aucun de ses descendants. Pour l'individu végétal, considéré comme une société particulière dont tous les membres sont régis par le même programme, il en va autrement : par le bouturage et le marcottage et, dans les jardins par

la greffe, le capital structurel d'un individu peut être diffusé indéfiniment somatiquement (par le corps, sans genres) identique à lui-même. Buffon qui sans disposer de puissants moyens d'observations avait un sens profond de la génétique, de l'évolution des espèces écrit à ce propos dans les époques de la nature (7^e époque, citées d'après les pages choisies, éd. Larousse, p. 99) : "... les pépins ou noyaux de ces excellents fruits (reconnus, nous dirions sélectionnés, par les horticulteurs) ne produisent comme les autres, que de simples sauvageons, et par conséquent ils ne forment pas des espèces qui en soient essentiellement différentes ; mais, au moyen de la greffe, l'homme a pour ainsi dire des espèces secondaires, qu'il peut propager et multiplier à son gré. Le bouton ou la petite branche qu'il joint au sauvageon renferme cette qualité individuelle qui ne peut se transmettre par la graine. . ." et elle se développe sur le sauvageon qui "n'est pas une mère mais une simple nourrice".

33 Société en lui-même, l'individu végétal ne vit sur le sol qu'en association intime avec d'autres plantes, et aussi, dans une certaine mesure avec la faune, particulièrement les microorganismes. Cette symbiose intime amène à définir la notion d'individu d'association, notion qui mérite particulièrement notre attention parce que l'écologie végétale (étude des associations, sur le terrain), apporte à la statistique non seulement des données très riches, et des problèmes déjà bien posés, mais, même, des méthodes rigoureuses (tant pour le calcul d'indices de similarités, que pour les algorithmes de classification).

Empruntons à M. Guinochet, (1955 p. 63) la définition de l'individu d'association : ... "Définissons dans la nature, par exemple dans une pelouse, une surface de 1 m² prise au hasard, et notons toutes les espèces que l'on y observe. Agrandissons cette surface à 2 m². Notre liste s'allonge de quelques espèces, et ainsi de suite. Construisons un graphique, sur lequel nous portons en abscisse les surfaces, en ordonnées les nombres d'espèces correspondants. Nous obtenons une courbe qui, après une ascension plus ou moins rapide, devient presque parallèle à l'axe des abscisses. Puis si nous continuons à agrandir la surface étudiée, la courbe redeviendra plus ou moins rapidement et plus ou moins nettement ascendante. La surface correspondant à la première inflexion de la courbe, [nous dirions plutôt : au début du palier, J.P. B.], est l'aire *minimum* nécessaire pour que l'on ait des chances de trouver à peu près toutes les espèces de l'"individu d'association" étudié ; au contraire la surface correspondant à la deuxième inflexion de la courbe [fin du pallier] est l'aire maximum que l'on ne peut dépasser sans noter des espèces étrangères à l'individu d'association considéré. Entre ces deux limites, on pourra prendre au hasard, autant de fois qu'on le voudra, les surfaces égales ou légèrement supérieures à l'aire minimum avec la certitude d'y noter, aux fluctuations aléatoires près, le même nombre d'espèces qualitativement les mêmes : on a ainsi défini une surface que nous qualifierons de *floristiquement homogène*. Cette notion n'a rien à voir avec celle d'homogénéité physiologique conférée, par exemple, par la dominance d'une espèce. . . : une espèce peut très bien dominer sur plusieurs surfaces floristiquement homogènes, contiguës ou non, mais distinctes et représentatives de groupements différents."

Comme le remarque aussitôt M. Guinochet cette définition laisserait fort dépourvu quiconque prétendrait, sans une connaissance intuitive du monde végétal, délimiter des aires où effectuer les relevés. Dans l'avenir, la puissance des moyens de calcul électronique permettra peut-être de traiter par un algorithme l'inventaire complet d'une aire partagée entre de nombreuses associations. Pour l'heure les données que le statisticien reçoit du phytosociologue sont des tableaux rectangulaires, dont chaque ligne représente un individu d'association, chaque colonne une espèce végétale, une case contenant soit une simple indication de présence ou d'absence soit un nombre entier ou un coefficient d'abondance.

Les tableaux peuvent comporter, de plus, des colonnes relatives au sol proprement dit : acidité, teneur en divers minéraux, pente et exposition etc. Il convient d'appeler écologiques ces tableaux mixtes et coenologiques ceux qui ne concernent que les plantes ; toutefois le terme d'écologie s'emploie souvent pour tous les relevés de l'un ou l'autre type. Parfois on rassemblera de nombreux relevés de présence absence, relatifs à de petites aires choisies aléatoirement au sein d'une même station ; afin de déterminer les fréquences (et des fréquences conjointes pour les couples, triples d'espèces etc). Dans la présente leçon, qui vise exclusivement à familiariser le statisticien avec les sens que revêtent dans les sciences de la nature les notions taxinomiques, nous ne donnerons pas d'exemple d'analyse de tableaux de relevés floristiques. Disons seulement que la recherche des structures que nos algorithmes retrouvent dans ces tableaux témoigne sans doute beaucoup plus en faveur de l'intuition du naturaliste que de celle du géomètre.

34 Puisque l'individu d'association est l'analogue de l'individu, de l'être vivant unique, animal ou végétal, il convient de définir l'association, qui sera l'analogue de l'espèce. Si l'on recommence ailleurs dans la nature, les observations que M. Guinochet nous invitait tout à l'heure à faire dans une pelouse déterminée on trouve d'autres individus d'association conduisant à des relevés qui sans coïncider exactement avec le premier obtenu (pareille coïncidence est hautement improbable) pourront lui ressembler beaucoup. C'est d'après ces ressemblances (tout autres que des ressemblances de faciès cf. Guinochet supra) que l'on définit des classes appelées associations, dont la définition pourra être un relevé type, liste d'espèces végétales caractéristiques (pour ne rien dire des compagnes – le terme est technique – le plus communément mêlées aux espèces caractéristiques) dont la plupart, (mais non toutes !) devront être présentes dans un individu d'association pour que celui-ci relève de l'association considérée. On le voit, la définition de l'association ne peut être que statistique (cf. supra 27).

A quelle réalité naturelle correspond l'association ? A un équilibre physicochimique, voire microclimatique, auquel participent toutes les espèces, qui sur la base offerte par les minéraux constituent elles-mêmes le sol dont elles vivent : on pourrait, ici encore, citer une page entière de M. Guinochet (1955,

p. 92). Nous ne ferons qu'évoquer l'association : *Thlaspeion rotundifolii* s'installant à l'étage alpin des Alpes centrales sur une surface d'éboulis nouvellement constituée : le sol s'acidifie peu à peu ; une nouvelle association se substitue à la première qui a elle-même détruit les conditions qui lui étaient favorables ; puis vient l'association *Caricetum curvulae* qui, elle, subsiste indéfiniment (sauf cataclysme : avalanche ou rouleau compresseur. . .) et est pour cette raison dite association climax (sommet) du lieu. On conçoit d'après cet exemple, que les connaissances écologiques soient indispensables à l'agronome qui entend préserver les sols, reboiser etc. . . (cf. Guinochet, 1955 ; Ch. XI)

35 Avant de donner les rudiments du latin des écologistes, plus riche que celui des autres naturalistes en ce qu'il use de déclinaisons. . . , suggérons une comparaison avec l'écologie animale. Notre collègue Ph. Dreux nous a fourni les éléments d'un ample tableau de relevés dont les lignes sont des terrains alpins ; et les colonnes, des espèces d'orthoptères sauterelles. . .). De ce tableau on a pu extraire une typologie à la fois des terrains et des orthoptères : mais on ne peut parler d'association ; chaque terrain a seulement son climat propre, plus ou moins propice aux divers orthoptères ; ceux-ci ne constituent pas, comme les plantes, le sol où ils vivent. Cependant faune et flore ensemble peuvent définir des associations climax. . .

36 Reste à fixer la terminologie de l'écologie végétale. La hiérarchie taxinomique des associations est construite à l'image de la hiérarchie linéenne. Elle est seulement plus simple, ne comprenant que quatre niveaux principaux qui sont :

association ; alliance ; ordre ; classe.

Une association est désignée d'après le non latin du genre d'une de ses espèces caractéristiques principales. Exemple (Guinochet 1955, p. 24) : *Thlaspietum rotundifolii* est une association d'éboulis calcaire de l'étage alpin, chez laquelle l'espèce *Thlaspi rotundifolium* est à peu près constamment présente ; on ajoute donc au nom de genre *Thlaspi* le suffixe *-etum*, puis on met au génitif (cas du complément) le nom d'espèce : C'est comme si pour désigner un lieu où il y a des chênes-lièges on disait une chesnaie de liège, au lieu d'une chesnaie de chênes liège. Parfois pour plus de précision on doit ajouter le nom d'une deuxième espèce caractéristique de l'association : on met alors à l'ablatif de nom dérivé du genre de cette espèce par le suffixe *-etum* : exemple (Guinochet 1955, p. 86) : *Berardietobrassiatum repandae*. Pour reprendre notre exemple c'est comme si l'on disait en français : une chesnaie de liège en hêtraie. . .

Les sous-associations (analogues en écologie des sous-espèces de la hiérarchie linéenne) sont désignées par le nom d'association suivi d'un adjectif formé en ajoutant à un nom de genre le suffixe *etosum* : ex : *Caricetum curvulae Elynetosum*. Disons : Chesnaie de liège hêtrayeuse.

Les associations sont groupées en alliances. Une alliance est, comme une association, caractérisée par des espèces. Les noms d'alliances se forment comme les noms d'association mais avec le suffixe (grec !) -ion ; ex : Fagion Silvaticae.

Les ordres et, au-dessus les classes, sont nommés de même avec pour suffixes respectifs – etalia et – etea ; ex : Fagitalia, Querceto-Fagetea. . . Cette terminologie, agréable curiosité linguistique, mérite l'attention du statisticien qu'intéressent les données écologiques. . .

37 Notons enfin que d'après les différences dans l'inventaire des espèces végétales présentes dans des régions assez vastes (i.e. de la flore), on est amené à partager le globe en cinq empires floraux eux-mêmes subdivisés en régions, domaines, secteurs, puis sous-secteurs. Ces notions sont à distinguer de celles d'association, alliance etc quand ça ne serait que par leur statut logique différent : une association est comme un modèle idéal auquel se conforment plus ou moins les individus d'association ; un secteur est telle portion du globe avec, sa flore issue du hasard de transports de germes, de destruction massive par glaciation de lentes adaptations qui ont abouti à des types endémiques dont on ne peut trouver ailleurs que des parallèles approchés. Mais, ici encore, il faut avouer que si les notions sont bien distinctes, l'intelligence des faits concrets n'est donnée qu'au spécialiste de talent.

BIBLIOGRAPHIE

- Aurelius Augustinus – De generi ad litteram libri XII, commentaire littéral de la genèse en douze parties ; e.g. in : Patrologie Latine, Tome 34.
- P. Grassé : Traité de zoologie – Masson – Paris – ouvrage monumental dont parution se poursuit encore, et qui doit couvrir l'ensemble du règne animal.
- M. Guinochet – Logique et dynamique du peuplement végétal ; Masson, Paris, 1955.
- H. Kvass et F. Petter – Les mammifères du monde entier ; id. les oiseaux, les poissons, les reptiles. Fernand Nathan, Paris ; ouvrage modeste, mais agréablement illustré et disposé en conformité avec les conceptions taxinomiques récentes, qui fournit en quatre tomes un panorama de l'embranchement des vertébrés. Nous lui avons emprunté quelques croquis.
- R. Lavocat – Evolution biologique et information ; in : Information and Prediction in Science, edited by S. Dockse and P. Lernaes ; Academic Press, N.-Y. London, 1965.

- J. Piaget – Le structuralisme ; collection Que sais-je ? P.U.F., Paris 1968.
- G.G. Simpson – Rythme et modalités de l'évolution ; Albin Michel, Paris 1950 ; traduction, par P. de Saint-Seine, de l'édition de 1944 de l'ouvrage : Tempo and mode in evolution.
- G.G. Simpson – Principles of animal taxonomy ; Columbia Univ. Press, N.-Y. London ; 1961.
- R.R. Sokal & P.H.A. Sneath – Principles of numerical taxonomy ; W.H. Freeman & C_o ; N.-Y. & London ; 1963.
- L.S.M. 1968

INDICE

Cet indice ne prétend nullement être un lexique de la taxinomie : nous espérons seulement qu'il permettra au lecteur statisticien, submergé, comme nous le fûmes d'abord nous-mêmes, par l'abondance des termes techniques, de retrouver dans la leçon des paragraphes qui se rapportent à chaque notion ; (et notamment les numéros soulignés qui contiennent les rudiments d'une définition, un développement particulier. . .)

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| acides nucléiques 28, 29 | campagne 34 |
| adaptation 22 – 26 | caricetum curvulae 34 |
| adaptative 27 – f5,5' – 28 | caractère acquis 28 |
| préadaptative 26 – 27 – f 5,5' – 28 | carnivora 11 – fig 4 – 15 |
| inadaptative 26 – 27 – f 5,5' – 28 | cheloniens f1 – 12 |
| alliance 36 | classe 11 – f1 – 14 – 30 – 36 |
| amphibiens 19 – 14 – f1 | coenologique 33 |
| anas 16 – f2 | climax (association-) 34 – 35 |
| anatidés 16 – f2 | cohorte 14 |
| anser 16 – f2 | compagne 34 |
| anserinés 16 – f2 | condylarthres fig. 4 – 24 |
| anseriformes 16 – f2 | confluence 22 |
| apprentissage 28 | convergence 22 |
| association 33 – 34 – 36 | crocodiliens 15 |
| association-climax 34 – 35 | Darwin (-isme) 28 |
| athoptères 35 | dermoptère 12 |
| batraciens 14 | diachronie (-ique) 21 – 22 |
| bouturage 32 | domaine 37 |
| Buffon 32 | échantillon 27 |
| canidés 14 | échidnés f1 – 16 – 25 |

idés 16
 iformes 16
 écologie (-ique) 0 – 22 – 26
 végétale 33 – 34
 animale 35
 edentata f1 – 13 – f4 – 25
 embranchement 11 – 14 – f1
 empire 37
 endémique 37
 ensemble potentiel 14
 équidés 27 – f5'
 equidné f1 – 16 – 27
 équilibre statistique 27
 espace potentiel 20 – 21 – f3 – 22
 espèce f1 – 14 – 16 – f3 – 22 – 23 –
 26 – 27 – 28 – 33 –
 – etalia, – etea 36
 – etum ; eto, – etosum 36
 évolution, mégaévolution 26
 famille f1 – 14 – 16 – f3,3' – 30
 félidés, felis 16 – f2
 finaliste 251
 flore 37
 floristiquement homogène 33
 forme 16
 genèse 29
 génétique 2 – 27 – 28 – 32
 genre f1 – 13 – 1 – f3 – 22 – 23 –
 27
 germes 28 – 32
 greffe 32
 hiérarchie indicée 15
 hiérarchie stratifiée 15
 - idés 16 – 23
 - iformes 16
 inadaptative 26 – 27 – f5,5' – 28
 individu 34
 insectivora f4
 intelligence artificielle 251
 - ion 36
 lagomorpha f4 – 25
 lamarkisme 28
 Linné 0 – 10
 lignée 28
 marqué, non-marqué 24
 marsupial 11 – 12 – f4
 mammifère 24 – 25 – 251
 mégaevolution 26
 milieu 26 – 27
 monophylétique 23
 monotrème 12 – f1 – 25
 monotype 13 – 14 – 22
 moyenne 31
 multimodal 27
 multituberculata f4
 mutation 26 – 28 – 29
 notunpulata f4
 nucléïques (acides) 28 – 29
 ongulés 27 – f5
 opossum 11
 ordre f1 – 11 – 13 – 16 – 22 – 36
 ornithorhynques 12 – f1
 orycterope (-pus, podidés) 13 – 14 –
 f1
 orthoptères 35
 pangolins 25
 pantoheria
 parallèle 25
 perissodactyles (-ia) 14 – f4
 phatanger 12
 phénotypie (-ique) 0 – 2
 phylogénie 11 – 2
 phylum 11
 plastique 26
 polypier 21 – f3
 polyphletique 25
 préadaptative 26 – 27 – f 5'5 – 28
 pression de sélection 26
 ptérodactyles 22
 redifferencier 26
 région 37
 règne 11 – 14 – f1
 relevés 33 – 34
 reptiles f4 – 14 – 251
 rodentia f4
 rongeurs 25
 sauvageon 32
 secteur 37

sélection 26
social 30
société 33
sous-classe 14
sous-embranchement 14
sous-espèce 14
sous-famille 14
sous-genre 14
sous-ordre 14
sous-secteur 37
sur, super-classe 14
statistique 27
structuralistes (isme) 24 – 29
synchronie (-ique) 21 – 22
synthétique (théorie) 26 – 28
terminologie 16 – 36
thlaspeion rotundifolii 34
thlaspietum 36
thlaspi rotundifolium 36
thylacine 12
transition 24
tribu 14
tubulidentés (-dentata) 13 – 14 – fl – 25
Wombatus ursinus 16