

COLLÈGE DE FRANCE

**CHAIRE DE BIOLOGIE HISTORIQUE
ET ÉVOLUTIONNISME**

LEÇON INAUGURALE

faite le Lundi 6 mai 1996

PAR

M. ARMAND DE RICQLÈS

Professeur

« Heureuse flamme du Naturaliste... j'ose croire qu'elle brûle encore en moi et c'est par elle... que je ne me sentirais pas trop indigné de la confiance que vous m'avez témoignée en me donnant, ce soir, la parole ».

C'est par ces mots, **Monsieur l'Administrateur**, que Jean Rostand concluait son adresse à la Société Zoologique de France il y a plus de trente ans. Permettez-moi de les faire miens aujourd'hui, au moment de débiter mon enseignement dans votre Maison.

Mes chers collègues,

C'est en effet à un simple naturaliste que vous avez fait l'honneur de se joindre à vous, au sein de cet Établissement dont le renom et le prestige produisent chez celui qui y accède une fierté légitime, mêlée d'humilité et même de quelque sainte terreur, à la pensée des immenses personnages qui s'y sont succédé. Mais n'y a-t-il pas un certain paradoxe, de votre part, en cette extrême fin du vingtième siècle, à appeler ainsi parmi vous quelqu'un se réclamant du titre de naturaliste plutôt que de biologiste ? Un des plus puissants décideurs de la Biologie française ne définissait-il pas, il y a peu, l'histoire naturelle comme une « biologie dépassée » ? Se pourrait-il donc que le Collège de France qui s'est signalé depuis ses origines – c'était et cela demeure sa vocation – par le caractère éminemment original et novateur de son enseignement, fasse place à une orientation intellectuelle qui pourrait être soupçonnée de passéisme ou de conservatisme, voire même apparaître comme franchement rétrograde ?

Cela ne pouvait être et n'était pas votre intention en créant la **Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme** et, vous le savez, ce n'était pas et ne pouvait être davantage la mienne en sollicitant l'honneur d'en occuper la charge. C'est qu'à bien des égards le domaine spécifique de l'Histoire naturelle s'est renouvelé davantage au cours des trente dernières années qu'il ne l'avait fait depuis Linné ou même depuis Darwin. La nouvelle Histoire naturelle requiert un enseignement nouveau. Mais, encore une fois, Histoire naturelle ou Biologie ? Qu'y a-t-il de pertinent, aujourd'hui, dans le désir d'analyser une distinction qui, selon beaucoup, n'a plus lieu d'être ? La question demeure capitale, particulièrement dans notre pays où, pour des raisons historiques, institutionnelles et sociologiques spécifiques, elle recouvre, plus que dans d'autres nations, des incompréhensions et, disons-le, un contentieux latent dont je voudrais proposer une brève analyse, car il est des malentendus qu'il faut savoir surmonter.

Mais avant d'aborder cet aspect de mon exposé, je voudrais vous dire, Monsieur l'Administrateur, mes chers collègues, combien votre confiance m'honore et combien elle m'oblige à tirer le meilleur de moi-même pour me hisser, s'il se peut, à la hauteur de la tâche que vous m'avez confiée. Je voudrais remercier de tout cœur ceux d'entre vous, et d'abord mon présentateur et ami Yves Coppens, qui ont soutenu mon projet avec chaleur et conviction et n'ont pas ménagé leurs conseils et encouragements. Je voudrais vous dire, mes chers collègues, combien j'ai été sensible, lors de mes visites, à la bienveillance de votre accueil et la qualité de votre écoute. Je voudrais aussi remercier l'Académie des Sciences qui a ratifié votre choix.

Permettez-moi d'associer à ces remerciements ceux que je dois aux Maîtres qui ont façonné mes curiosités scientifiques et supervisé mes premiers travaux. Je pense à Marcel Prenant en Histologie, à Jean Piveteau et à Jean-Pierre Lehman en Paléontologie, et j'oserai associer à la Mémoire de ces grands Professeurs celle de mon père, récemment disparu. Mais je pense aussi à ceux qui me font le plaisir et l'amitié d'être avec nous ce soir : les Professeurs Charles Devillers, Yves François et René Couteaux, à qui je dois tant dans les domaines de

l'Évolutionnisme, de l'Anatomie comparée, de la Zoologie et de la Cytologie. Je n'aurai garde d'oublier mes amis de l'équipe de recherche « formations squelettiques » et tous mes collègues de l'Unité associée 1137. Au fil d'une collaboration déjà longue, tant en enseignement qu'en recherche, que de liens, que d'échanges qui ont fait de moi ce que je suis !

En vérité je me sens redevable, ce soir, d'une communauté scientifique beaucoup plus large qui, au Laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université Paris VII, au Muséum National d'Histoire Naturelle et dans diverses Universités françaises et étrangères n'a cessé de m'enrichir de ses connaissances, de ses interrogations, souvent de son amitié.

Au travers du choix de ma personne, j'ai donc le sentiment, mes chers collègues, que c'est vers une communauté parfois quelque peu méconnue, que c'est vers des disciplines, des sensibilités scientifiques pas toujours très bien perçues que vous avez voulu lancer un signal d'encouragement... et ceci nous ramène à l'Histoire naturelle.

Mesdames, Mesdemoiselles, Messieurs,

Quelle distinction utile et pertinente doit-on encore proposer aujourd'hui entre Histoire naturelle et Biologie ?

Il existe sans doute depuis l'Antiquité classique, actuellement au sein de la communauté scientifique, deux tendances d'esprit bien distinctes qui répondent chacune à une vision assez différente du projet scientifique concernant la nature animée. Confondues aujourd'hui institutionnellement – et financièrement – sous le terme de Biologie au sens large, ces deux tendances, également légitimes, sont incarnées par ce que j'appellerai respectivement, pour la commodité des choses, le Biologiste et le Naturaliste.

Le Biologiste est tourné vers la synthèse et vers le fonctionnel. Il recherche, derrière la diversité des vivants, la compréhension de la profonde unité des mécanismes fondamentaux de la vie. Sa démarche est volontiers réductionniste et fondée sur l'expérimentation. Son objet d'étude constitue un modèle pour résoudre une question générale.

Le Naturaliste, lui, est davantage tourné vers l'analyse et vers le structural. La connaissance de la diversité du vivant, dans l'espace et dans le temps, constitue l'objet de son enquête. Sa démarche est volontiers compositionniste et fondée sur la comparaison. Son objet d'étude a son intérêt intrinsèque, découlant de ses attributs distinctifs et particuliers.

Ces deux complexions mentales ont nourri, au travers de l'histoire des sciences, un dialogue souvent paradoxal, voire orageux, spécialement dans notre pays, alors que leur complémentarité apparaît à l'évidence.

Les sensibilités différentes entre le naturaliste et le biologiste correspondent à l'opposition, classique en Biologie évolutive, entre étude des structures ou « *patterns* », et étude des mécanismes ou « *process* ». De façon générale, les Sciences de l'évolution et tout ce que l'on peut appeler la Biologie comparée, ou comparative, recouvrent en effet deux approches complémentaires qu'il demeure tout à fait utile de distinguer.

D'une part, il s'agit de documenter le fait évolutif par l'identification de la biodiversité présente et passée. Ce gigantesque travail de découverte et d'inventaire ne se résume pas à une simple accumulation de données. L'observation comparative constitue – en soi – un puissant mode de traitement de ces données. Cette connaissance des structures doit être envisagée désormais dans son acception la plus large, à tous les niveaux d'intégration, depuis les structures moléculaires et cellulaires jusqu'aux structures de l'apparement

phylogénétique. Elle correspond à la découverte de l'aspect phénoménologique de l'évolution et répond au projet du Naturaliste.

D'autre part, le projet scientifique ne pourrait se satisfaire de la seule connaissance des phénomènes empiriques, mais doit compléter et éclairer celle-ci par la compréhension des processus. Ainsi se trouve proposée une explication des phénomènes, en même temps que s'ouvre la voie des applications rationnelles. Cette compréhension des fonctions, des processus biologiques, et d'abord des processus évolutifs, correspond à l'aspect normatif de l'évolution et répond bien au projet du Biologiste.

Ainsi, dans les sciences de l'évolution, on peut affirmer que le projet de l'Histoire naturelle demeure distinct, légitime, et qu'il répond à la connaissance des structures ou « *patterns* » évolutifs tandis que le projet biologique proprement dit répond à la compréhension des mécanismes ou « *process* » évolutifs.

Finalement, l'opposition au sein du couple infernal « Histoire naturelle/Biologie » ne trouve-t-elle pas son ultime expression synthétique dans la locution en apparence si simple « d'être vivant », dont les deux termes véhiculent respectivement la composante structurale et fonctionnelle ?

En dépit de la complémentarité entre Histoire naturelle et Biologie des processus, leurs rapports furent souvent marqués par l'incompréhension mutuelle, voire par l'affrontement. Cette histoire conflictuelle n'est pas sans avoir, de nos jours encore, des conséquences pratiques regrettables sur l'enseignement, l'organisation, le fonctionnement et l'utilisation de la Biologie au sens large dans notre pays. Pour comprendre les origines de la situation actuelle, un très rapide survol de cette histoire n'est peut-être pas inutile et j'aurai l'occasion, dans le cadre de mes enseignements, de revenir sur ces questions.

L'Histoire naturelle occupe d'emblée une position éminente en France pendant cet « âge d'or » de la Zoologie et de la Botanique que l'on peut situer, pour notre pays, pendant la Période révolutionnaire et impériale et au cours des quelques décennies qui la précèdent et qui la suivent immédiatement. Au Collège de France, cette période glorieuse est annoncée par Tournefort (1706-1708) puis illustrée avec éclat par Daubenton (1778-1800) et Cuvier (1800-1832). La situation privilégiée de l'Histoire naturelle va se modifier progressivement après le milieu du XIX^e siècle et il est intéressant de comparer à cet égard les trajectoires qu'elle va suivre en France et en Angleterre. Il me semble en effet que, de part et d'autre de la Manche, l'influence de quelques personnalités scientifiques hors du commun, combinée à des traditions épistémologiques et idéologiques distinctes, sera décisive pour façonner différemment les mentalités, les pratiques et les institutions, avec des conséquences toujours perceptibles.

L'homme-clé, en Angleterre, à cette époque, est évidemment Darwin, né en 1809, dont *L'origine des espèces* paraît en 1859 et qui publie pratiquement jusqu'à sa disparition en 1882. On va assister sous son influence, et celle des Huxley (1825-1895), Wallace (1823-1913), Bates (1825-1892), etc. à une véritable floraison de l'Histoire naturelle qui, vivifiée par l'évolutionnisme darwinien, va progressivement aboutir, non sans difficultés mais au travers d'une tradition ascendante ininterrompue, à la moderne « *Evolutionary Biology* » anglo-saxonne.

En France, à la même époque, la personnalité charismatique dominante est évidemment celle de Louis Pasteur (1822-1895). Par ailleurs, des physiologistes de premier plan tels d'abord Claude Bernard (1813-1878), qui illumina cette Maison, et plus tard Paul Bert (1833-1886) jouent un rôle essentiel, tant dans la conceptualisation de la recherche sur le vivant que dans son organisation concrète. Mais ces trois éminents savants et leurs nombreux collègues

et disciples sont bien davantage ce que l'on pourrait déjà appeler des Biologistes au sens moderne que des Naturalistes et vont, en se situant dans la mouvance d'une tradition épistémologique française étrangère au Darwinisme, proposer un programme d'étude du vivant tout à fait distinct du projet naturaliste.

Ainsi, derrière les personnalités respectives de ces deux géants, Darwin le Naturaliste et Pasteur le Biologiste, on voit se dessiner des différences d'orientations qui vont marquer l'inconscient collectif, les traditions et l'histoire de la Biologie au sens large dans les deux pays qui nous occupent.

Il apparaît probable que la tradition anglo-saxonne, fondée essentiellement sur l'interprétation darwinienne de la nature, va se révéler capable de féconder l'ancienne Histoire naturelle et ainsi de prolonger, amplifier et approfondir ce domaine pour faire de « *l'Evolutionary Biology* » une composante significative de la Biologie contemporaine. En revanche, dans notre pays, l'Histoire naturelle ne va pas bénéficier du support intellectuel offert par le Darwinisme, s'obstinant plus que de raison dans le Fixisme puis dans un Transformisme officiel d'inspiration néo-lamarckienne.

Sans qu'il me soit possible de développer aujourd'hui les raisons profondes de ces différences de trajectoire, je dirai seulement qu'elles découlent de traditions épistémologiques très distinctes concernant la nature du déterminisme et de son rôle dans l'explication scientifique. Darwin proposait une science des formes et des structures, une science historique, statistique, probabiliste et non véritablement causale, au sens où les Néo-Lamarckiens français l'entendaient. C'est pourquoi, à l'époque, se sont affrontées des visions différentes de la mécanique évolutive mais surtout, à travers elles, deux conceptions de l'explication en biologie. Ainsi que Stephen Jay Gould l'a lumineusement montré depuis, le surgissement de la *contingence* doit faire partie intégrante de l'explication scientifique dans des domaines comme l'Évolution où la composante historique est décisive. Si les sinuosités du jardin à l'anglaise darwinien laissaient toute sa place au hasard dans la nature, la rigueur du jardin à la française néo-lamarckien ne répondait qu'aux lois de la stricte nécessité causale. Les Néo-Lamarckiens ne pouvaient comprendre que le Néo-Darwinisme était scientifique.

Dès le début du XX^e siècle on en constate les résultats. Difficultés et retards dans l'acceptation de la Génétique et de son introduction dans l'enseignement. Prudence d'une certaine pratique naturaliste qui croit pouvoir se passer d'une théorie sous-jacente ; vision épistémologique souvent naïve, privilégiant dans les Sciences d'observations la collecte soi-disant neutre des « faits objectifs », au détriment d'une approche hypothético-déductive explicite et clairement assumée...

Il faut bien le constater, cette situation signe un certain déclin, au moins qualitatif, de l'Histoire naturelle en France à partir de la fin du XIX^e siècle.

C'est donc à un autre courant que celui de la tradition évolutionniste et naturaliste que l'on devra finalement, en France, le développement d'une Biologie moderne. On a déjà souligné l'influence d'un Claude Bernard, d'un Pasteur à la fin du XIX^e siècle. Le renouveau de la Biologie va donc passer par le courant pastorien et la Microbiologie, par la Physiologie héritée des Claude Bernard et Paul Bert, par toute une tradition expérimentaliste, fonctionnaliste et physicaliste dont Marey (1830-1904) fut, dans cette Maison, l'un des plus illustres représentants. Ainsi va s'édifier en France une « Biologie générale » très expérimentale et souvent très investie par une mouvance biomédicale. Cette « Biologie générale » trouvera plus tard ses prolongements naturels, au travers de la « Chimie biologique », puis de la Biochimie et de la Génétique, jusqu'à son couronnement dans la Biologie moléculaire. Mais cette tradition, au long du XX^e siècle, n'a maintenu dans notre

pays avec les aspects naturalistes de la Biologie que des rapports intellectuels et institutionnels assez lâches et généralement conflictuels !

Ainsi, faute d'avoir voulu – ou pu – s'enrichir à temps des apports exogènes variés qui auraient été indispensables à son renouvellement, la Biologie naturaliste française a dû subir une crise profonde.

Ce n'est pas le lieu d'évoquer aujourd'hui les remèdes qu'il conviendrait d'apporter pour guérir les séquelles d'une histoire intellectuelle et institutionnelle qui fut à bien des égards une tragédie.

Contentons-nous de remarquer qu'à côté d'une moderne biologie des processus, bien implantée et performante, une moderne biologie naturaliste ne demande à son tour qu'à prendre son essor. Il faut lui en donner les moyens si notre pays souhaite participer, à son rang, à l'énorme effort international qui va s'avérer indispensable pour relever les défis très actuels posés par l'identification et la gestion de la Biodiversité, à l'échelle mondiale.

Mesdames et Messieurs,

Sous les termes de Biologie historique et Évolutionnisme, les enseignements que proposera cette Chaire souhaitent traiter de ce que l'on peut savoir actuellement concernant *l'histoire de la vie* sur notre planète, ce que l'on peut comprendre des *mécanismes* sous-jacents à cette histoire, enfin ce que l'on peut penser des *interprétations* humaines successives concernant cette histoire et ces mécanismes.

Sous un énoncé aussi général, pour ainsi dire chacun d'entre vous, mes chers collègues, pourrait trouver à bon droit l'occasion d'exposer ses propres préoccupations et sujets d'intérêt ! Sans vouloir définir précisément une « niche écologique » par trop restrictive à mes propres enseignements, je souhaiterais en quelques mots en définir le cadre intellectuel. Qu'il s'agisse de Paléontologie, de Paléobiologie, de mécanique évolutive ou de réflexions sur l'histoire des idées, mes cours seront d'abord des enseignements de naturaliste, au sens que j'ai essayé de donner à ce terme il y a quelques instants.

Afin de prévenir des malentendus toujours possibles, je tiens à être très clair. Il ne s'agit pas, sous le prétexte de l'Histoire naturelle, de promouvoir ici la Biologie de la fin du XIX^e siècle à la fin du XX^e. Autant qu'un autre, je sais que la Biologie moderne est, pour l'essentiel, moléculaire et le restera. Avec la dimension moléculaire, on atteint dans l'étude du vivant, et spécialement de son génome, le niveau d'intégration le plus fin qui demeure biologiquement significatif. Ce domaine est aussi celui où l'intervention humaine active est potentiellement la plus efficace puisque, au travers d'une causalité de mieux en mieux analysée, il retentit directement sur tous les niveaux plus intégrés. Ainsi, d'une certaine manière, la Biologie moléculaire illustre la stratégie de recherche réductionniste et, au travers elle, tout un programme épistémologique qui, nous l'avons vu, a été suivi sans discontinuer dans les sciences de la nature, spécialement dans notre pays et bien souvent dans cette Maison.

Parce que les efforts à consentir pour progresser dans les domaines de la Biologie moléculaire étaient immenses, on peut parfaitement comprendre que les arbitrages des tutelles aient favorisé, depuis trois décennies, le développement légitime de ces aspects les plus novateurs et prometteurs de la Biologie. Le problème n'est nullement de contester cette évidente nécessité. Il est de se demander, à présent, si la Biologie peut et doit rester moléculaire dans sa quasi-totalité et déchiffrer les mécanismes intimes du fonctionnement de

la machinerie cellulaire sans approfondir davantage la connaissance et la compréhension des niveaux plus intégrés.

En effet, qu'il s'agisse d'organismes, de populations ou d'écosystèmes, ceux-ci exigent *en permanence* de multiples recherches à toutes les échelles de perception adéquates, compte tenu des défis urgents qui se manifestent dans les domaines de l'Écologie, de l'Environnement et de la Biodiversité.

Dans la ruée vers l'infiniment petit qui se révèle infiniment complexe, n'a-t-on pas indûment laissé en déshérence, sur le bord du chemin, des connaissances, des pratiques, bref une culture biologique, qui se révèlent pourtant chaque jour plus indispensables ?

Est-il normal que l'on ignore quasiment tout, à la fin du XX^e siècle, faute de spécialistes et de moyens, des structures et dynamiques de populations d'une multitude d'espèces animales sauvages, dont l'exploitation constitue non seulement une part croissante des ressources pour des populations locales démunies, mais encore la base de prospères industries dans les pays dits développés ? L'incroyable épisode de ruminants nourris à la « farine » d'abats animaux ne témoigne-t-il pas d'abord de l'absolu mépris dans lequel une certaine biotechnocratie réductionniste tient les connaissances naturalistes ? Bref, en nous délestant de l'Histoire naturelle, avons-nous gagné en lucidité, en efficacité ? Aucune ignorance n'est utile.

Ma conviction profonde est qu'il est possible et indispensable de réconcilier les aspects naturalistes et mécanistiques de la Biologie. Cette conciliation est d'ailleurs en bonne voie et ce sera ma tâche que les enseignements de cette Chaire y contribuent. Au reste, dans la suite de cet exposé, les problèmes généraux qui seront abordés impliquent désormais le recours, pour leur traitement concret, à des données aussi bien morphologiques que moléculaires. C'est la preuve que la complémentarité recherchée peut être déjà opérationnelle.

Mesdames et messieurs,

On évalue actuellement à moins de deux millions le nombre d'espèces vivantes recensées sur terre mais le nombre réel d'espèces qu'abrite actuellement notre planète demeure inconnu, les estimations, très divergentes, variant de deux millions et demi à plus de cinquante millions.

Aucune politique rationnelle concernant l'Écologie, l'Environnement et le Développement durable de l'humanité ne peut être envisagée si l'on néglige la tâche permanente consistant à identifier la *Biodiversité* avec toutes les ressources de la science moderne. Cette tâche, celle du Naturaliste, n'est pas hors d'atteinte ni hors de propos. Elle est bien moins ambitieuse que celle de l'Astrophysicien ou du Cosmologue qui cataloguent, classent et comparent les myriades de corps célestes. Dans un cas comme dans l'autre, on cherche à appréhender une *structure globale*. La recherche de la structure de la Biodiversité terrestre, tout comme l'expression du résultat de cette recherche, constituent la *Systématique biologique* ou *Biosystématique*.

On définit la systématique moderne comme « l'étude et la description de la diversité des êtres vivants, la recherche de la nature et des causes de leurs différences et de leurs ressemblances, la mise en évidence des relations de parenté existant entre eux et l'élaboration de classifications traduisant ces relations de parenté ». Comme on le voit, ce programme de recherche est ambitieux, stimulant, et s'il comporte bien des aspects descriptifs et de nomenclature auxquels on a si souvent voulu réduire la systématique, voire parfois la caricaturer, il les dépasse infiniment.

Si l'on y réfléchit, la querelle transatlantique à propos de la découverte du virus du sida comporte une dimension typiquement systématique. On y retrouve les ingrédients habituels : problèmes d'identification comparative, de priorité, de nomenclature et le fait que les arguments du débat se situent à l'échelle moléculaire n'y change rien.

Je voudrais insister aujourd'hui sur le renouvellement théorique décisif, et encore trop méconnu, qui s'est emparé de la systématique au cours des trente dernières années et qui constitue, il me semble, un chapitre important de l'histoire intellectuelle de notre temps. Ce renouvellement a été rendu possible par le progrès des techniques, moléculaires et informatiques, mais surtout – ce qui me paraît encore plus intéressant – du fait d'une métamorphose conceptuelle touchant aux racines philosophiques mêmes de ce qui était autrefois « l'art des classifications ».

Cette métamorphose est désormais connue sous le nom de *Systématique phylogénétique* ou *cladistique*. Willy Hennig, son fondateur (1913-1976), exprima sa doctrine en détail dès 1950 mais il fallut attendre l'adaptation de ses travaux en langue anglaise, en 1965 et 1966, pour que la communauté scientifique internationale les découvre véritablement.

Il ne saurait être question de résumer ici l'histoire de la cladistique, après les excellentes analyses que nous en ont données, dans notre langue, des chercheurs comme Dupuis (1978, 1986, 1988, 1992), Janvier (1986a, b) et Tassy (1986, 1991). Rappelons seulement les propositions hennigiennes fondamentales déduites d'une analyse approfondie, véritablement philosophique, des notions de « ressemblance » et de « caractère ».

La novation essentielle de Hennig a consisté à analyser logiquement, de façon plus fine qu'on ne l'avait fait avant lui, le concept fondamental d'*homologie*, et d'avoir osé en tirer toutes les conséquences pratiques. On sait que le concept d'homologie a été sans doute perçu dès Aristote, mais qu'il ne fut explicité et largement utilisé, sous le nom d'analogie, qu'à partir de Geoffroy Saint-Hilaire, au début du XIX^e siècle dans le domaine de l'Anatomie comparée. Après sa redéfinition plus précise par Richard Owen, en 1846 et 1849, qui la distingue clairement de l'analogie, l'homologie au sens d'Owen va constituer le véritable « fil d'Ariane » de toute la Biologie comparative. L'homologie permet, en effet, d'interpréter « idéalement » comme aurait dit Geoffroy, rationnellement, comme nous dirions aujourd'hui, les caractères des taxons. En outre, à partir de Darwin et jusqu'à la Théorie synthétique inclusivement, l'homologie au sens d'Owen permet de proposer une explication non plus seulement *formelle*, mais *causale*, de la répartition taxique des états de caractères, grâce à la perspective évolutionniste.

L'apport original de Hennig va, paradoxalement, consister à démembrer ce concept, en apparence si efficace et si bien fondé. Au sein de l'homologie, Hennig distingue en effet radicalement deux composantes. Dans une perspective évolutionniste, deux taxons quelconques peuvent présenter des caractères homologues pour deux raisons distinctes. Soit les caractères homologues proviennent d'un ancêtre commun lointain et non exclusif, soit, au contraire, ils proviennent d'un ancêtre commun proche et exclusif. Hennig démontre formellement – et il est le premier à le faire – que l'existence de caractères *dérivés partagés*, c'est-à-dire la *synapomorphie*, exprime l'apparement de façon précise et non ambiguë. La synapomorphie démontre en effet que deux taxons donnés sont en situation de taxons-frères parce qu'ils tiennent cette spécialisation partagée d'un ancêtre commun proche et exclusif. Les deux taxons constituent donc avec cet ancêtre un *monophylum* ou groupe naturel *au sens strict*. Il en découle qu'un groupe monophylétique proprement dit, quelle que soit sa richesse taxique et le rang formel qu'on lui reconnaisse, doit être défini comme composé par *l'ancêtre commun et tous ses descendants*. Cette définition si simple en réalité change tout et déchire un voile séculaire.

D'abord, le concept classique de groupe monophylétique est épuré. Avec l'analyse cladistique, on découvre que la signification traditionnelle de la monophylie au sens large confondait en réalité deux types de regroupements systématiques, logiquement différents, mais qui n'avaient pas été distingués jusque là. Les taxons réunis par la possession de caractères homologues à l'état dérivé, autrement dit par synapomorphie, constituent bien, on vient de le souligner, des groupes naturels ou monophylétiques au sens strict, c'est-à-dire cladistique.

En revanche, les taxons réunis par la possession de caractères homologues à l'état primitif ou généralisé, autrement dit par symplésiomorphie constituent ce que Hennig distingue pour la première fois sous le nom de *groupes paraphylétiques*.

La révélation des groupes paraphylétiques, plus généralement du concept de paraphylie et de sa signification pour toute la biologie comparée, constitue un éclaircissement théorique décisif, peut-être la clef de voûte d'un processus d'épuration conceptuelle lentement poursuivi depuis des siècles en vue d'édifier une systématique véritablement naturelle.

Il est apparu, en effet, que les groupes paraphylétiques, au contraire des groupes monophylétiques au sens strict, c'est-à-dire cladistique, du terme, ne sont pas véritablement des groupes naturels et véhiculent de formidables ambiguïtés. Ils constituent des entités où l'on range un ancêtre commun *mais pas tous ses descendants*. Autrement dit, un tel groupe n'a pas d'ancêtre commun *exclusif* puisque son ancêtre est en même temps celui d'autres groupes. De même, certains descendants étant exclus, un tel groupe n'est pas complet, au sens généalogique. Bref, les groupes paraphylétiques n'ont pas d'histoire propre puisque leur histoire est en même temps celle d'autres groupes. N'ayant pas d'histoire propre au sens temporel, ils n'en ont pas non plus au sens spatial. Ainsi, soit qu'on les considère du point de vue des caractères phénotypiques eux-mêmes, soit des déterminants génético-moléculaires de ces caractères, ces groupes ne peuvent être l'objet, ni constituer le résultat de mécanismes évolutifs concrets.

En bref, malgré les apparences, le bon sens, la tradition, la loi et l'ordre, les groupes paraphylétiques ne sont pas des « existants » réels de la nature, mais des regroupements artificiels; plus subtilement artificiels, certes, que les groupes polyphylétiques, mais artificiels quand même.

Avec l'analyse cladistique on découvre ainsi avec effarement, dans les années soixante à quatre-vingts, et encore actuellement, que la plupart des grands groupes « classiques » de la hiérarchie systématique traditionnelle, considérés jusque là comme naturels, apparaissent comme artificiels, dans la mesure où ils sont paraphylétiques. Les Procaryotes, les Tallophytes, les Ptérydophytes, les Diploblastiques, les Acoelomates, les Polychètes, les Agnathes, les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles au sens courant, etc. sont tous des groupes définis par des caractères plésiomorphes ou par des absences de caractères et sont paraphylétiques, c'est-à-dire ne véhiculent pas d'information phylogénétique pertinente.

Quelques remarques s'imposent à présent concernant l'identification des groupes monophylétiques et corrélativement la reconstruction de la phylogénie. La procédure est entièrement distincte de celle de la « Systématique évolutive » traditionnelle ou « Nouvelle systématique » en ce sens que l'analyse phylogénétique n'est jamais la recherche de l'ancêtre ou du « groupe ancestral ».

Elle se fonde sur une construction dichotomique, *le cladogramme*, qui n'est ni plus ni moins qu'un schéma explicitant une hypothèse d'apparement relatif entre taxons, fondée sur l'analyse logique et explicite des états de caractères qu'ils présentent. Naturellement, peu

importe la nature de ces caractères, moléculaires, morphologiques ou autres, pourvu qu'ils aient une base génétique.

Comme y insiste Dupuis (1988), la procédure cladistique constitue le triomphe de la systématique agglomérative sur la systématique divisive. Elle met aussi clairement en évidence cette idée essentielle que la notion hennigienne d'états apo- et plésiomorphes des caractères n'est pas absolue, mais *relative*. En effet, tel état de caractère utilisable en tant qu'apomorphie à un certain niveau du cladogramme devient une plésiomorphie à un niveau hiérarchique plus restrictif.

L'analyse cladistique rejoint ainsi, d'une certaine façon, l'antique intuition de la *pondération* des caractères, chère aux Jussieu et à la Systématique classique, en même temps qu'elle en apporte enfin la justification théorique. On peut dire, à cet égard, que l'analyse cladistique revient à utiliser chaque état de caractère à l'optimum de sa valeur informative et opératoire, c'est-à-dire précisément au niveau hiérarchique du cladogramme où cet état constitue une synapomorphie.

En acceptant ainsi, du fait de sa méthode, d'abandonner le mirage de la reconstitution directe d'une relation concrète ancêtre-descendant (le « *vertical kinship* » de Simpson) pour s'en tenir à la mise en évidence du groupe-frère (« *horizontal kinship* »), la cladistique accomplit une mutation épistémologique d'un grand intérêt. En effet, il est impossible de démontrer formellement, notamment à partir de fossiles, une relation biologique concrète d'ancêtre à descendant. En revanche, l'analyse des synapomorphies permet d'aboutir à des hypothèses non ambiguës concernant le *degré d'apparement relatif entre taxons collatéraux*. Ces hypothèses peuvent être élaborées et exprimées de façon rigoureusement explicites – l'outil informatique est devenu irremplaçable à cet égard – et sont désormais testables puisqu'une hypothèse phylogénétique peut toujours être mise à l'épreuve par l'introduction, dans une matrice de données, de taxons et de caractères supplémentaires. Ainsi, comme Miles (1977) y avait insisté, la méthode cladistique permet d'établir des relations phylogénétiques accessibles à un test crucial, autrement dit, celles-ci deviennent potentiellement *réfutables*.

De ce fait, l'analyse phylogénétique, grâce à ses principes et à sa méthodologie, répond pleinement, et pour la première fois dans le domaine de la Systématique, aux critères de « scientificité » d'une théorie au sens de Popper (1962). Comme le souligne Janvier (1986a), la cladistique permet de mettre clairement en évidence la faillibilité – ou la réfutabilité – d'une hypothèse de relation phylogénétique.

L'esprit muni des outils conceptuels que l'on vient de résumer, nombre de problèmes systématiques s'éclairent d'un jour nouveau. La découverte cladiste de la paraphylie dévoile toutes les conséquences négatives de la vision traditionnelle de la « Systématique évolutionniste » de Mayr et Simpson, encore appelée « Nouvelle systématique ». En fait, nombre de taxons familiers et de rangs variés, reconnus et admis depuis longtemps comme naturels, ne sont que des *grades*. Ces grades constituent, pour la « Systématique évolutionniste », les « paliers d'organisation » encore appelés « groupes souches » ou « stocks de base » à l'origine de groupes plus évolués. Autrement dit ces grades sont des ensembles paraphylétiques, puisqu'amputés de certains de leurs descendants « évolués ».

Dans son ensemble, la « Systématique évolutionniste » traditionnelle généralement admise dans le cadre de la Théorie Synthétique de l'évolution se révèle gradiste et donc non phylogénétique. À la suite de ce constat, il était clair, au début des années quatre-vingts, que tout « l'arbre du vivant » était à reconstruire rationnellement par la découverte de groupes monophylétiques c'est-à-dire véritablement naturels.

Pour ce faire, la pensée et la pratique phylogénétique, dès lors, vont s'assimiler à un combat qui n'est pas autre chose que l'élimination des grades. Cette épuration, difficile pour les gens de ma génération qui ont dû beaucoup désapprendre et remettre en cause leur confort intellectuel, est le fait des phylogénéticiens contemporains, morphologistes comme molécularistes. Le concept de grade, la pensée gradiste, doivent être désormais rejetés pour des raisons importantes.

D'abord, parce qu'il est défini négativement et typologiquement, en tant que « palier d'organisation » structuro-fonctionnel, le grade implique l'idée d'autres grades plus ou moins élevés en organisation. La pensée gradiste introduit ainsi implicitement mais inéluctablement le concept de « progrès » dans la problématique évolutionniste, ce qui soulève des difficultés considérables, en particulier concernant les critères objectifs de son application.

Ensuite, le grade maintient subtilement en place, chez Darwin et dans l'évolutionnisme des XIX^e et XX^e siècles, y compris sous le manteau de la « Nouvelle systématique », une conception scaliste de la nature. Le grade s'inscrit directement, en effet, dans la vision transformiste globale quelque peu linéaire de Lamarck et, en deçà d'elle, dans des strates encore plus anciennes de la pensée occidentale, cristallisées par la conception linéaire et continue de l'échelle des êtres, si bien formulée par Leibniz. Il est troublant de constater à quel point la *scala naturae* est affine à la situation du grade, chaque grade constituant un barreau de l'échelle.

Enfin, au-delà de l'aspect scaliste, les phylogénies « évolutionnistes » proposées par ce qu'il est convenu d'appeler la « Nouvelle systématique » perpétuent, par le maintien du grade, une conception anthropocentriste, voire *finaliste* de la nature. Dès 1934, le grand paléontologue scandinave Gunnar Säve-Soderbergh notait que « la vieille classification des vertébrés exprime un point de vue anthropocentrique, dans la mesure où le groupe *Vertebrata*, dans son entier, est regardé comme une succession d'étapes menant à l'homme ». En effet, les grades ou « paliers évolutifs » qui correspondent aux grands groupes traditionnels de vertébrés sont largement définis de manière négative par l'absence d'un caractère possédé par l'homme. Ainsi les « Agnathes » n'ont pas de mâchoires, les « Poissons » pas de membres marcheurs, les « Amphibiens » pas d'amnios, les « Reptiles » n'ont ni phanères ni thermorégulation, etc...

Cette vision des choses trouve son apogée dans la conception explicitement finaliste d'un Teilhard de Chardin ou, dans une perspective différente, avec les « Psychozoa » d'Huxley, moderne avatar du « Règne humain » de de Quatrefages (1876, 1887). De façon moins voyante, un anthropocentrisme tout à fait comparable imprègne la paléontologie évolutionniste se réclamant de la conception néo-darwinienne ou synthétique et se retrouve, par exemple, dans les nombreuses et influentes œuvres de Young, de Colbert ou de Romer.

Une des conséquences capitales de la révolution cladistique a été la remise en cause critique de la signification des fossiles dans le cadre de la Biologie comparée et des Sciences de l'Évolution.

Compte tenu de la situation idéologique de la seconde moitié du XIX^e siècle, le programme des évolutionnistes, après Darwin, consiste d'abord à apporter des *preuves matérielles* de la réalité de l'évolution. La Paléontologie est donc mise à contribution pour cela et va fournir à la vulgate évolutionniste l'une des « preuves » de son argumentaire classique. L'argument paléontologique, avec sa puissante composante biostratigraphique, est d'ailleurs prépondérant. Même Haeckel, le grand zéléateur de l'argument embryologique, reconnaît (1868) que les matériaux de « l'histoire de la création » nous sont fournis par la Paléontologie. Ainsi, comme le souligne récemment Lecointre (1995), « la validation des caractères embryologiques en tant qu'indicateurs phylogénétiques passait par leur adéquation

à l'histoire des indicateurs phylogénétiques par excellence, ceux qui faisaient autorité, les fossiles ».

Tout ceci explique que pendant plus d'un siècle, de 1860 à 1970 environ, la paléontologie ait tenté de reconstituer directement les filiations évolutives (ou « vertical kinship » de Simpson) à la suite de la recommandation darwinienne selon laquelle les classifications devaient être des généalogies. De là cette recherche appliquée des formes « ancestrales », « primitives », « intermédiaires », et bientôt cette découverte des « chaînons (jusque-là) manquants ».

Cette Paléontologie évolutionniste, il est bon de le souligner, a pu d'ailleurs rester longtemps très éclectique quant à sa compréhension des mécanismes évolutifs eux-mêmes. En effet, de nombreux paléontologues qui se déclaraient explicitement évolutionnistes et adhéraient au programme de la reconstitution des preuves matérielles de l'évolution récusait par ailleurs le Darwinisme et ses dérivés en tant que mécanismes explicatifs de cette évolution. Ce fut le cas, par exemple, des Néo-Lamarckiens américains et des Finalistes français, jusque très tard au XX^e siècle.

Jusqu'à une date très récente, la recherche directe des « ancêtres réels » dans la documentation paléontologique a eu une conséquence capitale. Du fait de leur programme, les paléontologues évolutionnistes de toutes obédiences ont été conduits à rechercher davantage, et à valoriser, les caractères primitifs largement répandus et corrélés entre eux, autrement dit les symplesiomorphies plutôt que les apomorphies. Ce faisant, ils ont édifié de nombreux groupes « ancestraux » c'est-à-dire paraphylétiques, autrement dit des grades plutôt que des clades. Ces constructions permettaient de souligner des relations d'ancêtres à descendants au niveau de grands taxons supraspécifiques. Par la création de ces sortes d'archétypes successifs représentant autant de paliers d'organisation et calés sur la succession stratigraphique, on apportait certes les matériaux de l'évolution, mais organisés selon la vision scaliste et anthropocentrique qui a déjà été soulignée.

Avec la cladistique, la paléontologie cesse de rechercher les ancêtres concrets mais va s'intéresser à la mise en évidence des innovations particulières, parfois discrètes, autrement dit des apomorphies, permettant de révéler des relations de groupes frères afin d'établir des ensembles monophylétiques argumentés.

Désormais, il n'est plus vraiment nécessaire aux évolutionnistes de présenter les « ancêtres » sous forme d'une réalité matérielle : le fossile. On ne peut pas formellement prouver – bien que l'on puisse éventuellement réfuter – qu'un taxon fossile donné constitue l'ancêtre biologique réel d'un autre taxon, fossile ou actuel. En revanche, les fossiles témoignent sans ambiguïtés, et c'est bien suffisant, de combinaisons originales d'états de caractères ayant existé chez un taxon à un moment et en un lieu donné, au sein de la diachronie. Comme les formes actuelles, mais avec la moindre précision qu'autorise généralement son caractère incomplet et sa qualité de conservation, le fossile devient simple objet de l'analyse phylogénétique. Comme pour n'importe quel taxon, son enracinement à un nœud donné du cladogramme dépend des apomorphies qu'il présente.

Cette renonciation des paléontologues cladistes à considérer, en général, l'ancêtre comme connaissable sous forme d'un fossile concret a plusieurs conséquences très intéressantes.

D'abord, il suffit à l'évolutionniste de se représenter l'ancêtre sous forme d'une abstraction, d'une collection d'états de caractères, associés à un moment donné du temps.

Ensuite, en acceptant de renoncer à authentifier une relation concrète ancêtre-descendant, jamais testable, au profit de la recherche plus objective de la relation groupe

monophylétique-groupe frère, la paléontologie phylogénétique recueille des dividendes inattendus autant que précieux.

D'une part, même en paléontologie, les hypothèses phylogénétiques deviennent testables, par l'introduction de taxons et de caractères nouveaux qui peuvent les conforter ou les réfuter. On entre dans le domaine d'une méthodologie hypothético-déductive explicite qui se substitue aux opinions d'auteurs.

D'autre part, la construction phylogénétique devient elle-même capable de fournir des prévisions testables. En effet, l'analyse de la répartition spatio-temporelle des états de caractères permet de prévoir l'ordre d'apparition ou de ségrégation des différents lignages collatéraux porteurs d'attributs particuliers, quand bien même la documentation paléontologique concrète demeurerait lacunaire.

On n'avait certes pas attendu la cladistique pour découvrir, selon l'expression consacrée, « le fossile au rendez-vous du calcul » mais, avec la cladistique, l'aptitude à argumenter des prévisions testables s'accroît de façon décisive. Ainsi, la répartition des états de caractères au sein de taxons fossiles connus et apparentés impose, par exemple, l'existence de « lignées fantômes » dont les représentants ne sont pas encore découverts, mais dont l'existence apparaît comme logiquement inéluctable dans des limites spatiales et temporelles de mieux en mieux circonscrites.

Enfin, au fur et à mesure qu'une hypothèse sur les structures ou « *patterns* » phylogénétiques s'avère plus robuste, c'est-à-dire qu'elle passe avec succès de plus en plus de tests successifs, sa pertinence s'accroît relativement aux processus ou mécanismes évolutifs mis en jeu. En effet, les explications biologiques mécanistiques concernant les « *process* » évolutifs seront de plus en plus « contraintes », au fur et à mesure qu'elles auront à rendre compte de « *patterns* » phylogénétiques et spatiotemporels plus précis. Cette possibilité sera d'autant plus intéressante que les « *patterns* » phylogénétiques auront été établis en toute indépendance de la réflexion sur les « *process* » eux-mêmes. On évite ainsi les dangers de circularités si fréquemment dénoncés à juste titre dans le cadre des approches traditionnelles.

À cette première cladistique évolutionniste de Hennig est ensuite venu se confronter le cladisme dit « transformé » ou « structural », ce qui soulève des problèmes passionnants. On peut concevoir ce cladisme transformé comme une vaste tentative de distanciation méthodologique de la cladistique vis-à-vis de l'étude des processus et mécanismes évolutifs, et particulièrement de la sélection naturelle. De façon encore plus générale, on y a vu l'émancipation de la Théorie systématique vis-à-vis de l'Évolutionnisme.

On pourrait en effet se demander si l'Évolutionnisme, envisagé en tant que doctrine sur les mécanismes ou « *process* » évolutifs, est véritablement nécessaire au travail du phylogénéticien qui cherche à reconstituer le seul « *pattern* », c'est-à-dire la structure de l'apparement réel entre les taxons. Mais selon quel autre paradigme que l'Évolutionnisme devrait-on rechercher, découvrir et expliquer l'existence d'un tel « *pattern* » unique dans la nature ?

Sans vouloir aborder ici ce débat de fond, il me semble que la prise de distance du cladisme structural vis-à-vis de l'évolutionnisme ne se justifie que pour des raisons méthodologiques. Néanmoins, la question se pose de la signification profonde, aujourd'hui, d'une certaine fascination que manifeste le cladisme transformé vis-à-vis du « pur » structural, du formel, et de son désintérêt vis-à-vis des processus.

Bien d'autres questions demeurent ouvertes. L'implication déterminante de l'informatique en cladistique est venue imposer toute une réflexion critique sur le concept de parcimonie et sur la pertinence de sa mise en œuvre. Les caractères morphologiques et

moléculaires peuvent-ils être analysés selon la même logique, les mêmes procédures, doivent-ils être traités séparément ou bien ensemble ? Est-il valide d'assimiler totalement, comme on tend à le faire, les concepts d'homologie et d'apomorphie ? Comment apprécier le degré de fiabilité d'une analyse phylogénétique ? Ce sont quelques-unes des questions dont nous pourrions débattre, à l'occasion de séminaires, dans le cadre des enseignements de cette Chaire.

Pour l'heure, remarquons seulement que la Systématique, ce cœur de l'Histoire naturelle, est pour ainsi dire devenue une science entièrement nouvelle, que l'on devrait appeler *la Phylogénétique*. Comme le remarquait Werdelin (1989) commentant le soixante-dixième Symposium Nobel intitulé « *Hierarchy of Life* », l'analyse phylogénétique en morphologie n'est pas substantiellement plus ancienne, historiquement, que la phylogénie moléculaire : toutes deux ont une trentaine d'années.

Déjà, elles nous proposent conjointement, au-delà des incertitudes propres à la connaissance en train de se faire, une vision générale entièrement renouvelée de « l'arbre du vivant ». Les « Macrophylogénies » en cours d'élaboration qui décrivent différentes régions de l'arbre ont bien peu en commun avec la vulgate systématique traditionnelle, c'est-à-dire gradiste, anthropocentrique et finaliste qui forme encore la base des connaissances du grand public et des décideurs. Plus grave encore, beaucoup de biologistes contemporains travaillant sur les détails fins des processus sont loin d'avoir intégré la révolution phylogénétique, avec toutes les conséquences que cela comporte... Pour pouvoir gérer, dans le siècle qui s'annonce, aussi bien les immenses problèmes écologiques et environnementaux liés à la crise de la biodiversité que les avancées des biotechnologies, un investissement massif en systématique phylogénétique apparaît indispensable.

Mesdames et Messieurs,

Aux confins de ce champ immense de l'Histoire naturelle dont j'ai voulu aujourd'hui évoquer certains traits généraux et fondamentaux, il m'a été donné d'explorer plus particulièrement un domaine limité, celui de l'histoire évolutive des constituants tissulaires du squelette des vertébrés.

Ce domaine, je le crois important et exemplaire car il est transdisciplinaire. Il participe à la fois du point de vue structural et du point de vue fonctionnel ; il touche les divers niveaux d'organisation du vivant, formant transition entre niveaux très intégrés, populationnels, individuels et organismiques, d'une part, niveaux tissulaires, cellulaires, voire à présent moléculaires, d'autre part. Il intègre les dimensions ontogénétiques comme phylogénétiques ; il s'applique aussi bien à l'étude des organismes actuels dans la synchronie qu'à celle des organismes du passé dans la diachronie. Il invite donc à la synthèse entre toutes les approches, trop souvent disjointes, voire conflictuelles, de la Biologie et de l'Histoire naturelle, ce qui est précisément l'ambition de cette Chaire. Comme ce domaine constituera le sujet de mes enseignements de cette année, il n'est pas utile de le présenter davantage aujourd'hui.

Toutefois, puisque Monsieur l'Administrateur a fait allusion, tout à l'heure, aux « dinosaures à sang chaud », je voudrais dire que quand, dans le courant des années soixante, j'analysais mes premières préparations microscopiques de dinosaures et confiais ma perplexité à Jean-Pierre Lehman et à Yves François, j'étais alors loin de me douter que je prenais ainsi ma place dans la galerie des ancêtres intellectuels de ce qui allait devenir, beaucoup plus tard, le « Parc Jurassique » !

Je vous remercie de votre attention.