



Géosphères

**Fabrizio Cecca
René Zaragüeta i Bagils**

Paléobiogéographie



Collection Géosphères
dirigée par Patrick De Wever

Paléobiogéographie

Fabrizio Cecca
René Zaragüeta i Bagils

Dans la même collection :

Bassins sédimentaires, Maurice Pagel (Coord.)
2014, ISBN : 978-2-7598-1111-3

Retrouvez tous nos ouvrages et nos collections sur
<http://laboutique.edpsciences.fr>

Imprimé en France
ISBN : 978-2-7598-1235-6

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays. La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du code pénal.

© EDP Sciences 2015

Sommaire

Prodrome	7
CECCA Fabrizio (1956-2014)	9
Prologue	11
Chapitre 1 • Histoire et évolution des concepts en biogéographie.....	13
1.1 Tradition chorologique : Linné, Buffon, Haeckel et la notion de « paradis »	14
1.2 Tradition biogéographique : Candolle, Croizat et la biogéographie cladistique	23
Chapitre 2 • Spéciation et principaux patrons de distribution.....	33
2.1 Principaux modèles de spéciation et l'élément géographique dans les spéciations	33
2.2 Aire de distribution.....	37
2.3 Types principaux de distribution biogéographique.....	39

2.4	Aire d'endémisme	41
2.5	Panbiogéographie	44
2.6	L'éloignement géographique est-il un facteur de l'endémisme ?	46
Chapitre 3 • Processus biogéographiques		49
3.1	Dispersion et vicariance	50
3.2	Barrières	56
3.3	Notion de boîte noire biogéographique	60
3.4	Géologie et processus biogéographiques : le temps en biogéographie	62
3.5	Vicariance, dispersion et définition des aires d'endémisme	66
Chapitre 4 • Pourquoi la biogéographie concerne-t-elle la théorie cladistique ?		69
<i>Théorie et méthode de la biogéographie historique</i>		
4.1	Idée de départ	70
4.2	Pourquoi l'analyse cladistique est-elle une solution à la problématique de la biogéographie historique ?	71
4.3	Notion d'homologie : introduction historique et épistémologique	71
4.4	Identité formelle entre phylogénie et biogéographie cladistiques	75
4.5	Patron dichotomique et processus de diversification	77
4.6	Particularités propres à la recherche en biogéographie historique	79
4.7	Biogéographie de la vicariance	80
4.8	Problèmes lors de la construction des TACs	86
4.9	Méthodes	101
Chapitre 5 • Biogéographie phénétique		109
5.1	Notion de provincialisme	110
5.2	Définitions des unités biogéographiques	110
5.3	Coefficients de similarité (phénétique)	119
5.4	Problèmes des méthodes phénétiques	123
5.5	Analyse de parcimonie de l'endémisme (PAE) : une méthode à la fois historique et phénétique	124
Chapitre 6 • Théories de la biodiversité : biogéographie appliquée à la biologie et à la paléobiologie		127
6.1	Quelle diversité ?	128
6.2	Dimension biogéographique de la biodiversité	130
6.3	Rôle de l'endémisme : équation de Preston et conséquences	144
6.4	Variations eustatiques et relations surface-biodiversité	145

Chapitre 7 • Biogéographie appliquée à la géologie.....	149
7.1 Preuves paléontologiques de la théorie de Wegener	149
7.2 Limites et contraintes	152
7.3 Utilisation des fossiles pour les reconstructions paléogéographiques : quels critères ?.....	157
7.4 Reconnaissance de voies et couloirs.....	164
7.5 Reconnaissance de paléocourants	166
7.6 Blocs continentaux à la dérive.....	167
7.7 Biogéographie et paléoclimats.....	171
Glossaire.....	177
Bibliographie	181

Vj ku'r ci g'kpvgpvkqpcmf 'igh'dncpm

Prodrome

La Terre est le livre où le géologue apprend à lire... l'histoire de la Terre. De même qu'un livre de chinois n'est pour la plupart d'entre nous qu'un bloc de cellulose gris clair, les sédiments et les roches ne sont pour la plupart de nos contemporains que de la boue et des cailloux. Les géologues lisent et relisent les sédiments, ou les roches et leur contenu notamment paléontologique. On peut y décrypter le fonctionnement de la Terre. Ainsi, il apparaît rapidement que la Terre, la nature, représentent un ensemble caractérisé avec des interactions à toutes les échelles de temps et d'espace qui s'inscrivent dans des dimensions de temps spécifiques à la géologie. On peut dès lors considérer que la planète est un ensemble de systèmes reliés entre eux, de sphères interagissantes.

Un de ces systèmes concerne la biosphère qui s'adapte à son environnement et en représente donc un témoin privilégié. Mais les continents se déplacent, les paysages changent, aussi est-il important de savoir discriminer ce qui est original de ce qui est lié à la qualité de l'enregistrement et d'utiliser les bons outils. C'est ce à quoi est consacré le présent livre, fruit d'une expérience de décennies d'enseignement et de recherche.

Fabrizio Cecca était professeur à l'université Pierre et Marie Curie. Ses recherches ont porté sur les ammonites du Mésozoïque et en particulier sur la paléobiogéographie.

Son enseignement de paléontologie a évolué au cours des années pour intégrer les techniques et surtout les concepts les plus récents.

René Zaragüeta i Bagils est maître de conférences à l'université Pierre et Marie Curie. Biologiste de formation, il s'est très vite spécialisé sur la phylogénie et est devenu un spécialiste de la théorie cladistique et de biogéographie historique. Il travaille plus particulièrement sur une approche connue sous le nom d'analyse à trois éléments.

Patrick De Wever

Directeur de la collection « Géosphères »

CECCA Fabrizio (1956-2014)

Fabrizio nous a quittés à 58 ans alors que ce livre était presque terminé.



Fabrizio Cecca est un Romain qui a fait ses études dans la ville éternelle où il a obtenu son diplôme en 1982 auprès de Mme Farinacci en travaillant sur les ammonites du Jurassique-Crétacé. Il est ensuite allé étudier à Lyon où il a obtenu son titre de docteur de 3^e cycle en 1986, toujours sur les ammonites du Jurassique. Il retourne alors en Italie pour occuper un poste au Service géologique d'Italie pendant neuf ans (1987-1996). Mais son intérêt pour les ammonites ne se dément pas et reste en filigrane. Aussi, quand l'occasion de renouer avec la recherche fondamentale se

présente, il la saisit et il devient enseignant-chercheur à l'université d'Urbino. La même année 1996, il soutient son HDR (Habilitation à diriger des recherches) à l'université Pierre-et-Marie-Curie, Paris 6, sur les ammonites du Jurassique supérieur-Crétacé inférieur. Deux ans plus tard (1998), il rejoint l'université de Provence en tant que professeur. Il devait prendre la direction de l'équipe de recherche mais demande et obtient sa mutation à l'université Pierre-et-Marie-Curie en 2002. Il s'y investit naturellement dans l'enseignement et la formation de jeunes chercheurs

tout en menant ses travaux sur les ammonites. Chercheur éclectique, il a exploité le modèle ammonite dans des champs aussi divers que la phylogénie (notamment la phylogénie cladistique), la biostratigraphie, les paléoenvironnements et la paléogéographie. Paléontologue de terrain, ses travaux s'appuient sur une vaste connaissance des faunes et des environnements sédimentaires qui lui a permis en particulier en paléobiogéographie d'intégrer aux aspects théorique et méthodologique, les données de l'enregistrement fossile. Il rédige notamment un livre *Palaeobiogeography of marine fossil invertebrates: concepts and methods*, destiné à un public de chercheurs et d'étudiants de 2^e et 3^e cycles qui présente idées, modèles et méthodes de la paléobiogéographie. Le livre présenté ci-après constitue une révision de son ouvrage initial en anglais.

Fabrizio Cecca était un homme très cultivé et aussi un musicien chevronné qui avait hésité entre le métier de paléontologue ou de musicien. Contrebassiste de talent, il jouait et composait du jazz avec la même passion que celle qu'il avait pour la recherche.



Patrick De Wever,
Isabelle Rouget et René Zaragüeta

Prologue

Ce livre a été conçu pour l'enseignement de la biogéographie historique à des étudiants de deuxième cycle universitaire et au-delà. En effet, peu de cours y sont consacrés en France, notamment ceux du master UPMC/MNHN Systématique, Évolution, Paléobiodiversité, que nous animons depuis neuf ans à Paris. Or, la biogéographie fait partie intégrante du débat sur l'évolution biologique, des discussions sur les programmes de conservation de la biodiversité, etc. De plus, l'utilisation des distributions paléogéographiques des fossiles, la paléobiogéographie, revêt une place importante en sciences de la Terre.

Bien que le point de départ soit un livre écrit en anglais par l'un de nous (FC) il y a douze ans, nous avons voulu, d'une part, proposer un texte relativement plus simple pour certains aspects et, d'autre part, ajouter une partie conceptuellement plus approfondie où l'on veut montrer pourquoi la biogéographie, ou la biogéographie que nous présentons, est un problème cladistique. Cela ne pouvait se faire sans creuser des aspects épistémologiques et conceptuels, probablement non conventionnels et peut-être complexes pour certains, mais néanmoins nécessaires pour rendre compte de l'état de l'art de la réflexion autour de la biogéographie.

Ou, plutôt, des biogéographies. En effet, nous insistons sur l'existence de deux problématiques presque indépendantes regroupées sous le terme de « biogéographie ».


La première consiste en la découverte d'une nouvelle géographie, ni physique ni politique, mais biologique. Ses entités ne se caractérisent pas par des drapeaux ou par des accidents géographiques mais par des ensembles congruents de distributions de taxons phylogénétiquement éloignés. La seconde, que nous ne traitons pas, traite de l'histoire géographique des taxons individuels. La biogéographie que nous traitons fait partie de la biologie comparée et se place dans le temps profond ; l'histoire géographique des taxons fait partie de l'écologie générale et des échelles de temps courtes. Tout au long de ce livre, nous avons suivi cette distinction fondamentale entre l'écologie et la biogéographie, déjà reconnue par Candolle dans la première moitié du XIX^e siècle.

La caractérisation des aires d'endémisme est le premier objectif de la biogéographie historique. Le concept d'endémisme peut varier selon les écoles de biogéographes pour des raisons à la fois théoriques, méthodologiques et d'application à des problèmes concrets. La biogéographie écologique utilise des méthodes statistiques qui traitent l'endémisme du point de vue de la similarité (nombre, ou pourcentage, de taxons endémiques à une aire par rapport à une autre) sans prendre en compte la relation entre la distribution géographique des taxons et leurs phylogénies. La biogéographie historique part, au contraire, de la phylogénie pour définir les aires d'endémisme et donc découvrir des relations entre les aires. Ces dernières s'établissent à travers l'analyse d'au moins trois entités, trois taxons et leurs distributions en l'occurrence, tandis que l'approche basée sur la similarité ne permet pas de découvrir des relations historiques entre les organismes et leurs aires de distribution car elle est basée sur des comparaisons « deux à deux » qui produisent la seule constatation d'une similarité plus ou moins importante.

L'approche cladistique est certainement l'une des disciplines biologiques les plus complexes. C'est l'une des rares disciplines à ne pas manipuler d'objets matériels mais uniquement des concepts composites : les distributions de taxons. Cette situation est encore plus compliquée en paléobiogéographie car les études phylogénétiques des lignées fossiles sont encore rares. Puis la distribution géographique de taxons ayant vécu durant des périodes révolues est à son tour déterminée par des reconstitutions paléogéographiques qui souvent sont proposées à l'aide des fossiles.

Autant que possible, nous avons voulu traduire en français une terminologie codifiée en anglais depuis au moins quarante ans et qui, parfois, n'est pas facilement traduisible. Dans ces cas linguistiquement difficiles, nous avons expliqué dans le texte, ou dans le glossaire, les concepts représentés par certaines expressions utilisées dans la littérature anglaise.

Fabrizio Cecca et René Zaragüeta i Bagils



Histoire et évolution des concepts en biogéographie

Le fait qu'on ne trouve pas n'importe quelle plante ou n'importe quel animal à n'importe quel endroit est connu de toutes les cultures et de tout temps. Cependant, il s'agit là de savoirs locaux, limités à des zones d'influence proches. Il a fallu attendre d'avoir une bonne connaissance de la géographie de la planète pour que cette question puisse être posée au niveau global.

La première théorie biogéographique cohérente de ce type a été formulée au XVIII^e siècle par Linné. Dès cette époque, les fondements de l'une des visions les plus populaires et intuitives de la biogéographie sont posés. Nous essayerons de montrer que la théorie biogéographique linnéenne, bien que conçue à partir d'une interprétation littérale de la bible, n'a subi que très peu de modifications en ce qui concerne sa base logique et le mode de raisonnement appliqué. Évidemment, la notion d'évolution biologique l'a rendue totalement obsolète, mais elle ne s'est vue modifiée que dans les processus invoqués et très peu dans ses prémisses.

Une deuxième interprétation de ce que doit être appelé biogéographie est apparue au début du XIX^e siècle, grâce aux travaux du botaniste genevois Augustin Pyrame de Candolle. L'histoire de la biogéographie devient ainsi un remarquable exemple de fonctionnement de la science tel qu'il a été envisagé par l'historien des sciences Thomas Kuhn (2008 [1962]) qui révolutionna à partir des années 1960 la façon

dont le développement scientifique est conçu. En effet, au lieu de proposer ce que la science doit être, Kuhn procéda par une analyse de l'histoire de la science qui montra que, contrairement à la croyance très répandue que la science progresse par théories acceptées remplacées par des théories mieux vérifiées ou étayées, il est courant que deux théories incommensurables, c'est-à-dire faisant référence à des concepts propres à chacune d'elles et non directement comparables, coexistent pendant de très longues périodes. C'est exactement le cas de la biogéographie, où deux courants, que nous appellerons ici des traditions, suivent des vies parallèles depuis plus de deux siècles. L'histoire de la discipline est un bel exemple du fonctionnement de la science tel que décrit par Kuhn, comme nous essayerons de le montrer.

C'est pour cette raison que nous préférons présenter, brièvement et de façon très simplifiée, l'histoire de chacune des traditions biogéographiques indépendamment.

1.1 Tradition chorologique : Linné, Buffon, Haeckel et la notion de « paradis »

1.1.1 Tradition chorologique pré-évolutionniste : Linné et Buffon

Carl von Linné (1707-1778) est plus renommé comme créateur du système binominal presque universellement utilisé de nos jours pour nommer les différents groupes d'êtres vivants et fossiles, arrangés en catégories nomenclaturales (espèces, genres, familles, ordres, etc.) que comme théoricien de la biogéographie. On distingue dès cette époque les *systèmes* classificatoires, fondés sur la prise en compte d'un seul caractère, ou structure (les organes sexuels dans le cas de Linné), des *méthodes* qui utilisent tous les caractères pertinents envisageables. Les premiers sont considérés artificiels en ce qu'ils ne sont pas supposés produire des classifications correspondant à l'ordre naturel (par exemple, la classification des plantes selon leurs caractéristiques médicinales). Seules les méthodes peuvent prétendre aboutir à la classification naturelle.

Or, du fait de son activité nomenclaturale et de l'acceptation de son système de classification, explicitement artificiel, de la nature, Linné recevait un certain nombre d'organismes en provenance de correspondants de la plupart des grandes universités européennes. On peut spéculer sur l'intérêt qu'a pu réveiller chez le grand naturaliste suédois le fait de recevoir des spécimens appartenant à des espèces qu'il ne trouvait jamais en Suède et, inversement, l'absence parmi les organismes envoyés de régions lointaines, de représentants de la faune et de la flore locales qu'il côtoyait. Il a dû lui sembler évident que la distribution des êtres vivants sur la surface du globe connue à l'époque n'était en aucun cas due au hasard. Cela méritait qu'on s'y intéresse et qu'on fournisse une explication des causes qui ont abouti à cette structuration de la biodiversité.

Le cadre conceptuel dans lequel cette explication devait se placer était, dans l'Europe du XVIII^e siècle, le récit biblique de la création. Selon la Genèse, Dieu avait créé toutes les espèces d'organismes (pratiquement) en même temps et, plus intéressant pour ce qui nous occupe, au même endroit, le Paradis. Linné, bon connaisseur de la nature, essaya donc d'accorder les faits empiriques avec ce récit : il savait qu'on ne trouvait jamais les mêmes organismes sous des climats ou des terrains très différents. On ne trouvait pas les mêmes plantes et animaux à Uppsala, dans le centre de la Suède, qu'à Montpellier, d'où des collègues lui envoyaient un grand nombre de spécimens afin que Linné les place dans son système. Or toutes ces plantes et tous ces animaux avaient dû être non seulement contemporains depuis le début mais originaires de la même région. Comment concilier le fait que des espèces différentes ne puissent pas vivre au même endroit actuellement avec le récit imposant leur sympatrie originale ? La solution la plus simple ou, si l'on veut, la plus parcimonieuse était de supposer que le Paradis possédait une orographie très particulière, avec une énorme et très haute montagne en son centre. L'altitude produisant des conditions climatiques identiques à celles des latitudes plus ou moins extrêmes, on pouvait imaginer la coexistence d'espèces aux exigences écologiques diverses.

Cette solution impose une contrainte : les plaines basses devaient se trouver sous un climat équatorial. Puisque le récit biblique se situe dans la région moyen-orientale et que le Paradis est détruit dans ces textes pris comme référence historique, Linné ne pouvait placer son Paradis ailleurs que dans la mer d'Arabie : climatiquement adéquate, géographiquement proche de la Mésopotamie et du Moyen-Orient, en particulier, par exemple, du mont Ararat où l'arche de Noé était supposée avoir échoué. Cette hypothèse permettait aussi d'expliquer, ce n'est pas un point à négliger, l'absence totale de traces et de preuves empiriques de l'existence du Paradis : enfoui au fond de l'océan, on n'avait plus à s'en occuper.

La destruction du Paradis aurait abouti à la dispersion de tous les organismes, à partir de ce centre d'origine commun, vers les endroits présentant les conditions environnementales correspondant à leurs besoins. Les conifères propres à la taïga auraient dispersé leurs graines jusqu'à atteindre les régions froides du globe, suivant les migrations des rennes, élans et loups, tandis que les éléphants, les baobabs, cactus et autres criquets migratoires se seraient dispersés vers les régions torrides du globe.

La théorie linnéenne fournit donc une explication strictement écologique de la distribution des organismes sur Terre. Ce sont les conditions de température, l'humidité, la nature du sol et le relief qui vont déterminer qu'une région particulière possède un biota (ensemble de faune et flore, voir paragraphe 2.4.1) particulier. Examinée à l'aune de nos idées actuelles, l'explication linnéenne nous semble presque enfantine. Néanmoins, nous verrons que, du point de vue de la structure de son raisonnement, elle reste majoritairement admise, bien que débarrassée des références religieuses.

Par ailleurs, la théorie de Linné prédit des faits qui peuvent, pour certains, être soumis au test de l'expérience. La relation causale entre conditions environnementales et distribution l'est, alors que la création simultanée dans le paradis ne l'est pas. En effet, si ce qui détermine le fait que telle espèce habite à un endroit particulier dépend uniquement et strictement des conditions environnementales, on devrait

trouver au moins une grande proportion d'espèces identiques dans des endroits écologiquement très similaires : les déserts du Sud-Ouest nord-américain (Mojave), africain (Sahara) et centre-asiatique (Gobi) devraient héberger les mêmes flores et faunes, du moins partiellement.

L'explication écologique de la théorie de Linné fut effectivement testée et échoua totalement au test empirique. En effet, pas une seule des plantes, pas un animal n'étaient communs à ces trois déserts, ni à aucune des régions écologiquement indiscernables connues à cette époque.

Habituellement, on considère que, face à une telle contradiction entre l'hypothèse émise et les résultats empiriques, les scientifiques doivent abandonner la théorie et la remplacer par une autre qui rende compte des observations. En général, comme cela a été montré à partir de l'analyse historique de l'activité scientifique, les scientifiques préféreront rapiécer les théories, quitte à les rendre beaucoup plus pauvres et bien moins élégantes.

Georges Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788), testa les prédictions de la théorie linnéenne en étudiant la distribution des mammifères des régions tropicales africaines et sud-américaines (Buffon, 1761). Pas une seule espèce ne se révéla être commune aux deux régions, pourtant apparemment identiques du point de vue environnemental. Au lieu de supposer que la théorie linnéenne pouvait être considérée réfutée, il imagina que des facteurs écologiques subtils, difficilement décelables, pouvaient différencier les régions considérées. Il supposa aussi que les organismes, lors de leurs migrations, devaient traverser des régions dont l'environnement pouvait leur être très hostile. Dans le scénario proposé par Linné, on peut bien imaginer la pénible migration d'un ours polaire, obligé de traverser montagnes et déserts pour se rendre dans les pôles, la théorie prédisant qu'on devrait le trouver aux extrêmes septentrional et méridional de la planète. Buffon imagina que ces conditions pouvaient modifier si considérablement les organismes que leur attribution à un groupe particulier était rendue délicate, nécessitant toute l'expérience et la connaissance des experts taxonomiques.

Au lieu de rejeter la théorie de Linné, il la modifia donc pour rétablir l'adéquation avec les observations, en introduisant une possibilité d'évolution. Par ailleurs, il considéra que cette absence de correspondance entre les espèces de mammifères dans les diverses régions du globe écologiquement similaires n'était pas une exception. Au contraire, il considéra que c'était le cas pour toutes les espèces d'organismes. Buffon établit ainsi l'un des premiers principes de la biogéographie, connu sous le nom, précisément, de loi de Buffon : des assemblages distincts d'espèces occupent des régions isolées mais similaires du point de vue environnemental. On lui doit aussi la classification biogéographique de la géographie connue en Ancien et Nouveau Monde, chacun caractérisé par des associations d'organismes qui avaient un seul et même centre de création. L'idée de jardin de l'Eden unique fut ainsi éliminée par Buffon de la théorie de Linné.

La version de Buffon présente un grave défaut : autant la théorie de Linné faisait des prédictions que l'expérience pouvait mettre à l'épreuve, autant la version de

Buffon peut accommoder toute observation possible. En expliquant toute distribution d'organismes, l'expérience ne peut pas nous apprendre quoi que ce soit. En effet, contrairement à ce qui semble intuitif à première vue, le pouvoir explicatif d'une théorie est donné par les observations que la théorie interdit. En n'interdisant aucune observation, la théorie de Buffon n'est plus testable par l'expérience. Si l'on trouve les mêmes organismes à deux endroits différents, on applique la version linnéenne ; si on ne les trouve pas, c'est parce que les organismes ont été créés à des endroits différents au début ou bien parce qu'ils ont été modifiés lors des migrations.

Cela montre aussi que l'existence d'un paradis unique de la théorie de Linné n'est pas testable. En effet, si Buffon avait réellement trouvé les mêmes espèces des deux côtés de l'Atlantique tropical, il n'aurait pu choisir entre une explication par une dispersion à partir du paradis ou une création dans les endroits où ces espèces avaient été trouvées.

1.1.2 Charles Darwin : l'alternative évolutionniste de la théorie de Linné-Buffon

L'avènement des théories transformistes apportera des modifications au cadre conceptuel posé par Linné et Buffon. Charles Darwin (1809-1882) intégra les notions d'adaptation et fournit un mécanisme au modèle de Buffon.

Les observations effectuées par Darwin pendant le voyage du *Beagle* sur les oiseaux des îles Galápagos ont largement contribué à la réflexion et à l'élaboration de la théorie de l'évolution darwinienne, mais aussi à sa composante biogéographique. Darwin remarqua les failles constantes de la prédiction linnéenne du déterminisme purement écologique des distributions des taxons. Il alla même jusqu'à exagérer les différences trouvées. Ainsi il écrit, dans *De l'origine des espèces* que « si nous comparons, dans l'hémisphère austral, de grandes étendues de pays en Australie, dans l'Afrique australe et dans l'ouest de l'Amérique du Sud, entre les 25^e et 35^e degrés de latitude, nous y trouvons des points très semblables par toutes leurs conditions ; il ne serait cependant pas possible de trouver trois faunes et trois flores plus dissemblables ». Or il est évidemment aisé de trouver des flores et des faunes plus dissemblables : la flore et la faune australiennes, celles de la forêt pluviale africaine et celles de la taïga nord-américaine en sont un exemple.

Darwin a proposé un modèle pour expliquer le mécanisme qui générerait ces observations :

« Il me semble donc beaucoup plus probable, ainsi du reste qu'à beaucoup d'autres naturalistes, que l'espèce s'est produite dans une seule contrée, d'où elle s'est ensuite répandue aussi loin que le lui ont permis ses moyens de migration et de subsistance, tant sous les conditions de vie passée que sous les conditions de vie actuelle. Il se présente, sans doute, bien des cas où il est impossible d'expliquer le passage d'une même espèce d'un point à un autre, mais les changements géographiques et climatiques qui ont certainement eu lieu depuis des époques géologiques récentes doivent avoir

rompu la continuité de la distribution primitive de beaucoup d'espèces. Nous en sommes donc réduits à apprécier si les exceptions à la continuité de distribution sont assez nombreuses et assez graves pour nous faire renoncer à l'hypothèse, appuyée par tant de considérations générales, que chaque espèce s'est produite sur un point, et est partie de là pour s'étendre ensuite aussi loin qu'il lui a été possible. [...] Si l'existence d'une même espèce en des points distants et isolés de la surface du globe peut, dans un grand nombre de cas, s'expliquer par l'hypothèse que chaque espèce a émigré de son centre de production, alors, considérant notre ignorance en ce qui concerne, tant les changements climatiques et géographiques qui ont eu lieu autrefois, que les moyens accidentels de transport qui ont pu concourir à cette dissémination, je crois que l'hypothèse d'un berceau unique est incontestablement la plus naturelle. » (Darwin, 1873 : 383).

Dans le cas concret des Galápagos, il supposa que les îles étaient inatteignables pour la plupart des organismes qui habitaient les régions les plus proches du continent américain. C'est d'ailleurs sur le continent que ces espèces étaient apparues. Or, parfois, supposa Darwin, un petit nombre d'individus réussissent à franchir cette barrière géographique et à s'installer sur ces îles océaniques. Si ce petit groupe d'individus arrive à y survivre, les variations qu'ils vont produire naturellement seront sélectionnées bien plus efficacement que sur le territoire continental. Rappelons que Darwin ignorait le mécanisme de transmission de l'hérédité et qu'il supposait que les traits des parents se mélangeaient chez les descendants un peu comme le thé et le lait se mélangeant dans une tasse de porcelaine victorienne. Si la population est de grande taille, les variations nouvelles auront tendance à se diluer. Mais au sein du petit groupe insulaire, les nouvelles adaptations permettront aux heureux porteurs de laisser une descendance relativement importante et les nouveaux traits s'imposeront. Cet argument a été repris par les néodarwiniens sous le concept d'isolement reproductif : des traits adaptatifs pourront se répandre plus facilement dans la petite population isolée. Les barrières présentent donc une certaine perméabilité permettant à un petit nombre d'individus de se disperser, c'est-à-dire de sortir de leur aire de répartition géographique pour s'établir ailleurs (voir paragraphe 2.1.2). Il faut situer dans son contexte historique l'idée des dispersions avec colonisations par des petites populations « pionnières » et évolution rapide par changement environnemental et/ou compétition avec des espèces déjà installées et utilisant des niches écologiques proches : à l'époque de Darwin, comme à celle de Linné ou de Buffon, était unanimement acceptée l'idée d'une géographie immuable, en dehors de changements locaux liés, par exemple, à l'érosion ou à l'activité sismique. Dans ce cadre, seule la dispersion à partir d'un autre endroit permettait d'expliquer l'existence d'organismes phylogénétiquement relativement proches, dans des endroits séparés par des bassins océaniques. Darwin lui-même refusait l'idée qu'un jour on puisse démontrer la continuité géographique des continents dans le passé géologique (1859, 357-358). L'idée de la dispersion contra efficacement les hypothèses dites « extensionnistes » de géologues comme Charles Lyell et Edward Forbes. Celles-ci justifiaient les distributions disjointes en imaginant des ponts continentaux pouvant assurer des passages sur la terre ferme. Les ponts continentaux ne se limitaient pas à des trajets relativement courts comme celui reliant l'actuel Équateur aux îles Galápagos. On

en imaginait même qui pouvaient relier l'Inde et l'Amérique du Sud. L'existence de ces « ponts » a été défendue pendant longtemps par un bon nombre de géologues, malgré l'absence de preuves géologiques. En effet, tous ces ponts étaient censés s'être effondrés sous les masses océaniques, rendant cette hypothèse difficile à tester empiriquement.

Néanmoins, les idées de Darwin concernant la biogéographie se limitent à introduire la théorie de l'évolution dans le cadre fixé par Linné et Buffon, ce qui n'est pas négligeable, bien entendu. Mais du point de vue de la théorie strictement biogéographique, cela revient simplement à admettre un nombre de centres d'origine potentiellement illimité. Le cœur de la théorie reste fondamentalement inchangé : apparition d'une espèce toujours à un endroit différent de celui où on l'observe et évolution grâce à la migration.

L'explication darwinienne présente néanmoins une faiblesse supplémentaire par rapport à la narrative de Buffon : pour Linné-Buffon, la dispersion se fait en suivant un sens unique parce que les organismes sont supposés se déplacer à la recherche de l'environnement pour lequel ils ont été créés. Or, dans le cadre darwinien et postérieur, un éventuel retour en arrière ou une dispersion subséquente vers le centre d'origine devrait être tout à fait possible. Mais celui-ci n'est même pas, en général, envisagé. Pourquoi les oiseaux des Galápagos ne pourraient-ils revenir vers le continent ? Ils auraient d'ailleurs plus de chances de succès étant donné la grande taille de celui-ci. On envisage toujours les colonisations des îles océaniques par des espèces continentales mais pratiquement jamais le contraire. Cela est un paradoxe de la théorie biogéographique darwinienne.

1.1.3 *Ernst Haeckel : la chorologie et le paradis*

À l'époque de Darwin, une narration fondée sur un centre d'origine et des dispersions aléatoires très similaire à celle suggérée par Darwin fut avancée par Ernst Haeckel (1834-1919). Haeckel fut l'un des plus ardents défenseurs des théories darwiniennes en Europe continentale. Or Haeckel (1889) permet d'exemplifier à quel point la filiation théorique entre Linné et Darwin était directe. Dans certaines versions de son *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (*L'histoire de la création*), publié à partir de 1868, Haeckel montre les voies de dispersion des humains à partir du Paradis, endroit situé dans un hypothétique continent appelé Lemuria, situé dans l'océan Indien. Non seulement il n'existe pas la moindre trace de ce continent ou grande île, mais les voies de dispersion ne sont que des représentations générales, grossières même, des grandes lignes de parenté humaine telles qu'elles étaient comprises à cette époque. Elles n'ont de base empirique que d'une façon très générale.

Il est possible qu'à l'époque de Darwin et Haeckel il ait été plus facile de défendre l'idée de l'évolution à partir d'un centre d'origine que la possibilité d'évolution à la suite de grandes modifications géographiques, à une époque où l'on ne connaissait pas encore l'expansion des fonds océaniques et la dérive continentale. Louis Agassiz était l'un des opposants des idées évolutionnistes car il soutenait que les espèces

- Uhlig V (1911) Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. Mitt Geol Ges Wien 4:229-448.
- Upchurch P (2008) Gondwana break-up: legacies of a lost world? Trends in Ecology and Evolution 23:229-236.
- Upchurch P, Hunn CA (2002) "Time": the neglected dimension in cladistic biogeography? In: Monegatti P, Cecca F, Raffi S (eds.), International Conference "Paleobiogeography & Paleoecology 2001", Piacenza and Castell'Arquato 2001. Geobios 35 (mémoire spécial 24):277-286.
- Upchurch P, Hunn CA, Norman DB (2002) An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. Proceedings of the Royal Society of London, B 269:613-621.
- Valentine JW (1973) Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Van Veller MGP, Brooks DR (2001a) When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography. J Biogeography 28:1-11.
- Van Veller MGP, Zandee R, Kornet DJ (1999) Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. Cladistics 15:393-406.
- Van Veller MGP, Kornet DJ, Zandee R (2000) Methods in Vicariance Biogeography: assessment of the implementations of Assumptions 0, 1, and 2. Cladistics 16:319-345.
- Van Veller MGP, Zandee R, Kornet DJ (2001b) Measures for obtaining inclusive sets of area cladograms under Assumptions Zero, 1, and 2 with different methods for vicariance biogeography. Cladistics 17:248-259.
- Van Veller MGP, Kornet DJ, Zandee R (2002) A posteriori and a priori methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. Cladistics 18:207-217.
- Van Veller MGP, Brooks DR, Zandee R (2003) Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. J Biogeography 30:319-329.
- Wallace AR (1876) The geographical distribution of animals. Macmillan, London.
- Westermann GEG (2000b) Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. Palaeogeogr Palaeoclimat Palaeoecol 163:49-68.
- Wiley EO (1988) Parsimony analysis and vicariance biogeography. Syst Zool 37:271-290.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. Annu Rev Ecol Evol Syst 34:273-309.

- Willis JC (1922) Age and area. Cambridge Univ Press, London.
- Young GC (1995) Application of cladistics to terrane history – parsimony analysis of qualitative geological data. *Journal of Southeast Asian Earth Sciences* 11:167-176.
- Zandee M, Roos M (1987) Component compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3:305-332.
- Zaragüeta Bagils R, Bourdon E, Ung V, Vignes-Lebbe R, Malécot V (2009) On the International Code of Area Nomenclature (ICAN). *Journal of Biogeography* 36:1617-1619.
- Zaragüeta Bagils R, Ung V, Grand A, Cao N, Ducasse J (2012) LisBeth: New cladistics for phylogenetics and biogeography. *Comptes Rendus Palevol* 11:563-566.