

# Ce que les phylogénies moléculaires et les bases de données peuvent apporter à la relance de l'anatomie comparée : l'exemple des Téléostéens

par Agnès Dettai<sup>1</sup> & Gaël Lancelot<sup>2</sup>

<sup>1</sup>UMR 7138 CNRS « Systématique, Adaptation, Évolution », Département Systématique et Évolution, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. E-mail : [adettai@mnhn.fr](mailto:adettai@mnhn.fr)

<sup>2</sup>Centre for the History of Science, Technology and Medicine, Simon Building, University of Manchester, Manchester M13 9PL, Royaume-Uni. E-mail : [gael.lancelot@student.manchester.ac.uk](mailto:gael.lancelot@student.manchester.ac.uk)

Reçu le 26 janvier 2004

## RÉSUMÉ

Les aspects moléculaires et morphologiques ont été traditionnellement opposés dans les sciences de la vie, en raison de divergences d'objectifs et de méthodes. La systématique, cependant, utilise des données moléculaires et anatomiques pour le même but (la reconstruction des phylogénies) et pourrait être le lieu de la fusion de ces deux méthodologies. La morphologie souffre d'un manque de considération, de crédits et de personnel. La recherche y est considérée comme moins performante, car elle nécessite une grande spécialisation et beaucoup de temps. Mais ses résultats

sont tout aussi importants que ceux de la phylogénie sur des caractères génétiques. Une manière d'optimiser la recherche en anatomie comparée pourrait être la création et l'utilisation de bases de données rassemblant l'immense quantité d'informations accumulées jusqu'ici. L'exemple des Acanthomorpha, groupe rassemblant un tiers des espèces de Vertébrés, permet d'explorer les possibilités d'une telle base de données et son utilisation future. La nouvelle alliance qui pourrait résulter de ces modifications a d'immenses applications potentielles.

## SUMMARY Return of the prodigal bandwagon: what molecular phylogenies and databasing can bring to compared anatomy (the example of teleosts)

Molecular and morphological aspects are traditionally opposed in life sciences. Systematics, however, has long used molecular tools for evolutionary purposes and might be the place to unify those two elements of biology, even though up until recently, such methodologies were incompatible and opposed. Morphological studies suffer from a lesser recognition and a largely inferior access to credits and renewal of personnel, because of the length of time and level of specialization required to produce morpho-anatomy

based work. Databasing might be a way to simplify and speed up morphological studies. The use of databases is spreading in systematics, from bibliography to collection catalogs and localisation, to sequence banks. The example of Acanthomorpha exemplifies this with the construction of a database gathering bibliographical and anatomical data so as to avoid repeating previous work. Molecular phylogenies cannot be explored alone; they need to be compared with morphological analyses.

Dans la biologie moderne, il est courant d'opposer les aspects morphologiques (étude du phénotype) aux aspects moléculaires (étude du génotype) des êtres vivants. La morphologie est traditionnellement associée au naturalisme, à une biologie holistique et liée aux études sur le terrain, tandis que la biologie moléculaire, vue comme la création de physiciens ou de chimistes s'intéressant à la matière vivante, est souvent perçue comme réductionniste et se cantonnant au laboratoire. Cette division est

aussi ancienne que la biologie moléculaire elle-même. Elle a certainement été soutenue dans certains cas et déplorée dans d'autres par les têtes de file des écoles biologiques elles-mêmes, de James Watson à Ernst Mayr (Wilson 1994). Le "bandwagon effect" décrit par ce dernier (Mayr, 1963) semble avoir été une réalité pressante dès le départ (et ses effets sont encore largement sensibles aujourd'hui) : la biologie moléculaire, auréolée de ses succès immédiats et fort visibles, attire les crédits,



draîne les étudiants, et fait se tourner vers l'ADN des champs qui pourraient *a priori* explorer d'autres voies. Cet état de fait a commencé très tôt, porté par la vague de construction d'universités des années 60-70, conçues pour accueillir les jeunes adultes issus du "baby boom", et désireuses d'assurer leur indépendance et leur performance en se rattachant au champ le plus prometteur dans chaque science. Même en France, où les institutions universitaires ont été en général plus rétives à ce changement, la biologie moléculaire s'est étendue, passant par les programmes de la DGRST (Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique), précurseur du Ministère de la Recherche (Gaudillière, 1991).

Depuis la naissance de la biologie moléculaire, la morphologie n'est plus pratiquée à grande échelle que dans le domaine qui accorde le plus de valeur à la théorie de l'évolution, en tant que principe central : la systématique, science de la classification des êtres vivants à partir de leur histoire commune. C'est en systématique (et, à bien moindre échelle, en écologie) que se sont réfugiés, pour ainsi dire, les biologistes évolutionnistes et les morphologistes. Cependant la biologie moléculaire ne s'est pas substituée à un champ de recherche en plein essor : le domaine entier de la phylogénie connaissait une certaine désaffection, au point que seuls les paléontologistes ou presque travaillaient encore sur l'étude des relations de parenté (Patterson, 1987), entre autres parce que de nombreux chercheurs considéraient que la majorité des sujets d'intérêt avaient déjà été étudiés (Medawar, 1967). La biologie moléculaire a relancé l'intérêt pour la systématique, bien que dans les années 1960, sa période la plus glorieuse et la plus hégémonique, les seuls à s'intéresser encore à la phylogénie et à la systématique issue de données morphologiques aient continué à être majoritairement issus de la paléontologie (Tassy, 2001 ; Goujet, 2000). La prédominance de l'étude de caractères ostéologiques sur les caractères d'anatomie molle (muscles et nerf) chez les Téléostéens peut, au moins partiellement, s'expliquer par l'influence des paléontologues. À l'époque, les néontologistes s'intéressaient plutôt à l'étude des processus qu'à celle des structures des relations de parenté. C'est également à cette époque qu'est née la cladistique (Hennig, 1966), théorie qui permettait justement de construire une phylogénie à partir des seules espèces actuelles. Elle s'est tout d'abord répandue parmi les entomologistes, avec Lars Brundin, puis parmi les ichtyologues avec Gareth Nelson et Colin Patterson.

Cependant la systématique ne fut pas un bastion en guerre permanente avec la biologie moléculaire. Bien au contraire, elle explora très tôt les possibilités offertes par les données moléculaires. Dès avant la découverte de la structure de l'ADN, le biologiste Marc Florkin plaidait pour l'utilisation de la cristallographie pour la comparaison de caractères. Il y eut une série d'études sur la phylogénie utilisant les séquences d'acides aminés des protéines (Goodman, 1963), dont celle bien connue d'Emile Zuckerkandl et Linus Pauling (1965) sur l'hémoglobine, juste avant et après la découverte de Watson et Crick (Hagen, 1999). Très vite après les premiers séquençages d'ADN, l'idée s'impose d'utiliser ces séquences comme

des caractères pour la systématique (Zuckerkandl & Pauling, 1965). Francis Crick prédit rapidement la naissance de la « taxinomie protéinique » (Crick, 1958). De manière intéressante, le titre d'un article de Charles Sibley décrit cela comme l'étude de la « morphologie des protéines » (Sibley, 1962). Puis les résultats se mirent à parler d'eux-mêmes. Les recherches montrèrent rapidement que les données moléculaires pouvaient apporter des résultats sur des groupes qui jusque là posaient problème du fait de la faible quantité de caractères accessibles aux morpho-anatomistes, comme les bactéries par exemple (Woese & Fox, 1977). D'autres résultats, comme ceux qui concernent la phylogénie des oiseaux (Sibley & Ahlquist, 1981, 1983) et celle des Primates (Goodman, 1963), révolutionnèrent la manière de considérer ces groupes, bien qu'ils n'aient pas été acceptés tout de suite par la communauté des systématiciens, encore composée majoritairement de morpho-anatomistes.

Malheureusement les premières études de systématique moléculaire se heurtèrent à un problème, car les phylogénies morphologiques et moléculaires étaient aussi incompatibles, non plus à cause d'une différence de sources ou d'épistémologie, mais de méthode. Les phylogénies moléculaires ont, dès le départ, nécessité de grandes puissances de calcul, ce qui les a amenées à être principalement étudiées par les tenants de la phylogénie mathématique, aussi appelée phénétique. C'est cette association qui a amené à l'hypothèse de l'horloge moléculaire (1964), déniait toute influence majeure à la sélection naturelle dans l'évolution moléculaire, et nécessitant une rupture logique entre le niveau génétique et le niveau phénotypique d'un organisme. Ce paradoxe morpho-moléculaire (Dietrich, 1998) a été difficile à résoudre, et les tentatives pour ce faire comprennent certaines des théories les plus sujettes à débat dans les sciences de l'évolution à ce jour, dont la théorie neutraliste de l'évolution de Motoo Kimura (1968).

La systématique eut ainsi deux effets majeurs : en préservant le rôle et la valeur de spécialistes morphologistes, elle assura une continuité du savoir et du travail dans ce domaine, et finissant par inclure des données moléculaires (notamment après que la phylogénie sur séquence se soit libérée des méthodes phénétiques qui lui avait donné son essor), elle fut un pont entre les deux domaines, permettant d'éviter une séparation entre la biologie physico-chimique et la biologie des organismes.

Au cours des vingt dernières années, les progrès des méthodes d'obtention de données moléculaires ont été extrêmement importants, tout d'abord avec la généralisation de la méthode d'amplification en chaîne par polymérase (Saiki *et al.*, 1985 ; Mullis & Faloona, 1987), puis avec l'amélioration des méthodes, la diffusion et l'automatisation des processus. Ces améliorations ont permis de diminuer le temps nécessaire à l'obtention des données et leur coût. De fait, les principales objections d'ordre pratique formulées par Hillis (1987) contre les études moléculaires sont levées : celles-ci n'ont plus forcément besoin de matériel frais ou congelé, elles sont à présent d'un coût qui permet d'envisager des études de grande ampleur et peuvent traiter rapidement de larges

échantillonnages. Tout cela augmente cependant le risque de voir la systématique moléculaire évincer la systématique basée sur la morpho-anatomie qui ne peut pas bénéficier de tels progrès, et de voir celle-ci disparaître faute de compétences et de moyens, alors que les deux approches sont complémentaires.

Nous allons ici récapituler certains des éléments qui font que l'anatomie comparée est parfois considérée comme moins « compétitive » (d'après les moyens d'évaluation classiques) voire moins attractive pour les chercheurs et les étudiants, puis nous passerons en revue quelques uns des outils qui simplifient le travail des systématiciens. En prenant l'exemple des Téléostéens en général, et des *Acanthomorpha* en particulier, nous montrerons comment les résultats obtenus avec des données moléculaires peuvent, dans le cas de grands groupes, permettre de mieux cerner les groupes à étudier. Enfin, nous décrirons une nouvelle base de données spécifiquement conçue pour la phylogénie, qui pourrait offrir une plus grande facilité de consultation et une meilleure exploitation des données déjà existantes.

## EXPLIQUER LA PERTE DE CONSIDÉRATION DE L'ANATOMIE COMPARÉE

Plusieurs éléments font que les études basées sur l'anatomie comparée peuvent être plus exigeantes que les études moléculaires sur le plan du temps et de la compétence nécessaires.

### Les difficultés dues à la taille et à la variabilité des groupes

La reconstruction de l'histoire des taxons passe par l'étude de caractères (caractéristiques observées) qu'ils soient d'origine génétique ou phénotypique, en recherchant en priorité les caractères hérités d'un ancêtre commun et pouvant servir de marqueur de cette ascendance commune. Le principe d'homologie élaboré par Etienne Geoffroy St-Hilaire tel que reformulé par Richard Owen (papier de Camardi sur Sir Richard Owen, 2002) permet d'identifier des éléments comparables. Ce premier pas peut déjà poser problème pour des études incluant des taxons très différents les uns des autres. Si l'on considère l'exemple du crâne des chondrostéens « primitifs », celui-ci peut comporter plus de 150 éléments osseux d'origine dermique ou cartilagineuse, contre 28 pour les humains et 72 pour certains « reptiles primitifs » (Härder, 1975). Il y a eu indépendamment dans plusieurs lignées de Téléostéens des réductions et des fusions osseuses (Helfman *et al.*, 1997), de sorte qu'il peut être difficile de déterminer l'identité de certains éléments, et donc de pratiquer des comparaisons entre taxons. Le chercheur vérifie ensuite que les caractères présentent des états de caractères différents dans les taxons étudiés, mais ne sont pas trop variables, sinon ils n'apportent plus d'information. Les groupes comparés peuvent présenter une variabilité interne, réduisant le nombre de caractères utilisables et compliquant leur identification. Ce problème

est particulièrement fréquent pour les groupes de grande taille. La solution est d'augmenter l'échantillonnage pour tenir compte de la variation (Dayrat & Tillier, 2000), mais cela peut devenir ingérable pour les grands groupes très dérivés.

En général, plus le groupe est vaste, plus les chercheurs qui s'y intéressent sont nombreux, et plus les connaissances sur le groupe sont dispersées, d'une part entre les chercheurs, d'autre part dans un grand nombre de publications. Il est donc difficile d'assembler les éléments pour avoir une vue d'ensemble. Lorsque celle-ci peut être réalisée, c'est souvent en simplifiant et en perdant de vue la variabilité à l'intérieur des groupes.

### Lenteur de l'acquisition des données

Pour les études moléculaires, les étapes d'acquisition des données sont relativement rapides. Une fois établie l'homologie des séquences obtenues pour les différents taxons, un alignement est réalisé pour faire correspondre les caractères, *i.e.* les sites dans la séquence; un seul marqueur moléculaire peut donc fournir une grande quantité d'informations. L'analyse permet ensuite de dire quels sont les sites qui présentent des états de caractères homologues. Au contraire, pour des études morpho-anatomiques, l'évaluation de l'homologie et l'acquisition des données se font caractère par caractère. Pour chacun des caractères indépendamment, il faut vérifier que les éléments comparés pour chacun des taxons étudiés sont bien homologues, ce qui peut prendre beaucoup de temps et nécessiter des études complémentaires (développement, structure, contact avec des muscles ou des nerfs, etc.). Après analyse, il est de nouveau nécessaire de revenir à l'étude des caractères à la lumière des résultats obtenus. Contrairement aux techniques de séquençage qui s'améliorent en permanence, permettant l'acquisition de plus en plus rapide des données, une étude morpho-anatomique demande un travail d'une durée relativement longue et difficile à réduire. Il est possible d'ajouter à cela que les revues consacrées à ce type de travaux sont moins bien cotées (Institute for Scientific Information, 2000) que celles dédiées à la systématique moléculaire. Les chercheurs se consacrant à la morpho-anatomie courent le risque d'être moins bien évalués que leurs homologues molécularistes si seuls les facteurs d'impacts de leurs publications sont pris en compte.

### Exportabilité d'un groupe à un autre et compétences

L'acquisition comme l'analyse des données moléculaires sont les mêmes pour tous les groupes taxinomiques, à de faibles différences près. Les difficultés rencontrées, tout comme les problèmes méthodologiques, sont semblables et, une fois ceux-ci maîtrisés, il est facile pour un chercheur ne travaillant que sur des données moléculaires d'appliquer ses connaissances à un nouveau groupe. Il n'en est pas ainsi pour les données morpho-anatomiques. L'étude de celles-ci demande une connaissance approfondie du groupe étudié, une capacité

à apprécier les détails qui ne peut venir que d'une étude intensive. Une expérience avec un groupe peut permettre un repérage plus rapide des caractères potentiels dans un autre groupe, mais leur évaluation demande que le chercheur se familiarise avec le nouveau groupe étudié. Plus les deux groupes sont différents, moins les mécanismes établis pour le travail sur le premier peuvent venir en aide pour une étude sur le second. C'est ainsi que de nombreux chercheurs en morpho-anatomie sont spécialisés dans un petit nombre de groupes. Professionnellement, cela peut leur imposer des limitations lors de la recherche d'un poste, qui devient beaucoup plus spécifique. Cela n'encourage pas les étudiants à choisir une telle formation, car la recherche d'un poste, déjà difficile, le devient encore plus du fait de l'étroitesse de leur spécialisation. Pour les mêmes raisons, les chercheurs capables d'assurer la formation sont de moins en moins nombreux.

Le développement de l'informatique a apporté de nombreuses améliorations dans le travail quotidien des systématiciens, qu'ils soient molécularistes ou morphologistes. Il existe aujourd'hui de nombreux logiciels performants permettant d'analyser rapidement de grands jeux de données avec une grande variété de critères d'optimisation, et la partie préparatoire du travail (bibliographie, recherche de spécimens, vérification des noms des taxons et des classifications précédentes) a également été rendue plus efficace et plus rapide, en particulier par le développement de bases de données.

## **LES BASES DE DONNÉES SIMPLIFIENT LE TRAVAIL EN SYSTÉMATIQUE**

Le travail en systématique requiert d'avoir accès à une grande quantité d'informations diverses en sus des données et résultats accumulés par les études des prédécesseurs sur le sujet : sur les références bibliographiques à consulter, sur l'historique des noms des taxons et leur validité, sur le mode de vie ou la distribution géographique, sur les collections où les spécimens nécessaires à l'étude sont conservés, etc. Très schématiquement, une base de données est un ensemble structuré de données accessible pour satisfaire plusieurs utilisateurs en un temps raisonnable (Bailly, 1996). Les bases de données informatisées peuvent permettre un accès rapide, fiable et efficace à de très grandes quantités de données, ainsi que l'extraction de nouvelles mises en relations de données ou d'informations. De plus, le World Wide Web autorise une diffusion et un accès direct et rapide aux informations quelles que soient leur provenance et leur lieu de stockage. Plusieurs types de bases de données contenant des informations d'intérêt potentiel pour les systématiciens et les autres biologistes sont disponibles aujourd'hui, tandis que d'autres sont encore en phase de développement. Nous allons faire une courte revue des catégories de bases de données ainsi utilisées par les chercheurs.

Les bases de données bibliographiques (PubMed, Zoological Records) sont aujourd'hui d'usage courant, mais les recherches sont limitées aux mots du titre, aux mots-clés, aux auteurs, et parfois aux mots présents dans le résumé. Or, il arrive fréquemment que des résultats ou des informations présents dans un article n'aient pas pu être intégrés dans ces synthèses. La référence ne pourra pas être retrouvée avec une recherche sur ces thèmes. Cependant, les méthodes d'informations et de comparaison de l'information sont en progrès constants.

Un très grand nombre d'espèces de vertébrés ont déjà été décrites (environ 1 800 000), et plus d'une centaine sont décrites chaque année (Berra & Berra, 1977; Berra, 1997). Se tenir au courant à partir des seules publications dans les périodiques est devenu impossible, d'autant plus que certaines espèces ont été décrites plusieurs fois sous des noms différents par des chercheurs qui n'étaient pas avisés des précédentes descriptions. Or, bien que le nom ne soit qu'une commodité servant à désigner le groupe, il est important de pouvoir reconnaître si, sous un nom différent, se cache le même groupe ou non, et de pouvoir utiliser le nom valide pour le désigner. Il existe des bases de données qui permettent en quelques secondes de retrouver l'historique complet des noms qui ont été appliqués à une espèce au cours de l'histoire de son étude. De nombreuses bases de données de ce type sont actuellement en développement ou déjà disponibles : le Catalog of Fishes, Fishbase (Froese & Pauly, 2003) ou ITIS, entre autres ; il existe des métabases offrant la possibilité de faire des recherches sur plusieurs bases de données (Species 2000). Bien que certains groupes soient très bien couverts, au point que les bases recensent la quasi-totalité des noms actuellement ou anciennement employés (c'est le cas des poissons, avec le Catalog of Fishes et FishBase), pour d'autres, aucune information n'est disponible. Certaines de ces bases, comme FishBase, donnent également des informations sur la distribution ou la biologie des espèces. Enfin, aux niveaux national et européen sont disponibles des listes faunistiques et floristiques, tels Fauna Europea (<http://www.faunaeur.org/>) ou EuroCat (<http://sp2000europa.org/>).

La plupart des institutions (muséums et universités) abritant des collections de spécimens sont en train de procéder à l'informatisation de leurs collections, et nombreuses sont celles dont les catalogues sont accessibles par le *www*. Un chercheur peut donc en utilisant ces bases de données avoir rapidement une idée de la disponibilité de spécimens et échantillons nécessaires à une étude donnée, et demander un prêt de matériel en conséquence. Cependant, faire une recherche exhaustive à travers de nombreuses collections peut représenter un défi en soi, et une recherche à partir des spécimens a toutes les chances de ne pas aboutir. C'est le problème que tente de résoudre actuellement le projet BioCASE, dont l'infrastructure est proche d'être terminée, mais qui aura besoin de temps et de crédits pour enregistrer toutes les collections présentes en Europe.

Cependant la plus grande lacune de la couverture des informations par les bases de données se situe au niveau de la présentation des données elles-mêmes.

Lors de la publication d'un article concernant la systématique basé sur des données moléculaires, la plupart des revues imposent aujourd'hui de déposer les séquences employées dans une banque de séquences. Ces banques de séquences, comme EMBL ou GenBank, sont librement accessibles par le [www](http://www) et contiennent une quantité de données qui, bien que déjà très importante, est toujours en croissance très rapide : GenBank v. 137 (août 2003) contient 27 millions de séquences nucléotidiques, contre 18 millions pour la v. 131 (août 2002) et 13 millions pour la v. 126 (octobre 2001). Elles permettent un accès rapide et simple aux données d'origine, ainsi que des recherches par nom de taxon, de marqueur, d'auteur ou même par séquence tel le très employé logiciel BLAST (Altschul *et al.*, 1997). Elles sont devenues un outil d'usage quotidien pour les chercheurs en systématique moléculaire. Il n'existe pas aujourd'hui de base de données équivalente pour les données morpho-anatomiques, pour des raisons liées à la complexité de la représentation de ces données. Une telle base serait pourtant un outil précieux pour faciliter les recherches bibliographiques comme les rapprochements de données acquises indépendamment. Il existe des bases de données qui remplissent partiellement ces fonctions. Ainsi Tree-Base (Sanderson *et al.*, 1994, 1995), dans laquelle les chercheurs peuvent déposer directement leurs arbres et leur matrice de données moléculaires ou morphologiques, mais où il n'est pas possible de faire de recherche par caractère, ou de comparer plusieurs matrices entre elles. MorphBank permet de stocker des images de caractères morpho-anatomiques. Deux bases de données sont en cours de développement et devraient permettre des accès plus dynamiques aux données et des recherches plus complètes et plus complexes : MorphoBank et MetAcanthomorpha. L'exemple de MetAcanthomorpha (Dettaï & Lecointre, 2004) sera développé ci-dessous.

### L'EXEMPLE DES ACANTHOMORPHA (TELEOSTEI)

Les *Acanthomorpha* forment le plus grand des groupes de vertébrés actuels, avec 15 344 espèces et 314 familles (d'après FishBase, décembre 2002). La plupart de ses membres possèdent des rayons épineux dans leurs nageoires dorsales, anales et pelviennes. La phylogénie de ce groupe a été l'objet d'un débat depuis des années entre de nombreux morphologistes (Voir entre autres Stiassny, 1986; Johnson & Patterson, 1993, 2001). Plusieurs parties de l'arbre restent sans résolution, et Johnson (1993) fait remarquer, à propos de l'emplacement des *Elassomatidae* : « I am not optimistic about the potential for a clear resolution of this problem based on morphological data alone ». La phylogénie publiée par Johnson et Patterson (1993) à l'issue du congrès de 1990 sur la phylogénie des *Percomorpha*, l'un des principaux sous-groupes des *Acanthomorpha*, est présentée sur la figure 1a. L'un des problèmes est l'ampleur et la diversité du groupe : aucun morphologiste ne peut en maîtriser

l'ensemble. Malheureusement, faute de connaître les relations à l'intérieur du clade, il est dangereux de n'étudier qu'un sous-groupe : dans ce cas, il n'est pas possible d'exclure qu'il manque certains taxons, puisque la composition du groupe n'est pas toujours connue. De plus, le manque de connaissances sur les relations entre groupes d'apparence homogène rendent la polarisation des caractères hasardeuse. Par exemple, plusieurs hypothèses avaient été proposées pour le groupe-frère des *Notothenioidei*, un clade de poissons antarctiques : les *Zoarcoidei* (Anderson, 1990), les *Pinguipedidae* (Balushkin, 2000) ou les *Trachinoidei* (Gosline, 1968). Or, les études moléculaires récentes, incluant un large échantillonnage, proposent plutôt une relation avec les *Percidae* (Chen, 2001; Chen *et al.*, 2003; Dettaï & Lecointre, 2004) ou les *Serranidae* (Miya *et al.*, 2003), qui n'avaient jamais auparavant été rapprochés des *Notothenioidei*. Les *Zoarcoidei* sont placés de manière fiable avec les *Cottoidei*, les *Trachinoidei* apparaissent polyphylétiques, et les *Cheimarrichthyidae* (très proches des *Pinguipedidae*) se rattachent de manière fiable à un groupe éloigné. Les caractères cités pour définir ces groupes sont donc à revoir, puisqu'ils ont été établis en fonction des taxons étudiés. Un autre exemple est le groupe des *Labroidei* au sens de Liem et Greenwood (1981), c'est-à-dire contenant les *Labridae*, les *Scaridae*, les *Odacidae* (Greenwood *et al.*, 1966) mais également les *Cichlidae* et les *Embiotocidae*. Ce groupe apparaît polyphylétique d'après les résultats moléculaires (Dettaï & Lecointre, travail en cours; Miya *et al.*, 2003), et au moins une partie du groupe (les *Cichlidae*) est associée de manière fiable aux *Atherinomorpha*, ce qui bouleverse toutes les hypothèses antérieures (voir figure 1b). La plupart des caractères soutenant le groupe des *Labroidei* font partie de l'appareil pharyngé (Johnson, 1993). Si la parenté *Cichlidae-Atherinomorpha* se confirme, cet ensemble de caractères pourra être considéré comme convergent, et une étude complète serait intéressante d'un point de vue fonctionnel en partant de ce nouveau résultat et en intégrant les *Atherinomorpha*. D'autre part, tous les groupes appartenant aux *Acanthomorpha* n'ont pas été encore représentés dans une même matrice morphologique. C'est peut être la raison pour laquelle certains rapprochements taxinomiques donnés par les études moléculaires à large échantillonnage taxinomique furent perçus comme très inattendus par les morphologistes. Il est possible que certains résultats nouveaux sur le plan moléculaire seraient retrouvés par cette approche. Les problèmes dans ce groupe ne sont pas dus à une faille inhérente à l'anatomie comparée, mais plutôt à un échantillonnage qui n'inclut pas tous les groupes impliqués : un problème semblable était présent dans l'étude moléculaire de Streelman & Karl (1997) sur les *Labroidei*. Sur un groupe aussi large que les *Acanthomorpha*, il est impossible d'inclure dans une étude tous les extra-groupes possibles.

C'est là que peuvent intervenir les résultats obtenus par les études moléculaires, en particulier celles à grande échelle. Ils peuvent servir à délimiter des groupes de taille étudiable, mais contenant cependant les taxons d'intérêt, et permettre aux futures études à plus petite

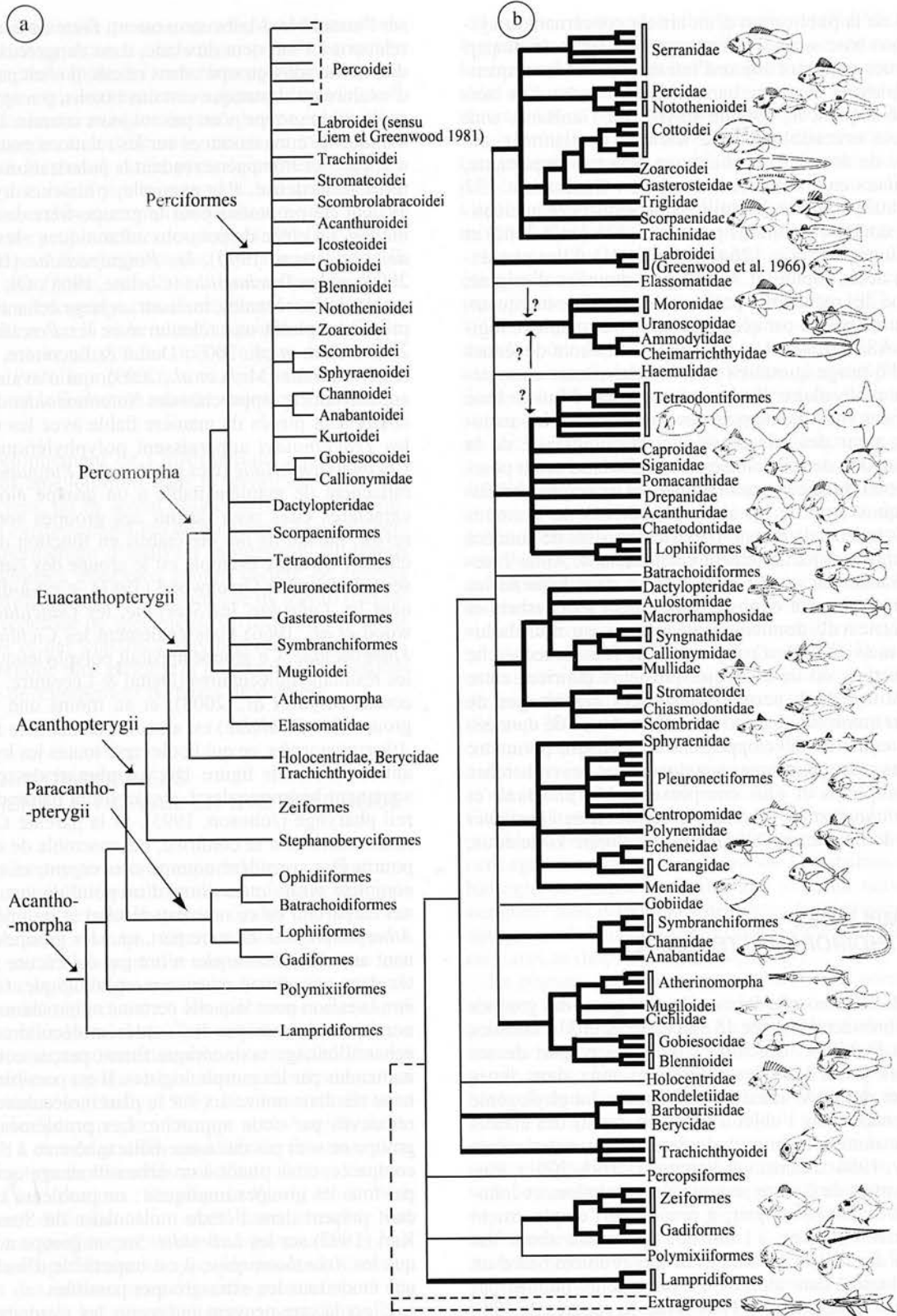


FIG. 1a. – Arbre récapitulant les conclusions de Johnson et Patterson (1993).

FIG. 1b. – Arbre de synthèse sur la phylogénie des *Acanthomorpha*, établi à partir d'un travail en cours (Dettai et Lecointre, 2004) sur 5 marqueurs moléculaires nucléaires et mitochondriaux. Les clades considérés comme fiables selon le critère de congruence taxinomique sont représentés en gras.

échelle, qu'elles soient moléculaires ou morpho-anatomiques, de sélectionner les extra-groupes qui conviennent. Il est également intéressant d'utiliser des résultats moléculaires inattendus pour indiquer des taxons dont l'exploration serait judicieuse.

### Importance de réaliser des études sur des caractères morpho-anatomiques pris séparément

Assez fréquemment, la morpho-anatomie est introduite dans les articles de systématique moléculaire uniquement sous la forme de quelques caractères dont le développement est retracé sur des arbres reconstruits avec des données moléculaires. Bien que cette manière de procéder ait un intérêt certain pour étudier la distribution de caractères et les hypothèses quant à la manière dont ceux-ci ont pu évoluer, elle ne peut pas remplacer une étude morpho-anatomique indépendante. Si seuls des caractères qui intéressent directement les chercheurs sur un sujet donné sont étudiés, beaucoup d'éléments intéressants, voire importants, risquent de ne pas être repérés. Lorsqu'une étude est faite en systématique à partir de données morpho-anatomiques uniquement, les spécimens sont pris en considération dans leur ensemble, à la recherche de caractères dérivés qui pourraient être des indicateurs d'une ascendance commune. Etant donné qu'il n'est pas possible de déterminer *a priori* (avant analyse) quels caractères sont de tels indicateurs, de très nombreux caractères sont comparés. Par une telle approche, des motifs peuvent émerger, qui seraient passés inaperçus si le chercheur était allé droit au but en ne réalisant des observations que sur les caractères qui l'intéressent directement. Au delà des caractères utiles pour la reconstruction phylogénétique, cela peut apporter des informations sur les caractères phénotypiques variables ou très conservés. En cas de convergence, est-ce par des processus semblables ou très différents? Ces études peuvent fournir de nombreuses données sur la compréhension des contraintes qui s'opèrent sur les individus. Il est toujours possible ensuite d'étudier à part certains des caractères dégagés au cours d'études générales, à l'aide des résultats obtenus à partir des données moléculaires, mais l'étude complète permet de garder à l'esprit que c'est l'ensemble des caractères présentés par les spécimens qui est à expliquer, et pas seulement un complexe de caractères donné.

Enfin, les études moléculaires peuvent également être sujettes à des artefacts. Pratiquer les deux approches permet d'avoir accès à des ensembles de caractères très différents qui peuvent éventuellement se corroborer.

### Des bases de données conçues pour la phylogénie

Pour de nombreux groupes très étudiés, comme les *Acanthomorpha*, la quantité de données déjà étudiées en anatomie comparée est non seulement très importante, mais également très hétérogène, car elles ont été assemblées par de nombreux chercheurs avec des méthodologies et des approches différentes. Les connaissances, concentrées sur des sous-groupes, sont atomisées entre

une multitude de publications et de spécialistes. Or, pour s'attaquer à un groupe de cette ampleur, il serait nécessaire de pouvoir trouver ou retrouver rapidement une information donnée, mais également de pouvoir faire des comparaisons à grande échelle, donc d'avoir un moyen synthétique de visualiser les informations. Fujita (1990) a réuni, dans un seul livre, une grande quantité d'informations sur le squelette caudal des Téléostéens. À la fin du volume se trouve un tableau récapitulatif de quelques caractères pour les différents groupes. Ces caractères sont croisés sur un sous-ensemble de taxons qui n'avaient jamais été réunis dans une même matrice. C'est la raison pour laquelle il fut possible d'en tirer des homologies nouvelles. Fujita n'a pas exploité ce tableau à des fins phylogénétiques, mais d'autres auteurs, à la recherche de caractères pour soutenir certaines parentés nouvelles apparues dans les études moléculaires (Lecointre, 1995; Lecointre & Nelson, 1996), y ont découvert deux caractères soutenant la nouvelle relation *Clupeomorpha-Ostariophysii*. Un tel tableau (qui équivaut à une matrice taxon-caractère à lui seul) est donc intéressant, mais incomplet : des données additionnelles nécessaires, les précisions, les informations sur les caractères sont également présentes à l'intérieur du volume. Récupérer des caractères ou des observations simplement codées, sans s'intéresser au processus d'étude et aux informations complémentaires qui les sous-tendent, revient à utiliser une boîte noire. Chacun des états de caractères observés a été étudié séparément par un chercheur, soupesé et évalué en fonction des autres observations effectuées au cours de l'étude, mais également des *a priori* et des connaissances propres de celui qui a effectué l'étude. Le simple fait de comparer deux « observations » entre elles est déjà une affirmation forte sur leur homologie : en fait, deux spécimens ne présentent jamais exactement le même état, c'est le chercheur qui décide s'il s'agit de variantes d'un même caractère. Les différences peuvent être minimales, ou elles peuvent être très importantes, mais ranger deux observations dans un même état de caractère est une réduction de l'information présente sur les organismes. Comme toute synthèse, celle-ci est réalisée dans le but de rendre intelligible une observation à la lumière de connaissances antérieures et de connaissances connexes. Cette synthèse est faite sous la forme d'un codage des caractères, également fonction de connaissances extérieures, qui représente les hypothèses d'homologie (voir figure 2). Au final, ce qui est entré dans la matrice taxon-caractère n'est pas une observation, mais une information qui a subi un long processus (Popper, 1972; Brady, 1994; Rieppel & Kearney, 2002). Il est donc extrêmement important d'associer un maximum d'informations complémentaires à chaque case de la matrice (« observation »). Etant donné la complexité d'une analyse morpho-anatomique, une longue réflexion a été menée sur la manière de représenter les données qui en sont issues. Les progrès des bases de données en ont fait des outils souples et fiables, capables de stocker une grande quantité de données et, plus important, de liens entre des données, ce qui est primordial étant donné la nature relationnelle du concept de caractère (Hennig,

	Caractère 1	Caractère 2	Caractère 3
Taxon 1	0	0	0
Taxon 2	1	1	1
Taxon 3	1	2	1
Etc...			

Hypothèse 1 : ces états de caractères sont des instanciations d'un même caractère

Hypothèse 2 : ces observations sont des instanciations d'un même état de caractère

FIG. 2. – Les hypothèses qui sous tendent la matrice taxons-caractères.

1966; Rieppel & Kearney, 2002). À partir de ce travail de réflexion, une base de données limitée aux *Acanthomorpha* est en cours de construction. Une telle limitation taxinomique permet de mieux adapter la base de données aux besoins des chercheurs sur les Acanthomorphes, qui peuvent différer de ceux qui s'intéressent à d'autres groupes.

C'est une vue générale sous la forme d'une matrice taxons-caractères (figure 3) qui a été choisie, car elle permet de visualiser de nombreux caractères et taxons simultanément. Elle est complétée par des liens vers les informations complémentaires pour chaque hypothèse d'association d'un état de caractère à un spécimen (figures 3 et 4) : le spécimen sur lequel les observations ont été réalisées, l'auteur de l'étude dont sont tirées les données, la personne ayant entré celles-ci, des précisions et des commentaires quant à la description ou aux limitations des données présentées, voire des illustrations. Les données issues des articles seront intégrées directement, sans qu'un tri soit fait *a priori*. Ainsi, des hypothèses en

compétition seront présentées côte à côte, offrant à l'utilisateur une meilleure vision de ce qui a été fait dans le domaine. Cette base de données permet de faire des recherches par auteur, spécimen, taxon, caractère ou complexe de caractères, référence bibliographique, ainsi que n'importe quelle combinaison de ces éléments. Elle permet d'avoir une vue d'ensemble, et ainsi de repérer des états de caractères partagés qui pourraient s'avérer intéressants pour certains clades, de voir quels sont les groupes très étudiés et ceux qui ne l'ont pas encore été, et surtout de réunir l'ensemble de l'information et des données disponibles sur le groupe dans une seule matrice. Etant donné la taille du groupe, la plupart des chercheurs sont spécialisés dans une seule famille ou un seul sous-groupe. Une telle base de données peut leur permettre d'avoir une idée de la distribution d'un état de caractère dans les autres groupes, rapidement et sans avoir à se livrer à une recherche bibliographique exhaustive, puis le cas échéant de pouvoir trouver les références correspondantes. Des données non publiées, communications personnelles ou données tirées de mémoires ou de thèses, pourront être entrées par leur auteur s'il souhaite les diffuser. Ces références sont en général difficiles à se procurer, et restent souvent inutilisées pendant des années. La base de données peut assurer leur diffusion.

La base de données, nommée *MetAcanthomorpha*, sera librement accessible sur le www. L'entrée des données, qui pourra être faite directement par les chercheurs eux-mêmes, sera restreinte aux seuls professionnels compétents par la mise en place d'un système d'inscriptions auprès de l'administrateur du site et d'un mot de passe.

Une telle base de données complètera les ressources accessibles aux systématiciens, permettant d'aller plus vite dans certaines étapes fastidieuses comme la recherche de la bibliographie ou l'évaluation des éléments déjà

présentation la plus généralisée des données (tableau taxon-caractères)		
	Caractère 1	Caractère 2
Taxon 1	état y	état x
Taxon 2	état y	état w

informations présentes pour chaque hypothèse d'association d'un état de caractère à un spécimen
Publication-source
Spécimens utilisés
Description
Illustration
mots clés
Précisions à l'intérieur du groupe (table spécimens/caractères)
Commentaires et critiques
Auteur et date de l'entrée

FIG. 3. – Base de données *MetAcanthomorpha* : vue la plus générale (matrice taxon-caractère) et données complémentaires pour chaque état de caractère et chaque taxon (chaque case du tableau).



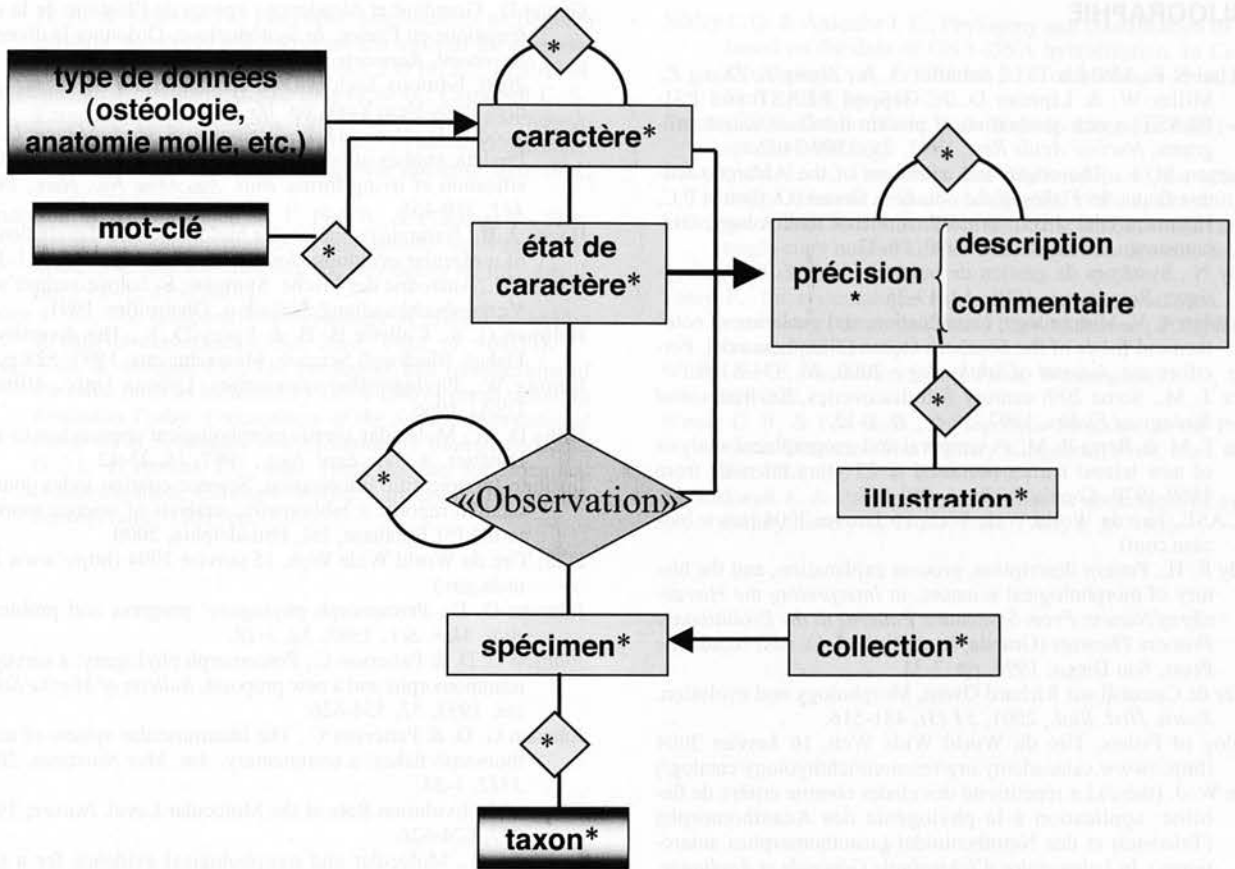


FIG. 4. – Schéma relationnel très simplifié de la base de données MetAcanthomorpha, permettant de voir les principaux éléments représentés. Les rectangles avec un dégradé indiquent les métadonnées servant à trier les données (mots-clés, types de caractères, taxons). Les rectangles gris indiquent les données en tant que telles (caractères, observations, descriptions, commentaires). Les losanges représentent les tables de croisement permettant de lier plusieurs données ou informations. Les flèches représentent les relations de 1 à n, n étant à la pointe de la flèche (par exemple, un état de caractère n'appartient qu'à un seul caractère, mais un caractère présente plusieurs états). Les parts de cercles indiquent un lien possible entre deux données de même type (un commentaire lié à un commentaire etc.). Les étoiles indiquent un lien direct aux références bibliographiques. Toutes les données et informations présentes sont liées à l'auteur qui les a entrées. Ce lien n'est donc pas indiqué.

existants sur une thématique donnée. Plus important, elle permet de manipuler de grandes quantités de données et d'en tirer éventuellement des éléments qui n'avaient pas été repérés faute d'une vision d'ensemble.

## CONCLUSION

Comme le faisait remarquer Johnson (1993) dans sa revue des progrès et problèmes de la phylogénie des *Percomorpha*, il reste beaucoup à faire en anatomie comparée sur les groupes appartenant aux *Acanthomorpha*. Cela est également vrai en systématique moléculaire : certaines parties de l'arbre ne sont pas encore résolues, et de nombreuses autres nécessiteraient une confirmation. Les données moléculaires et morpho-anatomiques s'éclairent réciproquement. Malgré la difficulté plus grande d'acquisition de ces dernières, leur étude est nécessaire à la com-

préhension de l'histoire des organismes, et il est important de conserver la compétence qui permet de réaliser de telles études. Pour cela, il est nécessaire d'une part de former des chercheurs, mais également de confirmer la valeur de leur travail en en reconnaissant la difficulté et la longueur, et enfin de s'attacher au développement d'outils permettant de simplifier certains des aspects de ce travail, en particulier l'accès aux données préexistantes, par exemple à l'aide de bases de données. Celles-ci pourront intégrer l'ensemble des données disponibles et ainsi permettre de mieux les visualiser et les explorer ; l'intégration des résultats moléculaires dans les programmes d'étude en anatomie comparée peut manifestement apporter beaucoup, surtout à grande échelle, et notamment en fournissant des pistes à explorer.

**Remerciements.** – Nous tenons à remercier Guillaume LECOINTRE, Paulo BRITO, Claire BASIRE et Pascal TASSY pour des informations et commentaires sur le manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- Altschul S. F., Madden T. L., Schäffer A. A., Zhang J., Zhang Z., Miller W. & Lipman D. J., Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs, *Nucleic Acids Res.*, 1997, 25, 3389-3402.
- Anderson M. E., The origin and evolution of the Antarctic Ichthyofauna. In *Fishes of the Southern Ocean* (O. Gon et P.C. Heemstra eds). J.B.L. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, South Africa, 1990, 28-33.
- Bailly N., Systèmes de gestion de bases de données en systématique. *Biosystema*, 1996, 14, 19-35.
- Balushkin A. V., Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, 2000, 40, S74-S109.
- Berra T. M., Some 20th century fish discoveries. *Environmental Biology of Fishes*, 1997, 50 (n° 1), 1-12.
- Berra T. M. & Berra R. M., A temporal and geographical analysis of new teleost names proposed at 25 years intervals from 1869-1970. *Copeia*, 1977, 4, 640-647.
- BioCASE, Tiré du World Wide Web, 16 Janvier 2004 (www.biocase.com)
- Brady R. H., Pattern description, process explanation, and the history of morphological sciences. in *Interpreting the Hierarchy of Nature: From Systematic Patterns to the Evolutionary Process Theories* (Grande, L. et Rieppel, O. eds) Academic Press, San Diego, 1994, pp. 7-31.
- Papier de Camardi sur Richard Owen, Morphology and evolution. *Journ. Hist. Biol.*, 2001, 34 (3), 481-516.
- Catalog of Fishes, Tiré du World Wide Web, 16 Janvier 2004 (<http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/>)
- Chen W.-J. (thèse), La répétitivité des clades comme critère de fiabilité: application à la phylogénie des Acanthomorpha (Teleostei) et des Notothenioidei (acanthomorphes antarctiques). In *Laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée, Service Commun de Systématique Moléculaire*. Paris : Paris VI, 2001, 311 p.
- Chen W.-J., Bonillo, C. & Lecointre G., Repeatability as a criterion of reliability of new clades in the acanthomorph (Teleostei) radiation. *Mol. Phyl.Evol.*, 2003, 26, 262-288.
- Crick F. H., On protein synthesis. *Symp. Soc. Exp. Biol.* (London), 1958, 12, 138-163.
- Dayrat B. & Tillier S., Taxon sampling, character sampling and systematics: how gradist presuppositions created additional ganglia in gastropod euthyneuran taxa. *Zool. J. Linnean Soc.*, 2000, 129, 403-418.
- Dettaï A. & Lecointre G., In search of the Notothenioid relatives. *Antarctic Science*, 16 (1), 71-85
- Dettaï A., Bailly N., Vignes-Lebbe R. & Lecointre G., MetAcanthomorpha, essay on a phylogeny-oriented data base for morpho-anatomical data: the acanthomorph example. *Syst. Biol.*, 2004, 53 (5), 822-834.
- Dietrich M., Paradox and persuasion: negotiating the place of molecular evolution within evolutionary biology. *Jour. Hist. Biol.*, 1998, 31, 85-111.
- Froese R. & Pauly D., Editors, FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org, version du 19 Janvier 2004).
- Fujita K., The caudal skeleton of teleostean fishes. Tokyo University Press, Tokyo, 1990.
- Gaudillière J.-P. (thèse), Biologie moléculaire et biologistes dans la naissance d'une discipline, le cas français. Thèse de doctorat, Histoire des sciences, 1991, Paris 7, 606 p.
- Goodman M., Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. In *Classification and human evolution* (Washburn S. L., ed.), Aldine, Chicago, 1963, pp. 204-234.
- Gosline W. A., The suborders of Perciform Fishes. *Proceedings of the US National Museum*, 1968, 124, 1-77.
- Goujet D., Grandeur et décadence : aperçu de l'histoire de la systématique en France. In *Systématique. Ordonner la diversité du vivant. Rapports sur la science et la technologie n° 11*, 2000. Editions Tech et Doc, Académie des Sciences, Londres-Paris-New York, pp. 16-20.
- Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H. & Mayers G. S., Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1966, 131, 339-455.
- Hagen J. B., Naturalists, molecular biologists, and the challenges of molecular evolution. *Jour. Hist. Biol.*, 1999, 32, 321-341.
- Härder W., Anatomie der Fische. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Nägele u. Obermiller, 1991.
- Helfman G. S., Collette B. B. & Facey D. E., The diversity of Fishes. Blackwell Science, Massachusetts. 1997, 528 p.
- Hennig W., Phylogenetic systematics. Urbana Univ., Illinois, USA., 1966.
- Hillis D. M., Molecular versus morphological approaches to systematics. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, 18, 23-42.
- Institute for scientific information, Science citation index journal citation reports: a bibliometric analysis of science journals in the ISI Database, ISI, Philadelphia, 2000.
- ITIS, Tiré du World Wide Web, 15 janvier 2004 (<http://www.itis.usda.gov>)
- Johnson G. D., Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bull. Mar. Sci.*, 1993, 52, 3-28.
- Johnson G. D. & Patterson C., Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Sciences*, 1993, 52, 554-626.
- Johnson G. D. & Patterson C., The intermuscular system of acanthomorph fishes: a commentary. *Am. Mus Novitates*, 2001, 3312, 1-24.
- Kimura M., Evolution Rate at the Molecular Level. *Nature*, 1968, 217, 624-626.
- Lecointre G., Molecular and morphological evidence for a *Clupeomorpha-Ostariophysii* sister-group relationship (*Teleostei*). *Geobios Spec. Pub.*, 1995, 19, 205-210.
- Lecointre G. & Nelson G. J., *Clupeomorpha*, sistergroup of *Ostariophysii*. In *Interrelationships of Fishes II* (Stiassny M. L. J., Parenti L., et Johnson D., eds) Academic Press, 1996, pp. 193-207.
- Liem K. F. & Greenwood P. H., A functional approach to the phylogeny of the pharyngognath teleosts. *American Zoologist*, 1981, 21, 83-101.
- Mayr E., The New versus the classical in science (éditorial), *Science*, 1963, 141, 1.
- Medawar P. B. The art of the soluble. Methuen and Co, London. 1967.
- Miya M. & Nishida M., Major patterns of actinopterygian phylogenies: a new perspective based on > 200 complete mitochondrial DNA sequences. 2003. *Communication et poster au Annual Meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology in Toronto, January 4-8 2003*.
- MorphBank, Tiré du World Wide Web, 15 Janvier 2004. (www.morphbank.com)
- Morphobank November 2001, workshop report. Tiré du World Wide Web, 16 Juin 2003. (www.morphobank.net/morphobank.pdf)
- Mullis K. B. & Faloona F. A., Specific synthesis of DNA *in vitro* via a polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymol.*, 1987, 155, 335-350.
- Patterson C., Introduction. In *Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?* (Patterson C. ed). 1987, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-22.
- Popper K., Objective knowledge: an evolutionary approach. Clarendon Press, Oxford, 1972.
- Rieppel O. & Kearney M., Similarity. *Biol. J. Linnean Soc.*, 2002, 75, 59-82.
- Saiki R. K., Scharf S., Faloona F., Mullis K. B., Horn G. T., Erlich

- H. A. & Arnheim N., Enzymatic amplification of  $\beta$ -globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia, *Science*, 1985, 230 (4732), 1350-1354.
- Sanderson M. J., Baldwin B. G., Bharathan G., Campbell C. S., Ferguson d., Porter J. M., Von Dohlen C., Wojciechowski M. F. & Donoghue M. J., The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic database. *Syst. Biol.*, 1993, 42, 562-568.
- Sanderson M. J., Donoghue M. J., Piel W. & Eriksson T., TreeBASE: a prototype database of phylogenetic analyses and an interactive tool for browsing the phylogeny of life. *Am. J. Bot.*, 1994., 81 (6), 183.
- Sibley C. G., The comparative morphology of protein molecules as data for classification. *Sys. Zool.*, 1962, 11, 108-118.
- Sibley C.G. & Ahlquist J.E., The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. In *Evolution Today, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (Scudder G.G.E. et Reveal, J.L., eds), Hunt Institute for Botanical Documentation, Carnegie-Mellon University, Pittsburgh, Pennsylvania, 1981, pp. 301-332.
- Sibley C.G. & Ahlquist J. E., Phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization. In *Current Ornithology*, vol. 1 (Johnston R. F. ed.), Plenum Press, New-York, 1983, pp. 245-292.
- Species 2000, Tiré du World Wide Web, 16 décembre 2003 (www.species 2000.org).
- Stiasny M. L. J., The limits and relationships of the acanthomorph teleosts. *J. Zool. (Lond.) (B)*, 1986, 1, 411-460.
- Streelman J. T. & Karl S. A., Reconstructing labroid evolution with single-copy nuclear DNA. *Proc. Royal Soc. London, Série B*, 1997, 264, 1011-1020.
- Tassy P., La systématique contemporaine ; les modalités de sa renaissance (Communication à l'Institut Pasteur), 2002, manuscrit non publié.
- Wilson E. O., *Naturalist*, Island Press, Washington D. C., 1994, 218-237.
- Woese C. R. & Fox G. E., Phylogenetic Structure of the Prokaryotic Domains: The Primary Kingdoms, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1977, 74, 5088-5090.
- Zuckerklund E. & Pauling L., Molecules as documents of evolutionary history. *J. Theor. Biol.* 1965, 8, 357-366.

#### SUMMARY Contributions of molecular phylogeny and morphometrics to the systematics of African elephants

African elephants are conventionally classified as a single species (*L. africana africana* (Humboldt, 1797)). However, the discovery in 1990 of a smaller form of the African elephant, spread throughout the equatorial belt of this land, has given rise to debate over the existence of a second species of elephant in Africa. The scientific community has not provided any definite answer to this question. Actually, recent molecular studies have indicated that some individuals rather a division of formal elephants into a valid species, as first included as a subspecies of *L. africana*. Our work, inspired at the Institut National de l'Éducation Supérieure de l'Université de Paris, provides new molecular (mitochondrial) and morphological (and morphometric) evidence making it possible to propose a new

probative phylogenetic hypothesis. It appears that there is no conclusive argument to keep formal elephants (probaic form) and taxonomic elephants (epitaxic form) apart in two distinct species. A high level of mitochondrial intergenetic between the two forms, as well as a closeness in the morphology of the skulls of the two subspecies, rather suggests that, despite an evident division, these two taxa freely interbreed wherever their ranges intersect. We thus adopt a conservative systematic position in considering these two forms as two subspecies, respectively *L. africana africana*, the African elephant, and *L. africana cyclotis*, the forest elephant. We finally discuss the conservation implications in the light of this systematic framework.

#### INTRODUCTION

Il y a deux siècles, le naturaliste allemand Johann Reinhold Forster (1747-1804) a été le premier à décrire les éléphants d'Afrique. À l'époque, les éléphants étaient considérés comme une seule et même espèce.

En 1990, la découverte d'une nouvelle forme d'éléphant, plus petite que celle connue jusqu'alors, a remis en question la classification traditionnelle. Cette découverte a conduit à une réévaluation phylogénétique de la diversité de l'éléphant africain. Ainsi, dans une étude récente, Loring et al. ont proposé de reconnaître deux espèces d'éléphants : *Séance du 21 janvier 2004*