



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



Analyse d'ouvrage/Book review

Revue critique de Paléobiogéographie, Fabrizio Cecca et René Zaragüeta i Bagils. EDP Sciences (Paris) (2015). 193 p., 26,00 €

Version française

Paléobiogéographie (Fig. 1) représente une version française révisée d'un livre publié en anglais par un des auteurs (Cecca, 2002), qui est malheureusement récemment décédé à l'âge de 58 ans. Il s'adresse principalement à l'enseignement de la biogéographie historique à des étudiants de second cycle universitaire ou plus avancés.

Ce livre comprend un bref prodrome de Patrick de Wever, où il présente brièvement le livre et ses auteurs, et une brève note biographique sur Fabrizio Cecca (1956–2014) par Patrick de Wever, Isabelle Rouget et René Zaragüeta, en plus du prologue et des sept chapitres rédigés par les auteurs. Le prologue explique que deux types de biogéographies bien distincts existent (écologique et historique), et que ce livre ne porte que sur la biogéographie historique, et plus spécifiquement, celle traitant de l'histoire des aires, plutôt que celle des taxons.

Le premier chapitre, intitulé « Histoire et évolution des concepts en biogéographie », présente les principales contributions à ce domaine par Buffon, de Candolle, Croizat, Darwin, Haeckel, Hennig, Linné, Sclater et Wallace. Cette intéressante revue historique, couvrant plus de deux siècles de développements scientifiques, est sans doute la partie du livre la plus facile à aborder pour des non-spécialistes. On y apprend comment Linné tenta de concilier l'histoire biblique avec ses observations sur la distribution des divers organismes qu'il recevait de nombreux pays par l'intermédiaire de plusieurs explorateurs. Un des problèmes les plus épineux était d'expliquer comment les organismes adaptés à divers habitats (des toundras arctiques aux forêts tropicales, en passant par les forêts tempérées et les déserts) avaient pu coexister dans le Paradis, dont on supposait qu'il n'avait occupé qu'une petite partie de la superficie de la Terre. Linné suggéra que le Paradis était situé dans une zone tropicale et qu'il y avait au moins une très haute montagne. Dans la section sur le néodarwinisme, les auteurs comparent la recherche des ancêtres en paléontologie à celle des centres d'origine en biogéographie ; ils suggèrent que les critères

d'identification des centres d'origine sont également vagues et variables, que cette recherche, telle qu'elle a été menée, n'a pas de sens. La contribution de Léon Croizat, qui proposa la notion de vicariance (patron biogéographique produit quand une barrière biogéographique empêche le flux génique entre des populations dont la distribution se trouve par conséquent disjointe), est détaillée, ainsi que les difficultés qu'eut ce personnage haut en couleur (avec une formation atypique et un caractère difficile) à faire accepter ses idées. Croizat, à l'instar de Wegener, soutint avant son temps l'idée que la géographie avait changé au cours du temps, en se fondant sur des arguments biogéographiques.

Le second chapitre porte sur la spéciation et les principaux patrons de distribution. Les modes de spéciation sympatrique (aussi appelée compétitive), péripatrique et allopatrique (aussi appelée géographique) sont présentés, en insistant sur cette dernière. Plusieurs termes importants y sont introduits. Une pseudopopulation est une population qui ne se reproduit pas, et ne contribue donc pas à l'évolution de son espèce. Une pseudodistribution peut être produite par le déplacement post-mortem (par des courants marins, par exemple) de carcasses d'organismes loin de l'aire qu'ils occupent. Et un taxon a une distribution disjointe si les espèces qui le composent occupent des aires séparées les unes des autres. Pour illustrer la notion d'aire d'endémisme, les auteurs donnent l'exemple de la distribution des dipneustes actuels (leur figure 2.4 ; voir aussi p. 162), qu'ils interprètent comme étant gondwanienne, car on trouve *Lepidosiren* en Amérique du Sud, *Protopterus* en Afrique, et *Neoceratodus* en Australie. C'est peut-être risqué, car les données moléculaires suggèrent que le dernier ancêtre commun de ces trois taxons vivait au Permien (Heinicke et al., 2009), alors que la Pangée existait, bien avant sa fragmentation entre Laurasia et Gondwana. Mais il est vrai que cette date de divergence (277 Ma) a un très large intervalle de confiance ou de crédibilité à 95% (321–234 Ma), qui va du Carbonifère au Trias. Cependant, *Asiatoceratodus sharovi*, qui provient du Trias inférieur du Kirgystan, semble être plus étroitement apparenté à *Protopterus* qu'à *Neoceratodus* (Cavin et al., 2007), ce qui n'est pas non plus cohérent avec une distribution véritablement gondwanienne des dipneustes apicaux. Tout ceci, couplé avec la distribution géographique pratiquement mondiale des dipneustes-souche du Dévonien au Permien (Janvier,

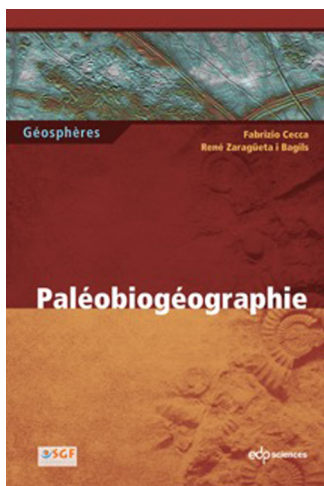


Fig. 1. Page-couverture du livre *Paléobiogéographie* par Fabrizio Cecca et René Zaragüeta i Bagils. Reproduit avec la permission de EDP Sciences.

Fig. 1. Cover page of the book *Paléobiogéographie*, by Fabrizio Cecca and René Zaragüeta i Bagils. Reproduced with permission of EDP Sciences.

1996), suggère plutôt des extinctions des dipneustes en Laurasie.

Dans le chapitre trois, intitulé « Processus biogéographiques », les auteurs s'en prennent à nouveau à la notion de centre d'origine, qu'ils n'aiment visiblement pas. Ils expliquent que cette idée, souvent attribuée à Darwin, remonte en fait à Linné et à Buffon. Et après avoir mentionné qu'au moins douze définitions (parfois contradictoires entre elles) de ce terme ont été données dans la littérature, ils concluent que sa localisation n'est pas objectivement démontrable (p. 51). Certains jugeront sans doute que les auteurs vont un peu trop loin, car comme souvent en science, l'incertitude liée à une conclusion dépend de la quantité, de la qualité et de la concordance (ou non) des données. Les auteurs expliquent la différence entre migration (déplacement généralement cyclique à l'échelle de la vie d'un organisme) et dispersion (franchissement d'une barrière par un taxon, qui peut ainsi coloniser une nouvelle aire). Cette différence peut sembler élémentaire, mais les deux termes ont souvent été utilisés de façon interchangeable dans la littérature, ce qui prête à confusion. Les concepts d'Arche de Noé (plaque se déplaçant en transportant avec elle des biotas, comme l'Inde pendant le Mésozoïque) et de navire funéraire Viking (plaque transportant des fossiles, qui peuvent nous induire en erreur quant à la distribution des taxons qu'elle contient, si l'histoire de la plaque n'est pas prise en considération) sont présentés.

On apprend au passage quelques faits surprenants, comme la possibilité (au moins théorique) qu'auraient les larves de mollusques de se déplacer jusqu'à 130 km par jour grâce à des courants océaniques assez rapides (1 à 1,5 m/s) situés à une profondeur de 50 à 300 m. Ceci a bien entendu de fortes implications sur l'interprétation de patrons biogéographiques de tels taxons, dont on peut penser que la distribution est influencée davantage par des facteurs écologiques que par d'éventuelles barrières. Cette forte capacité de dispersion des mollusques à larves

planctotrophiques leur conférerait également un taux de spéciation plus faible, car des populations géographiquement disjointes ne sont pas forcément isolées génétiquement les unes des autres, contrairement aux mollusques à larves non planctotrophiques à distribution similaire. On apprend aussi que les événements de vicariance ne sont pas forcément associés à la fragmentation d'aires (ou au moins, à celle de plaques continentales), puisque de tels phénomènes ont été décrits chez des taxons qui ont existé pendant la formation de la Pangée (p. 55).

Le chapitre quatre, intitulé « Pourquoi la biogéographie concerne-t-elle la théorie cladistique? », sera fort utile à tous ceux qui voudront pratiquer la biogéographie (et pas seulement avec des fossiles). Outre les racines historiques profondes ce sujet, remontant à Pierre Belon (1517–1564) et Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1774–1844) et la notion d'homologie chez Richard Owen (1804–1892), ce chapitre explique en détail comment les TACs (pour « taxon area cladograms ») peuvent être analysés, de diverses façons, pour reconstituer l'histoire des aires biogéographiques.

Visiblement, les méthodes ne se valent pas toutes. Les auteurs démontrent que certaines méthodes, pourtant fréquemment utilisées, sont assez problématiques. Ainsi, l'analyse de parcimonie de Brooks (BPA) est fondée sur une matrice de taxons/aires, chaque cellule représentant la présence d'un taxon dans une aire donnée (Brooks, 1981). Cette matrice représente non seulement les taxons terminaux, mais également les nœuds internes, qui sont interprétés comme des aires plus grandes que celles occupées par les taxons terminaux. Un extra-groupe artificiel constitué uniquement d'absences (états 0) est ajouté, pour polariser les caractères, ce qui semble difficile à justifier. Cette matrice est ensuite utilisée pour produire un arbre d'aires géographiques.

Les auteurs préfèrent une méthode moins fréquemment utilisée, l'analyse à trois éléments en biogéographie (*three-area analysis* en anglais). Cette méthode utilise des arbres de taxons (établis à l'aide d'autres données) et les aires qu'ils occupent ; cette information est transformée par le logiciel LisBeth (Zaragüeta Bagils et al., 2012) en relations à trois aires (celles définies par les distributions des taxons terminaux) et analysée pour obtenir l'arbre des aires final (pas forcément pleinement résolu, bien entendu). L'analyse à trois éléments appliquée à la phylogénétique a été fortement critiquée sur des bases théoriques (e.g., Farris, 2000 ; Harvey, 1992), mais des tests par simulation (Grand et al., 2013 ; Rineau et al., 2015) ont récemment montré que sa performance, bien qu'un peu inférieure à celle de la parcimonie ordonnée, surpasse largement celle de la parcimonie à états non ordonnés, pourtant de loin la méthode la plus utilisée en phylogénétique sur la base de caractères phénotypiques. L'analyse à trois éléments en biogéographie est malheureusement présentée à travers des réponses à deux critiques envers l'analyse à trois éléments (une bonne partie de ce débat ayant porté sur la phylogénétique plutôt que sur la biogéographie), ce qui n'est pas très didactique. Dans cette réponse aux deux critiques, les auteurs abordent le sujet controversé du rôle des pertes (réversions) en phylogénétique, mais qu'ils désignent malheureusement « pertes secondaires », alors qu'il s'agit simplement de pertes primaires résultant en « absences secondaires ». Mais ce petit

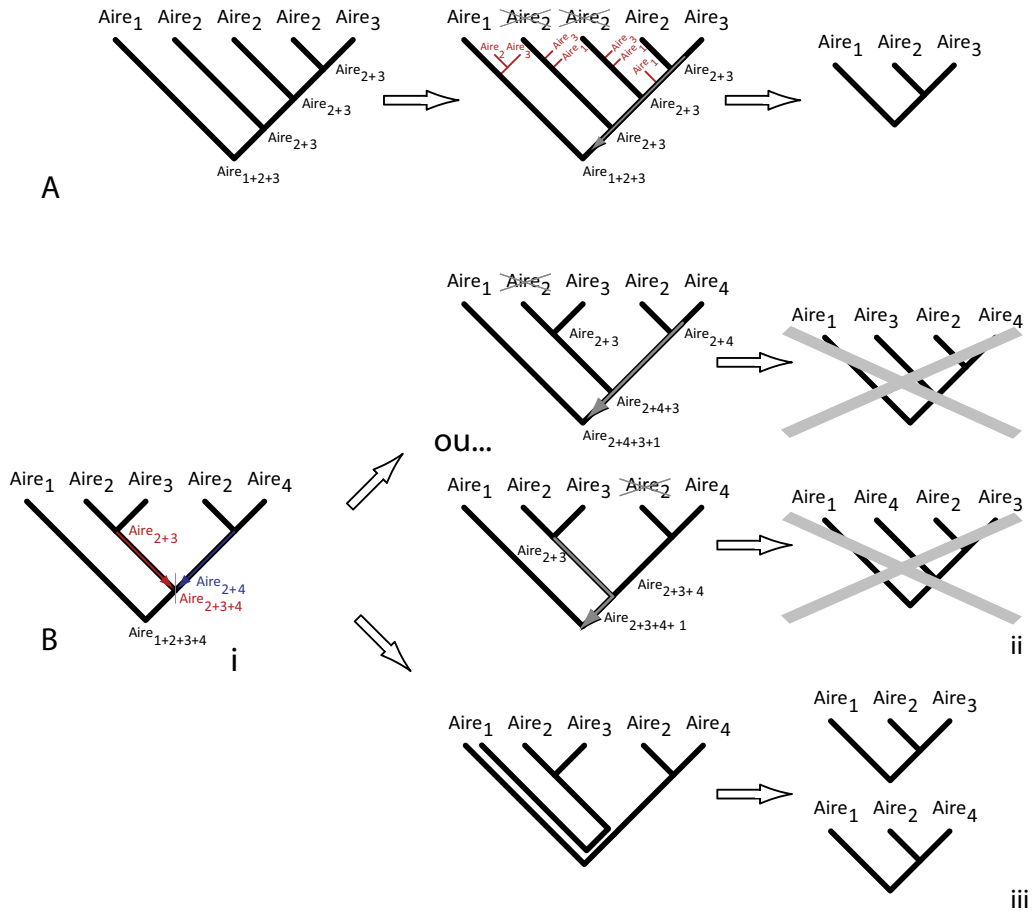


Fig. 2. Version corrigée de la figure 4.5 (du livre *Paléobiogéographie*) fournie (ainsi qu'un brouillon de la légende) par un des auteurs (René Zaragüeta i Bagils). Application de la « Paralogy-free Subtree Analysis » de Nelson et Ladiges (1996). Cette méthode extrait l'information hiérarchique des pseudo-arbres présentant des terminaux répétés. La procédure consiste à partir du nœud le moins inclusif (ici, aires 2 + 3) et parcourir le Taxon Area Cladogram (TAC en anglais ; « arbres de taxons-aires », selon la traduction des auteurs (p. 75), bien que je préfère celle de « cladogramme d'aires de taxons ») vers la racine. Si le nœud immédiatement le plus inclusif inclut une aire d'endémisme non incluse (par exemple, aire 1), elle est conservée. S'il mène vers un terminal déjà inclus dans le nœud immédiatement moins inclusif (par exemple, aire 2), l'aire d'endémisme est ignorée. En A, l'application de cette méthode produit un arbre qui montre des relations entre les aires d'endémisme qui peuvent être reconstruites sur le TAC initial autant de fois que l'on veut, sans rencontrer d'ambiguïtés ou d'incohérences. En B, l'existence de deux nœuds à deux terminaux dans le TAC (B. i) produirait une incohérence (B. ii), si on voulait obtenir un arbre complet (incluant tous les terminaux, dans ce cas, les quatre aires). En effet, en fonction du nœud choisi pour appliquer la méthode, le résultat diffère et montre des relations incompatibles. La « Paralogy-free Subtree Analysis » préconise alors de décomposer les relations au sein du nœud symétrique pour extraire les relations hiérarchiques présentes dans le TAC initial. On obtient alors (B. iii) deux sous-arbres montrant des relations partielles (certaines aires manquent).

Fig. 2. Corrected figure 4–5 (of the book *Paléobiogéographie*), provided by one of the authors (René Zaragüeta i Bagils). Application of the “Paralogy-free Subtree Analysis” of Nelson and Ladiges (1996). This method extracts hierarchical information from pseudo-trees that represent the repeated terminals. The procedure starts at the least inclusive node (here, areas 2 + 3) and parses the “Taxon Area Cladogram” (TAC) towards the root. If the immediately more inclusive node comprises an area (“aire”, in French) of endemism not already included (for instance, area 1), it is retained. If it comprises a terminal already included in the immediately less inclusive node (for instance, area 2), the area of endemism is ignored. In A, application of this method produces a tree that shows the relationships between areas of endemism that can be reconstructed on the initial TAC as many times as we wish, without encountering ambiguity or incoherence. In B, the existence of nodes with two terminals in the TAC (B. i) would produce an incoherence (B. ii), if we wanted to get a complete tree (including all terminals, in this case, the four areas). Indeed, depending on which node is selected to apply the method, the result differs and leads to mutually incompatible relationships. Paralogy-free subtree analysis advocates decomposing the relationships in the symmetrical node to extract the hierarchical relationships present in the initial TAC. We thus obtain two sub-trees (B. iii) showing partial relationships (some areas are missing).

problème nomenclatural est presque universel dans la littérature (Rineau et al., 2015).

Une figure (4.5) de cette section comporte quelques erreurs qui la rendent difficilement intelligible. Un des auteurs (R.Z.) a eu l'amabilité de m'en transmettre une version corrigée (Fig. 2), que les lecteurs du livre trouveront sans doute utile. Cette figure montre comment ce que les auteurs appellent la paralogie taxique

(présente dès qu'un arbre n'est pas parfaitement asymétrique) pose problème pour la reconstitution des relations entre aires d'endémisme. Mais ces problèmes ne semblent toutefois pas insurmontables, puisqu'ils reflètent simplement un conflit entre caractères, problème récurrent et pour lequel de nombreuses solutions ont été proposées, dans des contextes légèrement différents (e.g., Bradley et al., 2009 ; Goloboff et Farris, 2001 ; Rohlf, 1982).

Les auteurs poussent cependant peut-être la critique des pratiques établies un peu trop loin en arguant du fait (pp. 78–79) qu'il n'est pas possible de connaître les causes du cours historique. Certes, on reconnaît avec eux que l'exemple sur le centre d'origine des humains et des causes du développement de l'intelligence constitue bien une surinterprétation de nos maigres données par les paléanthropologues, mais, dans la mesure où des hypothèses sont testables, les causes qu'elles invoquent peuvent être connues.

On ne voit pas non plus trop pourquoi, si les taxons ont des holotypes, les aires d'endémisme ne pourraient pas en avoir, comme les auteurs le prétendent (pp. 79–80). Ne suffirait-il pas de sélectionner la localité (coordonnées et strate géologique, dans le cas de fossiles) d'où provient un spécimen d'un taxon endémique de cette aire? Cependant, l'utilisation d'un seul type ne résoudrait pas le problème de la délimitation de ces aires, pas plus que la présence d'un seul holotype (et d'un rang nomenclatural) ne peut délimiter un taxon (Laurin, 2005).

Le chapitre cinq présente la biogéographie phénétique, une autre méthode que les auteurs critiquent fortement (mais pas gratuitement). En effet, en biogéographie comme en phylogénétique, la phénétique mesure la ressemblance (similitude), ce qui n'équivaut pas forcément aux liens de parenté, même si les simulations n'ont pas montré, contrairement à ce que les cladistes pensent, une nette supériorité de la parcimonie sur la phénétique dans l'inférence phylogénétique (e.g., Huelsenbeck, 1995 ; Wiens et Servido, 1998). Ce chapitre décrit aussi la notion de provincialisme, les unités biogéographiques, et fournit plusieurs exemples empiriques. L'intéressante discussion sur la nomenclature des unités biogéographiques (UB) montre plusieurs parallèles avec la nomenclature des taxons. Comme ces derniers, les UB apparaissent, changent au cours du temps (s'étendent ou se contractent) et peuvent disparaître. On peut regretter que les réflexions dans ce domaine semblent s'inspirer uniquement de la nomenclature linnéenne-stricklandienne, avec l'utilisation de catégories nomenclaturales (qui, pour les UB, peuvent changer au fil du temps, contrairement aux catégories auxquelles appartiennent les taxons). Ainsi, lit-on, au sujet de l'ICAN (International Code of Area Nomenclature) que « Les problèmes auxquels tout code doit faire face concernent uniquement les noms des entités et non les entités elles-mêmes... ». C'est vrai en nomenclature linnéenne-stricklandienne, mais idéalement, un système de nomenclature devrait permettre de délimiter les entités auxquelles les noms s'appliquent, et c'est bien le cas dans des systèmes alternatifs, tels la nomenclature phylogénétique (Cantino et de Queiroz, 2010) et la nomenclature cladotypique (Béthoux, 2007), dont les auteurs de l'ICAN pourraient peut-être s'inspirer de manière profitable. Pourquoi chercher à faire entrer les UB (naturelles) dans des catégories (artificielles)? Ne serait-il pas préférable d'utiliser l'histoire des UB pour établir leur nomenclature? On pourrait envisager d'utiliser deux types et les relations entre les aires pour définir des UB qui engloberaient des UB plus petites (ce contenu étant déterminé par l'histoire des UB), sans que ceci requière l'utilisation de catégories. Cette approche serait au moins cohérente avec les buts de

la biogéographie historique. Mais une telle approche ne sera peut-être réalisable que dans un futur plus ou moins lointain... .

Ce chapitre comporte également une présentation critique des coefficients de similitude. Les auteurs mentionnent, à juste titre, que les absences de taxons doivent être utilisées avec précaution, car de telles absences n'ont pas la même signification selon que le taxon est commun ou très rare, là où il est connu. Étrangement, les auteurs ne mentionnent pas de méthodes prenant en compte l'abondance (en spécimens) des taxons dans le calcul de ces coefficients, ce qui résoudrait le problème des absences dues aux petits échantillons.

Le chapitre six, intitulé « Théories de la biodiversité : biogéographie appliquée à la biologie et à la paléobiologie », discute de la mesure et de la nature de la biodiversité. Malheureusement, ici aussi, les raisonnements sont limités par le fait que cette biodiversité est abordée surtout par le nombre d'espèces, de genres, ou, pire encore (p. 139) « d'ordres d'invertébrés », un véritable cauchemar cladistico-nomenclatural (malheureusement fréquent dans la littérature) pour le cladiste puriste que je suis. Aucun paléobiogéographe n'a-t-il dépassé ce stade pour aborder, à l'instar de certains écologistes, la biodiversité par le nombre et l'antiquité des lignées évolutives qui la composent (Faith, 1992)? Cette omniprésence de la nomenclature linnéenne-stricklandienne gêne, particulièrement quand les auteurs déclarent (p. 138) que les genres tropicaux sont plus récents que les genres extratropicaux. Cette comparaison nous renseigne-t-elle sur la nature, ou sur des pratiques nomenclaturales de systématiciens (Bertrand et al., 2006)? Néanmoins, de grandes questions sont clairement exposées, telles que la source du gradient latitudinal de la biodiversité, ou la question de savoir si les tropiques sont un berceau ou un musée de la biodiversité.

Le chapitre sept, « Biogéographie appliquée à la géologie », traite de reconstitutions paléogéographiques (position relative des continents et paléolatitudes) et d'événements géologiques (comme les collisions continentales). Les auteurs ne pouvaient pas traiter ce sujet sans aborder l'exemple de l'utilisation par Wegener (1966) des fossiles pour étayer sa théorie de la Pangée. Parmi ceux-ci, on trouve les mésosaures, reptiles généralement interprétés comme côtiers (marins), mais qui peuvent avoir vécu dans une mer intérieure hypersaline (Piñeiro et al., 2012); par erreur, les auteurs (p. 151) indiquent qu'ils étaient lacustres. Les auteurs mentionnent également l'utilisation des fossiles pour distinguer entre les domaines « terrestres » (continentaux?) et marins, ainsi que les paléoenvironnements dans ces domaines. C'est effectivement un sujet de recherche très actif, et parfois controversé, car s'il est facile de mettre en évidence une influence marine, démontrer qu'un environnement aquatique était en eau douce est bien plus difficile (Laurin et Soler-Gijón, 2010; Schultze, 2009). La présentation des contraintes (dont plusieurs sont d'ordre taphonomique) de la paléobiogéographie est claire et détaillée. Les exemples empiriques sont nombreux et intéressants; parmi ceux-ci, l'utilisation des coraux rugueux fossiles pour reconstituer l'histoire de l'accrétion des plaques sur la marge occidentale de l'Amérique du Nord (pp. 169–171) m'a particulièrement intéressé.

Le livre est généralement bien écrit, sans trop de fautes de frappe ou d'inattention. Parmi ces dernières seulement quelques-unes sont un peu gênantes. Par exemple, en page 25, la zone Éthiopienne est mentionnée comme appartenant au Nouveau Monde, alors que les auteurs savent bien qu'elle est dans l'Ancien Monde. En page 111, on lit que l'hypothétique province 2 représentée sur la figure 3.3 est appauvrie (par rapport à la province 1) et qu'elle n'a pas d'espèces endémiques, mais ce n'est pas ce que semble montrer la figure. Mais il s'agit là de problèmes mineurs, qui seraient faciles à corriger dans des éditions ultérieures.

L'impression générale qui se dégage de ce livre est que la paléobiogéographie n'en est toujours qu'à ses balbutiements, et qu'une bonne partie du travail qui a été accompli devra être refait, ce qui est un peu déprimant, mais de tels doutes sont essentiels au progrès de la science. Mon principal regret est que ce livre ne tente pas de présenter un bref résumé de l'histoire des aires d'endémisme ou des provinces paléobiogéographiques, même si nos idées sur cette histoire semblent encore être assez préliminaires.

Pour résumer, les chercheurs qui aiment suivre les tendances sans se poser trop de questions sur le bien-fondé des consensus ne devraient pas lire ce livre, qui dérange. En revanche, les esprits curieux et prêts à adopter de nouvelles méthodes le trouveront stimulant et apprécieront sans doute cette revue méthodologique approfondie et critique de la paléobiogéographie.

English version

Paléobiogéographie (Fig. 1) represents an updated French translation of a book first published in English by one of the authors (Cecca, 2002), who recently died, when he was only 58 years old. It is aimed mostly at teaching historical biogeography to Master's level students (and above).

The book includes a short introductory note by Patrick de Wever, in which he briefly presents the book and its authors, a biographical note on Fabrizio Cecca (1956–2014) by Patrick de Wever, Isabelle Rouget and René Zaragüeta, in addition to a prologue and seven chapters written by the authors. The prologue explains that there are two very different kinds of biogeographies (ecological and historical), that this book bears only on historical biogeography, and more specifically, that it deals with the history of biogeographic areas, rather than the biogeographic history of individual taxa.

The first chapter, entitled "History and evolution of concepts in biogeography", presents the main contributions to this field by Buffon, de Candolle, Croizat, Darwin, Haeckel, Hennig, Linné, Sclater, and Wallace. (Note that the book is in French, and all translations are mine.) This interesting historical review, covering more than two centuries of scientific developments, is no doubt the easiest part of the book to understand by non-specialists. We learn how Linnaeus tried to conciliate biblical history with his observations on the distribution of various organisms that he received from many countries through various explorers. One of the hardest problems was to explain how organisms adapted to various habitats (from Arctic tundra to tropical forests, and also including temperate forests and deserts) could have coexisted in Paradise, which was supposed to

have occupied only a small part of the Earth. Linnaeus suggested that Paradise was located in a tropical zone and that it included at least one very high mountain.

In the section on Neo-Darwinism, the authors compare the search for ancestors in paleontology with that of centers of origin in biogeography; they suggest that the criteria used to identify centers of origin are equally vague and variable, and that this search, as it has been conducted so far, is senseless. The contribution of Léon Croizat, who proposed the concept of vicariance (biogeographic patterns produced when a biogeographical barrier prevents gene flow between populations whose distribution thus becomes disjunct), is detailed, in addition to the problems that this colorful character (he had an atypical education and a bad temper) encountered in getting his ideas accepted. Croizat, like Wagner, was an early proponent of the idea that geography had changed through time, on the basis of biogeographic arguments.

The second chapter deals with speciation and the main distribution patterns. Sympatric (also called competitive), peripatric, and allopatric (also called geographical) speciation modes are introduced, with insistence on the last. Several other important technical terms are defined. A pseudopopulation is a population that does not reproduce, and thus does not contribute to the evolution of its species. A pseudodistribution can be produced by post-mortem displacement (by marine currents, for instance) of the carcasses of organisms far from the area that they occupy. And a taxon has a disjunct distribution if the species that it comprises occupy areas separated from each other. To illustrate the concept of area of endemism, the authors give the example of extant dipnoans (their figure 2.4; but see also p. 162), which they interpret as being Gondwanan, because *Lepidosiren* occurs in South America, *Protopterus* in Africa, and *Neoceratodus* in Australia. This may be risky, because molecular data suggest that the last common ancestor of these three taxa lived in the Permian (Heinicke et al., 2009), while Pangea existed, well before it fragmented into Laurasia and Gondwana. It is true that this divergence date (277 Ma) has a very broad 95% credibility interval (321–234 Ma), which encompassed parts of the Carboniferous and of the Triassic. However, *Asiatoceratodus sharovi*, which comes from the Lower Triassic of Kyrgyzstan, seems to be more closely related to *Protopterus* than to *Neoceratodus* (Cavin et al., 2007), which is not coherent with a truly Gondwanan distribution of crown-dipnoans. All this, coupled with the nearly global distribution of stem-dipnoans from the Devonian to the Permian (Janvier, 1996) suggests instead extinction of dipnoans in Laurasia.

In the third chapter, entitled "Biogeographic processes", the authors again criticize the notion of center of origin, which they obviously dislike. They explain that this idea, often attributed to Darwin, harks back to Linnaeus and Buffon. And after mentioning that at least a dozen definitions (some of which contradict the others) of this term have been proposed in the literature, they conclude that its localization cannot be objectively known (p. 51). Some might think that the authors go a little too far because, as often in science, uncertainty about a conclusion depends on the quantity, quality, and congruence (or not) of the data. The authors explain the difference between migration

(displacement, usually cyclical, occurring in the life cycle of an organism) and dispersal (crossing of a barrier by a taxon, which can thus colonize a new area). This may seem like an elementary distinction, but both terms have often been used interchangeably in the literature, which generates confusion. The concepts of Noah's ark (mobile plate carrying its biota, such as India in the Mesozoic) and Viking funeral ship (plate carrying fossils, which may mislead us about the distribution of the taxa that it contained, if the history of the plate is not taken into consideration) are presented.

We learn surprising facts in that chapter, such as the possibility (at least theoretical) that mollusk larvae have of moving up to 130 km/day through fairly rapid (1 to 1.5 m/s) marine currents flowing at a depth of 50 to 300 m. This fact has strong implications for the interpretation of biogeographic patterns of such taxa, whose distribution may thus be influenced more by ecological factors than by hypothetical barriers. This high dispersal ability of mollusks with planktotrophic larvae appears to lead to a low speciation rate because geographically disjointed populations are not necessarily genetically isolated from each other, contrary to similarly-distributed mollusks with non-planktotrophic larvae. We also learn that vicariance events are not necessarily associated with fragmentation of areas (or at least, of continental plates) because such phenomena were described in taxa that existed during the formation of Pangea (p. 55).

Chapter four, entitled "Why does biogeography matter for cladistic theory?", will be very useful to those who wish to conduct biogeographic research (and not only using the fossil record). In addition to the deep historic roots of this topic, which hark back to Pierre Belon (1517–1564) and Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1774–1844) and the concept of homology in Richard Owen's (1804–1892) work, this chapter explains thoroughly how the TACs (for "Taxon-Area Cladograms") can be analyzed, in various ways, to infer the history of biogeographic areas.

Obviously, not all methods are equally appropriate. The authors demonstrate that some methods, though widely used, are problematic. Thus, Brooks Parsimony Analysis (BPA) is based on a matrix of taxa/areas, in which each cell represents the presence of a taxon in a given area (Brooks, 1981). This matrix includes not only terminal taxa, but also internal nodes, which are interpreted as larger areas. An all-0 artificial outgroup is added, to polarize characters, which seems difficult to justify. This matrix is then used to produce a tree of geographic areas.

The authors prefer a less-frequently used method, namely "three-area analysis". This method uses trees of taxa (established from other data) and their geographical distribution; these data are decomposed by the computer program LisBeth (Zaragüeta Bagils et al., 2012) into three-area statements (established from the terminal taxa) and analyzed to get a tree (not necessarily fully-resolved) of areas. A related phylogenetic method, three-taxon analysis, has been strongly criticized on a theoretical basis (e.g., Farris, 2000; Harvey, 1992), but simulation-based tests (Grand et al., 2013; Rineau et al., 2015) recently demonstrated that its performance, if a bit lower than that of ordered parsimony, is far better than unordered parsimony,

which is nevertheless the most frequently used method of phylogenetic inference based on phenotypic characters. Unfortunately, the three-area analysis is presented through responses to two critical comments about three-item analysis (a major part of the debate concerns phylogenetics rather than biogeography), which is not very didactic. In this response, the authors discuss the controversial role of losses (reversals) in phylogenetics, but they call them "secondary losses", whereas these are simply (primary) losses, which result in secondary absences. But this small nomenclatural problem is almost universal in the literature (Rineau et al., 2015).

A figure (4.5) in this section contains a few errors that make it hard to understand. One of the authors (R. Z.) kindly gave me a corrected version (Fig. 2), which the readers will no doubt find useful. This figure shows how what the authors call taxic paralogy (a phenomenon present whenever the tree is not completely asymmetrical) creates problems for the reconstruction of phylogenetic relationships between areas of endemism. But these problems do not appear to be fatal because they simply reflect character conflict, a recurring problem for which many solutions have been proposed, in slightly different contexts (e.g., Bradley et al., 2009; Goloboff and Farris, 2001; Rohlf, 1982).

The authors may be overly critical of established practices when they argue (pp. 78–79) that the causes of historical events cannot be known. The example on the center of origin of humans and on the causes of evolution of human intelligence, which they provide to justify their claim, does appear to constitute over-interpretation of a meager dataset by paleoanthropologists, but to the extent that hypotheses are testable, the causes that they invoke can be known.

I also do not see why, contrary to taxa, areas of endemism could not have holotypes, as the authors argue (pp. 79–80). Would it not suffice to select the locality (coordinates and geological stratum, in the case of a fossil) that has yielded a specimen endemic to the area? However, use of a single type would not resolve the problem of the delimitation of these areas, just like use of a single holotype (and of a nomenclatural rank) cannot delimit a taxon (Laurin, 2005).

Chapter five presents phenetic biogeography, another method that the authors criticize sharply (but not without justification). Indeed, in biogeography as in phylogenetics, phenetics measures resemblance (similarity), which is not necessarily equivalent to phylogenetic relationships, even though simulations have not shown, contrary to what cladists think, a clear superiority of parsimony over phenetics in phylogenetic inference (e.g., Huelsenbeck, 1995; Wiens et Servido, 1998). This chapter also describes the notion of provincialism, biogeographical units, and provides several empirical examples. The interesting discussion of the nomenclature of biogeographical units (UB) shows several parallels with nomenclature of taxa. Like taxa, UB appear, change through time (expand or contract), and may disappear. Unfortunately, the reflections on this field seem to be inspired only by rank-based nomenclature, with the use of nomenclatural categories (which, for the UB, can change through time, contrary to the categories to which taxa belong). Thus, we read about the ICAN (International

Code of Area Nomenclature) that “The problems tackled by all codes concern only the names of the entities, not the entities themselves. . .”. This is true in rank-based nomenclature, but ideally, a nomenclatural system should allow delimiting the entities to which the names apply, and this is indeed the case in alternative systems, such as phylogenetic nomenclature (Cantino et de Queiroz, 2010) and cladotypic nomenclature (Béthoux, 2007), from which the authors of the ICAN could perhaps draw additional inspiration. Why try to shoehorn the UBs (which are natural) into artificial categories? Would it not be better to use the history of UBs to establish their nomenclature? We could perhaps use two types and the relationships between areas to define UBs that would encompass smaller UBs (the contents would be determined by the history of UBs), without this requiring the use of categories. This approach would at least be coherent with the aims of historical biogeography. But such an approach may perhaps be realistic only in a distant future.

This chapter also includes a critical presentation of similarity coefficients. The authors rightly point out that the absence of taxa should be used cautiously because absences do not have the same implications if the taxon is common or very rare, when it is known. Strangely, the authors do not mention methods that would take into consideration the abundance (in specimen counts) of taxa in the calculation of the coefficients, which would solve the problem of absences resulting from small sample size.

Chapter six, entitled “Theories of biodiversity: biogeography applied to biology and paleontology”, discusses how biodiversity is measured. Unfortunately, here too, reasoning is limited by the fact that this biodiversity is conceptualized mostly by the number of species, genera, or worse still (p. 139), of “invertebrate orders”, a nomenclatural nightmare (extremely frequent in the literature) for cladistic purists such as me. Has no paleobiogeographer progressed beyond that stage to assess biodiversity using the antiquity of its evolutionary lineages, as done by some ecologists (Faith, 1992)? This omnipresence of rank-based nomenclature is especially problematic when the authors declare (p. 138) that tropical genera are more recent than extratropical genera. Does this comparison teach us something about nature, or about the nomenclatural practices of systematists (Bertrand et al., 2006)? Nevertheless, great questions are clearly exposed, such as the source of the latitudinal biodiversity gradient, or the biodiversity cradle (source) or museum (refugium) nature of the tropics.

Chapter seven, “Biogeography applied to geology”, deals with palaeogeographic reconstructions (relative position and paleolatitude of continents) and geological events (such as collision of continental plates). The authors could not cover this topic without mentioning the example of Wegener’s (1966) use of fossils to support his theory of Pangea. Among these fossils, the mesosaurs have generally been interpreted as coastal (marine), but they may have lived in hypersaline inland seas (Piñeiro et al., 2012); the authors mistakenly indicate that they lived in lakes (p. 151). The authors also mention the use of fossils to distinguish between “terrestrial” (continental?) and marine domains, as well as paleoenvironments within these domains. This is indeed a very active, sometimes

controversial research topic, because although it is easy to point out a marine influence, demonstrating that an aquatic environment was in fresh water is much more difficult (Laurin and Soler-Gijón, 2010; Schultze, 2009). The presentation of constraints (several of which are taphonomical) of paleobiogeography is clear and thorough. The empirical examples are numerous and interesting; among these, I found the use of rugose corals to reconstruct the history of accretion of plates on the western margin of North America (pp. 169–171) particularly interesting.

The book is generally well written, without too many typos or other small mistakes. Among the latter, only a few create real problems. For instance, on page 25, the Ethiopian zone is mentioned as belonging to the New World, even though the authors know well that it is located in the Old World. On page 111, we read that the hypothetical province 2 presented in figure 3.3 is impoverished (by comparison with province 1) and that it lacks endemic species, but this is not what the figure seems to show. But these are minor problems that would be easy to correct in subsequent editions.

The general impression that we get from the book is that paleobiogeography is still at an early stage of development and that much of what has been done will need to be redone. This is a little depressing, but such doubts are essential to scientific progress. My main regret is that this book did not attempt a brief overview of the history of areas of endemism or of paleobiogeographic provinces, even if our ideas about this history seem to be fairly preliminary.

To sum up, scientists who like to follow fashionable trends without asking themselves too many questions about the foundations of their practices should not read this slightly disturbing book. However, curious scientists who are ready to adopt new methods will find the book stimulating and will no doubt appreciate this thorough and critical methodological review of paleobiogeography.

Références

- Bertrand, Y., Pleijel, F., Rouse, G.W., 2006. Taxonomic surrogacy in biodiversity assessments, and the meaning of Linnaean ranks. *Syst. Biodiversity* 4, 149–159.
- Béthoux, O., 2007. Propositions for a character-state-based biological taxonomy. *Zoologica* 36, 409–416.
- Bradley, M.C., Warren, D.L., Leaché, A.D., McGuire, J.A., 2009. Homoplasy and clade support. *Syst. Biol.* 58, 184–198.
- Brooks, D.R., 1981. Hennig’s parasitological method: a proposed solution. *Syst. Zool.* 30, 229–249.
- Cantino, P.D., de Queiroz, K., 2010. PhyloCode: a phylogenetic code of biological nomenclature. Version 4c. <http://www.ohiou.edu/phylocode/>.
- Cavin, L., Suteethorn, V., Buffetaut, E., Tong, H., 2007. A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution. *Zool. J. Linn. Soc.* 149, 141–177.
- Cecca, F., 2002. *Palaeobiogeography of marine fossil invertebrates: concepts and methods*. Taylor & Francis, London, xi + 273 p.
- Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61, 1–10.
- Farris, J.S., 2000. Diagnostic efficiency of three-taxon analysis. *Cladistics* 16, 403–410.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., 2001. *Methods for quick consensus estimation*. *Cladistics* 17, S26–S34.
- Grand, A., Corvez, A., Duque Velez, L.M., Laurin, M., 2013. Phylogenetic inference using discrete characters: performance of ordered and unordered parsimony and of three-item statements. *Biol. J. Linn. Soc.* 110, 914–930.
- Harvey, A.W., 1992. Three-taxon statements: more precisely, an abuse of parsimony? *Cladistics* 8, 345–354.

- Heinicke, M.P., Sander, J.M., Hedges, S.B., 2009. Lungfishes (Dipnoi). In: Hedges, S.B., Kumar, S. (Eds.), *The timetree of life*. Oxford University Press, New York, pp. 348–350.
- Huelsenbeck, J.P., 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Syst. Biol.* 44, 17–48.
- Janvier, P., 1996. *Early vertebrates*. Oxford University Press, Oxford, 393 p.
- Laurin, M., 2005. The advantages of phylogenetic nomenclature over Linnean nomenclature. In: Minelli, A., Ortalli, G., Sanga, G. (Eds.), *Animal names*. Instituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Venice, pp. 67–97.
- Laurin, M., Soler-Gijón, R., 2010. Osmotic tolerance and habitat of early stegocephalians: indirect evidence from parsimony, taphonomy, paleobiogeography, physiology and morphology. In: Vecoli, M., Clément, G. (Eds.), *The terrestrialization process: modelling complex interactions at the biosphere–geosphere interface*. The Geological Society of London, London, pp. 151–179 (Special Publication 339).
- Nelson, G.J., Ladiges, P.Y., 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analyses of paralogy-free subtrees. *Am. Mus. Novit.* 3167, 1–58.
- Piñeiro, G., Ramos, A., Goso, C., Scarabino, F., Laurin, M., 2012. Unusual environmental conditions preserve a Permian mesosaur-bearing Konservat-Lagerstätte from Uruguay. *Acta Palaeont. Pol.* 57, 299–318.
- Rineau, V., Grand, A., Zaragüeta, R., Laurin, M., 2015. Experimental systematics: sensitivity of cladistic methods to polarization and character ordering schemes. *Contrib. Zool.* 84, 129–148.
- Rohlf, F.J., 1982. Consensus indices for comparing classifications. *Math. Biosci.* 59, 131–144.
- Schultze, H.-P., 2009. Interpretation of marine and freshwater paleoenvironments in Permo–Carboniferous deposits. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 281, 126–136.
- Wegener, A., 1966. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, Inc, New York, 246 p. [English translation of the 4th edition published in 1929].
- Wiens, J.J., Servido, M.R., 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: performance of parsimony, likelihood, and distance methods. *Syst. Biol.* 47, 228–253.
- Zaragüeta Bagils, R., Ung, V., Grand, A., Vignes-Lebbe, R., Cao, N., Ducassea, J., 2012. *LisBeth: New cladistics for phylogenetics and biogeography*. *C. R. Palevol* 11, 563–566.

Michel Laurin

CR2P, Sorbonne universités,
CNRS/MNHN/UPMC-U, Paris 6, Centre de
recherches sur la paléobiodiversité et les
paléoenvironnements, Muséum national
d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, CP 38,
75005 Paris, France

Adresse e-mail : laurin@mnhn.fr

Disponible sur internet le 9 mars 2016