

doit-on abandonner le concept d'espèce ?

par Hervé Le Guyader

Université Pierre-et-Marie-Curie (Paris 6), UMR 7622, Biologie du développement, équipe Développement et Évolution
9 quai Saint-Bernard, case 241, 75252 Paris cedex 05
Herve.Le-Guyader@snv.jussieu.fr

Qu'est-ce qu'une espèce ? Vaste question qui agite les biologistes depuis qu'existe la volonté de réaliser une classification des organismes vivants. Pourtant, malgré la réflexion approfondie de centaines de systématiciens, malgré des apports conceptuels - comme la génétique des populations - ou expérimentaux - comme l'accès au génome -, la question est toujours posée.

Cette question est-elle importante ? Après tout, la notion intuitive que tout non-biologiste professionnel a en tête marche dans 99% des cas. Ainsi, des études menées sur le vocabulaire de tribus proches de la nature montrent que, au moins pour les vertébrés, il y a quasi-concordance entre leurs traditions et le travail du naturaliste. Par exemple, en Nouvelle Guinée, là où les Guinéens nomment 110 oiseaux, les ornithologues dénombrent 120 espèces différentes. Mais ce sont peut-être les cas pour lesquels « ça ne marche pas » qui sont les plus instructifs.

D'ailleurs, Charles Darwin (1809-1882) ne s'y est pas trompé. L'un des paradoxes les plus étonnants n'est-il pas l'absence de définition claire de l'espèce, dans un livre qui s'appelle *L'Origine des espèces* ! Trois ans avant la parution de cet ouvrage-clé, Darwin écrivait à Hooker (lettre du 24 décembre 1856) : «Je viens juste de comparer entre elles des définitions de l'espèce [...], il est vraiment comique de voir à quel point peuvent être diverses les idées qu'ont en tête les naturalistes lorsqu'ils parlent de l'espèce'; chez certains, la ressemblance est tout, et la descendance de parents communs compte pour peu de choses ; chez d'autres, la ressemblance ne compte pratiquement pour rien, et la création est l'idée dominante ; pour d'autres encore, la descendance est la notion-clé ; chez certains, la stérilité est un test infaillible, tandis que chez d'autres, cela ne vaut pas un sou. Tout cela vient, je suppose, de ce que l'on essaie de définir l'indéfinissable ». Bon nombre d'historiens affirment que si Darwin s'était arrêté au problème de la définition de l'espèce, il n'aurait jamais publié son livre majeur.

Un siècle et demi plus tard, est-on vraiment dans une situation bien différente- ? A lire certains livres, non ; pourtant, les récents progrès de la systématique, tant conceptuels qu'expérimentaux, permettent de cerner le problème. En fait, on se rend maintenant compte que si les difficultés ont si longtemps persisté, c'est que la question était mal posée. Rien n'est remis en cause quant aux résultats expérimentaux, mais le statut de l'espèce tel qu'on le conçoit jusqu'à maintenant paraît devoir être re-visité.

Afin d'articuler la logique de la réflexion, nous nous proposons de situer le concept d'un point de vue historique, puis d'amener pas à pas les propositions actuelles, jusqu'à la plus grande hétérodoxie.

Les différents concepts de l'espèce

En simplifiant les choses, on peut ramener les diverses définitions qui ont été proposées sous trois rubriques différentes, à savoir le concept *typologique*, le concept *nominaliste* et le concept *populationnel*¹.

Le concept typologique - ou essentialiste - relève d'un climat pré-évolutionniste et sera, par exemple, celui adopté par Carl von Linné (1707-1778), fondateur du système hiérarchique de la systématique, toujours actuellement en vigueur. Pour les essentialistes, il n'existe dans la nature qu'un nombre limité de types, ou d'universaux, ou encore d'« idées » au sens platonicien du terme. Les organismes vivants sont la matérialisation, l'actualisation d'une essence, d'un type. Ce que l'on appelle maintenant la variation intraspécifique ou polymorphisme ne résulterait, pour les essentialistes, que d'une imperfection dans le passage de l'essence à la matière. Ainsi, pour Linné et bon nombre de ses contemporains, l'espèce correspond à une catégorie naturelle, comme d'ailleurs le genre. C'est pourquoi Linné proposa de nommer tout organisme vivant selon la dénomination binominale, c'est-à-dire par un nom de genre suivi d'un nom d'espèce. Cette dénomination sera acceptée et, au XIX^e siècle, codifiée. Ainsi, chaque organisme sera nommé par un nom de genre et un nom d'espèce, suivi entre parenthèses par le nom de l'auteur de la

première description, accompagné de l'année de publication. Le temps to des publications correspond à la dixième édition de 1758 du *Systema naturae* de Linné.

Selon le concept nominaliste, il n'y a pas d'universaux, seuls les individus sont importants, « naturels », et l'homme utilise un nom pour les associer en tant qu'espèce exclusivement par facilité de langage. Curieusement, alors que ce concept sera vite abandonné et ne laissera aucune trace dans la biologie contemporaine, certains naturalistes, et non des moindres comme Buffon ou Lamarck, l'ont accepté à un moment de leur vie.

À quand remonte la notion intuitive d'espèce ? On ne le saura bien sûr jamais. Pourtant, on a une certitude : dès les toutes premières traces écrites, comme les tablettes assyriennes, on a trouvé des listes de noms d'organismes vivants. En fait, le pivot est le langage. Il fallait bien donner un nom aux animaux d'élevage, de compagnie, de chasse, aux plantes cultivées... Naturellement, les choses paraissaient simples, car un chat ressemble à un autre chat. Cette notion d'espèce, considérée dès Aristote comme l'unité élémentaire de la classification, ne nécessitait pas une définition précise. Mais à un moment donné de l'histoire, tout va se compliquer. En effet, à partir du XVII^e siècle, les botanistes et, à un moindre degré, les zoologistes vont se mettre à inventorier la flore et la faune, et à avoir accès à des plantes et des animaux inconnus, ramenés de pays tropicaux ou équatoriaux par les explorateurs. Quels noms donner, et, surtout, comment savoir que tout le monde parle de la même chose ? Il a bien fallu, à ce moment, se demander ce qu'est une *espèce*.

Actuellement, tout « non-biologiste » réagit comme nos ancêtres, et n'a pas besoin de cours approfondi pour acheter des poissons ou des légumes. Pourtant, il peut très vite comprendre que le même animal peut avoir des noms différents suivant la région (le bar ou le loup), et qu'un même nom (la daurade) peut recouvrir des espèces différentes. Enfin, il suffit de le faire réfléchir sur l'aspect des races de chien pour qu'il saisisse que le critère anatomique peut ne pas suffire.

D'un point de vue scientifique, il faudra nommer les espèces, et un code de nomenclature sera créé... ou plutôt des codes, car les zoologistes et les botanistes ont chacun le leur. Mais parle-t-on de la même chose quand on s'occupe d'animaux, de plantes, d'algues, de bactéries ? Par exemple, une *espèce bactérienne* est actuellement définie comme une collection de souches qui présentent des propriétés stables, et qui diffèrent significativement d'autres groupes de souches, une souche étant une population descendant d'un organisme unique, isolé dans le but de réaliser une culture pure*. Il n'est pas besoin d'avoir fait beaucoup de biologie pour comprendre que l'espèce bactérienne, que l'on va nommer, comme tout organisme vivant, de deux noms latins, n'a pas grand chose à voir avec une espèce animale ou végétale... Pourtant un seul fait les réunit tous : ils sont des produits de l'évolution.

* Prescott L.M., Harley J.P., Klein D.A., 1999. *Microbiology*. Mc Graw-Hill, 4^e édition.

¹ Voir :

- article *espèce* dans : *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, Patrick Tort éd., 1996, t. 1, pp. 1392-1397 ;

- *Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie*. Éditions de la fondation Singer-Polignac, 1987 ;

- Mayr E., *The growth of the biological thought*, The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.), 1982 ;

- Bocquet C., Génermont J. et Lamotte M., *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Mémoire n° 38 de la Société zoologique de France, 1976.

Le concept populationnel - ou biologique - de l'espèce (*biological species concept*) s'est imposé après l'avènement de la génétique. Suivant la définition d'Ernst Mayr (1942)², « une espèce est un groupe de populations naturelles au sein duquel les individus peuvent, réellement ou potentiellement, échanger du matériel génétique ; toute espèce est séparée des autres par des mécanismes d'isolement reproductif »³.

En fait, nous voyons, d'une part, que des présupposés philosophiques, voire théologiques, jouaient un rôle considérable et, d'autre part, qu'un seul de ces trois concepts pouvait entrer dans un cadre évolutionniste. N'oublions pas que l'ornithologue Ernst Mayr sera, au moment de la Seconde Guerre mondiale, l'un des fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution, avec le biologiste Julian S. Huxley (1887-1975), le généticien Theodosius Dobzhansky (1900-1975), le paléontologue George G. Simpson (1902-1984) et le botaniste G. Ledyard Stebbins.

Comment reconnaître une espèce ?

La définition de l'espèce est corrélée depuis le début à un problème-clé, celui de la reconnaissance des organismes sur le terrain. En effet, ce n'est pas tout de réfléchir à ce qu'est une espèce, il convient de disposer d'un concept opérationnel. De ce point de vue, deux critères ont très vite été proposés, d'ailleurs à la source des deux concepts majeurs de l'espèce, le typologique et le populationnel. Ces deux critères sont, d'une part, celui de la ressemblance mutuelle, d'autre part, celui de l'interfécondité. En effet, de manière simple, deux organismes qui se ressemblent reçoivent le même nom, sont réunis dans la même espèce. De la même manière, des organismes interféconds produisent par reproduction sexuée des organismes qui se ressemblent entre eux, qui ressemblent aux parents, et donc qui appartiennent à la même espèce. Remarquons qu'avec le critère d'interfécondité, l'espèce acquiert une dimension temporelle.

Il est clair que bon nombre d'espèces, en particulier chez les animaux, répondent à ces deux critères à la fois. Des animaux qui se ressemblent sont interféconds... *a priori* aucune difficulté, et c'est ce qu'en jargon de biologiste, on appelle « une bonne espèce ». Ainsi, suivant Georges Buffon (1707-1788), « l'espèce n'est donc pas autre chose qu'une succession constante d'individus semblables et qui se reproduisent ». Pour Georges Cuvier (1769-1832), « l'espèce est la collection des corps organisés nés les uns des autres et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ».

Mais très vite les difficultés apparaissent. Le premier piège sera celui d'utiliser toutes les variations morpho-anatomiques pour créer une multitude d'espèces. Déjà Buffon s'élevait contre ce procédé, en particulier dans son chapitre sur l'aigle⁴ : « La réduction des espèces suppose beaucoup de connaissances, de réflexions et de comparaisons, au lieu qu'il n'y a rien de si aisé que d'en augmenter la quantité ; il suffit pour cela de parcourir les livres et les cabinets d'histoire naturelle et d'admettre comme caractères spécifiques toutes les différences, soit dans la grandeur, dans la forme ou la couleur, et de chacune de ces différences, quelque légère qu'elle soit, faire une espèce nouvelle et séparée de toutes les autres ; mais, malheureusement, en augmentant ainsi très gratuitement le nombre nominal des espèces, on n'a fait qu'augmenter en même temps les difficultés de l'histoire naturelle dont l'obscurité ne vient que de ces nuages répandus par une nomenclature arbitraire, souvent fautive, toujours particulière, et qui ne saisit jamais l'ensemble des caractères, tandis que c'est de la réunion de tous ces caractères et surtout de la différence ou de la ressemblance de la forme, de la grandeur, de la

² Voir :

- Mayr E., *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 1942.

- Mayr E., *What evolution is*. Weidenfeld & Nicolson, London, 2001.

³ *Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations which are reproductively isolated from other such groups.*

⁴ Buffon G., (1749). *Premier discours - de la manière d'étudier et de traiter l'histoire naturelle*. Vol. 1 des œuvres complètes éditées et annotées par Flourens, 1853.

couleur, et aussi de celles du naturel et des mœurs, qu'on doit conclure la diversité ou l'unicité des espèces. » Donc reconnaître les bons caractères spécifiques n'est pas une mince affaire.

Pourtant le problème majeur vient de la difficulté de tester l'interfécondité. Ainsi, les espèces jumelles viennent brouiller les pistes. Ce sont des espèces rassemblant des organismes qui morphologiquement se ressemblent beaucoup et qui, pourtant, sont séparés par une barrière de fécondité. Par exemple, les pouillots véloces et les pouillots fitis ont été pendant longtemps considérés comme appartenant à la même espèce, jusqu'à ce qu'on se rende compte que les mâles ont des chants très différents. Or, les mâles chantent pour déterminer un territoire et y attirer les femelles. Vu la différence des chants, il était évident qu'une même femelle ne pouvait être attirée de deux manières aussi différentes. On avait donc affaire à deux espèces. Ainsi, si une « bonne espèce » allie à la fois le critère de ressemblance et celui d'interfécondité, rien ne va plus s'il y a absence de corrélations entre ces deux critères.

Si on quitte les animaux actuels, les choses deviennent encore plus compliquées. Depuis bien longtemps, les botanistes savent qu'il y a des possibilités d'hybridation entre des organismes qu'ils classent dans des espèces différentes. Plus les connaissances en botanique se sont développées, plus on s'est rendu compte que l'hybridation était un processus classique chez les plantes à fleurs. Et que dire du travail du paléontologiste ? Quand on a affaire à des fossiles, le critère d'interfécondité tombe de lui-même, et l'on ne peut faire autrement que d'utiliser des caractères anatomiques, avec toutes les précautions nécessaires. Enfin, il y a le domaine de la microbiologie. Qu'est-ce que réellement une espèce bactérienne ? On sait qu'il peut y avoir des échanges de plasmides, voire de gènes entre bactéries d'« espèces » différentes. On sait aussi que des souches provenant de la même espèce n'ont pas obligatoirement le même métabolisme. Or ce sont surtout des caractères de type métabolique qui

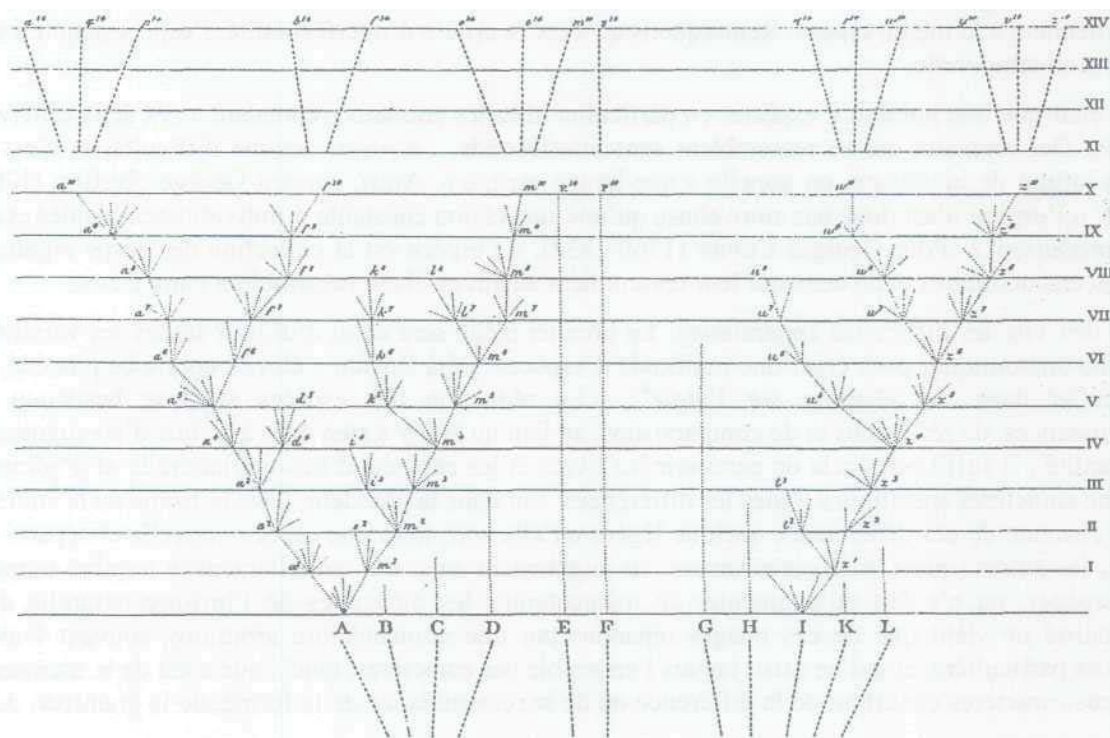


Figure 1. Schéma explicatif proposé par Darwin dans *De l'origine des espèces* (1859)

Les espèces G et H s'éteignent ; l'espèce F présente une anagenèse jusqu'au présent ; les espèces A et I subissent des spéciations.

sont utilisés en microbiologie, alliés à quelques caractères de type cellulaire ou d'aspect de colonies. Les phylogénies moléculaires ont récemment montré les difficultés d'utilisation de tels caractères.

Arrivons enfin au dénominateur commun de toutes ces difficultés : ce n'est pas tant l'interfécondité en soi que le flux de gènes entre organismes qui est essentiel. Suivant Mayr, l'espèce biologique reçoit sa réalité du contenu d'information, historiquement développé et réparti, de son pool de gènes. Ainsi l'espèce se réduit à un ensemble de gènes, et il convient de vérifier la possibilité de passage de gènes d'un organisme à un autre. Dans une situation classique, comme chez la plupart des animaux, le passage de gènes d'un organisme à un autre se fait exclusivement par la reproduction sexuée, c'est-à-dire suivant un mode dit vertical. Les conséquences sont alors immédiates : a) vérifier s'il existe ou non une interfécondité devrait donner la délimitation d'une espèce ; b) la spéciation, c'est-à-dire l'apparition de nouvelles espèces est directement dépendant d'un isolement reproducteur.

Définir l'espèce par l'entremise du critère d'interfécondité va avoir une double conséquence. Tout d'abord, on a localement un critère opérationnel car l'ensemble des outils de la génétique des populations va pouvoir s'appliquer, surtout depuis que des marqueurs moléculaires comme les microsatellites sont facilement disponibles. Mais, un élément insidieux vient d'apparaître : *on définit un taxon par rapport à un processus biologique, l'interfécondité, partagé par l'ensemble des organismes qui le compose.*

Espèce et spéciation

Dans *L'Origine des espèces*, on ne trouve qu'une seule figure⁵. Ce schéma conceptuel est très illustrateur de la pensée de Darwin (fig. 1, ci-dessus). Il résume les possibles devenir d'une espèce en fonction du temps. Celle-ci peut s'éteindre très vite, se transformer au cours du temps, ou donner naissance à de nouvelles espèces. Ainsi sont visualisés les processus évolutifs qui seront nommés plus tard *anagenèse* (transformation d'une espèce suivant les temps géologiques) et *cladogenèse* (naissance de plusieurs espèces à partir d'une espèce ancestrale). Suivant ce schéma, et la définition de l'espèce proposée par Mayr, deux types de mécanismes évolutifs se trouvent donc distingués. Les processus évolutifs liés au concept de descendance avec modification impliquent, d'une part, la variation intraspécifique des caractères et, d'autre part, l'action de la sélection naturelle ; ils sont à l'origine de l'anagenèse. Les processus liés à l'isolement reproducteur sont à l'origine de la cladogenèse. Déjà se trouve expliqué l'un des paradoxes de la définition de l'espèce ; une « bonne » espèce est une espèce qui présente, après cladogenèse, une anagenèse telle que des caractères morphologiques évidents permettent de la distinguer des espèces voisines. Par contre, des espèces jumelles correspondent à des espèces qui, après cladogenèse, n'ont pas subi une anagenèse telle que leurs caractères morphologiques ont beaucoup changé ; elles se ressemblent toujours, et il faut aller trouver des caractères physiologiques ou moléculaires pour les distinguer. L'inverse peut également exister ; ainsi le tigre et le lion, qui sont facilement distinguables morphologiquement, sont interféconds en zoo, avec des hybrides - ou « tigrons » - fertiles. Il y a eu anagenèse, mais la barrière de reproduction n'est pas totale.

En conclusion, l'interfécondité paraît un élément-clé, car c'est lui qui est gage de la continuité génétique par reproduction sexuée. L'isolement reproducteur, lui, est également crucial, car il est le gage de l'irréversibilité du phénomène de spéciation. Si deux populations se trouvent isolées et qu'il n'y a pas eu de barrière de reproduction, lors d'une nouvelle mise en contact des populations, le flux génique peut se restaurer. Il y a, à nouveau, brassage de gènes, et, même si une anagenèse avait commencé, les caractères sont dispersés à nouveau.

⁵ Voir : Darwin Ch., 1873. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Reinwald, Paris, (1859), p. 120.

On peut alors se demander s'il n'existe pas un mécanisme fondamental à la source de l'isolement reproducteur. L'ensemble des travaux réalisés sur ce sujet depuis un siècle prouve sans conteste la multiplicité de tels mécanismes. On distingue classiquement les *mécanisme sprézygotiques*, c'est-à-dire les mécanismes qui empêchent la rencontre des gamètes (ovule et spermatozoïde, dans le cas des animaux) et qui ne permettent pas la formation d'un œuf fécondé ou zygote, et les mécanismes *postzygotiques*, qui arrêtent le flux de gènes alors qu'une fécondation a pu avoir lieu⁶.

Parmi les mécanismes prézygotiques, on cite :

- l'isolement éthologique : par exemple, chez les animaux, la reconnaissance entre mâles et femelles ne se fait pas (changement des parades ; signaux visuels, olfactifs, auditifs... différents entre espèces proches) ;
- l'isolement temporel : les espèces proches ne se reproduisent pas à la même période ; ce peut être un décalage des saisons de reproduction, mais aussi un changement du moment de la journée propice à la rencontre des sexes (luminescence de vers luisants au crépuscule ou au milieu de la nuit, par exemple) ;
- l'isolement écologique : les espèces n'occupent pas les mêmes habitats, alors qu'*a priori* on les trouve dans une même aire de répartition ;
- l'isolement mécanique : les organes reproducteurs ont des formes telles qu'un transfert de gamètes est impossible ; c'est valable pour les animaux à fécondation interne de par la forme des pièces copulatrices, mais également chez les plantes à fleurs de par la taille relative des grains de pollen et des cellules de l'épidémie du stigmaté ;
- l'isolement gamétique : il peut y avoir copulation, mais pas de fécondation ; par exemple, chez les animaux, l'ovule n'attire pas les spermatozoïdes, ou les spermatozoïdes sont détruits dans les voies génitales femelles ; chez les plantes à fleurs, cela peut être le cas d'un grain de pollen dont le tube pollinique ne se développe pas correctement. Enfin, il peut y avoir contact entre les gamètes, mais sans pénétration du spermatozoïde dans l'ovule.

Les mécanismes postzygotiques impliquent l'arrêt d'un flux génique alors que la fécondation a eu lieu. On distingue, par ordre croissant d'imperméabilité de la barrière :

- la létalité des hybrides : la fécondation a lieu, mais le développement s'arrête avant la maturité sexuelle ; tous les cas sont ici possibles, c'est-à-dire d'un arrêt précoce de l'embryogenèse à la mort de jeunes organismes ;
- la stérilité des hybrides : les hybrides atteignent la maturité sexuelle, mais leurs gamètes ne sont pas fonctionnels ;
- la faible fertilité des hybrides : les hybrides sont fertiles, mais les descendants présentent une viabilité et/ou une fertilité amoindrie(s).

Nous voyons donc qu'il y a une multiplicité de mécanismes à la source d'un isolement reproducteur, donc de la formation de nouvelles espèces. Quant aux processus de spéciation, on distingue classiquement la spéciation *allopatrique* (les futures espèces-sœurs sont isolées géographiquement), la spéciation *parapatrique* (l'aire géographique des futures espèces-sœurs présentent un contact), et la spéciation *sympatrique* (les futures espèces-sœurs restent en contact, d'un point de vue géographique et d'un point de vue écologique).

La spéciation allopatrique - ou géographique -, sans doute la plus courante chez les animaux, est de loin la plus classiquement citée par Mayr⁷. Elle se passerait en trois étapes successives :

⁶ Voir, par exemple : Ridley M., 1997. *Évolution biologique*, De Boeck Université, Paris.

⁷ Voir :

Ridley M., 1997. *Évolution biologique*. De Boeck Université, Paris.

Delsol M., 1991. *L'évolution biologique en vingt propositions*. Vrin, Paris.

Génemont J., 1998. Qu'est-ce qu'une espèce ? In H. Le Guyader : *L'évolution*. Bibliothèque Pour la Science, Paris.

- une barrière sépare des populations, qui n'ont alors plus de contact entre elles ; le flux de gènes est interrompu ; cette barrière peut être une mer, un fleuve, une vallée, une montagne ;
- les populations divergent par anagenèse ;
- un isolement reproducteur s'établit.

Lorsque les populations sont à nouveau en contact, si la barrière géographique s'estompe, le flux de gènes ne peut se rétablir car l'isolement reproducteur rend le processus de spéciation irréversible. L'anagenèse peut alors continuer. Différents exemples plaident en faveur de l'existence d'un tel processus. Pourtant, beaucoup d'inconnues subsistent. En particulier, deux schémas extrêmes- et sans doute complémentaires - sont actuellement proposés comme antagonistes. Ils s'opposent à la fois sur le rythme de l'évolution et sur les corrélations temporelles entre anagenèse et cladogenèse.

Le modèle classique, dit gradualiste, propose que les processus de l'anagenèse et de la cladogenèse soient découplés dans le temps, c'est-à-dire que l'anagenèse se produise graduellement entre des processus de cladogenèse, qui surviennent plus ou moins régulièrement suivant les temps géologiques. Le deuxième modèle, celui des « équilibres ponctués » de N. Eldredge et de S. J. Gould (une bien mauvaise traduction de *punctuated equilibrium*), considère qu'anagenèse et cladogenèse sont temporellement liés. Les spéciations se feraient par isolement de petites populations qui, sous l'effet d'un phénomène fondateur amenant une dérive génétique, changeraient très rapidement, en relation avec de nouvelles caractéristiques de l'environnement. Ceci fait, les nouvelles espèces ainsi formées entreraient dans une période de stase, au cours de laquelle elles resteraient stables. L'évolution est alors une suite de changements brusques séparés par de longues périodes de stabilité.

Divers exemples illustrent la spéciation allopatrique. Ainsi un scénario évolutif a été proposé pour la radiation des « pinsons » des îles Galapagos, dont presque la moitié appartient au genre *Geospiza*. Ces îles volcaniques constituent un archipel d'une quinzaine d'îles, espacées de 10 à 100 km, formées sur un point chaud il y a 5 millions d'années. Cet archipel, actuellement à un millier de kilomètres de l'Amérique du sud, était au moment de sa formation à une distance de l'ordre de 600 km. Au nord de l'archipel, l'île Coco a certainement constitué une escale pour les oiseaux qui ont migré à partir du continent. L'arrivée de quelques couples, à partir d'une espèce ancestrale, a donné naissance à 14 espèces différentes, par effet fondateur sur les îles. On voit bien ici le processus de spéciation allopatrique en œuvre : arrivée de quelques animaux sur une île, accroissement rapide de la population (absence de concurrence et de prédation), anagenèse en rapport avec les caractéristiques nouvelles de l'environnement, levée d'une barrière de reproduction. Plus tard, des migrations entre îles ont pu se faire, mais après la spéciation. Les espèces se sont partagé les ressources : certaines sont insectivores, d'autres granivores ou frugivores ; certaines vivent dans les terrains découverts, d'autres dans les forêts...

Les exemples classiques de spéciation sympatrique sont à rechercher principalement dans le monde végétal. En effet, la polyploïdisation, courante chez les végétaux, autorise l'apparition d'une barrière de reproduction sans qu'il y ait eu isolement géographique. Prenons l'exemple d'un phénomène de doublement du nombre de chromosomes au sein d'une population. Tous les organismes sont diploïdes, et un organisme devient tétraploïde. Le croisement de ce dernier avec les diploïdes donnent naissance à des organismes triploïdes qui sont stériles, étant donné qu'avec un nombre impair de chromosomes, ils ne peuvent réaliser une méiose. Mais, chez les végétaux, un tel organisme unique tétraploïde peut se multiplier, par autofécondation ou par multiplication asexuée. On a une population isolée génétiquement, mais qui, au départ, est située dans la même aire géographique. Ce processus est certainement classique, car on connaît chez les plantes à fleurs des séries polyploïdes évidentes. Parmi les exemples les plus connus, on peut citer le cas des fétuques (genre *Festuca*, Poacées). On trouve une série $2N = 14, 28, 42, 56, 70, 84$. On reconnaît une série à base 7. Les chrysanthèmes (genre *Chrysanthemum*, Asteracées) forment également un exemple classique ; la série de $2N = 18, 36, 54, 72, 90$, est à base 9. Certains botanistes proposent que plus de 80% des angiospermes pourraient être

issues de tels processus de polyploïdisation. Dans la majorité des cas, les espèces polyploïdes deviennent écologiquement plus généralistes que les espèces à garniture chromosomique réduite.

L'apport de la cladistique

Une espèce constitue un groupe d'organismes, c'est-à-dire un taxon. Or, depuis *L'Origine des espèces* de Darwin, on sait que la classification doit être phylogénétique, c'est-à-dire qu'on doit rechercher les relations de parenté pour réaliser une systématique pertinente. Et, depuis une quarantaine d'années, nous avons à notre disposition un outil conceptuel puissant permettant de retrouver les relations de parenté. Proposé par Willi Hennig (1913-1976), entomologiste allemand, il est appelé maintenant *cladistique*.

L'analyse cladistique⁸ vise à trouver les relations de parenté par la distinction, pour un caractère, de l'état primitif (plésiomorphe) de l'état dérivé (apomorphe). Hennig, le premier, a compris qu'on ne pouvait pas regrouper les espèces sur la base d'un état de caractère primitif partagé (symplesiomorphie), puisque celui-ci est déjà présent en dehors du taxon sous étude. Seuls les états de caractères dérivés partagés (synapomorphies) témoignent d'une parenté, et les regroupements réalisés à partir d'états dérivés partagés conduisent à la création de groupes monophylétiques, c'est-à-dire de groupes constitués d'un ancêtre hypothétique commun et de l'ensemble de ses descendants

(fig. 2a). Par exemple, les oiseaux actuels forment un groupe taxon monophylétique. En conséquence, il n'existe pas de taxon qui soit le groupe-frère de certains oiseaux et qui ne soit pas déjà inclus dans les oiseaux. Le dernier ancêtre commun à tous les oiseaux possédait les caractères (nouveaux à l'époque) exclusifs aux oiseaux tels que la fourchette ou le premier orteil tourné vers l'arrière.

Les groupes paraphylétique et polyphylétique s'opposent au groupe monophylétique par le fait qu'ils sont incomplets. Au premier, il manque certains descendants de l'ancêtre commun, au second, il manque l'ancêtre commun.

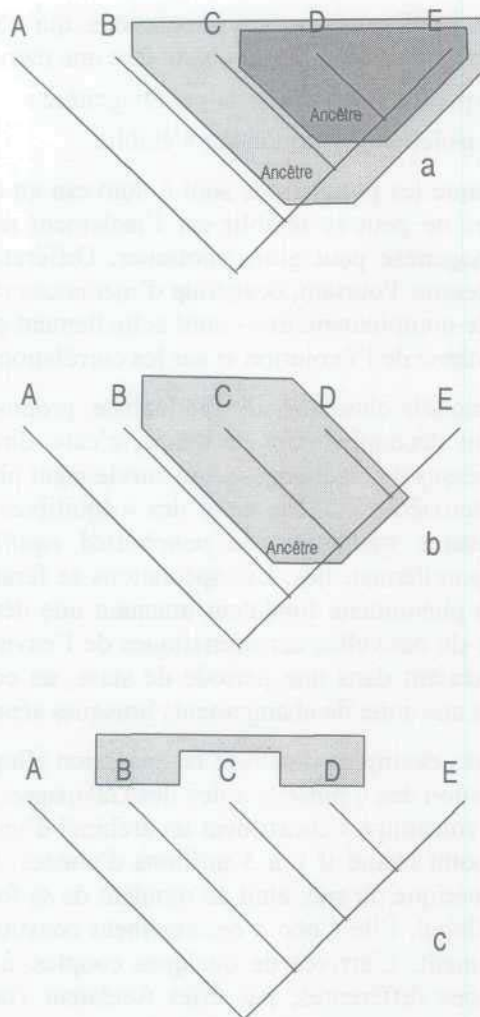


Figure 2. a : un groupe monophylétique rassemble un ancêtre hypothétique commun et l'ensemble de ses descendants ;
b : un groupe paraphylétique rassemble un ancêtre hypothétique commun et une partie de ses descendants ;
c : un groupe polyphylétique rassemble des organismes, sans ancêtre commun dans le groupe.

⁸ Voir, par exemple :

Tassy P., 1998. L'avènement de la cladistique. In H. Le Guyader : *L'évolution*. Bibliothèque Pour la Science, Paris.
Lecointre G. et Le Guyader H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris.

Un groupe paraphylétique comprend un ancêtre hypothétique commun et seulement une partie de ses descendants (fig. 2b). Par exemple, les reptiles (au sens classique : tortues ou chéloniens, lépidosauriens, crocodiles) ont bien tous un même ancêtre, mais il manque des taxons groupes-frères de certains reptiles comme les oiseaux (groupe-frère des crocodiles, fig. 3). Fonder des groupes sur des caractéristiques écologiques, adaptatives, liées à un progrès ou une augmentation de complexité conduit souvent à utiliser des états de caractères ancestraux, et donc à construire des groupes paraphylétiques.

Le groupe polyphylétique est un sous-cas de la paraphylie. Un tel groupe ne comprend aucun ancêtre commun à tous les membres du groupe (fig. 2c). Par exemple, les oiseaux décrits comme des « vautours » sont polyphylétiques, dans la mesure où les vautours de l'Ancien Monde sont des Falconiformes (proches des faucons), tandis que les Cathartidés (vautours du Nouveau Monde) sont des Ciconiiformes (proches des cigognes). Au sein du groupe « vautours », il n'y a aucun ancêtre commun à ces oiseaux. Naturellement, cet ancêtre existe, puisque l'arbre de la vie est unique ; mais pour le trouver, il faut reculer dans le temps bien en dehors du cadre des « vautours » ; cet ancêtre hypothétique commun est également celui d'un grand nombre d'autres oiseaux (les Néornithes). L'adaptation de type charognard chez les oiseaux s'est donc faite au moins deux fois de manière indépendante ; c'est ce que l'on appelle, en biologie, une convergence. Un groupe polyphylétique, fondé souvent sur des convergences, est donc un groupe au sein duquel il manque l'ancêtre commun à tous ses membres.

Reconstruire la parenté, c'est trouver le groupe-frère, et non l'ancêtre. C'est pourquoi les arbres produits par l'analyse cladistique - ou cladogrammes - sont des arbres généalogiques sans ancêtre, mais où sont représentées des ascendances, puisqu'ils montrent les relations de parenté entre espèces. Quand on a trouvé de telles relations de parenté, on peut déduire la situation d'un ancêtre hypothétique commun, qui ne sera jamais qu'une construction intellectuelle. Ainsi, pour un groupe donné, il convient de chercher le groupe avec lequel il partage un ancêtre hypothétique commun exclusif, c'est-à-dire qu'il ne partage avec aucun autre groupe de l'échantillon. Cela ne conduit pas à chercher l'ancêtre au sens propre (au sens génétique), car celui-ci restera à jamais inconnaisable. Cela conduit plutôt à déduire certains des caractères que devait posséder cet ancêtre à partir des caractères dérivés qui définissent le groupe, les synapomorphies.

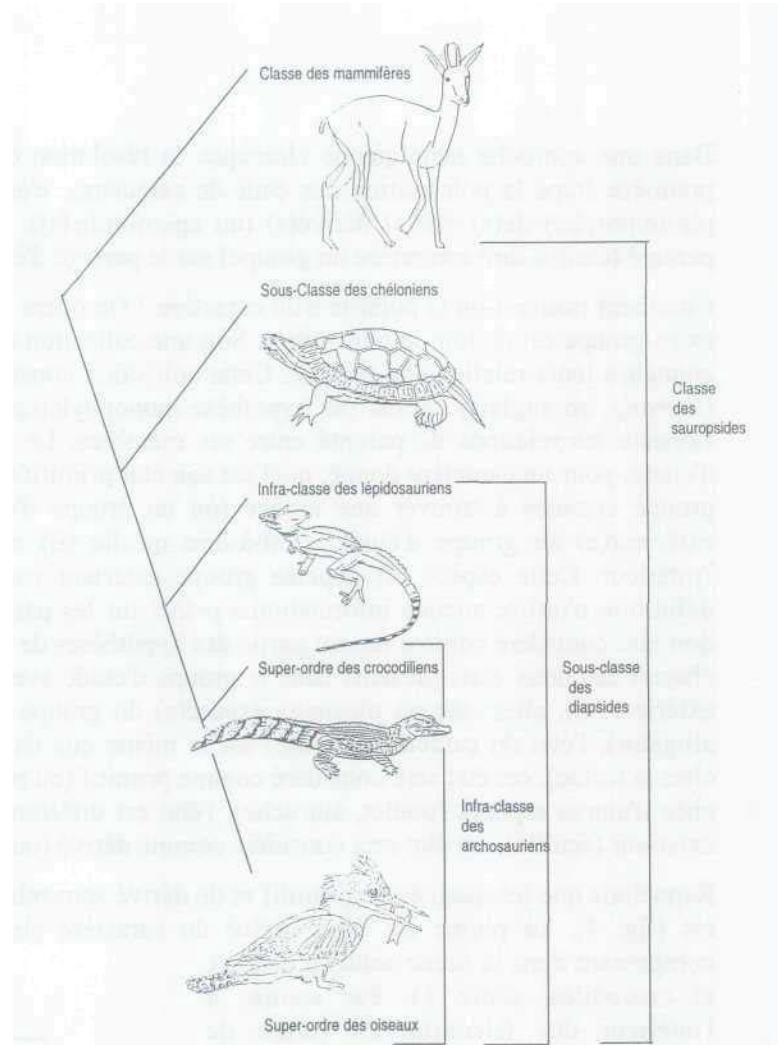


Figure 3. Les reptiles (chéloniens, lépidosauriens, crocodiliens) forment un groupe paraphylétique
 Comme deux taxons-frères appartiennent à une catégorie de même rang, les mammifères forment une classe et les oiseaux un super-ordre.

Dans une approche hennigienne classique, la résolution d'une classification phylogénétique a pour première étape la polarisation des états de caractères, c'est-à-dire la définition de l'état primitif (ou plésiomorphe) de(s) état(s) dérivé(s) (ou apomorphe(s)). La seconde étape consiste à déduire une parenté (c'est-à-dire construire un groupe) sur le partage d'états dérivés de caractères.

Comment trouve-t-on la polarité d'un caractère ? On opère à partir de plusieurs critères, dont le critère extra-groupe est de loin le plus utilisé. Soit une collection d'espèces que l'on a échantillonnées afin de connaître leurs relations de parenté. Cette collection constitue le groupe d'étude, ou groupe intérieur (*ingroup*, en anglais) ; il est par hypothèse monophylétique, ce qui n'implique pas que l'on sache à l'avance les relations de parenté entre ses membres. Le but est de déterminer, au sein du groupe d'étude, pour un caractère donné, quel est son état primitif et quel est son état dérivé. Le critère extra-groupe consiste à trouver une espèce (ou un groupe d'espèces) dont on soit sûr qu'elle (il) est extérieur(e) au groupe d'étude, c'est-à-dire qu'elle (il) ne viendrait en aucun cas se brancher à l'intérieur. Cette espèce est appelée groupe extérieur ou extra-groupe (*outgroup*, en anglais). Sa définition n'utilise aucune information *a priori* sur les parentés possibles dans le groupe d'étude ; il doit être considéré comme faisant partie des hypothèses de départ. Dans un second temps, on compare chacun des deux états présents dans le groupe d'étude avec l'état du même caractère chez le groupe extérieur. Si, chez une ou plusieurs espèce(s) du groupe d'étude (par exemple, un crocodile et un alligator), l'état du caractère (écaille) est le même que dans le groupe extérieur (présence d'écailles chez la tortue), cet état sera considéré comme primitif (ou plésiomorphe) au sein du groupe d'étude. Si, chez d'autres espèces (poulet, autruche), l'état est différent (plume) de celui présent chez le groupe extérieur (écaille), cet état sera considéré comme dérivé (ou apomorphe).

Rappelons que les qualités de primitif et de dérivé sont relatives au cadre taxinomique dans lequel on est (fig. 4). La plume est l'état dérivé du caractère phanère au sein des archosauriens (groupe comprenant dans la faune actuelle oiseaux et crocodiles, cadre 1). Par contre, à l'intérieur des falconiformes (ordre de rapaces diurnes, cadre 3), la plume devient un état primitif car elle est présente en dehors de cet ordre, chez de nombreux autres ordres d'oiseaux. Rappelons également que c'est bien lors de la polarisation des caractères qu'intervient le concept de descendance avec modification. En effet, la polarisation des caractères signifie que l'état dérivé (plume) est le produit d'une transformation de l'état primitif (écaille), et que ce produit a été transmis de génération en génération. Cet événement évolutif témoigne de la parenté des espèces (les oiseaux) qui présentent l'état dérivé (la plume).

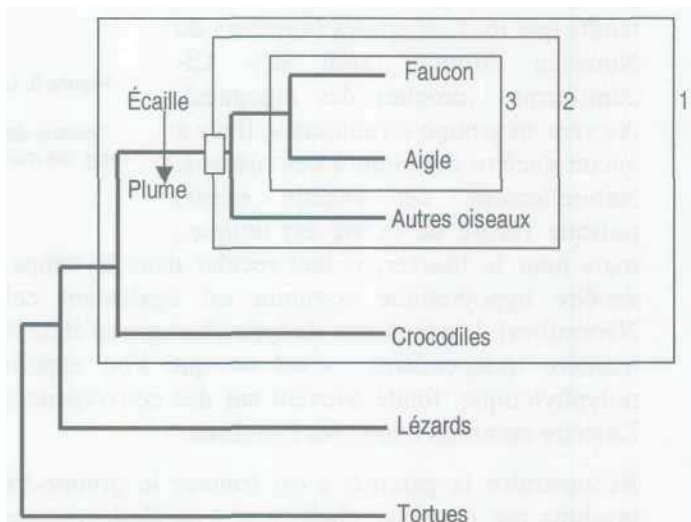


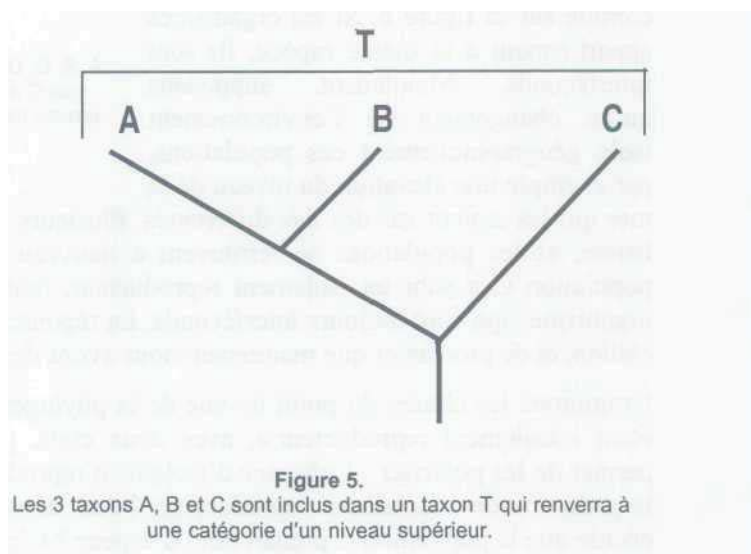
Figure 4. La plume est un état dérivé dans le cadre 1 des archosauriens, mais un état ancestral dans le cadre 3 des falconiformes.

Taxon et catégorie, ou le difficile problème du ranking

L'impact déterminant de la cladistique sur le concept de l'espèce est particulièrement illustratif, à travers le difficile problème du *ranking*.

Reprenons tout d'abord quelques définitions. Un *taxon* est un groupe d'organismes réels. Par exemple, le taxon *oiseaux* rassemble l'ensemble des organismes qui ont les caractères définissant un oiseau. Une *catégorie* correspond à une unité systématique appartenant à la hiérarchie créée pour coordonner et subordonner les taxons. Ce sont classiquement : espèce, genre, famille, ordre, classe, embranchement (ou phylum), règne.

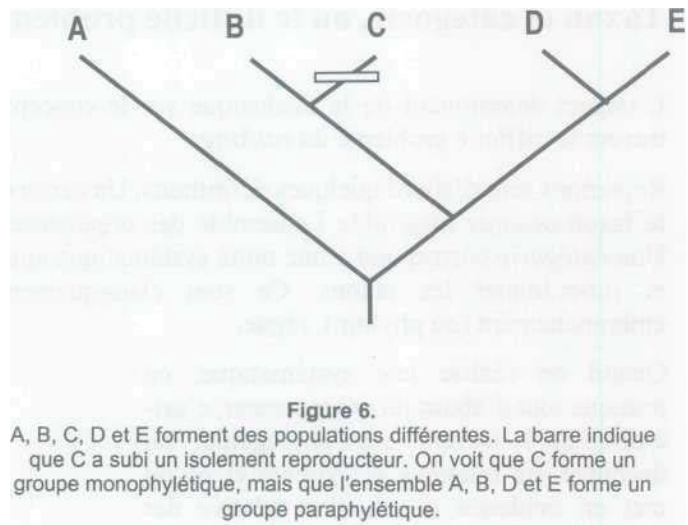
Quand on réalise une systématique, on pratique tout d'abord un *arrangement*, c'est-à-dire qu'à travers une phylogénie, on découvre les relations de parenté et qu'on met en évidence la situation relative des taxons les uns par rapport aux autres. Au niveau de l'arbre obtenu, cette situation relative permet de définir une hiérarchie des taxons, basée sur la succession des ancêtres mis en place (fig. 5). On se rend compte que trois taxons A, B et C sont des entités comprises dans un taxon T, de niveau hiérarchique supérieur. Ensuite, quand on a réalisé cet arrangement, on réalise le *ranking*, c'est-à-dire que l'on attribue un taxon à une catégorie. Cela signifie par exemple que si l'on détermine que les 3 taxons A, B et C prennent le rang de *genres*, le taxon T prend alors le rang de *famille*.



Prenons un cas précis. Dans l'ancienne classification, à l'intérieur des vertébrés, on comptait 5 classes : les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Une classification phylogénétique a permis de montrer que certains de ces groupes étaient paraphylétiques (à savoir les poissons et les reptiles). De plus, un arrangement basé sur une phylogénie donne des relations particulières de parenté, comme par exemple le fait que les crocodiles et les oiseaux possèdent un ancêtre hypothétique commun exclusif. Or, la démarche cladistique suppose que deux groupes-frères doivent être attribués, lors de l'opération de *ranking*, à des catégories à égalité dans la hiérarchie (fig. 3). Ainsi, les oiseaux se trouvent alors constituer un super-ordre. Naturellement, certains zoologistes ne sont pas d'accord. Sans entrer dans la querelle, redéfinissons le problème. Tous les zoologistes parlent bien tous de la même chose du point de vue du *taxon*, c'est-à-dire qu'ils sont tous d'accord sur ce que l'on appelle *oiseaux*. Ensuite, certains attribuent le taxon oiseaux à une *classe*, d'autres à un *super-ordre*. C'est au niveau de la *catégorie* qu'ils ne sont pas d'accord.

Qu'en est-il de l'espèce ? le problème est en fait simple : on cherche continuellement à coordonner *V espèce-taxon* et *l'espèce-catégorie*, en subordonnant la définition de la *catégorie* aux mécanismes qui ont présidé à la formation du *taxon*. C'est la seule catégorie qui a un tel traitement ; lors de la discussion sur les oiseaux, jamais ne rentrera en ligne de compte un quelconque mécanisme évolutif.

Ainsi, dans sa définition biologique de l'espèce, Mayr met en avant l'interfécondité des organismes. Il parle donc alors de l'espèce-taxon. En conséquence, il définit le maintien du flux de gènes comme étant le processus biologique majeur définissant l'espèce. Essayons de voir si cette définition peut s'insérer sans problème dans un cadre cladiste. Prenons l'exemple de 5 populations A, B, C, D et E, et proposons que la phylogénie les situe comme sur la figure 6. Si les organismes appartiennent à la même espèce, ils sont interféconds. Maintenant, supposons qu'un changement de l'environnement isole géographiquement ces populations, par exemple une élévation du niveau de la



mer qui les isolent sur des îles différentes. Plusieurs milliers d'années plus tard, le niveau de la mer baisse, et les populations se retrouvent à nouveau en contact. On se rend alors compte que la population C a subi un isolement reproducteur, mais que les autres populations comprennent des organismes qui sont toujours interféconds. La réponse traditionnelle est alors de dire qu'il y a eu spéciation, et de proclamer que maintenant nous avons deux espèces.

Examinons les choses du point de vue de la phylogénie. On peut définir le caractère utilisé comme étant « isolement reproducteur », avec deux états, présence ou absence. Un raisonnement rapide permet de les polariser : *l'absence* d'isolement reproducteur constitue l'état ancestral (plésiomorphe), la *présence* de l'isolement reproducteur, l'état dérivé (apomorphe). Par quel raisonnement a-t-on décidé que la population C prenait rang d'espèce ? C'est parce qu'un isolement reproducteur l'a isolée des autres organismes. On est donc, dans ce cas précis, en présence d'un taxon monophylétique défini par un état de caractère dérivé, ce qui est dans la logique cladistique. Mais pourquoi dit-on toujours que les populations A, B, D et E constituent une espèce ? La réponse est contenue dans la définition biologique de l'espèce, parce que ces populations rassemblent des organismes interféconds, c'est-à-dire qu'il y a absence d'isolement reproducteur. Mais ceci correspond justement à l'état ancestral. Ainsi, dans un cas, on définit l'espèce par un état de caractère dérivé, et dans l'autre par un état de caractère ancestral. Il y a donc un illogisme fondamental. On se rend tout de suite compte de l'erreur, car on construit ainsi un taxon paraphylétique, c'est-à-dire formé d'un ancêtre hypothétique commun et d'une partie de ses descendants.

Nous pouvons maintenant toucher du doigt le problème lié au concept de l'espèce, et comprendre pourquoi il ne pouvait pas être résolu auparavant. Question mal posée, réponse impossible :

- tout d'abord, il y a la *confusion entre espèce-taxon et espèce-catégorie* ;
- puis on tente de trouver *un processus biologique qui soit à la source du mécanisme de spéciation* ;
- puis on lie la définition de *l'espèce-catégorie au mécanisme de déformation de l'espèce-taxon* ;
- enfin, le caractère employé depuis plusieurs siècles pour définir l'espèce n'est pas le bon ; une espèce est définie par son *isolement reproducteur*, c'est-à-dire que ce n'est pas la continuité du flux de gènes qui est important, mais son arrêt.

Est-ce à dire que tous les travaux faits jusqu'ici, sur la classification, d'une part, sur la spéciation, d'autre part, sont caduques ? Bien évidemment non ; mais l'essentiel est de faire attention au vocabulaire, et surtout de séparer la phylogénie des processus biologiques, qui sont multiples, comme on l'a vu.

Le PhyloCode et le concept de LITU

Depuis les années 1980, bon nombre de systématiciens se sont rendus compte du problème de fond de la nomenclature biologique. Une nomenclature bâtie sur une vision fixiste du XVIII^e siècle n'est plus adaptée à la systématique phylogénétique de la fin du XX^e siècle. C'est pourquoi, en 1990, Kevin de Queiroz, de la *Smithsonian Institution* à Washington, et Jacques Gauthier, de la *California Academy of Sciences* à San Francisco, ont proposé un nouveau cadre pour une nomenclature évolutionniste, le *PhyloCode*⁹. Le problème de fond réside dans le fait que les arbres phylogénétiques construits pour réaliser l'arrangement des taxons sont réfutables, et peuvent donc évoluer suivant les progrès de la biologie. Donc, comment nommer des catégories stables et précises dans une taxonomie mouvante où les relations de parenté peuvent changer ? La nouvelle nomenclature proposée contourne cette difficulté majeure en définissant les taxons non par ce qu'ils contiennent, mais en se basant sur un arbre phylogénétique : un taxon est constitué de l'ensemble des descendants d'un point précis de l'arbre. Si l'arbre change suivant l'évolution des connaissances, le taxon va perdre des groupes ou en gagner d'autres. Quoi qu'il arrive, ce point existera toujours et peut alors être considéré comme un « point fixe ». La nomenclature deviendra donc stable et univoque.

Trois types de définition du point fixe sont proposés (fig. 7). Un taxon peut être défini par une apomorphie, par un nœud ou par une branche. Dans le premier cas, le taxon est défini par l'apparition d'un caractère particulier. Dans le deuxième cas, quand on connaît bien l'arbre, on choisit certains des organismes qui paraissent importants, et on nomme le taxon à partir de leur ancêtre commun le plus récent. Enfin, on peut utiliser un procédé d'exclusion : on choisit un groupe-frère, et, à partir de l'embranchement défini par ce taxon et celui sous étude, on prend l'ensemble des organismes de l'arbre qui se trouve au-dessus de ce branchement. Naturellement, l'ensemble des noms déjà utilisés

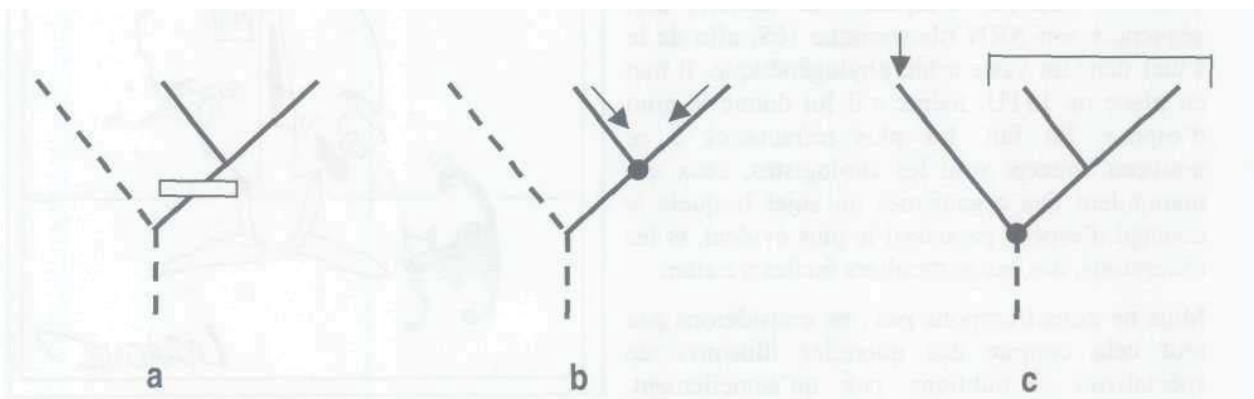


Figure 7. Les 3 manières de définir un « point fixe »

a : par une apomorphie (barre) ; tous les taxons présentant cette apomorphie appartiennent au groupe ; b : par un nœud ; à partir de plusieurs taxons représentatifs, on construit un ancêtre hypothétique commun (point) ; tous les taxons possédant cet ancêtre hypothétique commun appartiennent au groupe ; c : par une branche ; on définit un groupe extérieur (flèche), ce qui définit un ancêtre hypothétique commun (point) ; tous les taxons possédant cet ancêtre hypothétique commun, à l'exclusion du groupe extérieur choisi, appartiennent au groupe.

⁹ Voir, par exemple :

Pleijel F., Dayrat B., 2000. De l'évolution dans la nomenclature ? *La Recherche*, 333, 48-50.

Le site le plus complet sur la question : www.ohiou.edu/phylocode/PhyloCode.doc

en nomenclature sera utilisé. Le problème du *ranking* tombe de fait, car tout se définit à partir de l'arbre.

Qu'en est-il alors du problème de l'espèce ? Afin de ne pas laisser perdurer les problèmes majeurs dont nous avons parlé, un nouveau concept vient d'être proposé, LITU (*Least-Inclusive Taxonomic Unit* : unité taxonomique la moins inclusive)¹⁰. Les auteurs de ce concept veulent pousser le raisonnement du *PhyloCode* jusqu'au bout, c'est-à-dire qu'ils considèrent que les taxons doivent être obligatoirement monophylétiques, et que l'espèce ne doit pas être retenue, ni comme taxon, ni comme catégorie. LITU représente le plus petit taxon que l'on puisse identifier. L'identification d'un tel taxon se fait par une apomorphie, et rien ne présume de son statut biologique. C'est peut-être une « espèce biologique », peut-être une population, peut-être un genre formé d'espèces-jumelles non encore identifiées... Au-delà de la polémique, cette proposition a au moins pour intérêt de séparer les problèmes biologiques de la nomenclature. Les choses s'en trouveraient clarifiées.

De toute manière, on rejoint ici une démarche adoptée par les botanistes et les biologistes, même s'ils utilisent toujours le mot « espèce ». Quand on étudie les bactéries, on sait que le concept d'espèce est bien difficile à utiliser. En effet, il y a alors d'autres manières d'échanger du matériel génétique, en particulier les transferts horizontaux qui autorisent le passage « horizontal » de gènes d'une espèce bactérienne à une autre¹¹. Tout est alors bien plus compliqué ! Or, actuellement, tout microbiologiste qui veut décrire une nouvelle « espèce » de bactérie doit séquencer son ARN ribosomique 16S, afin de le situer dans un vaste arbre phylogénétique. Il met en place un LITU, même s'il lui donne le nom d'espèce. En fait, les plus réfractaires à ce nouveau concept sont les zoologistes, ceux qui manipulent des organismes au sujet desquels le concept d'espèce paraissait le plus évident, et les exceptions, des cas particuliers faciles à traiter.

Mais ne nous trompons pas ; ne considérons pas tout cela comme des querelles illusoire de spécialistes. N'oublions pas qu'actuellement, seules des « espèces » peuvent être couchées sur une liste de protection. Qu'en est-il quand on n'est pas certain du statut du taxon ? C'est, par exemple, le cas de l'éléphant de forêt, que certains veulent mettre au rang d'espèce et le séparer de l'éléphant de savane, alors qu'à l'évidence il n'y a pas d'isolement reproducteur imperméable. Parler de taxon terminal - ou LITU - permettrait de s'intéresser au difficile problème de la protection de la biodiversité sans avoir à régler des problèmes issus d'une vision fixiste de la nature.



¹⁰ Voir:

Pleijei F., Rouse G. W., 2000. Least-inclusive taxonomic unit : a new taxonomic concept for biology. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 267, 627-630.

¹¹ Voir, par exemple :

Nelson K. E. *et al.*, 1999. Evidence for latéral gène transfer between Archaea and Bacteria from génome séquence of *Thermotoga maritima*. *Nature*, 399, 323-328.