



Pinus nigra

L'ESPECE

DISCUSSION D'UNE NOTION INTUITIVE

Laurent Bray*

L'ESPECE : UNITÉ DE BASE DE LA HIÉRARCHIE DU VIVANT La notion d'espèce est intuitive pour chacun des passionnés de plantes ou d'animaux. Elle correspond à une nécessité pratique de classification, de regroupement d'êtres reconnaissables et se distinguant, souvent mais pas toujours des autres. C'est une notion partielle : les agriculteurs, les horticulteurs, les écologistes ou les botanistes de terrain, sans parler des biologistes moléculaires ne connaissant les plantes que par le biais des échantillons d'ADN à séquencer, n'auront pas la même conception de l'espèce. Cependant, la majorité considérera l'espèce comme l'unité de base des classifications.

L'espèce a fait l'objet dans le passé de nombreuses définitions et, actuellement, aucune ne fait l'unanimité car le concept est difficile à modéliser. Il est aisé d'établir une hiérarchie inclusive au sein d'un individu qui peut être physiquement divisé en différentes parties : individu, systèmes d'organes, organe, tissus, cellules, organites, macromolécules, molécules. Il est, à l'inverse, plus difficile d'établir une hiérarchie pyramidale, c'est-à-dire de chercher des liens au sein de populations ou d'espèces mais aussi de les différencier des autres. En effet, les espèces ne sont pas délimitées dans le temps et dans l'espace de la même façon que les cellules d'un individu.

DU FIXISME À L'ÉVOLUTIONNISME

La notion d'espèce type, immuable, est basée sur les systèmes de Platon et d'Aristote au IV^e siècle avant J.- C. Tous les individus d'une espèce sont les expressions d'un même type ; les variations importantes sont considérées comme des aberrations, des manifestations imparfaites du type.

Ces idées reprises et diffusées dans l'Europe médiévale et renaissante ont duré jusqu'au XVII^e siècle. Les espèces étaient créées par Dieu pour l'éternité. Un siècle avant Linné, John Ray (1628-1705) affirmait que tout ce que donne la semence d'une même plante appartient à la même espèce. Pour Linné (1628-1778), il y a autant d'espèces que Dieu en créa au commencement. En définissant les espèces, il voulait délimiter les "groupes" originaux créés par Dieu. La notion fixiste de l'espèce commence à être bousculée au XIX^e siècle. Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829), affirme : "La Nature n'a réellement formé ni classes, ni ordres, ni familles, ni genres, ni espèces constantes, mais seulement des individus qui se succèdent les uns aux autres et qui ressemblent à ceux qui les ont produits... tant qu'aucune cause de changement n'agit sur elles." (Discours d'ouverture de l'an XI, in Cuénot, 1936). Pour ce père du transformisme, les variations du milieu induisent les modifications héréditaires des espèces. Les publications de Charles Darwin (1809-1882) ont donné une reconnaissance définitive à la théorie de l'évolution. Selon lui, les espèces ne sont pas modifiées mais sélectionnées par leur milieu. Ne survivent, par sélection naturelle, que les individus les mieux adaptés (*fitness*). S'il existe des espèces très bien définies, et reconnues par tous, cela est dû à l'extinction des formes de passage mal adaptées, et aussi à divers modes d'isolement, écologique, sexuel, géographique. Les variétés bien marquées seraient donc des espèces naissantes.

DIFFÉRENTES DÉFINITIONS DE L'ESPECE

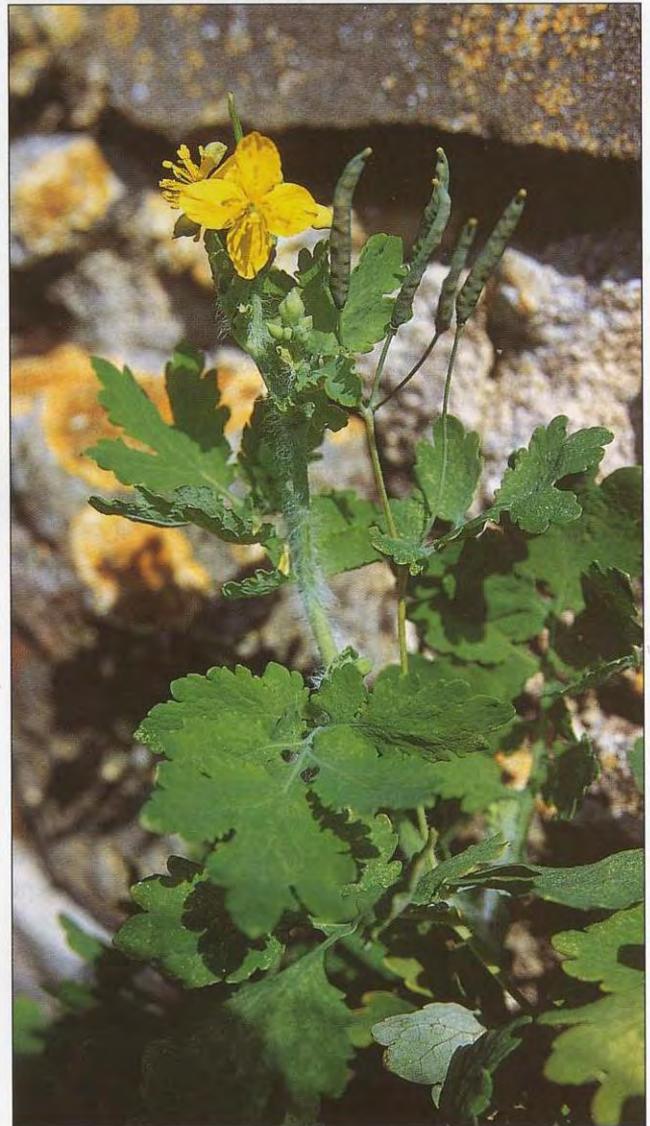
LES PRINCIPAUX CONCEPTS DE L'ESPECE : MORPHOLOGIQUE, BIOLOGIQUE ET ÉVOLUTIVE

L'ESPECE MORPHOLOGIQUE

La notion morphologique de l'espèce est souvent considérée comme une variation du concept de l'espèce type, réunissant en une espèce des individus possédant des caractères morphologiques semblables. Ce n'est pas le cas, car c'est souvent une définition pratique. Ainsi Darwin, tout évolutionniste qu'il était, avait une approche morphologique de l'espèce puisqu'il écrivait en 1859 : "Le terme d'espèce est donné arbitrairement pour des raisons pratiques à un groupe d'individus se ressemblant". La morphologie est encore la méthode la plus commune d'identification des espèces : les flores, les monographies font appel à des critères morphologiques. Cronquist, en 1968, donne

aussi sa définition morphologique de l'espèce : les espèces sont les plus petits groupes distincts de manière logique, répétée et reconnaissable par des moyens normaux. Il convient alors de se demander ce qu'entendait Cronquist par "moyens normaux" (loupes, loupes binoculaires, microscopes ?)

Certains auteurs ont souligné les limites du concept morphologique. Ainsi, n'est-t-il pas rare de constater des différences morphologiques entre des formes juvéniles et adultes ou femelles et mâles (dimorphisme sexuel). Certaines espèces sympatriques (vivant dans un même lieu) peuvent être morphologiquement très proches sans jamais s'hybrider (*sibling species*). Alors que, dans un premier temps, elles ont souvent été considérées comme une seule espèce, elles restent séparées par des barrières pré-zygotiques ou post-zygotiques (avant ou après la fécondation) : par exemple, périodes de floraison ou d'anthèse (avant la maturation des étamines) différentes.



Chelidonium majus



“Linné avait fait de toutes les espèces du genre *Ophrys*, *O. insectifera*”

L'ESPECE BIOLOGIQUE

La morphologie n'étant donc pas le seul facteur à considérer, un lien supérieur est alors nécessaire : le lien familial, permettant d'aboutir à la notion classique d'espèce a suffi pendant très longtemps. Ainsi, selon Illiger (1800, *in* Cuénot, 1936), l'espèce est l'ensemble des êtres qui donnent entre eux des produits féconds ; selon Remane (1927), l'espèce est une communauté reproductrice qui se continue naturellement avec une fécondité soutenue. Appartiennent donc à la même espèce les individus morphologiquement semblables et interféconds. Selon Mayr (1942), l'espèce est un groupe d'individus ayant la faculté potentielle ou réelle de se croiser, isolément des autres groupes. Certains ont reproché à Mayr une définition non évolutive de l'espèce. L'auteur réfute l'argument en précisant que l'évolution des espèces étant une donnée acquise elle n'a pas à être mise en exergue dans sa définition. Dans le concept biologique, les espèces sont isolées les unes des autres par des barrières de reproduction empêchant la production d'un trop grand nombre de combinaisons disharmonieuses de gènes incompatibles. Ces barrières sont intrinsèques, puisque liées à la population considérée : l'isolement géographique ou l'intervention de l'homme ne peuvent donc en faire partie dans la conception biologique de l'espèce. Selon Mayr (1996), la conception biologique de l'espèce

admet certains passages (“fuites”) de gènes d'une espèce à l'autre ; cependant, étant différentes, ces espèces ne fusionneront jamais complètement : une espèce se caractérisant par un pool commun de gènes. Mayr reconnaît que la conception biologique de l'espèce ne s'applique pas aux espèces se propageant par multiplication végétative. Selon lui, de telles espèces n'ont pas besoin que leur génotype soit protégé par des barrières de reproduction. Dans tous les cas, définir une espèce à multiplication asexuée donc une population mono ou polyclonale ne pose pas de difficulté.

L'ESPECE ÉVOLUTIVE

Le concept d'espèce évolutive est apparu plus récemment. Selon Simpson (1961), l'espèce évolutive est un “lignage de populations (populations ancestrales et descendantes) évoluant séparément des autres et ayant son propre rôle unitaire et ses propres tendances évolutives”. Pour Wiley (1978), elle est un lignage simple qui sauvegarde son identité des autres lignages et qui a ses propres tendances évolutives et sa propre destinée historique. Pour leurs défenseurs, ces définitions permettent de prendre en compte les espèces à multiplication asexuée non considérées dans le concept biologique de l'espèce. Cependant, elles sont fortement critiquées par Mayr (1996) : selon lui, le critère compréhensible de séparation des espèces dans le concept biologique (isolement reproductif) est remplacé par un critère très flou de “maintien d'identité”, de “tendances évolutives” (quelles sont-elles et comment les définir ?), de “destinée historique” (comment une espèce actuelle peut-elle être classée sur une destinée historique qui ne prévaut que pour le futur ?).

AUTRES DÉFINITIONS

L'ESPECE PHYLOGÉNIQUE

Cracraft (1989) définit une espèce phylogénique comme un ensemble non réductible d'individus ayant en commun une diagnose qui les différencie des autres et comprenant les ancêtres, les individus actuels et leurs descendances. L'espèce est donc un phylum ayant un modèle parental commun. Quant à Queiroz & Donoghue (1990), l'espèce est, pour eux, le plus petit groupe monophylétique ayant un ancêtre commun.

L'ESPECE COHÉSIVE

Selon Templeton (1989), l'espèce est “la population la plus inclusive d'individus ayant un potentiel de cohésion phénotypique par des mécanismes intrinsèques de cohésion (ou d'échanges génétiques ou démographiques)”. Selon Mayr (1996), Templeton définit une cohésion spécifique par les flux de gènes mais ne distingue pas les barrières d'isolement internes (les mécanismes d'isolement de la conception biologique) et externes (les barrières géographiques).

L'ESPECE ÉCOLOGIQUE

Pour certains phytosociologues, une espèce, bien que semblable à une autre, en diffère par sa présence dans un habitat particulier. La définition écologique reprend les définitions morphologique et biologique en y ajoutant la notion de temps et d'espace (habitat naturel).

Une espèce écologique est une unité rassemblant les individus ayant les mêmes capacités à exploiter des ressources identiques (Van Valen, 1992). Si les espèces écologiques ne s'hybrident généralement pas dans leur milieu naturel, l'événement peut survenir si les barrières géographiques sont supprimées ; ce qui s'oppose donc à la conception biologique.

L'ESPECE FOSSILE

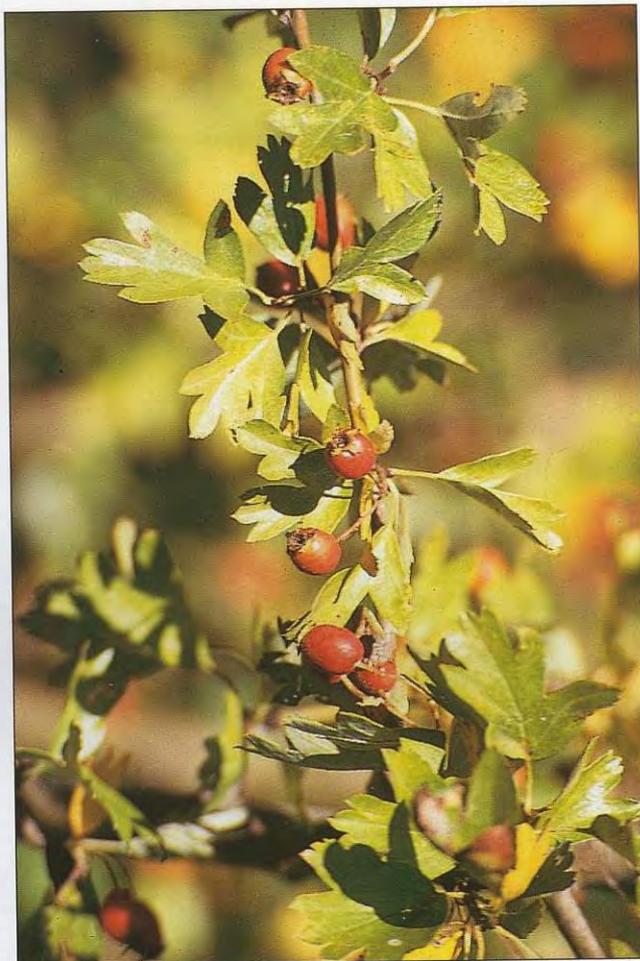
L'espèce fossile pose de nombreux problèmes : absence totale de matériel vivant, éléments partiels sur la morphologie de la plante, impossibilité d'effectuer des analyses biochimiques (isozymes, ADN), etc. De plus, il est impossible de tester l'isolement reproductif. L'espèce fossile est toujours une espèce morphologique.

RÉUNIR OU DIVISER

Quel que soit le concept d'espèce, diviseurs et rassembleurs se sont toujours opposés : les premiers ayant tendance à créer des espèces, les seconds les réunissant. Ainsi, Linné avait fait de toutes les espèces du genre *Ophrys*, une seule espèce *Ophrys insectifera*. A l'inverse, Alexis Jordan (1854 et 1873 in Cuénot, 1936) identifia des types morphologiques de différentes espèces de plantes (*Erophila verna*, *Chelidonium majus*, par exemple) et les cultiva par semis : il constata que les caractères morphologiques se maintenaient. Chacun de ces types était pour lui une espèce. Les espèces jordaniennes, aussi appelées jordanon, une fois regroupées formaient l'espèce linnéenne classique (espèce définie par un type morphologique). Cependant, l'espèce jordanienne est souvent considérée comme un rang infraspécifique car il s'agit de types morphologiques isolés géographiquement (écotypes). En effet, de nos jours, les conceptions spécifiques sont plutôt larges et des notions infraspécifiques telles que sous-espèces, variétés et formes sont retenues au lieu des espèces étroites. Chez l'aubépine, *Crataegus laevigata*, *C. oxyacantha*, *C. oxyacanthoides*, *C. palmstruchii*, *C. curvisepala* et *C. lindmanii*, présentes dans nos régions, sont classées en une espèce unique *Crataegus laevigata* regroupant différentes sous-espèces. De même, *Pinus nigra*, *P. austriaca*, *P. laricio*, *P. pallasiana* et *P. salzmanii* appartiennent à l'espèce large *Pinus nigra*.

VERS UNE DÉFINITION CONSENSUELLE DE L'ESPECE

Malgré les débats existant entre les trois principales écoles conceptuelles de l'espèce (morphologique, biologique, évolutive), les auteurs reconnaissent tous que l'espèce est une notion élémentaire réelle et primordiale dans la



Crataegus laevigata

hiérarchie du monde animal ou végétal. En outre, même si Mayr prône le concept biologique de l'espèce, il considère une vaste panoplie d'outils pour délimiter les espèces isolées géographiquement : morphologie, géographie, écologie, comportement et biologie moléculaire.

Cette approche ressemble à la discipline nouvelle intégrant systématique morphologique et systématique moléculaire appelée Nem, (New evolutionary morphology ou Nouvelle morphologie évolutive) présentée dans l'article de Jérôme Degreef, Elmar Robbrecht & Erik Smets.

De telles approches ont déjà été effectuées sur les espèces du genre *Camassia* (Gross & al., 2001) ou du genre *Tetraplasandra* (Costello & Motley, 2001).

L'analyse combinée de données morphologiques, moléculaires et biogéographiques a permis dans ces études de séparer les espèces et de distinguer, par exemple, les caractères plésiomorphologiques (morphologiques "archaïques") qui étaient en fait des caractères dérivés : par exemple, l'ovaire supère (caractère supposé "archaïque") dérive d'un ovaire infère (caractère supposé "évolué") chez *Tetraplasandra*. L'histoire biogéographique des espèces du genre *Cercis* menée grâce à une analyse Diva (Dispersal vicariance analysis) et combinée à des analyses moléculaires a permis de connaître l'histoire de la spéciation de ce genre (Fritsch P. W. & al., 2001).