

**LA SEPARATION EN BIOLOGIE,
ILLUSTREE PAR L'ANALYSE DU CONCEPT D'ESPECE
ET PAR QUELQUES MODELES DE GENESE D'ESPECES NOUVELLES**

Jean Générmont

Les phénomènes de **séparation** sont légion en biologie, à toutes les échelles d'observation, comme en témoignent les trois exemples suivants.

Tout être vivant est constitué d'au moins une *cellule*, de millions et même de milliards de cellules dans le cas des plantes et animaux les plus connus du grand public. Bien qu'on connaisse une diversité considérable de types cellulaires, ceux-ci ne sont que des variantes d'un archétype comportant l'aptitude à la division cellulaire. Lors de celle-ci, après diverses transformations subies par la « cellule-mère », se réalise la **séparation** de deux « cellules-filles », soit par synthèse d'une cloison, soit par étranglement progressif.

Parmi les transformations préparatoires à la division d'une cellule, particulièrement important est le doublement de son *matériel génétique*. Celui-ci, unique détenteur de l'information nécessaire à l'accomplissement de toutes les fonctions cellulaires, est constitué de molécules d'acide désoxyribonucléique (en abrégé ADN), dont chacune est faite de deux brins parallèles, associés l'un à l'autre par des liaisons comparables à celles qui assurent, dent à dent, l'occlusion d'une « fermeture-éclair ». Chaque molécule est dupliquée à l'identique lors d'un processus complexe qui comporte la **séparation** des deux brins, par ruptures des liaisons qui les unissaient, puis, en regard de chacun d'eux, la construction d'un brin nouveau par recrutement d'éléments qui se lient entre eux et à ceux du brin préexistant.

Lors du *développement* d'un homme, d'un chien ou d'un lézard, l'individualisation des doigts de la main (ou du pied) est un phénomène relativement tardif. Ce sont de véritables épidémies de « suicides » de cellules qui, survenant dans certaines zones d'une ébauche initialement continue, réalisent les **séparations** entre les régions appelées à devenir les doigts.

Plutôt que de multiplier les exemples, nous nous concentrerons sur quelques aspects de la structure du monde vivant, concernant la description et la compréhension de ce qu'on appelle la *biodiversité*. Il n'est nul besoin d'être scientifique pour savoir que les êtres vivants ne sont pas tous identiques entre eux, ce que traduit par exemple l'existence dans notre langue de termes tels que « chat », « chien », « chêne », « serpent », « poisson », « animal », « plante », qui font partie du vocabulaire courant et dont chacun s'applique, non à un être unique, mais à d'innombrables individus appartenant à une même catégorie. Cette terminologie procède d'une démarche tout à fait spontanée de classification des êtres vivants, classification hiérarchique, puisqu'une catégorie comme « animal » inclut plusieurs catégories de rangs inférieurs, comme « chat », « chien », « serpent », « poisson ». La démarche classificatoire est devenue scientifique par la formalisation de la nomenclature, de la définition et de la hiérarchie des catégories (dites taxons), et par une volonté d'exhaustivité, tout être devant avoir une place non ambiguë dans la classification. Un acquis très ancien de la science de la classification, la taxinomie (ou taxonomie), a été de reconnaître des taxons considérés comme unités de base, les *espèces*. Une des tâches du classificateur est donc la délimitation des espèces en présence, la détection de ce qui *sépare* les espèces les unes des autres. Nous nous intéresserons au problème des **séparations** entre espèces, tout d'abord du point de vue relativement statique de la description de la biodiversité actuelle, puis du point de vue plus dynamique de l'origine de ces **séparations**.

A. LA DIVERSITÉ DES CONCEPTS D'ESPÈCE

Bien que le mot « espèce » soit employé par la plupart des taxinomistes, il n'a pas pour tous la même signification. Cette diversité sémantique résulte pour une part des variations au cours du temps des connaissances et idées sur l'histoire du monde vivant. De ce point de vue, le XIX^e siècle a été marqué par un bouleversement conceptuel, l'abandon du fixisme, selon lequel l'espèce est considérée comme stable au cours du temps, au profit du transformisme, ou évolutionnisme, selon lequel une espèce peut d'une part se transformer elle-même, d'autre part se subdiviser en plusieurs espèces différentes. La conception évolutionniste est actuellement partagée par la quasi-totalité des biologistes, qui admettent que toutes les formes actuelles sont apparentées les unes aux autres et que la biodiversité actuelle et passée peut être représentée par un arbre, dit arbre phylétique, dont le tronc figure l'ancêtre commun unique, les ramifications traduisant la diversification de sa descendance.

Dans le cadre du fixisme comme dans celui de l'évolutionnisme, différents principes de classification ont été proposés, conduisant à différentes définitions des taxons de base, les espèces. Nous donnons ici un aperçu de cette diversité conceptuelle.

1. Concepts évolutionnistes

La notion d'évolutionnisme a été introduite dès 1800 par Lamarck, puis reprise par Darwin un demi-siècle plus tard. Tous deux se sont trouvés confrontés au fait que si une espèce peut se transformer en une autre ou éclater en plusieurs espèces, les limites entre espèces sont nécessairement floues, à moins que ces phénomènes ne soient instantanés, ce qu'ils ne croyaient ni l'un ni l'autre. Ceci rendait impossible une définition claire de l'espèce. Ainsi Darwin écrit-il, dans son ouvrage majeur, pourtant intitulé « De l'origine des espèces » : « Je considère le terme espèce comme appliqué arbitrairement, par pure commodité, à un ensemble d'individus se ressemblant de près ; et qu'il ne diffère pas essentiellement du terme variété, qui est donné à des formes moins distinctes et sujettes à une plus grande fluctuation ». Ce n'est que dans le deuxième tiers du XX^e siècle qu'un concept évolutionniste, dit « concept biologique de l'espèce », a pu émerger, dans le cadre de ce qu'on a appelé la théorie synthétique de l'évolution qui, en formalisant, à la lumière des acquis récents de la génétique, la notion, due à Darwin, de sélection naturelle, a émis des hypothèses cohérentes sur les mécanismes de l'évolution. On a pu croire, vers le milieu du siècle, que la question de l'espèce était ainsi définitivement réglée. Il n'en était rien, car en particulier le développement de la taxinomie dite cladistique a conduit à une remise en cause du concept biologique et à l'élaboration de nouveaux concepts.

- *Le concept biologique*

Représenter l'histoire de la biodiversité par un arbre implique l'existence de discontinuités, faute de quoi une représentation plus satisfaisante serait fournie par une figure rappelant plus ou moins un éventail. Poser cette question revient à poser celle de l'apparition d'une discontinuité qui puisse être figurée par une ramification d'une branche en au moins deux rameaux. Une idée simple est qu'une divergence entre deux ensembles d'êtres vivants ne mérite d'être ainsi figurée que si elle est irréversible. Or les divergences qui intéressent l'évolutionniste sont les divergences génétiques, et la divergence génétique entre deux groupes d'êtres vivants n'est strictement irréversible que si tout croisement entre individus de groupes différents est définitivement impossible ou infécond. On dit dans ce cas que les deux groupes sont séparés par une *barrière d'isolement reproductif* et l'on considère alors que ce sont des espèces distinctes. Encore faut-il que cette barrière soit *intrinsèque*, c'est-à-dire imposée par les caractéristiques génétiques des deux groupes. En effet, la barrière que réalise entre deux îles un bras de mer empêche bien les lapins d'une des îles de se croiser avec ceux de l'autre, mais si, par exemple à la suite d'un abaissement du niveau de la mer, les deux populations venaient à se mêler, et si alors des croisements féconds avaient lieu, la divergence ne serait évidemment pas irréversible. C'est pourquoi le concept biologique de l'espèce met l'accent sur l'interfécondité *potentielle* des populations constituant une espèce : « Une espèce est un groupe

de populations potentiellement interfécondes dans les conditions naturelles, séparé des autres tels groupes par des barrières intrinsèques d'isolement reproductif ».

L'espèce ainsi définie est à la fois le taxon élémentaire de la classification et une unité évolutive. Une ramification de l'arbre phylétique traduit l'éclatement d'une espèce en deux (éventuellement plusieurs) espèces distinctes, une *spéciation*. Il s'agit de la genèse, au sein de ce qui était jusqu'alors une espèce unique, d'une barrière intrinsèque d'isolement reproductif, séparant *deux espèces désormais vouées, si aucune ne s'éteint, à diverger l'une de l'autre*. Ce n'est pas le moindre intérêt du concept biologique que de déboucher sur une définition précise de la spéciation, phénomène dont la répétition est à l'évidence une composante essentielle de la diversification du monde vivant. La compréhension des mécanismes de l'évolution repose donc pour une large part sur l'étude des mécanismes de la spéciation.

La définition biologique est une belle construction logique, mais on doit se demander si elle est applicable au monde vivant réel. Première remarque, elle ne peut s'appliquer qu'à des formes à reproduction sexuée, donc ne concerne pas, entre autres, la majorité des bactéries, dont il faut pourtant donner une classification ! Bien que cette difficulté ne soit pas négligeable, elle sera ici éludée. Dans le cas des formes sexuées, il n'est pas toujours facile de mettre en évidence avec certitude une barrière intrinsèque d'isolement reproductif, bien qu'on dispose depuis quelques décennies d'outils relativement puissants, grâce à la possibilité de décrire la variabilité au sein d'un peuplement à l'aide de caractères moléculaires permettant d'identifier sans ambiguïté les produits d'unions entre partenaires de types différents. C'est ainsi par exemple qu'on a montré que les souris de Camargue appartiennent à deux types moléculaires différents entre lesquels, malgré une très proche cohabitation, aucun croisement ne se produit jamais dans la nature et qui sont donc des espèces distinctes. Ces méthodes sont toutefois lourdes et ne peuvent être mises en œuvre que dans quelques cas. Quant aux questions du genre de « les lapins de l'île A sont-ils de même espèce que ceux de l'île B ? », elles ne donnent lieu, souvent, qu'à des réponses fondées sur l'intime conviction de leur auteur !

Les résultats des recherches menées sur le terrain conduisent néanmoins à croire raisonnablement à la réalité d'une partition du monde vivant actuel, limité aux formes sexuées, par des barrières intrinsèques d'isolement reproductif, en entités qu'on peut désigner sous le nom d'espèces, avec toutefois des situations ambiguës, particulièrement fréquentes chez les plantes, nombre de ces situations correspondant à des phénomènes de spéciation en cours. Ceci peut être jugé satisfaisant sur le plan théorique, mais un inventaire complet des espèces actuelles fondé sur le concept biologique est à l'évidence irréalisable. Inclure les formes fossiles dans un tel inventaire est, pour diverses raisons qui ne peuvent être développées ici, encore bien plus difficile. Il n'est donc pas étonnant que d'autres concepts aient vu le jour, les uns, dont nous ne ferons pas état davantage,

apparaissant comme de simples aménagements du concept biologique dont ils conservent la plupart des imperfections, les autres relevant d'une approche différente de la description de la biodiversité, comme celui qui est présenté ci-dessous.

- *Le concept cladistique de l'espèce monophylétique*

La taxinomie cladistique (dite aussi phylogénétique), dont le succès va croissant depuis 1975 environ, ne reconnaît en principe que des taxons monophylétiques, c'est-à-dire dont chacun renferme la *totalité de la descendance* d'une forme ancestrale. Considérons par exemple les catégories bien délimitées homme, chimpanzé, gorille, orang-outang. Il est à peu près certain que l'homme et le chimpanzé ont un ancêtre commun relativement récent, A, qu'il a existé un ancêtre commun B, moins récent, à l'homme, le chimpanzé et le gorille, ainsi qu'un ancêtre commun C, plus ancien encore, à l'homme, le chimpanzé, le gorille et l'orang-outang. Or dans de nombreux ouvrages de zoologie cet ensemble est découpé en deux familles, l'une renfermant le chimpanzé, le gorille et l'orang-outang, l'autre limitée à l'homme. C'est inacceptable en taxinomie cladistique, car un taxon incluant le chimpanzé, le gorille et l'orang-outang doit obligatoirement inclure aussi l'homme qui appartient à la descendance de leur ancêtre commun C, et la seule classification valable range le chimpanzé et l'homme dans un taxon, le gorille, le chimpanzé et l'homme dans un taxon de rang supérieur, enfin les quatre catégories dans un taxon de rang encore supérieur.

Il y a plusieurs versions de la taxinomie cladistique. Pour l'une d'elles, *l'espèce doit être monophylétique*, comme tout autre taxon, ce qui conduit à rejeter le concept biologique, comme le montre l'exemple suivant. Imaginons qu'une espèce (selon le concept biologique) se scinde à une certaine époque en deux groupes, puis que le premier se scinde en deux sous-groupes A et B, et de même le second en C et D, et que des barrières intrinsèques d'isolement reproductif naissent, d'une part entre A et les trois autres formes, d'autre part entre D et les trois autres formes, alors que B et C restent potentiellement interféconds. Le concept biologique reconnaît trois espèces, respectivement A, D et B+C. Cette dernière n'est pas monophylétique, puisque la forme ancestrale commune à B et C renferme aussi A et D dans sa descendance.

La monophylie de l'espèce ne peut en fait être assurée que par une démarche en plusieurs étapes : délimiter, plus ou moins arbitrairement, des catégories à classer, appelées unités taxinomiques opérationnelles (en abrégé UTO), puis faire l'inventaire des caractères propres à chacune, soumettre ces caractères à ce qu'on appelle la méthodologie cladistique (trop complexe pour être abordée ici) pour obtenir leur arbre phylétique probable et par conséquent la classification en taxons monophylétiques. On peut accorder à certains le rang d'espèces, mais il n'y a pas de critère objectif pour cela. Ainsi, dans le cas où les UTO seraient diverses populations d'hommes, de chimpanzés, de gorilles et d'orang-outangs, il est licite d'admettre que ces quatre noms désignent autant d'espèces distinctes, mais ce l'est tout autant de distinguer quatre espèces de chimpanzés et

deux espèces de gorilles. On comprend que certains « cladistes », devant l'impossibilité de fixer une règle de décision, n'emploient plus le mot espèce (et plus généralement n'attribuent de nom à aucun rang de la hiérarchie taxinomique).

Quels que soient les termes utilisés, les taxons ainsi reconnus, et en particulier ceux auxquels est accordé éventuellement le rang d'espèces, sont en principe naturels, bien délimités par des **séparations** objectives. Il faut toutefois nuancer cette affirmation. En effet, les résultats de la méthodologie cladistique dépendent, entre autres, du corps de données utilisées, susceptible de varier, par exemple du fait de progrès des connaissances, ainsi que du choix d'une technique pour obtenir un arbre à partir des données.

2. Concepts liés à une interprétation fixiste de la biodiversité

La classification des animaux par le philosophe grec Aristote (IV^e siècle av. J.C.) est, de celles qui soient parvenues jusqu'à nous, la plus ancienne qui mérite d'être qualifiée de scientifique. C'est une classification hiérarchique, dans laquelle le taxon élémentaire est nommé « eidos », terme dont le sens premier est « forme ». Il réunit des organismes qui présentent la même forme, répondent à la même description, et en outre peuvent en se croisant entre eux engendrer des produits appartenant au même eidos qu'eux (les caractères propres à l'eidos sont supposés transmis par le mâle), alors que les croisements entre individus d'eidos distincts sont impossibles. Comme les différents eidos sont censés exister depuis l'origine du monde, ils sont à l'évidence naturellement séparés les uns des autres par la barrière de la reproduction. Celle-ci reste toutefois abstraite, Aristote ne recherchant pas de méthode rigoureuse pour la détecter et rangeant dans un même eidos les organismes qui lui paraissent assez semblables pour cela. Il obtient ainsi une partition qui a de fortes chances de ne pas coïncider avec la partition naturelle. En d'autres termes, il admet que le monde vivant est une juxtaposition d'eidos naturellement séparés par des *barrières d'isolement reproductif*, mais il accepte de le décrire comme juxtaposition d'entités repérées sur la base de caractères choisis sans justification scientifique, donc entre lesquelles les **séparations** ne sont que des *produits de l'intuition du taxinomiste*.

Le poète et philosophe latin Lucrèce a employé, trois siècles après Aristote, le mot « *species* » pour désigner ses taxons élémentaires, dans une conception fixiste. Le mot « *species* », d'où dérive le terme français « espèce », ayant à peu près le même sens en latin que « eidos » en grec, on peut considérer le concept aristotélicien d'eidos comme le plus ancien des concepts d'espèce connus.

C'est encore le mot « *species* » qu'a utilisé au XVIII^e siècle le suédois Linné, dont les œuvres étaient écrites en latin, pour désigner les taxons élémentaires de sa classification. En fait, plus de deux millénaires après Aristote, sa conception de l'espèce ne diffère de celle de l'eidos que par des

aspects non scientifiques. En effet, si Aristote ne se préoccupait pas de l'origine des espèces, Linné ne la prend en compte que pour admettre sans discussion que chaque espèce est formée par les descendants d'un fondateur ou d'un couple de fondateurs apparus lors de la création du monde, comme en témoignent les deux citations suivantes : « Il y a autant d'espèces que l'Être suprême créa de formes diverses à l'origine, lesquelles, suivant les lois de la génération, produisirent en nombre d'autres formes, mais toujours semblables à elles-mêmes : donc il y a eu autant de formes qu'il y a de structures différentes devant nous aujourd'hui » et « Il y a eu création d'un seul individu pour les hermaphrodites et d'un seul couple pour le reste des vivants ». Ces deux phrases indiquent bien que pour Linné une espèce, formée exclusivement par la descendance d'un fondateur ou d'un couple, est séparée des autres par une barrière d'isolement reproductif, et renferme des organismes plus ressemblants entre eux qu'à ceux des autres espèces. Il est en outre parfaitement conscient de l'existence d'une diversité à l'intérieur de l'espèce (il a du reste décrit dans certains cas des variétés), mais celle-ci est considérée comme résultant de variations accidentelles, n'affectant pas l'essence de l'espèce. Il décrit comme espèces des ensembles d'organismes réunis *intuitivement* d'après leur ressemblance. Sa démarche est donc dans son principe la même que celle d'Aristote.

3. Concepts indépendants de toute considération historique

Ne pas tenir compte de l'histoire du monde vivant n'implique pas, contrairement à ce qu'on pourrait croire à première vue, une attitude fixiste. De fait, deux des trois concepts ci-dessous ont été élaborés par des évolutionnistes convaincus.

- La célèbre définition de Cuvier

La définition de Cuvier, qui a donné lieu à plusieurs formulations équivalentes, a reçu l'assentiment d'une large majorité des taxinomistes pendant plus d'un siècle : « L'espèce comprend les individus qui descendent les uns des autres ou de parents communs, et ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ». Le deuxième membre de cette phrase, publiée en 1830, serait inutile si la descendance en question était, comme chez Linné, la descendance de fondateurs : le premier membre fait donc allusion à *descendance et parenté réellement observées*, qui permettent avant tout d'apprécier un degré de ressemblance. Le critère de ressemblance n'est donc pas, comme chez Aristote ou chez Linné un critère d'application d'une définition fondée sur l'isolement reproductif, mais un critère de définition. L'espèce est ici délimitée par le taxinomiste lui-même sans souci avoué de cerner une entité naturelle. En d'autres termes, *la séparation entre les espèces est conceptuellement artificielle et subjective*.

Bien que, 30 ans après l'introduction de la notion de transformisme par Lamarck, Cuvier soit resté un fixiste convaincu, sa définition est formulée de façon tout à fait indépendante de toute approche historique, sans doute parce qu'il s'est donné la peine, contrairement à ses prédécesseurs fixistes comme Aristote, Linné ou Buffon dont les définitions doivent être « lues entre les lignes », de donner un énoncé concis et précis constituant, à la manière d'une définition mathématique, un tout en soi. Là se trouve sans doute l'explication de la durabilité de son succès. De nos jours encore, bien des taxinomistes s'y rallient implicitement, par exemple dans les cas où le concept biologique est en échec ou de mise en œuvre trop lourde, le fait de disposer de caractères de description bien plus fins que ceux dont disposait Cuvier ne changeant rien sur le fond.

- *Les taxons élémentaires de la taxinomie phénétique*

Vers le milieu du xx^e siècle, alors que les partisans de la théorie synthétique de l'évolution préconisaient de fonder les classifications sur les relations de parenté entre organismes actuels et passés, des voix se sont élevées pour insister sur la faible fiabilité des méthodes alors disponibles pour reconstruire l'arbre phylétique des êtres vivants, voire de tout petits rameaux. Il a donc été proposé, dans un souci d'objectivité, de classer les organismes sur la foi de comparaisons portant sur tous les caractères disponibles, indépendamment de toute hypothèse sur leurs liens de parenté. Des méthodes mathématiques ont été élaborées pour quantifier les ressemblances et regrouper en taxons les organismes les plus ressemblants. Ces principes définissent ce qu'on a appelé la taxinomie phénétique, dite aussi en raison de ses méthodes taxinomie numérique. Les catégories élémentaires à classer peuvent *a priori* être délimitées de façon quelconque. Ce sont des UTO qui, en fait se conforment souvent à la définition de l'espèce selon Cuvier, même si des travaux ont porté sur des populations locales (ensembles d'individus semblables vivant sur un territoire bien précis), voire sur des individus isolés.

- *Le concept cladistique de l'espèce identifiable*

Certains adeptes de la taxinomie cladistique ont critiqué sur le plan logique la démarche exposée plus haut à propos de l'espèce monophylétique. La délimitation d'une espèce y est en effet conditionnée par la construction d'une classification hiérarchisée, alors que selon eux la démarche d'identification des espèces doit être antérieure à la démarche de recherche de leurs liens de parenté. Pour la mise en œuvre de la méthodologie cladistique, il est indispensable que chacune présente une combinaison de caractères qui lui soit propre. Il revient au même de dire que l'énoncé des caractères observés sur un spécimen suffit à lui assigner une place non ambiguë parmi toutes les espèces à classer, d'où l'appellation espèce identifiable. Plus précisément, l'espèce est définie comme « le plus petit ensemble de populations qui présente une combinaison unique de caractères ».

Cette définition ignore malheureusement le fait qu'il n'est pas deux individus qui soient strictement identiques quand on prend en compte tous les caractères accessibles, notamment les caractères moléculaires. On doit donc admettre qu'elle doit être implicitement complétée par une restriction telle que « parmi ceux que l'on envisage d'utiliser pour construire la classification ». Le caractère artificiel et arbitraire des **séparations** entre espèces ainsi délimitées est évident.

B. QUELQUES DONNÉES SUR LES MODES DE SPÉCIATION

La spéciation n'est bien définie que dans le cadre du concept biologique de l'espèce. Dans le cas le plus simple, seul abordé ici, où une espèce éclate en deux espèces-filles, elle consiste en la genèse d'une barrière intrinsèque d'isolement reproductif nouvelle et durable. Un tel phénomène n'ayant jamais pu être observé directement dans les conditions naturelles, les mécanismes qui en sont proposés sont toujours des *modèles*, c'est-à-dire des constructions logiques reliant au moyen d'hypothèses des faits scientifiquement avérés. Ceux qui sont présentés ci-dessous montrent que la barrière peut soit apparaître de façon brutale, soit être précédée par une **séparation** d'une autre nature, transitoire mais éventuellement très longue.

1. Spéciation géographique

L'aire de distribution géographique d'une espèce, c'est-à-dire la partie de la surface du globe sur laquelle est présente, est ordinairement constituée de territoires séparés les uns des autres dont chacun héberge une population, qui a une unité sur le plan de la reproduction, chacun de ses membres, à quelques exceptions près, y trouvant ses partenaires sexuels et y laissant sa progéniture. Les exceptions sont dues à des migrations, qui font que des individus nés dans une population laissent des descendants dans d'autres populations. L'aire de distribution est dite continue si aucun obstacle ne s'oppose aux migrations entre populations voisines. S'il en est ainsi, la génétique des populations enseigne que l'espèce peut certes présenter une certaine variabilité génétique d'une population à l'autre, mais qu'il ne doit pas apparaître de divergence génétique à long terme entre un groupe de populations et le reste de l'espèce, car les migrations sont, même à des taux très faibles, de puissants agents d'homogénéisation génétique. Si en revanche un obstacle scinde une telle aire en deux régions entre lesquelles les migrations ne sont plus possibles, par exemple si une variation climatique rend infréquentable une partie médiane de l'aire, une certaine divergence génétique se produira et s'accroîtra au cours du temps entre les deux ensembles ainsi séparés, notamment parce que chacun s'adapte, par sélection naturelle, aux conditions particulières qui règnent sur sa propre région. Pourvu que l'obstacle persiste assez longtemps, il est inévitable que les deux ensembles

deviennent des espèces distinctes. Beaucoup de situations rencontrées dans la nature actuelle s'expliquent bien en admettant qu'elles résultent de la mise en jeu de ce mode de spéciation.

Selon ce modèle, le phénomène déclencheur de la spéciation est une **séparation** entre deux entités d'une espèce par une barrière dite *extrinsèque*, car elle ne concerne pas les caractères, génétiques notamment, de l'espèce elle-même. En conséquence, les différences génétiques entre les deux entités s'accumulent, d'où la genèse progressive d'une barrière intrinsèque d'isolement reproductif qui, quand elle est devenue totale, assure la **séparation** entre deux espèces « sœurs ».

2. Spéciation par tétraploïdie

La reproduction sexuée engendre des individus dont chacun se développe, par un processus complexe dont la multiplication cellulaire est une des composantes, à partir d'une cellule unique, dite cellule-œuf, qui résulte elle-même de la fusion de deux cellules, les gamètes. Chaque gamète est pourvu d'un matériel génétique qui se retrouve intégralement chez la cellule-œuf. Celle-ci possède donc deux lots de matériel génétique, ce qu'on traduit en la qualifiant de diploïde. Chez un animal, cet état est conservé lors des divisions cellulaires participant au développement, sauf dans un cas, celui de la formation des gamètes. Il se produit alors une « réduction », passage de l'état diploïde à l'état haploïde, c'est-à-dire à un seul lot de matériel génétique. Cependant, de rares gamètes se forment sans réduction, ce qui n'altère pas leur aptitude à fusionner avec un autre gamète. L'union entre un gamète normal et un gamète « non réduit » fournit une cellule-œuf triploïde, c'est-à-dire à trois lots de matériel génétique, dont le développement est soit trop anormal pour produire un individu viable (cas de l'homme) soit normal mais conduisant à un adulte stérile (cas de nombreuses plantes). L'union, tout à fait exceptionnelle, entre deux gamètes non réduits fournit une cellule-œuf tétraploïde (quatre lots de matériel génétique) dont le développement peut, chez certaines espèces, notamment des plantes, conduire à un adulte fertile, produisant par réduction des gamètes diploïdes. Si un individu tétraploïde ainsi apparu est hermaphrodite et capable de s'autoféconder, ou s'il rencontre un partenaire lui-même tétraploïde, il engendre une progéniture tétraploïde, apte à se reproduire à son tour de la même manière. En revanche, tout croisement entre un tétraploïde et un individu « normal » diploïde engendre des triploïdes non viables ou stériles.

On voit donc qu'il est possible, bien que très peu probable, qu'apparaisse au sein d'une espèce un petit groupe d'individus tétraploïdes capable de se perpétuer par unions à l'intérieur du groupe, mais incapable de croisements féconds avec le type d'origine diploïde. Si en outre ce petit groupe résiste victorieusement à la compétition avec la forme d'origine, il constitue une espèce nouvelle. On a de multiples raisons de penser que ce mode de spéciation est fréquent par exemple chez les plantes à fleurs ou dans certains groupes de poissons.

Dans ce cas, la spéciation est déclenchée par un accident génétique (la tétraploïdie) qui crée par lui-même, instantanément, une barrière intrinsèque d'isolement reproductif.

3. Spéciation résultant d'un remaniement chromosomique

Le matériel génétique est, comme indiqué au début de cet article, formé d'un certain nombre de molécules d'ADN. Chacune est associée à d'autres molécules en une structure visible au microscope comme un filament, un chromosome. Celui-ci renferme un nombre élevé d'unités fonctionnelles, les gènes, se succédant dans un certain ordre d'une extrémité à l'autre. On connaît des accidents, les remaniements chromosomiques, consistant en modifications de l'ordre des gènes sur le chromosome, comme si celui-ci s'était cassé en plusieurs segments ultérieurement recollés dans une disposition différente de la disposition initiale.

Certains remaniements sont compatibles avec une vie normale. Ils sont perpétués au cours des divisions cellulaires. Si chez un individu apparaît un tel remaniement R, il peut être transmis de génération en génération, par les gamètes, à certains de ses descendants. Cependant, dans la même population, d'autres gamètes portent des chromosomes de type non remanié N. À chaque génération se forment ainsi trois types de cellules-œufs, donc trois types d'individus, selon qu'ils ont reçu deux chromosomes N (type NN), deux chromosomes R (type RR) ou un N et un R (type NR). Dans le cas de certains remaniements, les trois types sont parfaitement aptes à donner des adultes bien portants, mais, alors que les NN et les RR sont également et normalement fertiles, les NR n'engendrent, malgré une activité sexuelle normale, qu'un nombre réduit de descendants viables. Or l'union entre un NN et un RR engendre systématiquement des NR. Si ceux-ci étaient totalement stériles, il y aurait entre les NN et les RR une barrière intrinsèque totale d'isolement reproductif et ce seraient deux espèces. Ce n'est pas le cas, mais on peut parler de barrière intrinsèque incomplète d'isolement reproductif entre les NN et les RR. On peut concevoir des mécanismes assurant le développement et le renforcement, de génération en génération, d'une préférence des NN pour les NN et des RR pour les RR, jusqu'à la suppression totale des unions entre NN et RR, donc à l'achèvement de la spéciation.

Dans ce cas, c'est le remaniement chromosomique qui déclenche la spéciation, mais la réalisation de celle-ci n'est effective qu'après renforcement progressif de la **séparation**. Ce mode de spéciation a probablement joué, mais il n'y en a que peu d'illustrations convaincantes.

CONCLUSION

Les exemples ci-dessus ne font un tour complet, loin de là, ni des problèmes posés par le concept d'espèce, ni des hypothèses formulées sur les modes de spéciation. Ils ont été choisis dans le but d'illustrer au mieux la notion de **séparation**. Ils ne seront donc pas examinés en détail d'un point de vue biologique, mais plutôt, et sommairement, d'un point de vue logique.

Certains concepts de l'espèce visent à retrouver une partition existant dans la nature. Ils sont donc liés à la conviction que les **séparations** entre espèces sont réelles. Cette conviction peut être due à un dogme, comme chez Linné, à une intuition, comme chez Aristote, ou encore résulter d'une démarche logique comportant des approches observationnelles et expérimentales, comme chez les partisans du concept biologique ou chez ceux de l'espèce monophylétique. On a vu que les **séparations** effectuées en pratique par Aristote ou Linné ne peuvent pas être celles de la partition naturelle dont l'existence est par ailleurs pour eux évidente. Linné n'a pas conscience de ce paradoxe, puisqu'il considère ses espèces comme des unités naturelles, de même que ses taxons de rang immédiatement supérieur, les genres. La hiérarchie genre > espèce participe de « l'ordre souverain de la nature » qu'il renonce à décrypter davantage, puisqu'il reconnaît le caractère artificiel de ses taxons de rangs supérieurs, définis dans le seul but de faciliter le travail du naturaliste qui veut mettre un nom sur un organisme rencontré lors d'une prospection.

Les partisans du concept biologique cherchent à retrouver la même partition que Linné et Aristote, mais la conviction qu'ils ont de son existence est fondée sur des prémisses différentes, et c'est pourquoi ils ont été naturellement portés à se donner des méthodes pour détecter les *vraies séparations* entre les espèces, méthodes qui ont malheureusement des limites matérielles et théoriques : il faudrait à des armées de biologistes des milliers d'années pour les appliquer à l'ensemble du monde vivant actuel, et il est souvent *conceptuellement impossible* de savoir si deux groupes d'organismes très ressemblants vivant sur des territoires éloignés l'un de l'autre appartiennent ou non à la même espèce. Le concept biologique est donc difficile à mettre en œuvre en pratique, mais il a le mérite de déboucher sur une définition précise de la spéciation. L'importance de celle-ci en tant que mécanisme évolutif tient au caractère irréversible de la **séparation** qu'elle introduit entre deux entités dont chacune a son avenir évolutif propre, susceptible par exemple de se diversifier de façon considérable. C'est une spéciation qui, voici quelque 300 millions d'années a isolé l'espèce dont sont issus les mammifères. Ce sont aussi des spéciations qui ont isolé, à peu près à l'époque précédente, l'ancêtre commun aux crocodiles et aux dinosaures, puis parmi ceux-ci, 200 millions d'années plus tard, l'ancêtre des oiseaux. Comment un évolutionniste pourrait-il ne pas être intéressé par les mécanismes d'événements d'une telle portée ?

La définition biologique de l'espèce est fondée sur la notion d'irréversibilité de **séparation** d'où dérive celle d'indépendance des *avenirs* évolutifs d'espèces contemporaines. La cladistique a

des exigences différentes. Elle vise en effet à décrire une histoire, laquelle s'est déroulée dans le *passé*. Pour présenter les choses de façon caricaturale, revenons sur l'exemple développé plus haut pour illustrer la notion de taxon monophylétique. Quand vivait l'ancêtre A commun à l'homme et au chimpanzé actuels, il existait des populations formant un ensemble G d'où est issu le gorille actuel. Que A et G aient eu par la suite des avènements évolutifs différents n'implique pas qu'il y ait eu alors entre elles une barrière intrinsèque d'isolement reproductif. Il est tout à fait possible que la scission de A en deux rameaux se soit produite à une époque où il n'était séparé de G que par une barrière extrinsèque. Le cladiste s'intéresse donc à des **séparations** qui dans les faits n'ont pas connu de réversions alors que celles-ci étaient peut-être restées longtemps parfaitement possibles. Ces **séparations** ne sont pas moins vraies que celles qui intéressent le partisan du concept biologique, mais ce ne sont pas les mêmes. Ce sont celles qui décrivent l'histoire, donc le passé, et non celles qui garantissent l'avenir. La taxinomie cladistique est logiquement cohérente, car ce sont bien des **séparations** vraies que doit permettre de détecter la méthodologie cladistique, à ceci près qu'elle ne fournit de la réalité que l'image la plus probable, compte-tenu des données disponibles et des techniques particulières mises en œuvre. Cependant, la place du rang espèce dans la hiérarchie taxinomique n'est pas clairement établie.

Il n'y a donc pas de définition unique et précise de l'espèce. Les discussions qui ont lieu entre spécialistes peuvent du reste sembler oiseuses car, comme l'a bien montré récemment Hull, la croyance en un concept idéal est utopique. Ceci pose des problèmes pratiques. Par exemple, dans le domaine de la protection de la nature ou encore dans celui de la réglementation de la chasse ou de la pêche, des décisions sont prises concernant telle ou telle espèce dont le nom figure sur une liste. Pour appliquer ces décisions, un consensus minimal sur la nature de l'entité répondant à chaque nom est évidemment indispensable. Et une confusion supplémentaire est apportée par le fait que ces listes sont le plus souvent établies par des technocrates en vertu de considérations dont les unes sont scientifiques et les autres politiques. La question de la **séparation** entre espèces fera encore couler de l'encre, et pas seulement chez les scientifiques !

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Bocquet C., Générmont J. & Lamotte M. (dir.). - *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, Mém. Soc. zool. Fr., Paris, 1976 (tome I), 1977 (tome II), 1980 (tome III et index).

Coyne J.A. & Orr H.A. - *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland (Mass.), 2004

Delsol M. (avec la collaboration de P. Sentis et J. Flatin). - *L'évolution biologique en vingt propositions. Essai d'analyse épistémologique de la Théorie Synthétique de l'Évolution*. Librairie philosophique J. Vrin, Paris, et Institut Interdisciplinaire d'Études Épistémologiques, Lyon, 1991.

Delsol M., Parent J.-P., Mousterde R., Ruget C., Exbrayat J.-M. et Sentis P. (avec la collaboration de L. Boudchiche et J.-P. Nicollin). - *L'origine des espèces aujourd'hui. L'espèce existe-t-elle ? L'impasse ponctualiste*. Boubée, Paris, et Association A.A.A., Lyon, 1995.

Ereshefsky M. - *The units of Evolution*. M.I.T. Press, Cambridge (Mass.), 1992.

Génermont J. - Articles « Espèce », « Spéciation » et « Variation (Biologie) ». Encyclopædia Universalis, édition 2004.

Génermont J. - Récents avatars du concept d'espèce. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **177**, 211-215, 2005.

Howard D.J. & Berlocher S.H. (dir.). - *Endless forms. Species and speciation*. Oxford University Press, New York, 1998.

Hull D.L. - The ideal species concept – and why we can't get it. In M.F. Claridge, H.A. Dawah & M.R. Wilson (dir.), *Species : the units of biodiversity*, Chapman & Hall, Londres, 381-424, 1997.