

## L'espèce : type ou population ?

- par **Louis Thaler**

Université Montpellier II, Institut des sciences de l'évolution.UA 327, place Eugène-Bataillon, CC 061  
34095 Montpellier cedex5  
[thaler@isem.univ-montp2.fr](mailto:thaler@isem.univ-montp2.fr)

---

*" Species are groups of actually or potentially interbreeding populations,  
which are reproductively isolated from other such groups "*  
Ernst Mayr, 1942

Le concept de l'espèce dite biologique tel qu'il a été énoncé par Mayr (1942) est celui auquel on se réfère le plus souvent aujourd'hui, bien que divers nouveaux concepts aient été proposés depuis (Otte et Endler, 1989). Ce succès durable a été obtenu à l'issue d'un véritable combat contre la " pensée typologique " (Mayr, 1963). Depuis lors, être désigné comme un adepte de l'espèce typologique est devenu infamant. Mon propos sera pourtant de montrer que les notions de population et de type fournissent deux approches différentes de la notion d'espèce, toutes deux légitimes et utiles.

Avant de poursuivre, donnons acte à Mayr que beaucoup de taxinomistes de cabinet se livraient autrefois à des excès insupportables, érigeant tout variant morphologique remarquable à leurs yeux en type d'une nouvelle espèce. Or beaucoup de ces types se croisaient librement entre eux et produisaient des descendants de différents types. C'était la négation de la seule règle commune à toutes les définitions de l'espèce, à savoir que tout individu est de la même espèce que ses parents. Etudier des spécimens en collection comme si c'étaient des timbres-poste, en oubliant qu'ils sont issus d'une reproduction biologique (une auto-production) ne méritait pas l'accusation de typologisme ; c'était trop d'honneur. Mais dans la foulée, Mayr s'est attaqué aussi à de vrais biologistes, respectueux de la règle d'identité spécifique entre parents et descendants. Il a dénoncé chez eux une notion idéaliste du type de l'espèce qui conduit à distinguer au sein d'une population des individus plus typiques que d'autres. Pour Mayr il n'y a pas de type unique de l'espèce, car la réalité durable c'est le pool génétique de la population avec sa diversité allélique brassée au fil des générations par la reproduction biparentale. Dans sa définition de l'espèce, Mayr prend donc le parti brutal d'exclure tout critère de ressemblance, morphologique ou autre, en faveur d'un critère d'interaction reproductive. Le concept d'espèce est assimilé à celui de population, pris dans le sens très particulier que lui donne la génétique des populations d'organismes à reproduction biparentale. Le critère, c'est le mélange des gènes à l'intérieur de l'espèce et l'absence de mélange entre espèces. Aussi je préfère parler d'espèce mixiologique plutôt que d'espèce biologique, ce dernier terme étant à la fois imprécis et abusif. Malgré sa popularité, on reproche toujours à l'espèce biologique (mixiologique) d'être inutilisable en pratique par les taxinomistes de métier. Ce reproche est pourtant dépassé depuis la fin des années 1960, époque où les premiers marqueurs génétiques universels ont été disponibles pour l'étude des populations naturelles. Il s'agissait alors des alloenzymes analysés par électrophorèse. A ces marqueurs encore très utiles aujourd'hui, s'est ajoutée une panoplie de marqueurs génomiques sans cesse plus performants. Ces outils n'ont pas à être utilisés quotidiennement pour l'identification. Il servent d'abord à découvrir les unités mixiologiques

et ensuite à valider des caractères diagnostiques traditionnels. C'est, par exemple, ce que nous avons fait en peu de temps pour les souris d'Europe à la fin des années 1970 : d'une situation confuse qui oscillait entre une seule espèce pour toute l'Europe et une multitude d'espèces " philatéliques ", on est passé à un tableau clair et stable : quatre espèces (trois allopatriques entre elles mais sympatriques de la quatrième) ; cette quatrième espèce se partage en deux sous-espèces reliées par une très longue zone d'hybridation étroite ; l'une de ces sous-espèces comprend en outre de nombreuses races chromosomiques locales, englobées dans une vaste race chromosomique standard (Bonhomme et Thaler, 1988 ).

Le succès de l'espèce mixiologique est tellement grand que le mot spéciation en est venu à ne plus désigner que l'acquisition de mécanismes d'isolement reproductif. Cette restriction est gênante, par exemple en paléontologie où la spéciation ne peut se manifester que par une divergence morphologique. Conservons donc au mot spéciation son sens général, celui de processus de différenciation des espèces, valable quel que soit le concept d'espèce utilisé. La théorie de l'évolution porte une attention croissante à l'organisation hiérarchisée du monde vivant. Ainsi reconnaît-on que la sélection naturelle ne se produit pas seulement au sein des populations classiques d'individus. Elle peut se produire à des niveaux très inférieurs, par exemple au sein de la population de mitochondries d'une cellule, ou encore au sein de la population de gènes d'un noyau quand un élément mobile à la faveur d'une " crise de transposition " se multiplie plus vite que les autres éléments du génome. La sélection naturelle s'observe-t-elle aussi à des niveaux supérieurs au niveau classique ? C'est ici que nous retrouvons l'espèce.

La sélection entre espèces serait, selon la trop célèbre théorie des équilibres ponctués (TEP) d'Eldredge et Gould (1972), une sélection de niveau supérieur, seule responsable de la macro-évolution. J'ai discuté ailleurs les incohérences de cette doctrine (Thaler, 1987). Ce que je veux faire ici, en rappelant une des plus remarquables erreurs de logique de la TEP, c'est montrer que la sélection entre espèces, quand elle est correctement formulée, fait nécessairement appel à un concept typologique de l'espèce.

**Tableau I. Eléments de la sélection individuelle et de la sélection entre espèces** d'après Stanley (1979). Chercher l'erreur, réponse dans le texte.

Unité de sélection :	Individu	Espèce
Source de variabilité :	Mutation/recombinaison	Spéciation
Type de sélection :	Sélection individuelle	Sélection entre espèces
	A. Survie contre mort	A. Survie contre extinction
	B. Taux de reproduction	B. taux de spéciation

Dans le tableau I (ci-dessus) emprunté à Stanley, un des plus ardents défenseurs de la TEP, les deux colonnes mettent en équivalence les ingrédients de la sélection entre espèces et ceux de la sélection individuelle (la sélection au sens habituel entre individus de même espèce au sein d'une population). La première ligne attribue explicitement à l'espèce les propriétés d'un individu biologique (donc naissance par reproduction, reproduction éventuelle à son tour, mort). La deuxième ligne assimile la spéciation (formation d'une nouvelle espèce) à la mutation et/ou recombinaison (formation d'un nouveau génotype) et donc attribue implicitement à l'espèce les propriétés d'un génotype. Ces deux lignes se contredisent : dans un modèle de sélection un même élément du raisonnement ne peut pas jouer à la fois le rôle d'individu et le rôle de génotype. La dernière ligne accentue la contradiction puisque, cette fois, la spéciation n'est plus un changement de génotype mais une reproduction ! Bref, il faut

choisir, mais c'est facile : les espèces diffèrent entre elles génétiquement et peuvent légitimement être considérées comme des génotypes. Par contre, l'idée de l'espèce-individu qui naît, vit, se reproduit et meurt est une analogie impropre, pour ne pas dire absurde. Serait-ce une résurgence de la pensée animiste dans la théorie de l'évolution ?

Mais alors, dans la sélection entre espèces quel est donc l'objet qui joue le rôle d'individu ? Pour répondre à cette question il faut introduire un autre ingrédient qui est absent du tableau de Stanley : la population. La sélection naturelle au sens habituel est un processus déterministe qui stabilise ou modifie les fréquences des génotypes (c'est-à-dire la proportion des individus de ces génotypes) au sein d'une entité écologique fonctionnelle : la population locale d'une espèce. Dans le cas de la sélection entre espèces, c'est la proportion des individus de chaque espèce qu'il faut mesurer, ce qui ne change rien à la nature des individus. Inutile d'affubler l'espèce du rôle de super-individu car les individus-organismes classiques continuent à jouer le leur. Quant à l'entité fonctionnelle équivalente à la population locale, c'est dans ce cas la communauté locale d'espèces.

La sélection entre espèces ne s'oppose donc pas à la sélection individuelle : contrairement à ce qu'affirment Eldredge, Gould, Stanley et d'autres, c'est une sélection individuelle envisagée à l'échelle de la communauté. Ceci revient à généraliser la notion de population : la population au sens classique est monospécifique tandis que la communauté est une population plurispécifique (tableau II, ci-dessous). C'est le moment de rappeler qu'une communauté n'est pas un ensemble quelconque d'espèces : les espèces qu'on y réunit ont des similitudes de fonction et peuvent entrer en compétition. Quand on sait l'importance de la compétition dans la sélection naturelle, on comprend que la population classique est une échelle de perception fonctionnellement bien incomplète : un arbre de forêt tropicale a plus de voisins appartenant à d'autres espèces qu'à la sienne propre.

Tableau 2.- **Eléments de la sélection naturelle à deux échelles de perception de la diversité** (d'après Thaler, 1987).

Unité d'évolution :	Population locale	Communauté locale
Unité de sélection :	Génotype	Espèce
Source de variabilité :	Mutation	Spéciation
Type de sélection :	Sélection individuelle A.Taux de survie B.Taux de reproduction	

En tant que généralisation de la notion de population, la communauté prend place à côté de la métapopulation : tandis que cette dernière implique un changement d'échelle de perception de l'espace et du temps, la communauté implique un changement d'échelle de perception de la diversité génétique. Comme dans tout changement d'échelle, ce qu'on gagne en champ, on le perd en détail : le génotype espèce est " compréhensif ", il néglige les variations intraspécifiques au profit des variations interspécifiques. Chaque échelle a sa pertinence et, pour être complète, notre étude de la sélection naturelle doit confronter les processus de sélection qui se révèlent aux diverses échelles. Ainsi Legendre (19..) a montré que la distribution des tailles corporelles des espèces au sein d'une communauté de mammifères fossiles pouvait rester stable pendant une dizaine de millions d'années. Or, dans le même temps, la plupart des espèces évoluaient dans le sens d'un accroissement de la taille. La sélection intra-espèce et la sélection inter-espèces du caractère taille ont donc procédé en sens

contraire et ont atteint un équilibre. Autre exemple, dès le début du Tertiaire, plusieurs groupes de mammifères acquièrent des incisives adaptées à la fonction de ronger ; l'allongement des incisives se poursuit dans les diverses lignées et l'une d'entre elles (l'ancêtre des Rongeurs actuels) acquiert des incisives à croissance permanente ; les autres lignées s'éteignent alors en peu de millions d'années. Dans ce cas, la compétition entre espèces a agi dans le même sens que la compétition à l'intérieur de chaque espèce.

L'espèce-génotype a les propriétés de tout autre génotype. C'est notamment un concept typologique avoué, mais dénué de toute notion idéaliste. A cet égard il est amusant de constater que l'espèce biologique de Mayr (1942) est moins irréprochable puisqu'elle ne se contente pas d'inclure les populations qui satisfont effectivement le critère mixiologique mais aussi celles qui le satisfont " potentiellement ", c'est à dire idéalement. On ne peut pas non plus ignorer que Mayr a produit en 1982 une nouvelle définition de l'espèce qui ajoute au critère mixiologique un critère écologique, celui d'occuper " une niche particulière dans la nature ", autrement dit une espèce doit être un écotype, ce qui implique aussi qu'elle soit un génotype.

Pour finir, je voudrais défendre l'opinion que le concept d'espèce-génotype présente un intérêt de circonstance lié à l'irruption de la biodiversité sur la scène politique et sociale. Pour des raisons de communication publique on a besoin de concepts universels, non ambigus et stimulants. L'espèce génotypique possède ces qualités. Universelle, elle s'applique à tous les êtres vivants quel que soit leur mode de reproduction. Non ambiguë, c'est une catégorie de la diversité ; elle ne se confond pas avec les entités fonctionnelles qui la représentent : individus, populations. Stimulante ? Donnons des exemples. Traditionnellement, l'étude des communautés et de leur diversité spécifique relève de l'écologie, tandis que la diversité dans et entre les populations relève de la génétique. Ce schisme ne facilite pas la communication ; or il est injustifié. Le maintien de la diversité spécifique dans une communauté gagnerait à être considéré comme un phénomène de sélection fréquence-dépendante à l'égal de tous les cas de maintien de la diversité génétique, quel qu'en soit le niveau ; et la succession écologique devrait s'envisager comme une sélection cyclique d'espèces. On voit que le concept d'espèce génotypique est de nature à favoriser l'intégration de la pensée génétique et de la pensée écologique, ce qui est vital pour une gestion rationnelle de la diversité biologique.