Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 128 (1948)

Artikel: Symposium über den Artbegriff

Autor: Beaumont, Jacques de

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90462

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Symposium über den Artbegriff

Diskussionsleitung: E. HADORN (Zürich)

L'espèce et la systématique

Par

JACQUES DE BEAUMONT

Musée zoologique, Lausanne

La systématique a été longtemps une science autonome, la science des musées. Elle avait sans doute des rapports assez étroits avec d'autres branches biologiques, telles que la zoogéographie ou l'écologie, mais, depuis une quinzaine d'années, elle en a établi de nouveaux avec l'ensemble biologique impressionnant que forme la génétique. Systématique et génétique se sont unies, apportant chacune à l'autre des données les plus précieuses pour la compréhension du phénomène fondamental de l'évolution. Ainsi est née la nouvelle systématique, celle qui est éclairée par les progrès de la biologie générale.

Parlant essentiellement en entomologiste, et ne disposant que d'un temps trop limité pour illustrer mon exposé par un nombre suffisant d'exemples, je limiterai mon sujet aux points suivants: un rapide historique de la notion d'espèce en biologie et des principes systématiques qui lui sont étroitement liés ; un exposé de la conception moderne de l'espèce et de ses subdivisions; quelques mots des conséquences, pour la systématique, de cette conception de l'espèce.

Historique

Il est tout à fait inutile, pour notre propos, de remonter au-delà de Linné et de nous étendre longuement sur l'œuvre bien connue de ce dernier. Rappelons seulement l'immense mérite de celui qui créa les cadres de la systématique, en établissant la hiérarchie des groupements et en introduisant la nomenclature binominale. Rappelons aussi que Linné, au début de sa carrière tout au moins, était créationniste et fixiste et vous avez tous en mémoire le « Tot sunt species... ». « Il y a autant d'espèces différentes que de formes différentes créées au commencement par l'Etre infini. »

Pour Linné, l'espèce est la catégorie systématique la plus inférieure et s'il emploie parfois le terme de « varietas », c'est sans doute, comme l'a indiqué Gagnebin, pour distinguer quelque chose d'anormal, quelque réalisation imparfaite de sa conception aristotélicienne d'une espèce idéale.

Avec de telles bases, la systématique ne pouvait être qu'une science aisée ; il s'agissait simplement d'établir le catalogue des espèces créées une fois pour toutes, de faire l'inventaire de l'imagination créatrice de l'Etre infini. Les successeurs immédiats de Linné suivent fidèlement les voies du maître.

Le XIXme siècle a vu naître et se perfectionner la doctrine évolutionniste. C'est l'époque où, grâce aux matériaux toujours plus nombreux accumulés dans les musées, grâce surtout à l'esprit d'observation de voyageurs tels que Darwin ou Wallace, on découvre que les espèces ne présentent pas la fixité et l'immuabilité que leur attribuaient Linné et ses successeurs. On met ainsi en évidence le fait fondamental de la variation géographique, le fait qu'une espèce ne se présente pas semblable à elle-même dans toute son aire de répartition. D'autres chercheurs, à la tête desquels il faut placer Jordan, montrent que l'on peut, au sein d'une espèce linnéenne, trier par sélection un certain nombre d'espèces élémentaires, qui se maintiennent constantes dans les cultures ou les élevages.

En face de ces découvertes capitales de la biologie du XIXme siècle, les systématiciens ont des réactions très variées. A vrai dire, la plupart ne s'en soucient guère ; ils continuent à décrire de nouvelles espèces et à faire des monographies du plus pur style linnéen, d'ailleurs souvent excellentes. Les bons systématiciens furent cependant bien forcés de constater la variation de certaines espèces ; le terme de variété apparaît de plus en plus souvent, ayant fréquemment pour leur auteur le même sens que pour Linné, recouvrant des choses qui, nous le savons actuellement, relèvent de facteurs très différents. Des discussions, souvent stériles, naîtront sur la valeur qu'il faut attribuer à ces variations. Certains, les « splitters », assignent le rang d'espèce à toute forme que l'on peut différencier ; d'autres, les « lumpers », soutiennent au contraire qu'il faut conserver de « grandes espèces ».

Cependant, dans les groupes les mieux étudiés, où des matériaux abondants ont été récoltés, on voit poindre et se développer des notions qui amèneront peu à peu la systématique à son état actuel. On commence à préciser que, parmi les variétés, les unes sont individuelles, plus ou moins accidentelles; on leur donne souvent le nom d'aberrations. Pour d'autres variétés, au contraire, il s'agit d'un phénomène géographique et, sur ce point, s'établit un certain accord entre la systématique et la biologie. Chez les ornithologistes, on introduit peu à peu la terminologie trinominale, c'est-à-dire qu'à côté du nom de genre et d'espèce on place le nom de la race géographique à laquelle se rattachent les spécimens étudiés.

Ces tendances vont encore s'affirmer au cours du premier quart du XXme siècle. L'on verra par exemple Kleinschmidt indroduire le terme de « Formenkreis », qui sera plus tard changé en « Rassenkreis » par Rensch, pour désigner les espèces que nous nommons maintenant polytypiques, c'est-à-dire celles qui présentent une variation géographique.

Bref, durant la longue période qui va de Linné au début de notre siècle, les systématiciens abandonnent peu à peu la notion d'espèce fixe et immuable; ils constatent et étudient les variations individuelle et géographique, mais ne peuvent donner de celles-ci des explications satisfaisantes.

Pour que soit précisée cette causalité, pour que la systématique puisse être construite sur des bases biologiques solides, il a fallu que naisse et s'épanouisse la génétique.

Née en laboratoire, la génétique s'y cantonna longtemps, scrutant les mécanismes de la variation héréditaire. Et c'est ainsi que la systématique et la génétique évoluèrent tout d'abord sur des voies complètement séparées, s'ignorant et souvent se méprisant l'une l'autre.

Cependant, les généticiens passèrent du laboratoire sur le terrain (pensons au rôle éminent joué par Dobzhansky), étudiant la constitution génétique des populations sauvages; ils ne tardèrent pas à voir des ressemblances étroites entre ce qui se passe dans la nature et ce qu'ils avaient observé en laboratoire; ils constatèrent aussi que cette génétique aux champs permettait d'expliquer les faits de variation que les systématiciens avaient de leur côté établis.

Le terrain d'entente était trouvé; le pont était jeté entre la biologie générale et la taxonomie, entre l'homme de laboratoire et l'homme de musée. Ce dernier, souvent méprisé durant une certaine période par les biologistes, pouvait fièrement relever la tête.

Conception moderne de l'espèce

Je vais maintenant, dans un premier aperçu, tenter de vous montrer ce que sont les idées d'un grand nombre de systématiciens et de biologistes actuels sur l'espèce. Pour ce faire, je vais vous demander de m'accompagner dans une excursion et dans deux grands voyages.

Nous allons, dans notre petite excursion, étudier tout près de chez nous une espèce animale quelconque, un insecte par exemple. Nous allons la trouver formant une population, c'est-à-dire un ensemble d'individus, habitant une station donnée et se croisant au hasard.

Au premier abord, tous ces individus nous paraîtront semblables, mais un rapide examen nous montrera cependant qu'il n'en est rien. Nous verrons par exemple que la taille varie, que la coloration n'est pas absolument constante. Un examen plus approfondi nous révélera d'autres divergences, moins marquées; celles-ci peuvent porter sur des caractères morphologiques, physiologiques ou même psychiques. Si nous avions le temps de faire plus ample connaissance avec cette population, nous arriverions sans doute à reconnaître chaque individu, comme nous le faisons pour une population humaine. Sous l'uniformité apparente de la première impression, qui nous permet de reconnaître le faciès général de l'espèce, se cache donc une grande diversité.

Nous devons naturellement nous demander quelle est l'origine de cette variation. Je ne puis vous décrire les méthodes que nous utilise-

rons pour le savoir, mais je puis vous donner le résultat de notre étude. Nous constaterions tout d'abord, en élevant nos sujets dans diverses conditions, que certaines différences sont dues aux facteurs externes, mais nous verrions que ces variations ou somations ne sont pas héréditaires et nous les laisserons cavalièrement de côté.

Mais nous allons constater que d'autres différences, elles, sont héréditaires. Ainsi, en sélectionnant les individus présentant un certain type de coloration, nous pouvons obtenir une lignée pure, où tous les spécimens seront semblablement colorés; la nature héréditaire de la caractéristique ne fait donc pas de doute. Mais la lignée sélectionnée n'est pure que pour le caractère de coloration considéré et nous pourrions y sélectionner à nouveau les individus présentant une certaine taille par exemple; le même processus pourrait être renouvelé pour un autre caractère, et ainsi de suite.

Nous acquerrons ainsi la notion que, dans la population primitive, les individus possèdent pratiquement tous un patrimoine héréditaire différent; ils ont tous un génotype différent. En dernière analyse donc, il y a autant de génotypes que d'individus, mais, pratiquement, nous pourrons désigner sous le nom de génotype certains types caractéristiques que l'on reconnaît à des caractères bien visibles. En d'autres termes, nous donnerons abusivement le nom de génotype aux individus qui sont semblables par l'ensemble des gènes que l'on considère dans un cas particulier. Transposons cela dans l'espèce humaine, et nous parlerons par exemple du génotype grand blond aux yeux bleus, entendant par là tous les individus possédant dans leur patrimoine héréditaire les gènes responsables de ces caractères. Mais il est bien évident que les divers grands blonds aux yeux bleus diffèrent entre eux par une foule d'autres caractères génétiques.

Dans une population donnée, tous ces génotypes se croisent indifféremment entre eux et des lois montrent que, si la population est assez grande, ils resteront en proportion à peu près constante, pour autant qu'ils soient également adaptés au milieu.

Ce que nous avons appris jusqu'à présent va nous servir de bagage pour le premier de nos grands voyages. Notre but est d'étudier, dans toute son aire d'extension, l'espèce que nous avons examinée à notre porte. Nous partons donc et nous allons, à quelque distance, trouver une nouvelle population, plus ou moins isolée de la précédente. Nous l'étudions, comme nous l'avons fait de la première, et nous constaterons souvent qu'elle n'est pas identique. Nous verrons par exemple que les divers génotypes ne se présentent pas avec la même fréquence; nous verrons aussi que des génotypes nouveaux pour nous sont présents.

Nous continuons notre voyage et le fait se répète; nous constatons que chaque population a sa physionomie particulière et que celle-ci est due à la constitution génétique de ses individus.

Des montagnes se profilent à l'horizon; nous en escaladons les hautes chaînes, séparées par de profondes vallées, au fond desquelles nous retrouvons notre espèce; notre étonnement sera grand en consta-

tant que nous avons un peu de peine, maintenant que nous y sommes bien accoutumés, à la reconnaître, et plus grand encore quand nous verrons que, d'une vallée à l'autre, les différences seront souvent assez marquées. C'est bien cependant la même espèce, mais l'analyse génétique va nous montrer que ces populations isolées sont assez différentes de celles que nous avons examinées jusqu'à maintenant. Nous faisons quelques croisements entre les individus de ces divers groupes et nous constatons qu'ils sont en général parfaitement fertiles.

Nous arrivons enfin au bord de la mer, nous nous embarquons pour une île lointaine, pour voir si notre espèce y habite. Nous y trouvons bien une forme semblable, mais notre flair de systématicien nous fait supposer que c'est une espèce distincte. En tentant de croiser ces insulaires avec les représentants continentaux, nous constaterons souvent une fécondité restreinte ou même une stérilité complète des hybrides.

Ce grand voyage, que nous venons de faire sur de vastes espaces, nous pourrions, dans certains cas, le remplacer par une excursion beaucoup plus modeste, dans un territoire restreint, en changeant simplement de milieu. Ce serait le voyage écologique qui, en nous faisant passer d'un milieu à un autre, pourrait nous montrer les mêmes modifications dans la constitution d'une espèce.

Quoi qu'il en soit, durant ces expéditions dans l'espace, nous avons récolté ample moisson de faits fondamentaux. Nous avons appris que la constitution génétique des diverses populations d'une espèce n'était pas la même; nous avons noté aussi que les différences sont plus grandes lorsque les populations sont plus isolées.

Les faits sont quelque chose, mais ne prennent toute leur signification que si l'on peut les interpreter, et pour cela, nous allons entreprendre notre deuxième grande expédition: un voyage dans le temps. Nous allons remonter le cours des siècles; nous ne pouvons pas en effet comprendre ce que sont les espèces si nous n'avons pas quelques notions sur leur mode de formation.

Nous prenons donc place sur la machine à explorer le temps et franchissons rapidement, en marche arrière, quelques dizaines ou quelques centaines de milliers d'années. Nous avons la chance d'arriver justement à l'endroit où l'espèce que nous avions précédemment étudiée sur le terrain vient de sortir toute fraîche des mains de l'évolution. Elle forme alors une petite population, isolée, et nous allons suivre son sort jusqu'à nos jours; cela se passera rapidement, grâce à l'accélération de notre machine.

Nous verrons que notre petite population primitive a tendance à augmenter sans cesse son aire de répartition et que l'espèce couvrira des territoires de plus en plus grands. Nous verrons aussi que, sans cesse, de nouveaux génotypes apparaissent et ceci brusquement, par mutations. Nous serons peut-être étonnés de constater que celles-ci naissent au hasard, sporadiquement, et que, parmi les génotypes créés, les uns disparaissent rapidement, tandis que d'autres tendent à devenir

de plus en plus fréquents. En y regardant de plus près, nous verrons que la sélection naturelle joue son rôle, faisant disparaître les génotypes mal adaptés au milieu, favorisant au contraire les autres.

Donc, au fur et à mesure que l'aire d'extension de l'espèce s'accroît, les mutations font apparaître de nouveaux génotypes et dans des endroits différents. Les conditions n'étant pas les mêmes partout, la sélection jouera de façon différente et ces processus amorcent les variations géographiques. D'autres facteurs entrent en jeu, sur lesquels je n'ai guère le temps d'insister ici.

Franchissons les siècles: l'espèce occupe maintenant une très grande aire, mais des catastrophes géologiques surviennent: un fragment de continent se sépare et forme l'île que nous avons visitée; puis, les chaînes de montagne que nous avons escaladées se soulèvent et notre espèce, incapable de vivre sur les sommets, se trouve cantonnée dans les vallées où nous l'avons retrouvée. Ainsi, des populations se trouvent maintenant plus ou moins isolées. Chez celles qui le sont complètement, par le hasard des mutations et par le jeu de la sélection, l'évolution pourra prendre une allure particulière; chaque population isolée pourra évoluer à sa façon. Et ainsi, plus l'isolement sera ancien et complet, plus les populations vont différer du stock primitif d'où elles ont pris naissance.

A un moment donné, ces groupements isolés se seront suffisamment différenciés pour qu'on puisse les qualifier d'espèces nouvelles. Disons tout de suite que nous nommerons sous-espèce ceux qui sont moins nettement isolés, souvent reliés par des termes de passage avec les groupements voisins.

Notre machine nous a ramenés à notre temps et nous retirons de nos voyages quelques enseignements d'une importance capitale. C'est tout d'abord que les divers groupements que nous avons eu l'occasion d'étudier: populations, espèces, sous-espèces, sont des unités collectives. Elles sont constituées d'individus, en dernière analyse tous différent. Le faciès du groupement résulte de la constitution génétique des individus et de la proportion des divers génotypes. Mais il est erroné de penser qu'il y ait un type moyen, un type idéal du groupement.

Une autre constatation, plus importante encore pour notre propos, est qu'il n'y a pas de différence de nature, mais seulement de degré, entre les groupements hiérarchisés que nous avons nommés population, sous-espèce, espèce. Nous avons simplement affaire à des groupements qui se distinguent les uns des autres par des constitutions génétiques globales de plus en plus dissemblables. Il est fort possible d'ailleurs que l'on puisse extrapoler et dire la même chose des genres, des familles, des ordres, etc.

Critères et définitions de l'espèce

S'il en est ainsi, comment pourrons-nous déclarer que telle ou telle unité systématique est, par exemple, une espèce ou une sous-espèce?

Avons-nous une possibilité de donner une définition satisfaisante de l'espèce?

Pour répondre à ces questions, il me semble utile de revoir d'un peu plus près les principaux critères qui ont été choisis pour caractériser l'espèce. Nous pourrons les analyser et les critiquer à la lumière des données génétiques.

Critère du bon systématicien

Darwin disait déjà que pour savoir si une forme doit être considérée comme espèce, le seul guide était l'opinion d'un naturaliste expérimenté dans ce groupe. C'est ce que Mayr émet plaisamment en disant: « Une espèce est une unité systématique qui est considérée comme une espèce par un systématicien compétent. » Cette boutade contient beaucoup de vrai et j'ajouterai que, pour les espèces courantes, le systématicien pourrait être remplacé par un enfant, parfaitement capable de reconnaître un chat d'un chien, quelle que soit la race de ce dernier.

Mais il est bien évident qu'une telle définition ne peut nous satisfaire car elle suggère que l'espèce est une unité entièrement subjective, ce qui n'est pas le cas. Et puis, nous aimerions bien savoir sur quoi le bon systématicien base son opinion.

Critère morphologique

Entre deux espèces, les différences génétiques sont en général considérables. Il y a donc toutes chances pour que celles-ci se manifestent sur le plan morphologique. Et, de fait, les « bonnes espèces » se distinguent presque toujours, plus ou moins facilement, par des caractères morphologiques, et ce sont ceux-là seuls qui, dans la pratique, permettent une détermination, une indentification. Et l'on pourra, par exemple, définir l'espèce comme étant un groupe d'individus ou de populations ayant des caractères morphologiques semblables.

Si cette définition paraît au premier abord objective, l'élément subjectif y est introduit par l'adjectif « semblable ». Nous avons vu en effet qu'il n'y a pas deux individus rigoureusement semblables. Ce qui est semblable pour un observateur ne le sera pas aux yeux d'un autre, plus perspicace. Il en résulte que notre définition, si elle est valable pour l'espèce, l'est aussi pour les catégories subspécifiques, sous-espèces ou populations.

Mais, ne serait-il pas possible de raffiner cette conception morphologique en établissant une sorte d'échelle des valeurs? A tel degré de différence correspondrait la sous-espèce, à tel autre l'espèce. La réponse est négative et c'est la génétique qui va nous la donner. En effet, l'expression phénotypique d'une mutation, c'est-à-dire l'ampleur de sa manifestation visible, est très variable selon les mutations. Donc, deux individus ne différant entre eux que par l'état d'un seul gène peuvent être beaucoup plus dissemblables que deux autres individus, présentant de grandes divergences dans leur patrimoine héréditaire. Ainsi, deux

Zygaena ephialtes, du type *ephialtes* et *peucedani,* ne différant que par un seul gène, se reconnaissent à deux mètres; pour distinguer deux bonnes espèces, il est souvent nécessaire d'avoir recours à un spécialiste.

Il s'ensuit que notre hypothétique échelle des différences morphologiques ne saurait en aucune manière refléter la mesure des différences profondes, génétiques. C'est un point de vue que le systématicien ne devrait jamais perdre de vue et il ne doit pas être étonné si, souvent, deux formes qui sont sans doute des sous-espèces diffèrent plus entre elles que deux autres, qui sont indubitablement de bonnes espèces.

Critère physico-chimique ou physiologique

Devant cet échec des critères purement morphologiques, on a tenté de définir l'espèce d'après certaines particularités physiologiques ou d'après leur constitution physico-chimique, étudiée par les réactions sériques. Mais une seconde de réflexion nous montrera que, là aussi, nous mesurerons des degrés dans des différences de plus en plus marquées et que ces critères sont donc aussi subjectifs que les précédents.

Critère chromosomique

Pénétrons plus avant dans l'intimité de l'être et demandons-nous si nous pouvons caractériser les espèces d'après leur constitution chromosomique. Certes, il est des cas où l'étude cytologique peut rendre des services. Si, en face de deux formes dont nous nous demandons si elles ont droit au rang d'espèce, l'examen cytologique montre des différences chromosomiques et surtout si ces différences rendent une hybridation impossible, nous pourrons en conclure avec vraisemblance que ces deux formes sont bien des espèces. Matthey et Aubert ont ainsi distingué deux espèces de Plécoptères, et Kupka a montré que des Corégones d'aspect extérieur très semblable pouvaient différer grandement par leur formule chromosomique.

Mais, là encore, nous devons déchanter, car les différences morphologiques entre garnitures chromosomiques ne sont pas forcément à l'échelle des différences génétiques. Des races d'une même espèce peuvent avoir des chromosomes dissemblables, deux espèces une garniture identique.

Critère génétique

Nous venons de dire que les critères précédents n'étaient pas d'un usage universel, en particulier parce qu'ils ne sont pas un reflet exact des divergences génétiques. C'était supposer que nous attribuions à ces dernières une plus grande importance. C'est probablement exact, mais jusqu'à un certain point seulement et nous ne sommes guère en mesure de le prouver. Il est d'ailleurs très probable que, dans ce domaine, nous nous heurterions aux mêmes difficultés que précédemment.

Vous saisissez bien, je pense, les raisons de nos échecs successifs lorsque nous avons tenté de définir l'espèce par des caractères statiques. Nous ne pouvons pas trouver dans ceux-ci un étalon qui nous permette de distinguer entre population, sous-espèce ou espèce. Serons-nous plus heureux en tentant de définir l'espèce sur une base biologique?

Critère de la stérilité des hybrides

Buffon disait déjà : « Deux unités appartiennent à deux espèces différentes si leurs hybrides sont stériles. » Il y a à cette règle bien des exceptions. Certaines bonnes espèces ont des hybrides féconds, tandis que deux individus d'une même espèce peuvent être stériles. Je n'ai pas le temps de vous donner ici les raisons de ces contradictions. Sachez seulement que les différences génétiques ou chromosomiques entre deux espèces sont en général d'un ordre de grandeur tel qu'elles entraînent la stérilité des hybrides. Mais les deux phénomènes ne vont pas forcément de pair.

Nouvel échec dans notre tentative de définir l'espèce. Cherchons ailleurs et arrêtons-nous un peu plus longuement sur ce que l'on peut nommer le

Critère de l'isolement

Tant que les individus d'un groupe donné se croisent librement entre eux, ils ne peuvent se scinder en deux groupes divergents. Pour que cette divergence apparaisse, il est nécessaire qu'un facteur vienne limiter la panmixie ; ce facteur, c'est l'isolement. Supposons en effet que notre population primitive se trouve scindée en deux groupes isolés, ces deux groupes, par le hasard des mutations et par le jeu de la sélection auront fatalement tendance à évoluer de façon différente.

Nous avons déjà parlé de l'isolement géographique, qui est fonction des barrières géographiques et des possibilités de déplacement des espèces ; il sera à la base de la formation des espèces par voie allopatrique. Mais nous avons aussi noté que cet isolement peut être écologique et, dans ce cas, sympatrique. Une population peut se trouver scindée parce que certains de ses membres iront habiter un certain milieu, d'autres un milieu différent. Pensons aux races biologiques de certains insectes ; pensons aussi aux parasites, qui peuvent se trouver séparés par deux hôtes distincts. D'autres types d'isolement sympatrique, moins fréquents, existent encore.

Il n'est donc pas étonnant, devant l'importance de ce phénomène de l'isolement que l'on ait tenté de s'en servir comme base d'une définition de l'espèce. Cuénot : « L'espèce est une réunion d'individus apparentés ayant même morphologie héréditaire et genre de vie commun, séparée des groupes voisins par quelque barrière, généralement d'ordre sexuel. » Mayr : "Species are groups of actually or potentially inter-

breedings natural populations, which are reproductively isolated from other such groups."

C'est d'ailleurs pratiquement le critère de l'isolement, complété par l'étude morphologique fouillée, qu'utilise le systématicien, mais il l'emploie souvent sans en avoir une preuve directe.

Comment pratique en effet le systématicien? Supposons qu'il étudie la faune d'une région donnée pour un groupe où la formation des espèces a lieu surtout par voie allopatrique, géographique. Il va se trouver généralement en face d'espèces bien tranchées. Il est évident que certaines formes peuvent être morphologiquement très voisines, mais, si les différences sont constantes et si la distinction est basée sur un groupe de caractères toujours liés, il y a beaucoup de chances pour que ces formes soient réellement isolées et on admettra à juste titre qu'elles représentent de bonnes espèces.

Mais les vraies difficultés commenceront, pour le systématicien, lorsque son étude portera sur un territoire plus étendu, car nous allons voir intervenir, dans un très grand nombre de cas, la variation géographique. Voici notre naturaliste, qui connaît bien une espèce dans une région donnée ; il reçoit des spécimens d'une forme voisine, provenant d'une région assez éloignée. Rien ne lui permet, au premier abord, de décider si cette forme doit être considérée comme espèce distincte ou comme sous-espèce de la première. Pour le savoir, il devra s'efforcer de rassembler du matériel provenant de zones intermédiaires. S'il n'en trouve pas, il pourra conclure que les deux formes sont isolées et il les qualifiera d'espèces. S'il s'aperçoit au contraire qu'il y a dans les régions intermédiaires toute une gradation de type entre les deux formes primitivement étudiées, il en concluera que celles-ci représentent des races géographiques d'une même espèce.

Soit dit en passant, cela montre que, pour connaître une espèce, le systématicien doit en examiner des spécimens provenant de toute son aire de répartition.

Nous voyons donc comment, dans la pratique, le systématicien utilise le critère de l'isolement, mais nous voyons aussi que, dans beaucoup de cas, il ne le constate pas expérimentalement, mais le déduit de la constance d'une discontinuité morphologique, sans intermédiaires.

Il semble donc que nous ayons enfin trouvé un bon critère de l'espèce, celui de l'isolement, et je voudrais bien terminer sur une note aussi optimiste. Mais, puisque l'isolement est le résultat d'un processus actif, nous devons naturellement nous attendre à trouver tous les intermédiaires entre deux formes complètement mélangées et deux formes parfaitement isolées. Et c'est ainsi que le systématicien se trouvera fatalement en présence de groupes de population plus ou moins isolés, plus ou moins différenciés morphologiquement et dont il devra décider subjectivement si ce sont des espèces ou des sous-espèces. Je m'empresse d'ailleurs d'ajouter que ces cas sont relativement rares et le sont d'autant plus que les groupes sont mieux connus.

Nous avons passé en revue les divers critères proposés pour caractériser l'espèce et nous arrivons à la conclusion qu'aucun n'est vraiment satisfaisant, parce que certains sont basés sur des caractères inconstants et que d'autres font intervenir un facteur personnel et subjectif, l'évaluation d'un degré de différence, pour lequel nous ne pouvons avoir aucune mesure précise. Il en résulte que si ces définitions sont valables pour l'espèce, elles le sont aussi pour des catégories que nous sommes en droit de considérer comme subspécifiques.

Devons-nous être étonnés et déçus de cette constatation? Nullement, si nous admettons, ce qui est l'avis de la plupart, que par un processus de différentiation génétique de plus en plus accusé, les populations donnent naissance aux sous-espèces et celles-ci aux espèces.

Je crains qu'un certain scepticisme naisse en vous et qu'après cet exposé vous ne vous demandiez pas si, finalement, cette notion d'espèce que nous cherchons à dégager n'est pas entièrement artificielle et subjective, si nous ne faisons pas des coupures tout à fait conventionnelles dans un monde en perpétuelle transformation. Comme tous les systématiciens et comme un grand nombre de biologistes, je suis persuadé du contraire. Je suis certain que l'espèce est l'unité systématique la plus objective. N'oublions pas, en effet, que, par le critère de l'isolement combiné à l'étude morphologique, nous pouvons, dans la très grande majorité des cas définir quelque chose de parfaitement circonscrit; ce n'est pas le cas pour les catégories supra-spécifiques; ce n'est pas le cas non plus pour les catégories subspécifiques, comme nous le verrons dans un instant.

Il y a cependant une contradiction entre le fait d'une unité systématique assez nettement définie et le fait qu'elle prend naissance par un processus à peu près continu. Comment l'expliquer? Assez difficilement, je l'avoue, et nous ne pouvons faire que des hypothèses. En voici une:

Représentons-nous l'évolution d'un groupe comme un végétal buissonnant et faisons dans ce buisson une coupe horizontale, représentant l'époque actuelle. Notre coupe tranchera des branches plus ou moins haut entre les bifurcations: ce seront les bonnes espèces; elle rencontrera aussi les bifurcations elles-mêmes ou les branches tout près de celles-ci: ce seront les espèces en voie de différentiation.

Comme nous trouvons généralement dans un groupe donné plus d'espèces nettement distinctes que d'espèces naissantes, cela signifie que les branches sont relativement longues entre les bifurcations. Cela semblerait indiquer que l'évolution ne se fait pas de façon régulièrement continue, mais qu'entre des périodes de changement rapide il en existe, de plus longues, où s'établit un certain équilibre. Ne pourrait-on pas supposer alors que, pour une raison inconnue, certains ensembles génétiques, une fois réalisés, présentent un degré de stabilité plus grand?

Catégories subspécifiques

Certaines espèces à faible aire de répartition se montrent très homogènes et on les qualifie de monotypiques. Il existe d'autre part des espèces monotypiques à grande aire de répartition, ce qui signifie qu'elles sont relativement stables ou que les individus se déplacent beaucoup, réalisant la panmixie.

Mais dans un grand nombre de cas, les espèces sont polytypiques, avec une plus ou moins grande variation, géographique ou écologique, et l'on décrit dans ce cas des sous-espèces.

Le non-systématicien (et même certains systématiciens) croient souvent, puisque l'on donne un nom latin à ces unités, qu'elles sont bien tranchées, que l'on pourra toujours, en présence d'un individu dont on ne connaît pas la provenance, connaître celle-ci d'après les caractères externes. En réalité, si la limite entre la sous-espèce et l'espèce est parfois difficile à préciser, elle l'est beaucoup plus fréquemment encore entre deux sous-espèces ou entre une sous-espèce et une simple population.

Toute espèce est formée d'un certain nombre de populations plus ou moins isolées, le plus ou moins résultant de la plus ou moins grande ségrégation géographique et de la plus ou moins grande possibilité de déplacement des individus. Si l'on étudie ces populations, on s'apercevra qu'elles sont, morphologiquement, plus ou moins distinctes.

Examinant l'ensemble des populations formant une espèce, nous verrons que les unes se ressemblent plus que les autres et que l'on peut les répartir en groupes auxquels on donne le nom de sous-espèce.

Il existe évidemment bien des cas où ces sous-espèces sont assez nettement isolées géographiquement, mais où cet isolement est suffisamment récent pour qu'elles ne puissent pas encore être considérées comme espèces.

Mais, le plus fréquemment, les diverses sous-espèces sont réunies par des formes intermédiaires; c'est-à-dire que, dans les zones de contact, existent des populations mixtes, où des croisements interviennent entre les deux formes. Suivant les cas, ces zones sont plus ou moins larges et, dans les cas extrêmes, la variation de l'espèce, au moins pour certains caractères, prend un aspect continu. C'est à ce type de variation géographique continu que Huxley a donné le nom de cline, mais n'oublions pas qu'il est relié par tous les intermédiaires possibles avec le cas des sous-espèces bien tranchées.

Faudrait-il, devant ces faits, abandonner le concept de sous-espèce et ne pas nommer celles-ci? Je ne le pense pas et pour deux raisons. La première est que c'est justement par l'étude de ces catégories subspécifiques que la systématique peut approcher des problèmes de l'évolution. C'est aussi parce que ces sous-espèces sont parfois bien différenciées morphologiquement et qu'il est logique de nommer ce que l'on peut reconnaître.

Mais l'on ne saurait trop mettre en garde les systématiciens contre la multiplicité des noms subspécifiques, cette exagération étant une tendance naturelle à ceux qui connaissent bien un groupe. Il y a là une affaire de tact. Pour les ornithologistes, on est en droit d'admettre que l'on peut nommer une sous-espèce lorsque le 75 % des individus peuvent être reconnus, morphologiquement, comme y appartenant.

Je pense que nous pouvons résumer ce que nous avons acquis de la manière suivante:

1° L'espèce est sans doute l'unité systématique la plus objective.

2° Il n'est pas possible de la définir avec toute la précision désirable, parce que la systématique est une science statique et les espèces en perpétuel devenir.

3° Le meilleur critère de l'espèce est celui qui se base sur l'isolement reproductif, mais il ne peut souvent pas être constaté réellement et doit être déduit de l'étude morphologique.

4° Les espèces varient généralement, géographiquement ou écologiquement. L'on peut ainsi distinguer des sous-espèces, mais les limites de celles-ci sont souvent arbitraires.

La systématique

J'aurais bien voulu, pour terminer, étudier un peu longuement les incidences sur la systématique des notions que nous avons tenté de dégager. Mais le temps me manque et je voudrais évoquer seulement un aspect de la question. Le systématicien ne doit jamais oublier, qu'étant donné la nature des choses, sa discipline ne peut être qu'une science de compromis. J'entends par là qu'aucun système de nomenclature ne pourra jamais rendre compte de la complexité des phénomènes naturels. Il est donc nécessaire, à mon avis, de garder des cadres systématiques aussi simples que possibles; je ne pense pas, par exemple, qu'en introduisant des catégories inférieures à la sous-espèce, on se rapproche plus de la réalité; je pense au contraire que plus le système sera compliqué, plus il sera artificiel.

Il résulte de ce compromis que le systématicien devra souvent prendre des décisions arbitraires; mais il faut qu'il comprenne que c'est une nécessité, qu'il ne doit avoir aucun scrupule scientifique à le faire.

Qu'il ne se laisse pas arrêter, comme souvent, par les difficultés, par le fait que dans certains cas il ne pourra pas déterminer un spécimen avec certitude. Loin de le décourager, ce fait devrait lui montrer que l'intérêt de la science qu'il pratique n'est pas seulement de cataloguer, mais aussi de saisir en pleine action les forces créatrices de la nature.

Nous avons dit, au début de cet exposé, que la systématique était éclairée d'un jour nouveau par les progrès de la biologie générale et en particulier par ceux de la génétique, qu'elle était devenue ce que certains nomment la nouvelle systématique. Dans quelle mesure le naturaliste sera-t-il à même de pratiquer cette nouvelle systématique?

Un travail qui serait intégralement de ce domaine consisterait en somme à étudier une seule espèce, apprendre à la connaître entièrement du point de vue de sa morphologie, de sa répartition, de son écologie, de sa variation individuelle et géographique. Ce serait tenter d'établir la constitution génétique des diverses populations et, si possible, celle des espèces voisines. Ce serait tirer de cet ensemble de recherches des précisions sur le mécanisme de l'évolution. Il est évident que de tels travaux seraient de la plus haute utilité, mais l'on se rend compte qu'ils dépassent largement l'activité d'un seul homme.

Or, la taxonomie a de nombreux travaux urgents à réaliser; une foule de groupes sont encore très mal connus; dans beaucoup d'entre eux, une fraction seulement des espèces existantes ont été décrites et, souvent, d'après un ou deux exemplaires seulement.

Dans cette immense tâche descriptive qui attend le systématicien, les notions modernes sur l'espèce et sur la génétique pourront cependant être d'une grande utilité et cela surtout dans les groupes déjà bien étudiés.

Supposons qu'un entomologiste recoive un lot de Curculionides de l'Afrique du Sud. Il y trouve plusieurs formes nouvelles, représentées par deux ou trois individus ou par un seul. Va-t-il renoncer à les décrire sous prétexte qu'il est adepte de la systématique moderne et que, pour connaître parfaitement une espèce, il est nécessaire de la connaître dans toute son aire de répartition? Certes pas, et il sera bien forcé de faire de la systématique à l'ancienne mode.

Par contre, le taxonomiste étudiant un groupe déjà mieux connu, pour lequel un matériel abondant est à sa disposition, se trouvera sans aucun doute en face du problème de la variation et, s'il veut interpréter correctement ce qu'il observe, il devra avoir des connaissances de biologie générale. Il pourra alors, dans un cadre peut-être restreint, faire de la systématique moderne, c'est-à-dire apporter sa contribution aux problèmes fondamentaux de la variation et de l'évolution.

Bref, je ne pense pas que l'ordonnance des travaux systématiques pure va se trouver profondément modifiée par les notions biologiques, mais je pense que ces dernières devront servir de base dans la discussion des cas difficiles. Et je suis surtout d'avis que le taxonomiste travaillera avec une plus grande joie et un plus grand intérêt, sachant que sa science est maintenant plus solidement basée.