

La notion d'espèce appliquée aux lépidoptères

MICHEL SAVOUREY

Avant d'aborder de plus près quelques exemples des différents problèmes liés à la détermination pratique des espèces de papillons, il me semble utile d'évoquer d'une manière générale, pour l'ensemble du monde animal, l'histoire de la notion d'"espèce", histoire qui interroge forcément tout homme que le spectacle de la nature et la merveilleuse épopée de l'univers ne laissent pas indifférent. Puis, je tenterai d'illustrer ce propos plus spécialement avec les grands jalons qui ont marqué l'histoire récente de l'entomologie, tous insectes confondus. Cela me paraît indispensable afin de garder un esprit ouvert et non dogmatique, seul garant d'une humilité qui permettra de s'améliorer sans cesse, voire de renier de vieux démons et d'accueillir avec esprit bienveillant – mais néanmoins critique – des progrès et nouveautés parfois déroutants ! Car on verra que cette histoire "naturelle" est évidemment liée à l'histoire des idées en général et que le point de vue qu'on adopte n'est pas sans lien étroit avec des options philosophiques bien précises. Cette note est évidemment plus « socio-philosophique » que vraiment scientifique, car je laisse aux spécialistes cités dans le texte et en bibliographie le soin de vous faire découvrir le fond de la question si cela vous intéresse !

► 1. LES GRANDES CONCEPTIONS DE LA BIOLOGIE

La **pensée essentialiste**, héritée de Platon et Aristote, postule l'existence d'un nombre limité de "phénomènes de base" (*eidōs*) composant l'univers aussi bien animé qu'inanimé. Les objets et les individus ne sont que des manifestations imparfaites de ces phénomènes, d'où leurs différences. Similitude et différence sont donc comme deux preuves inséparables de cette dualité : une réalité imparfaite et une essence parfaite. On retrouve cette idée dans nos religions monothéistes où l'homme est souvent interprété comme une image imparfaite de son Dieu. Le principal inconvénient de cette pensée appliquée aux êtres vivants est

évidemment qu'elle fige des catégories à tout jamais et qu'elle néglige donc totalement l'aspect temporel des choses. Il n'y a place pour aucune évolution dans un tel système du monde. La paléontologie classique est reléguée tout au plus au rang d'une aimable affabulation !

On peut néanmoins trouver là l'idée d'un nombre fini "d'espèces", qui a pu inciter logiquement au travail de leur dénombrement par les premiers grands "classificateurs" comme Linné. Il s'agissait pour eux de trouver le



Fig. 1. *Colias hyale* et *C. alfariensis*

Ces deux souffrés sont, comme on le voit, à peu près indifférenciables à vue. Par contre, leurs chenilles sont ornementées différemment et leurs biotopes diffèrent également, prairies fraîches à luzerne pour le premier, coteaux secs à hippocrepides pour le second.
Photos © David DEMERGÈS.

moyen d'ordonner le vivant en se rapprochant le mieux possible d'une sorte de "plan idéal" dont l'auteur n'était autre que Dieu lui-même ! Malgré les évolutions modernes de la philosophie et de la pensée en général, ces idées sont encore très vivaces de nos jours (cf. la résurgence des fondamentalismes religieux de toutes sortes !).

La **pensée nominaliste**, reprenant en partie ce point de vue, considère les individus comme uniques et tous différents, mais au lieu que les "classes" aient une existence idéale de facto, c'est ici l'homme qui "invente" une classification selon des critères qui lui sont propres (en se basant sur les ressemblances qu'il observe lui-même). La nature – créée ou non par un dieu – n'est donc pas ordonnée, c'est l'homme qui invente "son" ordre !

La **biologie évolutionniste** est née surtout avec la percée des thèses de Darwin et a été fortement consolidée par les découvertes génétiques de Mendel. Elle est la seule à prendre clairement en compte les dimensions spatio-temporelles de la répartition du vivant sur la planète telle que les données paléontologiques et génétiques nous permettent de l'appréhender. Elle postule une évolution permanente du monde organique dont les facteurs principaux sont :

- une production continue de variations, due à des mutations spontanées ;
- des recombinaisons multiples des caractères génétiques ;
- l'effet sélectif de l'environnement sur les individus (favorisation/défavorisation/élimination).

Pour bien comprendre l'évolution,

il faut donc distinguer clairement dans le monde du vivant trois unités fonctionnelles :

- le gène, unité de transmission héréditaire, transmis à l'individu par les "parents" ;
- l'individu, unité de sélection, dont le phénotype (aspect) exprime les interactions des gènes hérités. La sélection va opérer sur lui en fonction de son efficacité dans son milieu, donc des probabilités de transmission de son génome à sa propre descendance ;

« La biologie évolutionniste, née de la percée des thèses de Darwin, a été fortement consolidée par les découvertes génétiques de Mendel. »

– le peuplement, unité d'évolution ("pool génique"), ensemble des génomes, dont l'homogénéité permet la panmixie, donc les accouplements et la transmission héréditaire de gènes aux descendants. C'est à cette catégorie positionnée plus précisément dans le temps et l'espace qu'on associe le plus souvent aujourd'hui la notion d'"espèce" !

Par la suite, je me placerai naturellement dans cette perspective moderne qui est en accord avec toutes les observations les plus sérieuses du passé et du présent.

► 2. LES CONCEPTS DE L'ESPÈCE

S'appuyant sur les philosophies rappelées ci-dessus, on retrouve donc à peu près :

a) un concept typologique (essentialiste) de l'espèce, comprise comme "type implicite". Ces types idéaux existeraient (par volonté divine ?) en nombre prédéfini. Néanmoins, il faut se fier à l'homme pour tenter de retrouver ces types idéaux parmi la jungle des différences et des ressemblances de leurs manifestations concrètes (les individus). Malgré les difficultés insurmontables de ce paradoxe, il existe encore aujourd'hui des tenants de ce point de vue ! A noter quand même que Linné a su créer son remarquable système binomial (nom de genre + nom d'espèce) animé par ce désir religieux de retrouver l'ordre divin caché qu'il pressentait dans l'harmonie du vivant. La biologie a donc pu commencer son travail de

classification de la nature malgré cette vision originelle très étroite. C'est l'accumulation d'observations et... de questions en suspens, qui a obligé tout doucement

les scientifiques à abandonner des points de vue trop dogmatiques.

b) un concept nominaliste, illustré par Occam, pour lequel seul l'individu existe réellement, tout nom de "classe" étant une simple abstraction inventée par l'homme pour mettre un semblant d'ordre dans tout cela ! La notion d'espèce est donc une invention humaine comme les autres. À noter que ce point de vue s'applique aussi bien au vivant qu'à l'inanimé ! Certains biologistes contemporains sont encore très influencés par ces conceptions, arguant des difficultés à définir exactement l'espèce selon les concepts "biologiques" modernes.

c) un concept biologique de l'espèce, traitant de populations au programme génétique déroulé *dans le temps et l'espace* ; chaque espèce définit une population homogène par :

– sa communauté reproductrice : tous les membres d'un

sexe sont des conjoints potentiels pour tous les membres de l'autre sexe (panmixie) ;

– son unité écologique : elle est isolée génétiquement par différents mécanismes des autres espèces qui cohabitent, mais est en interaction avec elles ;

– son unité génétique, constituée d'un "pool de gènes", dont chaque individu détient seulement une partie à un moment et en un lieu donné.

Une espèce est donc un groupe de populations naturelles capables à un moment donné d'intercroisement et reproductivement isolées d'autres groupes semblables. La caractérisation des taxons spécifiques s'appuiera donc surtout sur :

– l'isolement reproductif ;

– les différences écologiques (habitat) et éthologiques (comportement) ;

– les différences morphologiques, physiologiques, biologiques.

C'est cette dernière "conception biologique de l'espèce" qui prévaut actuellement chez la grande majorité des scientifiques (Mayr, 1974 ; Jay Gould, 2006), mais elle reste soumise à de fortes pressions de remise en cause, en particulier de la part de la majorité des mouvements sectaires ou fondamentalistes. En effet, de par sa modernité, elle dérange nombre de conformismes et de traditionalismes, en particulier ceux qui ne supportent pas que l'homme soit rangé comme les autres animaux sur un arbre généalogique qui le rend cousin des singes, descendant des amibes, et sans doute appelé à devenir autre chose encore ! Ces détracteurs utilisent naturellement le fait que, comme toute théorie, elle n'explique pas tout parfaitement, car la complexité des phénomènes pris en considération laisse encore de beaux jours à la recherche... et aux progrès de la connaissance !

► 3. RAPIDE SURVOL HISTORIQUE

L'histoire de la pratique descriptive de nos prédécesseurs est donc le reflet de ces balbutiements philosophiques, mis à la sauce de la diversité sociologique individuelle et des caractères propres à chaque domaine d'étude. Ainsi, on peut noter des vitesses d'appropriation différentes des progrès scientifiques en biologie, selon que l'on est noble ou roturier, croyant ou libre penseur, mais aussi anthropologue ou entomologiste !

Pour ce qui concerne les papillons, nos premiers grands anciens se sont naturellement attachés à l'examen morphologique externe (*habitus*) pour amorcer les grandes classifications : ainsi, les ailes (*pteros*) à écailles (*lepidos*) caractérisent l'ordre des lépidoptères de Linné (*Systema naturae*, 1758, dixième édition, dans laquelle apparaît la première notation binomiale), et les antennes en massue le genre *Papilio* (c'est-à-dire la plupart de nos papillons volant de jour ou rhopalocères !). Fabricius précisa les choses en prenant en compte les couleurs et la taille des ailes, ce qui l'obligea à séparer le genre *Papilio* en plusieurs autres (41 en 1807). Latreille, très influencé par Cuvier, puis Hübner et Boisduval s'intéressa également aux premiers stades (larves et nymphes) et affina la classification en recherchant non seulement une homogénéité des groupements, mais en essayant d'expliquer leurs affinités (premières approches plus globales s'écartant d'une stricte approche typologique). Herrich-

« La conception biologique de l'espèce prévaut actuellement mais reste soumise à de fortes pressions de remise en cause. »

Fig. 2. *Araschnia levana* (la Carte géographique) Cette petite vanesse forme deux générations annuelles de couleurs si différentes que nos anciens ont longtemps cru qu'il s'agissait de deux espèces (l'a priori "typologique essentialiste").



Schäffer fut le premier à s'intéresser à un caractère un peu moins visible, la nervation (1844-1845) ainsi que Rambur (1839) puis Scudder (1889) avec les genitalia, (pièces génitales permettant l'accouplement), Gosse et Smith pour la prise en compte des différents organes internes. Les idées les plus fortes sur l'évolution, touchant directement aux problèmes d'interfécondité, hybridation, etc., ne seront abordées réellement que bien longtemps après la parution des thèses de Darwin (1858) : travaux de Schultze sur les *Euphaedra* camerounais (1920), de Pictet sur les *Erebia* (1926), Beuret sur les *Lysandra* (1956). Les critères biogénétiques (caryotypes) ne sont étudiés que récemment dans ce xx^e siècle : Federley (1938), Lorkovic (1941), de Lesse (1941-1971 : travaux sur les *Erebia*, *Lysandra*, thèse sur variation et spéciation chromosomique en 1960) ; et les critères biochimiques seulement depuis une trentaine d'années (Harris, Lewontin, Johnson, Descimon...).

Les études écologiques (Fabre, Lorentz, Hamilton...) ne sont apparues également qu'au début du xx^e siècle et n'ont pas connu d'essor comparable aux autres domaines cités ci-dessus. Il est assez notoire que peu de travaux tentent d'effectuer des synthèses complètes des différents critères (Warren présente en 1936 pour les *Erebia* un ouvrage remarquable où sont pris en compte la nervation, l'habitus, les androconies, la répartition géographique et les genitalia). Il est vrai que le critère morphologique a longtemps prévalu et mobilisé la majorité des énergies, parfois vainement, comme l'atteste la multiplication des diagnoses par de zélés déterminateurs comme Fruhstorfer, Oberthür, Bryk, Eisner, Stichel, Verity. Si leurs nombreuses observations ont certes permis d'accumuler une grande masse d'informations, il n'est pas moins vrai que la multiplication abusive des taxons, créés trop souvent à la légère, a encombré pour toujours la littérature spécialisée de nombre de pages inutiles, voire nuisibles. D'autre

« On confond souvent définition des espèces et reconnaissance visuelle des espèces. »

part le critère "genitalia" a pris momentanément une forte influence, justifiée par son statut "officiel" d'excellence décerné par des biologistes renommés comme Mayr, l'un des plus éminents tenants de la biologie évolutionniste, et plus particulièrement pour les lépidoptères par Warren, de Lesse, Boursin, Higgins...

Malgré les progrès réels décrits ci-dessus, on relève donc dans l'étude des papillons (et d'autres insectes aussi) plus que dans bien d'autres domaines, la prégnance de deux approches principales qui perdurent encore aujourd'hui fortement malgré des apparences trompeuses :

– une approche typologique, illustrée par la caricature du "collectionneur", qui s'applique d'ailleurs aussi bien au vivant qu'à l'inanimé (les timbres ou les pin's !) : il s'agit de définir une liste finie d'objets dont on tentera d'acquiescer la totalité (le malheureux en arrive à oublier la vanité évidente d'une telle entreprise !).

Toutes les dérives sont possibles, y compris la commerciale, qui consiste à définir un maximum de taxons (espèces) de préférence rares pour les vendre au prix fort, quitte à même en détruire une partie pour faire encore monter les prix ! Il y a aussi le productivisme institutionnel du chercheur en mal de publications, qui définit et commente force taxons... pour pouvoir publier un volume proportionnel de papiers dans les revues recon-



Fig. 3. *Erebia melampus* et *E. sudetica*

Ces deux érébes de montagne à peu près indiscernables d'aspect ont été longtemps confondus.

En fait, leurs genitalia diffèrent nettement, par le nombre et la disposition des dents des valves du mâle, et leurs aires de répartition semblent assez nettement disjointes (cohabitation non encore prouvée).

En haut à gauche, *E. melampus* et à droite, *E. sudetica*.

Photos © David DEMERGÈS.

Au centre en haut, valve d'*E. melampus* et au-dessous celle d'*E. sudetica*.

Aires de répartition :

////// *E. melampus*

●●●● *E. sudetica*

nues par l'establishment ! On a bien connu tout cela pour les zygènes et les apollons, et des publications très récentes sont encore l'illustration évidente de ces travers désastreux. Car il faut des polémiques parfois fastidieuses et des rectifications courageuses d'auteurs rigoureux pour remettre de l'ordre, mais de toutes manières, la littérature restera encombrée d'anomalies parfois difficiles à déceler par le non-initié, et les abus commerciaux ne peuvent que nuire globalement à l'image des entomologistes auprès de l'opinion publique, particulièrement celle de sensibilité écologiste !

Ces dérives ont de plus jeté l'opprobre sur les collections, dont l'utilité scientifique n'est pourtant plus à démontrer, et dont l'impact négatif sur les populations d'insectes est généralement très faible (si elles sont raisonnables en nombre d'individus collectés) ;

– une approche morphologique envahissante (très liée à la

précédente) axée sur les caractères externes, bien évidemment induite par la qualité esthétique indubitable de bien des insectes. Même si de nos jours la tendance "collectionniste" s'estompe heureusement chez bien des entomologistes, il n'en reste pas moins vrai que le "tropisme morphologique" du "beau" papillon présente l'inconvénient de les détourner trop facilement de l'étude des nombreux autres attributs caractéristiques des différents taxons, en particulier de tous ceux des espèces autres que l'ornementation (cf. § précédent).

Il résulte de ces travers historiques de la pratique entomologique que l'on confond souvent définition des espèces de papillons et reconnaissance visuelle des espèces. L'avatar le plus connu de cette confusion classique est la polarisation sur le seul aspect morphologique externe des ailes, confusion entretenue par un fort taux d'amateurisme dans les spécialités entomologiques, et par les différentes dérives possibles citées ci-dessus. Il suffit de penser par exemple aux deux coliaïdes jaunes *C. alfacariensis* et *C. hyale* (cf. figures) ou aux problèmes du tryptique des piérides de la moutarde *Leptidea sinapis/reali/ duponcheli* pour comprendre à quel point cette vision étroite (typologique) de l'espèce est erronée ! En effet, ces espèces sont souvent indiscernables à vue. D'autant qu'il existe au contraire des habitus complètement différents... pour la même espèce au même endroit (*Araschnia levana* mâle, femelle, *prorsa* et *levana* ; *Colias crocea* mâle, femelle, femelle f. *helice* !). En effet, les caractères visuels, lorsqu'ils existent, ne sont que l'une des nom-

breuses manifestations *possibles* de la spécificité, spécificité qui ne peut être définie correctement qu'avec la prise en compte de l'ensemble des critères possibles (cf. § 2c) (dans les exemples cités ci-dessus, par exemple, le type de biotope, les couleurs des chenilles, etc., caractères nettement plus discriminatoires que l'aspect du papillon).

► 4. POUR UN RECENTRAGE DE LA PRATIQUE ENTOMOLOGIQUE

Si l'on est d'accord avec moi sur le bien-fondé des thèses modernes de la biologie évolutionniste, il semble donc souhaitable que l'observateur entomologiste lépidoptériste, amateur ou non, quels que soient les objectifs scientifiquement fondés de ses travaux, essaie d'être bien conscient des faits suivants :

- il rencontrera des individus a priori *tous* différents sous de nombreux aspects, bien que souvent très semblables en première approximation ;
- il n'a lui-même, de par sa culture, ses propres qualités perceptives, le moment et le lieu historique de son acte d'observation, qu'une perception limitée (incomplète) des caractères des "espèces" et des valeurs de ces caractères ;
- de par les caractères propres aux lépidoptères et à l'histoire de l'entomologie, il est plus que dans tout autre domaine des sciences, entraîné vers une dérive "typologique" polarisée sur la morphologie externe ;
- il doit tenter de percevoir parmi les différences de valeurs des caractères observés celles qui sont de l'ordre individuel, spécifique, générique, etc., toute une hiérarchie très complexe à appréhender correctement ! ;
- dans le cas de la recherche de l'espèce, il doit centrer ses efforts d'observation sur les caractères discriminants des unités implicites de "populations panmictiques" telles que définies ci-dessus (§2) ;
- même s'il doit se fier principalement à l'examen approfondi de seulement quelques-uns des caractères les plus abordables par ses compétences propres, il doit savoir qu'il dispose aussi d'un grand nombre d'autres types de critères (voir ci-dessous), dont certains requièrent évidemment des compétences pointues, mais auxquels il peut s'intéresser... au minimum de manière livresque ;
- certaines de ces compétences peuvent être acquises plus aisément qu'il n'y paraît a priori : préparation de genitalia (matériel limité abordable), répartition (bibliographie), éthologie (de nombreux naturalistes peuvent s'avérer d'excellents observateurs, et pourquoi pas lui-même avec un peu d'efforts volontaires !).

► 5. TYPES DE CRITÈRES UTILISÉS POUR DÉTERMINER L'ESPÈCE

La liste n'est pas exhaustive, sans doute, mais on peut citer les familles suivantes :

- mixiologiques : interfécondité, hybridation ;
- écologiques : niches, habitats (de l'imago, mais également de la chenille), répartition géographique, biogéographie ;
- morphologiques externes (habitus) : taille, formes, cou-

Fig. 4. *Polyommatus coridon* et *P. bellargus*
Ces deux lycènes sont très différents d'aspect, le premier bleu-gris argenté, et le second d'un bleu ciel profond. Et pourtant, les genitalia mâles sont quasiment identiques (il y a d'ailleurs naturellement une hybridation pas rare entre ces deux espèces).
En haut, *L. coridon* et en bas, *L. bellargus*.
Au-dessous, genitalia des mâles presque identiques et nombre de chromosomes (spermatocytes I) très différents (45 et 88).





Fig. 5. *Alcis repandata*.

Ce géomètre, d'une grande variabilité d'ornementation, peut faire croire que l'on a affaire à plusieurs espèces.



Fig. 6. *Epirrita dilutata*, *E. christi* et *E. autumnata*.

Ces trois géomètres d'automne sont si proches d'aspect qu'il est difficile de les différencier selon ce seul critère.

leurs, ornements, mais aussi pattes, griffes, palpes, antennes, etc., aussi bien chez les imagos que pour l'œuf, la chenille et la chrysalide ;

- morphologiques internes : genitalia, organes divers ;
- physiologiques : respiration, circulation, système nerveux et organes des sens, système endocrinien, organes sexuels ;
- éthologiques (comportements) : nutrition, prédation, mimétisme, myrmécophilie, ponte, accouplement, diapauses ;
- biochimiques : pigments, exsudats, phéromones, enzymes, acides nucléiques ;
- caryologiques : chromosomes, gènes...

Mais n'oublions jamais que cette notion d'espèce est très compliquée, vu l'extrême variété de situations que nous présentent les populations naturelles. Il suffit pour s'en convaincre de lire – même dans le seul cadre évolutionniste – les contributions récentes concernant la phylogénie, les discussions continues concernant races géographiques, sous-espèces, « bad species », etc. (cf. Descimon, Guillaumin, Mazel). La science est toujours en marche et nos certitudes restent relatives à l'époque et à son degré d'avancement de la connaissance (Jay Gould, 2006).

L'amateur "éclairé" saura donc que malgré le panel limité de critères plus ou moins bien maîtrisés utilisés par lui régulièrement, il dispose aujourd'hui dans la littérature ou auprès de collègues amateurs ou spécialistes, d'une multitude d'autres informations qui peuvent l'aider considérablement à fiabiliser ses déterminations, et surtout à approfondir et enrichir sa connaissance des lépidoptères.

REMERCIEMENTS

À Robert Mazel, dont la grande compétence a permis la correction de quelques erreurs dues à mon amateurisme, à toute l'équipe de rédaction d'*oreina*, en particulier à mon vieil ami Éric Drouet qui m'a apporté des informations complémentaires. ■

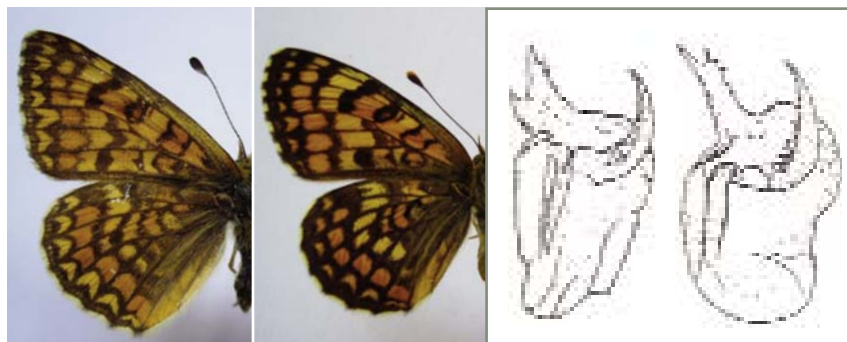


Fig. 7. *Mellicta deione* et *M. athalia*.

Deux mélitées d'aspect typique normalement différenciable à vue, mais pas toujours du fait de leur forte variabilité individuelle. La forme différente des valves génitales est considérée comme un critère spécifique. A gauche, *M. deione* et *M. athalia*. A droite, valves de *M. deione* et de *M. athalia*.

BIBLIOGRAPHIE

Théorie de l'évolution

JAY GOULD (S.), 2006. – La structure de la théorie de l'évolution. Belknap press of Harvard university press, Cambridge, Massachusetts & London, England, 2002. Version française, 2033 p., Gallimard, Paris.

JEANNEL (R.), 1942. – Genèse des faunes terrestres. PUF, Paris, 513 p, 8 pl..

MAYR (H.), 1974. – Populations, espèces, évolution. Hermann, Paris, 496 p.

Sur les lépidoptères

DESCIMON (H.) et MALLET (J.), à paraître. – Bad species. Laboratoire de systématique évolutive, Université de Provence.

GUILLAUMIN (M.) et DESCIMON (H.), 1976. – La notion d'espèce chez les lépidoptères, in Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mémoire de la Soc. zool. de Fr.*, 138 : 129-201.

MAZEL (R.), 1984. – Trophisme, hybridation et spéciation chez *Eurodryas aurinia* Rott. Thèse d'État, Académie de Montpellier, 335 p.

MAZEL (R.), 1995. – La spéciation, origine et séparation des espèces. Supplément au tome 4 de *R.A.R.E.*, 45 p.

481, avenue Samuel-Pasquier
73300 Saint-Jean-de-Maurienne
savourey73@orange.fr