

Les concepts d'espèce et de genre dans l'œuvre d'Henri TINTANT

Didier MARCHAND *

Résumé

Dès le début de sa carrière scientifique, H. TINTANT a accordé une importance fondamentale au concept d'espèce. À la suite des auteurs anglo-saxons des années 40-50, il a « milité » pour une approche résolument biologique de l'espèce en paléontologie. Dès 1952, il écrit le chapitre sur « Les principes de la systématique » dans le *Traité de Paléontologie* de Piveteau, chapitre dans lequel se trouvent déjà toutes ses idées sur l'espèce. Déjà, il insiste sur l'importance de la variabilité intraspécifique dont l'étude ne peut se faire qu'à partir d'échantillons abondants, bien repérés stratigraphiquement et nécessitant l'utilisation de méthodes statistiques. Dans ses 14 publications spécialement consacrées à l'espèce et/ou au genre, il étoffera sa conception biologique en y ajoutant de nouvelles données. C'est ainsi qu'il sera 1) le co-(re)découvreur du dimorphisme sexuel chez les ammonites, 2) qu'il ne décrira pas d'espèces (sauf rares exceptions) sans une étude de la variabilité intra-spécifique ce qui l'amènera 3) à mettre l'accent sur le polymorphisme intra-spécifique non sexuel si fréquent chez les ammonites (notion de morphotype).

Cette façon d'aborder l'espèce paléontologique aura deux conséquences majeures : 1) une simplification de la nomenclature par disparition de nombreux noms d'espèces typologiques, et 2) un renforcement de sa conviction que le gradualisme phylétique - au moins chez les ammonites et les nautilus - permet la diversification des espèces et même l'apparition de catégories taxinomiques supérieures. C'est en partie pour cela qu'il aura toujours une forte réticence vis à vis du cladisme qui n'intègre pas ou peu la variabilité intraspécifique alors que sa réticence vis à vis des équilibres ponctuels s'atténuera beaucoup à la fin de sa carrière scientifique.

On peut considérer que les apports majeurs de H. TINTANT à la paléontologie sont au nombre de quatre : 1) une conception résolument biologique de l'espèce, 2) une volonté de quantifier statistiquement la variabilité intraspécifique, 3) un « combat » pour une collaboration très étroite avec les biologistes et les zoologistes et 4) des apports épistémologiques majeurs en particulier sur les notions de temps, d'irréversibilité en évolution et de contingence.

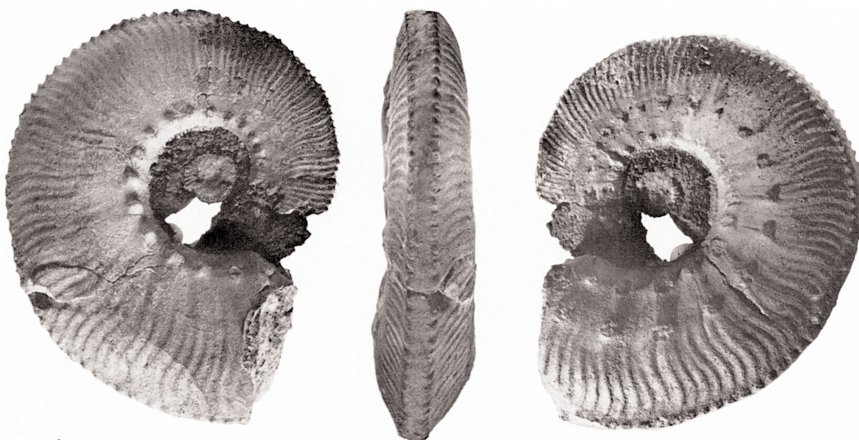
Mots clés : Espèce, Genre, Variabilité, Ammonites, Polymorphisme.

* Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, UMR/CNRS 5561 « Biogéosciences » Dijon, 6 Boulevard Gabriel, F. 21100 DIJON - Didier.Marchand@u-bourgogne.fr

Dans ses toutes premières publications, consacrées à la biostratigraphie du Callovien-Oxfordien, H. TINTANT utilise les noms d'espèce et de genre comme ses prédécesseurs, à savoir comme des outils chronostratigraphiques.

Mais dès 1949, il intervient sur la notion d'espèce lors d'un Congrès International de Philosophie des Sciences à Paris. Dans cette courte intervention, remaniée et publiée en

1951, il défend déjà l'idée que les espèces paléontologiques, tout comme les espèces actuelles, ont leur propre variabilité morphologique. Cela implique qu'une espèce fossile est un échantillon statistique qui renferme des variants individuels, tous reconnaissables les uns des autres, mais dont les extrêmes sont reliés par tous les intermédiaires. Il considère déjà que l'holotype d'une espèce ne doit être qu'une porte étiquette puisqu'il n'est lui-même qu'un individu au sein d'une espèce elle-même variable. Dès le début de sa carrière scientifique, il est donc clairement un « lumpier », un réunisseur, puisqu'il va même jusqu'à écrire que le plus souvent, chez les ammonites, on a « présence d'une seule espèce par genre, dans un gisement et à un niveau donné ».



Kosmoceras anomal

Kosmoceras aff. jason (Rein.), forme anormale, dont la face gauche montre de forts tubercules latéraux et correspond à *K. baylei*, tandis que la face droite en est dépourvue et ressemble à *K. jason*.

La face ventrale est normale et montre qu'il ne s'agit pas d'un exemplaire traumatique. Cet individu suggère que *K. baylei* ; *K. Gullielmii*, *K. jason* et *K. complanatum* ne représentent en réalité que quatre morphotypes d'une unique espèce biologique polymorphe : *Kosmoceras jason*.



Nautilé à cornes

Un nouveau nautilé décrit par H. TINTANT : *Paracenoceras spinatum* nov. sp. Holotype. Oxfordien moyen, sommet de la zone à Transversarium. Côte d'Alun, Chaumont (Haute-Marne).

1 : vue orale – 2 : vue ventrale.

En 1952, paraît son chapitre « Principes de la Systématique » dans le tome 1 du *Traité de Paléontologie* de Piveteau. Dans ce texte, où l'influence d'auteurs anglo-saxons comme Dobzansky, Huxley, Mayr et surtout Simpson est évidente, H. TINTANT va préciser et systématiser la notion d'espèce qu'il appliquera tout au long de sa carrière sans - presque - faillir. Pour lui, l'espèce est « l'unité fondamentale de la classification » et de fait, « la catégorie la plus importante du monde vivant ». De plus, seule l'étude de la « variabilité intraspécifique » permet de lutter contre la « conception trop étroitement morphologique » de l'espèce. Cela l'amènera à regrouper par la suite de très nombreuses espèces typologiques au sein d'une même espèce morphologiquement variable.

Mais surtout, il va prôner une forte collaboration entre biologistes, généticiens et systématiciens pour mieux résoudre le problème de l'espèce paléontologique puisque « paléozoologie et néozoologie forment deux branches d'une même science » qui doivent « chercher à aligner leurs méthodes ». Et il est l'un des premiers paléontologues à écrire que « toute description d'une nouvelle espèce devra porter sur un nombre d'exemplaires suffisant » ce qui implique « l'emploi de méthodes statistiques » afin de rationaliser, de modéliser « la variabilité intraspécifique qui se traduit toujours par une courbe de Gauss ». Si H. TINTANT utilisera toujours les méthodes statistiques, il les appliquera de plus en plus avec recul, surtout quand il développera la notion de polymorphisme sexuel et/ou intraspécifique. Il s'oppose donc très clairement aux « split-

ters » dont SIMPSON (1945) disait : s'ils peuvent distinguer deux animaux, ils les placent dans deux genres différents, sinon ils les placent dans deux espèces.

En 1963, il soutient sa thèse intitulée « Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative ». Le titre même de ce travail est riche d'informations. En effet, c'est probablement la première fois qu'une thèse d'état sur les ammonites est consacrée à une seule famille (subdivisée ici en deux sous-familles) qui évolue sur une durée relativement courte (quatre zones d'ammonites, soit environ 4 Ma) et sur l'ensemble de l'Europe occidentale, même si ce sont surtout les populations françaises, anglaises et allemandes qui ont été analysées. Toutes les espèces sont analysées comme des paléopopulations ayant leur propre variabilité intraspécifique. Mais dès cette époque, il met l'accent à juste titre sur la difficulté d'avoir un échantillon abondant provenant d'un niveau isochrone, c'est à dire une vraie paléopopulation.

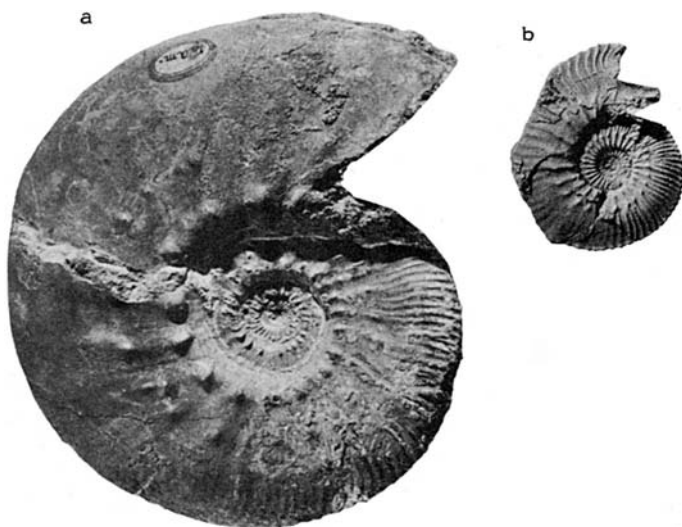
Cette façon d'aborder l'étude des Kosmocératidés entraînera 1) la prise en compte systématique des changements de la morphologie au cours de l'ontogenèse, 2) l'importance donnée à la discontinuité morphologique et non plus seulement à la simple différence morphologique, 3) une relation au temps différente dans la mesure où chaque espèce, à un niveau donné, est acceptée comme composée d'individus à morphologie ancienne (fréquente dans le niveau sous-jacent) et d'individus à morphologie 'progressiste' (fréquente dans le niveau sus-jacent), et enfin 4) la mise en évidence du couple microconque / macroconque dans lequel il voit un couple mâle / femelle, comme l'ont proposé à la même époque, mais indépendamment les uns des autres (TINTANT, communication orale ; MAKOWSKI, 1962 ; CALLOMON, 1963). L'ensemble de ces 4 approches a bien sûr entraîné une simplification notable de la nomenclature. Et le schéma évolutif qu'il propose dans sa thèse (p. 435) reflète cette façon d'appréhender l'espèce fossile dans la mesure où il met 1) en parallèle les genres micro- et macroconques et 2) des limites obliques entre espèces successives traduisant ainsi la dérive morphologique de ces espèces au cours du temps (gradualisme). Mais il conserve la notion de cladogenèse lorsque les discontinuités morpholo-

giques sont statistiquement trop importantes entre deux espèces contemporaines ou successives.

L'analyse de la sous-famille des Kosmocératinés l'obligera à postuler l'existence d'un polymorphisme intraspécifique d'origine non sexuelle, différent donc du couple microconque / macroconque. En effet, bien que regroupant au sein de deux sous-genres distincts les formes à une rangée de tubercules latéraux (s.g. *Zugokosmoceras*) ou à deux rangées (s.g. *Kosmoceras*), ces sous-genres ayant leurs propres microconques (s.g. *Gulielmiceras* et s.g. *Spinikosmoceras*). Mais comme ces quatre sous-genres, dont les adultes sont aisément reconnaissables, évoluent de façon parallèle dans les mêmes régions géographiques il écrira, p. 461 de sa thèse, que ces quatre sous-genres ne sont probablement « que l'expression d'un polymorphisme intraspécifique ». Remarque étonnement prémonitoire puisque quelques années plus tard, un étudiant qui effectuait un levé cartographique sur la carte de Tournus (à 1/50 000^e), trouvait dans le Callovien moyen de Corlay (Saône-et-Loire), un exemplaire qui, sur le côté gauche était un *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* et sur le côté droit un *K. (Zugokosmoceras)* *jason* (TINTANT, 1966). Ces deux 'espèces', toujours trouvées ensemble dans la sous-zone à Jason étaient ici, exceptionnellement, regroupées sur le même individu ! Somptueuse démonstration des bienfaits de l'approche biologique de l'espèce. Ce qui lui permettra d'écrire en 1969 : « l'évolution des Kosmocératinés se résume à celle d'une seule chrono-espèce polymorphe, représentée par quatre formes disjointes ».

Quand il aborde l'espèce et le temps, avec une approche résolument gradualiste - ce que l'étude des ammonites encourage très fortement - il reconnaît que le plus souvent une lignée se résume au glissement progressif d'une morphologie moyenne à une autre. Il préconise alors d'employer le concept de sous-espèce chronologique avec comme exemple : *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* *dorsetensis*. Et à cette occasion, très objectivement, il reconnaît que les « splitters », en cherchant les subtilités morphologiques, avaient fait progresser de façon opérationnelle la biostratigraphie. Mais dans la suite de ses travaux, il n'utilisera jamais cette façon de faire.

Enfin dans sa thèse, il a réabordé le



Un exemple de dimorphisme vraisemblablement sexuel chez les ammonites :
a : *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* Tint. Callovien moyen, Mamers (Sarthe).

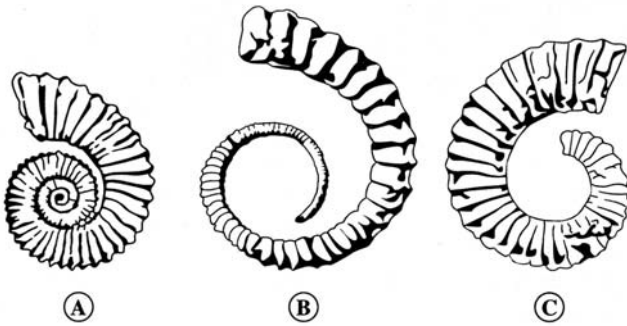
Forme macroconque à ouverture simple et ornementation affaiblie sur la loge d'habitation.

b : *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *gulielmii* (Sow.). Callovien moyen, Peterborough (North.). Forme microconque à ouverture munie d'apophyses latérales et ornementation en tout point identique à celle des tours internes de la forme précédente.

concept de genre mais montré, par rapport à son texte de 1952, une forte continuité de pensée. Il souligne bien sûr la différence fondamentale qui sépare le genre polyphylétique du genre monophylétique mais rappelle que si « genres et sous-genres phylétiques sont des unités plus naturelles que les grades, ils n'en sont pas moins arbitraires ». Et il pense que l'étendue à donner aux genres et aux sous-genres est « essentiellement une matière d'opinion personnelle ». Le concept de genre, à l'évidence, l'intéresse beaucoup moins que celui de l'espèce.

Entre 1965 et 1980, H. TINTANT va publier 8 articles sur la notion d'espèce en paléontologie dans des revues variées avec très clairement l'objectif de faire connaître l'approche populationnelle - et donc statistique - de l'espèce paléontologique en prenant comme modèle l'espèce actuelle. Dans ces articles, qu'il signe toujours seul, il va « militer » inlassablement pour faire reconnaître une approche biologique et populationnelle de l'espèce qui reste encore aujourd'hui indispensable.

Mais à partir de 1976, dans ses articles consacrés à l'espèce, il va régulièrement développer deux thèmes importants : le concept de polymorphisme intraspécifique d'origine non sexuelle (à partir d'exemples pris chez les ammonites) et le concept d'itération c'est à dire de convergences hétérochrones (à partir d'exemples pris chez les nautilus). Ainsi, dans son article de 1976 sur « le polymorphisme intraspécifique en paléontologie », puis dans celui de 1980 sur « la problématique de l'espèce en paléozoologie », il insiste sur la fréquence du polymorphisme dans le monde animal avant d'en donner la définition suivante : « une espèce est dite polymorphe lorsqu'elle montre l'existence de plusieurs formes distinctes, au sein d'une même population interféconde ». Par la suite, H. TINTANT utilisera les termes de 'morphes' ou de 'morphotypes' pour désigner ces 'formes distinctes'. Lorsqu'il décrit la population de *Dactyliocératinés* (*Dactylioceras acanthum* d'Orb.) récoltée à la base du Toarcien des environs de Sombornon (zone à *Tenuicostatum*, horizon à *Clevelandicum*), il insiste sur la coexistence, au sein de cette population isochrone, de deux groupes (ran-



- Convergence itérative du déroulement et de l'ornementation de la coquille dans divers groupes d'Ammonites : A - *Choristoce-
ras* (Ceratitina, Trias sup.); *Spiroceras* (Ammonitina, Jurassique moy.);
Crioceras (Lytocerotina, Crétacé inf.) (d'après Tintant).

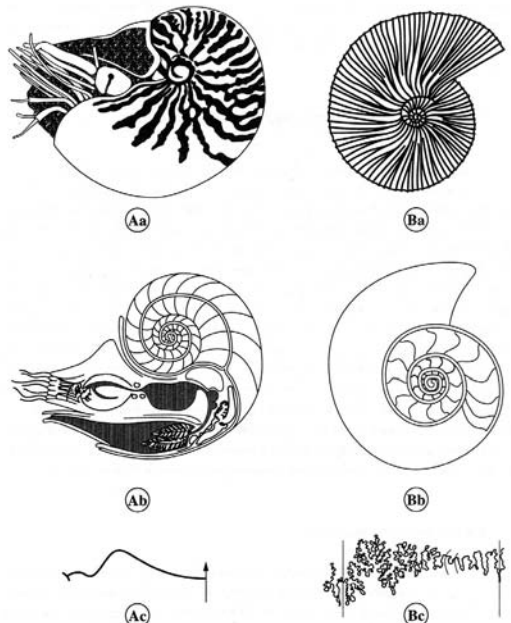
In "Questions sur la théorie de l'évolution", Éd. Puf.

gés classiquement dans les genres *Orthodactylites* et *Nodicoeloceras*) qui ont, l'un et l'autre, une ontogenèse originale. En effet, si leurs adultes se ressemblent, ils ont des tours internes très différents par leur épaisseur et, corrélativement, par leur ornementation : les tours minces sont à côtes fines et nombreuses alors que les tours épais sont à côtes fortes nettement moins nombreuses. Et bien que les individus extrêmes soient très différents, il constate que tous les intermédiaires morphologiques existent entre eux. En cela il s'oppose fortement à Maubeuge qui, en 1957, avait utilisé 26 noms d'espèces pour rendre compte de cette énorme variabilité. De plus, comme ces deux groupes de Dactylioceratidés existent aussi dans le Yorkshire dans 3 niveaux sur 4 (HOWARTH, 1973), H. TINTANT considère que l'option la plus simple est de les interpréter comme des morphes intraspécifiques pérennes. Il lui semble donc, comme il l'écrivait déjà en 1966 à propos de l'évolution parallèle des 4 sous-genres de Kosmocerotinae, que le polymorphisme intraspécifique est une explication plus simple que celle qui consiste à postuler des évolutions parallèles. Ce polymorphisme est bien sûr différent du polytypisme qui s'applique à des populations géographiquement isolées et présentant de ce fait des morphologies locales, originales et donc reconnaissables.

En 1983, dans sa conférence d'ouverture du colloque « Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution Biologique », H. TINTANT va réinsister sur l'importance de l'itération chez certains groupes fossiles avec les conséquences qui en découlent vis à vis des notions d'espèce et de genre, mais aussi quant à l'impact de ce concept sur sa vision évolutive des Nautilus en particulier. Ainsi il rappelle que pour KUMMEL (1956) la famille des Cymatoceratidae regroupe l'ensemble des nautilus qui ont des côtes transversales accusées par un renforcement des stries d'accroissement. A l'opposé, dans la mesure où il y a dans de nombreux niveaux coexistence de formes lisses et de formes costulées, par ailleurs identiques pour tous les autres caractères, il postule que les formes costulées doivent dériver de façon itérative des formes lisses contemporaines. À cet exemple, il en ajoute deux autres en 1984. Le premier cas est celui du genre *Anglonautilus* qui regroupe des formes ornées de plis transversaux sur la région ventrale alors que pour lui, ces formes s'enracinent de façon itérative au sein de formes contemporaines similaires, sans plis transversaux. Le deuxième cas est celui des nautilus à cloisons fortement plissées qui

dérivent de formes hétérochrones puisque le genre *Pseudaganides* s'enracine au sein des *Cenoceras* au Jurassique inférieur et le genre *Hercoglossa* au sein des *Cimonia* à l'extrême sommet du Crétacé, voire l'extrême base de l'Eocène. Chose intéressante à noter : dans chacun de ces deux genres apparaissent aussi des formes costulées, probablement là encore par itération. Cela dit, il est clair que chez des formes comme les Nautilidés, où les caractères morphologiques sont peu nombreux, la redondance des caractères est presque obligatoire ce qui implique de prendre en compte le concept d'itération.

Toujours dans cette même note de 1984, H. TINTANT résume encore sa conception du genre qui a très peu évolué depuis son article de 1952. Pour lui, les genres morphologiques basés sur des critères de similitude et les genres basés sur des critères de parenté sont « plus complémentaires qu'opposés ». Et comme pour l'espèce, il est en opposition avec les chercheurs qui tendent à multiplier le nombre des genres, les passionnés du genre monospécifique et ceux qui utilisent ce qu'il appelle les genres « infraspécifiques » car créés pour des variants intraspécifiques (ce



Deux types de Céphalopodes à coquille externe enroulée :
A - *Nautilus macromphalus*, actuel : Aa - morphologie externe ; Ab -
coupe sagittale, montrant les parties molles et les cloisons traversées
par le siphon ; Ac - ligne de suture. B - *Macrocephalites compressus*,
Ammonite du Jurassique moyen : Ba - morphologie externe ; Bb - coupe
sagittale ; Bc - ligne de suture.

In "Questions sur la théorie de l'évolution", Éd. Puf.

cas est fréquent chez les foraminifères) ou les genres fagot dans lesquels sont réunis des genres itératifs, qui ont en commun des caractères itératifs, des genres « écologiques » où les homéomorphies résultent de contraintes imposées par le milieu, voire des genres grades (paraphylétiques ou intraspécifiques, comme c'est le cas chez les *Cardiocerata*, ammonites de l'Oxfordien). En ce qui concerne le genre phylogénétique, il admet qu'il faille « que toutes les espèces de ce taxon descendent d'une seule et même espèce ». Il admet aussi que le genre phylogénétique « présente un caractère *naturel* qui s'oppose au caractère artificiel du genre morphologique ». Mais il reste en retrait par rapport aux conceptions d'Henning en prônant volontiers des arrangements avec la méthode cladistique. Il en est ainsi des genres anagénétiques qui permettent de séparer des groupements d'espèces qui se suivent sans interruptions majeures au cours du temps ou de sa proposition d'utiliser de nombreux noms de genres lorsque les spéciations sont elles-mêmes fréquentes.

Sa dernière publication (en solitaire) sur l'espèce est intitulée « L'évolution du concept de l'espèce en biologie : structure ou relation » et date de 1986. Dans cet article, il rappelle les faits qu'il considère à juste titre comme incontournables lorsque l'on aborde le problème de l'espèce. Puis il prolonge à la fin de cet écrit ce qu'il disait à partir de 1983 à propos des équilibres ponctués, à savoir que cette théorie impose des espèces morphologiquement stables donnant de temps à autre, à partir de populations fondatrices, des entités nouvelles ayant rang d'espèce. Il est clair qu'il est difficile pour H. TINTANT d'accepter l'idée que la variabilité intraspécifique n'a pas un rôle important dans le phénomène évolutif alors que la population a une « souplesse adaptative inépuisable ». Cela l'amène à écrire la phrase suivante : « ainsi l'espèce doit-elle être définie, non pas comme une structure, mais comme un système de relations, formant un ensemble objectif, réel, mais ouvert et donc susceptible d'évolution et de progression ». Mais en réalité, la définition de l'espèce qu'il préférerait, et qu'il ne donna que dans ses cours, était la suivante : « L'espèce, c'est l'ensemble des individus qui se reconnaissent comme appartenant à la même espèce ».

Bibliographie

- CALLOMON, J.H. 1963. Sexual dimorphism in jurassic Ammonites. *Trans. Leicester Litt. Phil. Soc.* 57: 21-56.
- HOWARTH, M.K. 1973. The stratigraphy and ammonite fauna of the Upper Liassic gray shales of the Yorkshire coast. *Bull. British Mus. (Nat.Hist.) Geol.* 24, 4: 237-277.
- KUMMEL 1956. Post-Triassic Nautiloid genera. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard* 114, 7: 324-494.
- MAÛBEUGE 1957. Les Ammonites de la zone à *Dactyloceras semicelatum-tenuicostatum* dans l'Est de la France et plus spécialement dans le Grand-Duché de Luxembourg. *Arch. Sect. Sc. Inst. Grand-Duché Luxembourg, N.S.* 24: 189-226.
- MAKOWSKI, H. 1962. Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Paleont. Polonica. Varsovie* 12, 92p.
- SIMPSON, G.G. 1945. Neotypes. *Amer. Journ. Sci.* vol. 243.
- TINTANT, H. 1951. Observations de M. H. TINTANT sur la notion d'espèce. XXI^e Congrès International de Philosophie des Sciences : 95-98. Hermann et Cie Editeurs. France.
- TINTANT, H. 1952. Principes de la systématique. In J. PIVETEAU. *Traité de Paléontologie* (Masson ed. Paris) 1: 41-64.
- TINTANT, H. 1963. Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. Public. Univ. Dijon, vol. XXIX, 500p, 52 pl.
- TINTANT, H. 1965. La notion d'espèce en paléontologie. Mise à jour scientifique, Gauthier-Villars ed. 1: 273-294.
- TINTANT, H. 1966. Principes et méthodes d'une paléontologie moderne. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 7: 9-19.
- TINTANT, H. 1969. L'espèce et le temps. Point de vue du paléontologiste. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 94, 4: 559-576.
- TINTANT, H. 1969. Les « Nautilus à côtes » du Jurassique. *Annales de Paléontologie des Invertébrés, LV*, 1: 53-96.
- TINTANT, H. 1972. La conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie. *Mém. B.R.G.M.* 77: 77-87.
- TINTANT, H. 1974. Essai sur les méthodes de la paléontologie. La position systématique des Ammonoidés. Méthode comparée des Sciences. Colloque de Dijon. *Revue des questions scientifiques* 147: 74-84.
- TINTANT, H. 1976. Le polymorphisme intraspécifique en Paléontologie (exemples pris chez les Ammonites). *Haliotis* 6 : 49-69.
- TINTANT, H. 1980. Problématique de l'espèce en Paléozoologie. In Bocquet C. et al., édité. T. III. Les problèmes de l'espèce dans le monde animal. *Mémoires de la Société Zoologique de France* 40: 321-372.
- TINTANT, H. 1983. Cent ans après Darwin, continuité ou discontinuité dans l'Evolution: 25-37. Colloque International du CNRS, n°330, Modalités, rythmes et mécanismes de l'Evolution biologique.
- TINTANT, H. 1984. L'évolution du concept de genre : de la similitude à la parenté. *Bull. Soc. Géol. France* 7, XXVI, 4: 573-582.
- TINTANT, H. 1986. L'évolution du concept d'espèce en biologie. Structure ou relation? Le même et l'autre. Recherche sur l'individualité dans les Sciences de la Vie. CNRS : 186-213.