

L'espèce incertaine et les taxons flous

Auteurs : Alex Baumel^{1*} & Didier Aurelle²

¹Aix Marseille Univ, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE, Marseille, France

²Aix Marseille Univ, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, Marseille, France

* alex.baumel@imbe.fr

Résumé

La question de la « bonne » définition de l'espèce, qui unit les biologistes, les naturalistes et les personnes impliquées dans l'usage ou la conservation de la biodiversité, est constamment réactualisée par les progrès des connaissances sur l'évolution et la spéciation. Cette question est loin d'être résolue parce que la spéciation est à l'œuvre dans la biodiversité actuelle et que les taxons de rang spécifique ne sont donc pas des espèces certaines mais plutôt des hypothèses d'espèces qui restent souvent à tester. Darwin soulignait l'importance des « espèces douteuses » pour son argumentation sur la variation. Nous illustrons cette propriété du vivant à résister à la classification par l'exemple des taxons flous qui peuvent être résumés en deux grands types, le syngaméon et les espèces naissantes. La variété des cas d'études rapportant des flux de gènes entre espèces, parfois entre genres, le rôle écologique de ceux-ci, soulignent que l'espèce incertaine constitue un aspect majeur des problématiques de la biodiversité.

Abstract

The question of the " good " definition of species, which unites biologists, naturalists and all those involved in the use or conservation of biodiversity, is constantly being updated by advances in knowledge of evolution and speciation. This question is far from being resolved because speciation is ongoing in current biodiversity, and taxa of specific rank are therefore not definite species, but rather hypotheses which often remain to be tested. Darwin emphasized the importance of "doubtful species" for his argument on variation. We illustrate this property of living organisms to resist classification with the example of fuzzy taxa, which can be summarized in two main types: syngameon and incipient species. The variety of case-studies reporting gene flow between species, sometimes between genera, and its ecological role, underline the fact that the uncertain species is a major aspect of biodiversity issues.

Introduction

L'étude de la biodiversité et sa préservation dépendent de notre capacité à identifier et inventorier cette diversité, et notamment les espèces. Mais que sont les espèces ? Avons-nous une définition de l'espèce, claire et universelle commune aux sciences du vivant ? Cela semble crucial pour une connaissance générale des phénomènes de spéciation, d'évolution, pour une systématique universelle du vivant et une approche globale des communautés d'êtres vivants et de leur interdépendance. Comment protéger une espèce sans être capable de l'identifier de manière certaine quelque soit la zone d'étude ? Comment étudier la distribution de la diversité biologique, à grande échelle, sans être certains que les taxons sont les unités d'un même référentiel sur l'aire d'étude ? Les interactions biotiques sont au centre de l'écologie et des processus essentiels la persistance de la biodiversité. Les écologues décrivent ces interactions par des réseaux constitués d'espèces, ils en font alors les entités élémentaires des écosystèmes, au même titre que les atomes et leur interactions en chimie. Et pourtant, Darwin (1876) et d'autres auteurs après lui ont clairement expliqué toute la difficulté à proposer une définition qui soit universelle et applicable en toutes circonstances (voir la synthèse exhaustive à ce sujet dans L'herminier et Solignac, 2005 ; ou celle plus concise de Mallet, 2007). Les individus d'une même espèce biologique se ressemblent sur un certain nombre d'aspects biologiques et écologiques, et, étant interféconds, ont des descendants qui ressemblent à leurs parents. Ces propriétés - ressemblance et interfécondité - donnent lieu à un certain degré de reproductibilité dans l'identification des organismes ; et cette reproductibilité de l'identification est justement une condition nécessaire à tout inventaire des organismes vivants. C'est la fondation même de la connaissance de la biodiversité. Cependant, à moins d'être créationniste, cette organisation du vivant en espèces biologiques est le résultat de l'évolution biologique, un processus de changement constant au sein des espèces. L'isolement reproducteur des futures espèces, aspect décisif de la spéciation est d'ailleurs décrit et étudié comme une variable continue (Stankowski et Ravinet, 2021), notion déjà présente dans le raisonnement de Darwin (1876). De ce fait, la délimitation des espèces et l'attribution du rang d'espèce à un taxon est un exercice difficile qui nécessite toute une démarche scientifique (Wiens, 2007), si bien que la désignation des taxons par les naturalistes progresse plus vite que leur délimitation. La conséquence en est que, même parées des atours de l'objet scientifique (nomenclature, catalogues, classification et phylogénétiques éventuelles), toutes les espèces ne sont pas des unités équivalentes résultant d'une même évaluation objective et reproductible. Tout en étant est un élément du jargon dans le domaine de la biodiversité, le mot

« espèce » peut recouvrir des réalités empiriques différentes selon les champs de recherche, les méthodologies employées, voire les taxons considérés (Figure 1).

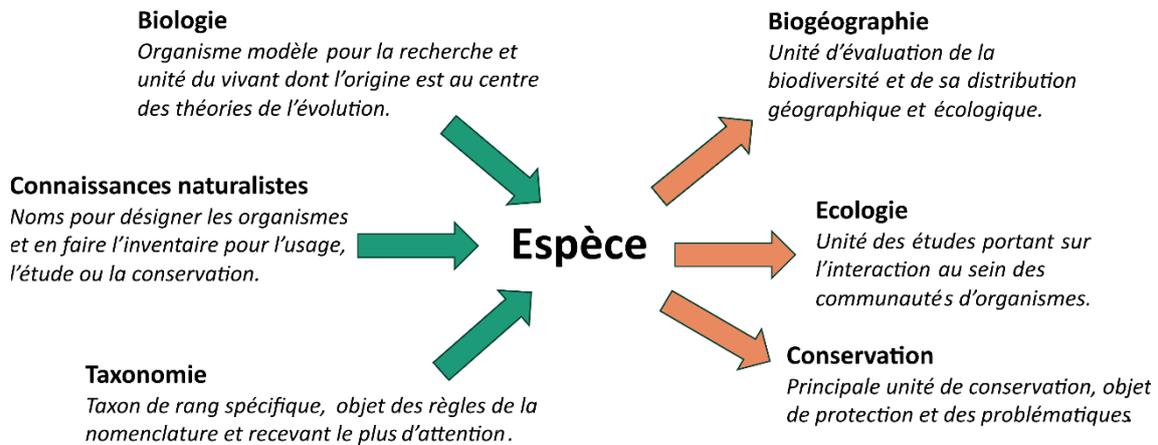


Figure 1 : l'espèce au carrefour de l'investigation de la biodiversité, un même mot pour des usages et des concepts proches mais parfois divergents.

En fait, la plupart des espèces, *sensu lato*, sont des taxons de rang spécifique, parfois décrits à partir d'un seul spécimen, et sont en fait, pour les biologistes, des hypothèses à tester (Ravigné et al., 2016). La « biosystématique » (Camp, 1951 ; Blondel, 1995) et maintenant la « taxonomie intégrative » (Padial et al., 2010), interrogent ces hypothèses et visent à établir une concordance entre des populations, des taxons et des critères pour les identifier. Cette démarche scientifique (les taxons sont des hypothèses), qui est très ambitieuse compte tenu de la complexité du vivant, se fait dans un cadre conceptuel riche et riche de débats. En terme de taxonomie, rien n'est définitivement fixé comme nous le montrerons d'abord avec les pérégrinations conceptuelles récentes sur la définition de l'espèce, toujours débattue dans une partie de la littérature scientifique, puis avec les taxons aux contours flous, ces espèces « douteuses » (Darwin, 1876).

L'espèce incertaine

Est-il possible de donner à l'espèce une définition précise, non arbitraire et universelle ? En réponse, le concept biologique de l'espèce (Mayr, 1942 ; Mayr, 1996) fait généralement consensus. Les espèces sont définies comme des systèmes de gènes coadaptés, hautement intégrés, qui fonctionnent mal ou pas du tout quand ils sont mélangés, provoquant par exemple des anomalies méiotiques, de la gamétogénèse irrégulière, un avortement des embryons ou une stérilité hybride. Du fait de cette réduction de valeur sélective des hybrides, la sélection naturelle favoriserait

l'apparition de barrière à la reproduction et finalement un isolement reproducteur total. Deux « bonnes » espèces ne peuvent pas avoir de descendance fertile. Le principe d'isolement reproductif, ou son contraire, l'interfécondité, est donc le critère décisif pour délimiter les espèces. Offrant la possibilité d'hypothèses à tester, concernant l'isolement reproducteur, selon soit une démarche expérimentale, soit une inférence fondée sur l'étude du polymorphisme, notamment de l'ADN, le concept biologique de l'espèce a eu un rôle fédérateur, rapprochant biologistes, généticiens et systématiciens, prolongeant ainsi les effets bénéfiques de la théorie synthétique de l'évolution dont il est issu. Cependant, depuis Darwin, l'idée de « lignée » (« line of descent ») est importante pour comprendre les espèces du point de vue évolutif (De Queiroz, 2011). La rencontre de la systématique et de la génétique a révélé que les lignées ont une continuité généalogique qui franchit les limites taxonomiques (Avisé, 2000). Ce progrès des connaissances a, peu à peu, amené à comprendre la spéciation comme un continuum de divergence allant graduellement d'une lignée formant une seule espèce à des lignées complètement isolées formant alors des espèces différentes (Roux et al., 2016). Entre ces deux états, l'isolement reproducteur incomplet des lignées offre la possibilité d'une recombinaison de leur diversité génétique, d'échanges de gènes, un phénomène appelé introgression génétique dont l'universalité n'est plus contestée (Edelman et Mallet, 2021). Le mélange génétique de deux lignées de populations différenciées fait appel à des croisements entre génotypes « hybrides » de première génération et des génotypes des populations parentales (croisement en retour ou « backcrosses »). La conséquence est un mélange de la diversité des populations en contact qui aboutit à l'entrée des allèles d'une population dans une autre, d'où le terme d'introgression génétique. Le problème pour la systématique est que l'introgression ne respecte pas toujours les limites taxonomiques. L'introgression entre populations de taxons différents pourraient même être un processus majeur de l'évolution car l'échange d'allèles entre espèces peut contribuer aux processus d'adaptation (Aguillon et al., 2022). Le rôle de l'introgression est également démontré en génétique humaine (Heyer, 2022). Actuellement de nombreuses recherches visent à comprendre les déterminismes biologiques de l'introgression génétique (Nieto Feliner et al., 2023 ; Monnet et al., 2023). La spéciation est donc un *continuum* (Stankowski et Ravinet, 2021) qui peut être très long, voir trop long pour être étudié du début à la fin, et dont nous sommes parfois les observateurs d'un état intermédiaire entre populations et espèces. D'autre part le processus de divergence lors de la spéciation peut être interrompu par des remises en contact secondaires. D'où l'émergence de la notion de « zone grise » de la spéciation, cette période durant laquelle les populations en cours de divergence et d'isolement peuvent

encore échanger des gènes (Figure 2 ; De Queiroz, 2007 ; Roux et al., 2016 ; Huang, 2020).

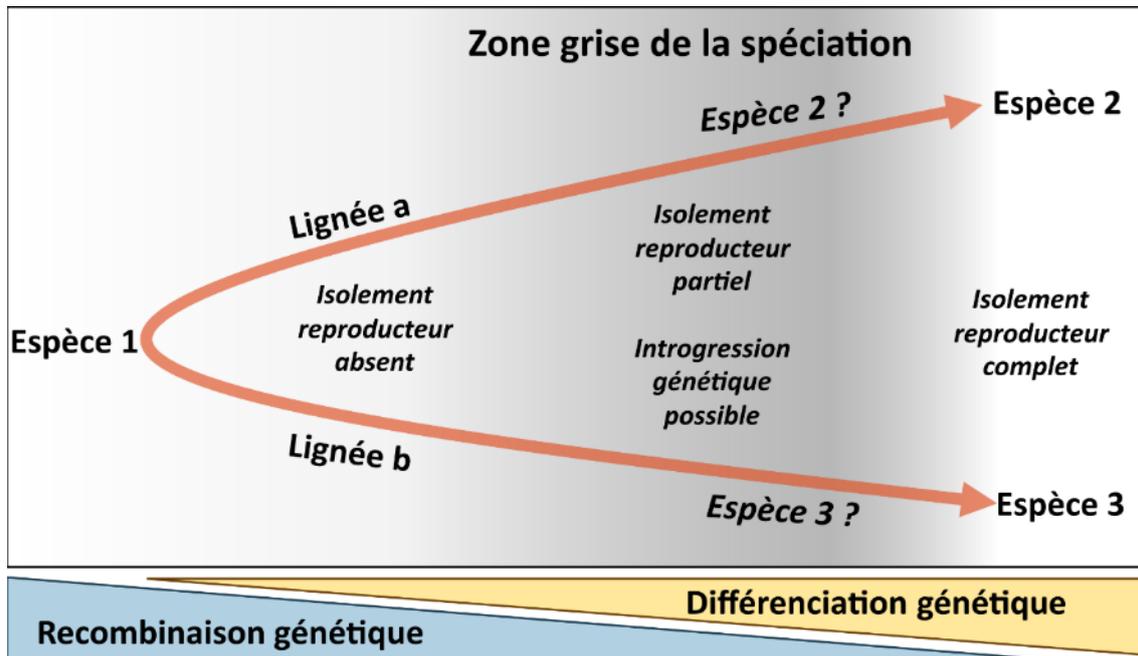


Figure 2 : De gauche à droite la métapopulation initiale diverge progressivement en deux lignées ; le mélange génétique se réduit brutalement ou progressivement sous l'effet des barrières physique et / ou de la contre sélection des hybrides, jusqu'à cesser. La zone grise de la spéciation décrit la phase durant laquelle l'isolement reproducteur est partiel avec des flux de gènes possibles entre les deux espèces en devenir.

Le concept unifié de l'espèce

Différents critères de délimitation d'espèce visant différents moments de la zone grise de la spéciation (Figure 2) mèneront à des résultats différents, ce qui alimente la confusion autour du concept d'espèce (Barberousse et Samadi, 2006 ; Hey, 2006). Il faut donc rechercher ce qui est commun aux divers concepts d'espèce (De Queiroz, 2007) : la continuité généalogique et l'émergence de lignées. Le concept unifié de l'espèce proposé par De Queiroz (2007) définit les espèces comme des métapopulations formant des lignées évoluant indépendamment. Progrès important, contemporain d'avancées méthodologiques (développement des marqueurs moléculaires et du séquençage, théorie de la coalescence), le concept unifié de l'espèce retient ce qui constitue les espèces (ressemblance et descendance) tout en acceptant que leur isolement puisse être incomplet (e.g. Leaché et al., 2018).

Récemment, cependant, plusieurs critiques du concept unifié sont apparus. Tout d'abord, situer les populations sur le *continuum* de spéciation n'est pas aisé (Galtier, 2019 ; De Jode et al., 2022). Deuxièmement, si l'existence de lignées évolutives est une condition nécessaire, rien n'indique que c'est une condition suffisante : définir les espèces principalement comme des lignées serait trop éloigné de la réalité biologique et écologique des espèces car les espèces sont caractérisées par une tendance historique et un rôle écologique uniques (Freudestein et al., 2017 ; Barrett et al., 2022).

L'espèce une branche dans la généalogie du vivant

Les critiques du concept unifié de l'espèce montrent que celui-ci n'est pas parvenu à une méthode unique et indiscutable pour délimiter les espèces. L'impossible adéquation entre définition des espèces d'une part, et méthode de délimitation d'autre part, nuit à l'objectivité et à la reproductibilité de la systématique. Pour remédier à cela, Samadi et Barberousse (2006) ont proposé une formalisation de la démarche initiée par De Queiroz. De Queiroz identifiait les espèces à des lignées de métapopulations, Samadi et Barberousse (2006 ; 2009) vont les définir comme des segments internodaux du réseau généalogique global qu'est l'arbre phylogénétique du vivant. L'espèce commence par une spéciation et se termine soit par une extinction soit par une spéciation. Elle forme elle-même un réseau généalogique qui est une communauté de reproduction exclusive. Les mélanges génétiques entre lignées existent mais seulement au sein des espèces (Samadi et Barberousse, 2009) car l'achèvement de la spéciation correspond à une indépendance évolutive complète et irréversible. L'application de ce concept de lignées totalement indépendantes, ou espèces-lignées, de Samadi et Barberousse (2006 ; 2009) conduit à interroger la validité de très nombreuses espèces taxonomiques (e.g. Bichain et al., 2007). Ce souci de clarté et de reproductibilité est aussi présent dans les développements récents de la taxonomie intégrative (e.g. Padial et al., 2010 ; Oberprieler, 2023).

L'espèce comme une heuristique

La richesse des débats autour de l'espèce est donc toujours d'actualité. Une bonne illustration en est l'attrait renouvelé des philosophes pour cette problématique. Certains d'entre eux choisissent une voie pragmatique sur le problème de l'espèce. Par exemple, Amitani (2022) défend qu'une notion vague de l'espèce, plutôt qu'un concept, n'interfère pas avec la démarche scientifique, ou du moins que cela n'a pas entravé les

biologistes. Darwin lui-même, tout en argumentant sur l'impossibilité d'une définition de l'espèce, a placé celle-ci, et plus particulièrement l'espèce « douteuse », comme un argument crucial pour introduire sa théorie sur l'évolution (voir le paragraphe « Espèces douteuses », chapitre II dans Darwin, 1876). Pour Wells et al., (2022) les espèces sont des heuristiques, c'est-à-dire des propositions provisoires, conçues à partir de données incomplètes, permettant toutefois de poursuivre l'étude de la biodiversité. Leurs arguments sont d'une part que les méthodes employées pour étudier, décrire et délimiter les espèces dépendent elles même d'heuristiques et d'autre part que les espèces elles-mêmes sont utilisées d'une manière heuristique pour étudier la biodiversité. Les espèces sont des objets de recherche et définis d'après les preuves dont on dispose pour leur délimitation. D'après ces arguments, pour Wells et al., (2022) les espèces sont des groupes d'individus apparentés répondant de manière similaire à des facteurs écologiques comparables. En fait, Wells et al., (2022) proposent une définition souple mais cohérente qui n'entrave pas la démarche scientifique.

Les taxons flous

Sur le terrain des naturalistes, de nombreux taxons préalablement assignés au rang d'espèces sont difficiles à distinguer les uns des autres. Ces taxons aux contours flous, au rang d'espèce discutable ou douteux, sont de bons modèles d'étude de la zone grise de la spéciation, mais ils peuvent être problématiques en termes de politiques de conservation. L'étude de leur ADN a souvent confirmé leur divergence génétique partielle et des histoires évolutives assez complexes. Une analyse de la littérature permet de regrouper les taxons flous en deux grand types (Tableau 1) que sont les espèces naissantes (Darwin, 1876 ; Cuénot, 1917) et les syngaméons (Lotsy, 1925). Les autres termes utilisés peuvent être associés à l'un ou à l'autre. A noter que les espèces cryptiques ne sont pas des taxons flous ; ce sont des lignées évolutives bien isolées découvertes au sein d'un taxon, mais pour lesquels il n'y a pas de distinction phénotypique simple (Chenuil et al., 2019).

Tableau 1 : Les taxons flous dans les publications scientifiques de 1975 à 2023

Nom	Premières Refer-ences	Citations de 1975 à 2023 dé-nombrées par thèmes (Web of science)	Notes
Espèces naissantes ou Incipi-	Darwin 1859; Cuénot	<ul style="list-style-type: none"> Evolutionary Biology: 616 Genetics Heredity: 	Les espèces bourgeonnantes en périphérie de la distribu-tion d'une espèce commune

ent species	1917	431 <ul style="list-style-type: none"> • Plant Sciences: 265 • Zoology: 236 • Biodiversity Conservation: 116 • Microbiology: 49 	sont une variante des espèces naissantes.
Syngaméon	Lotsy 1925	<ul style="list-style-type: none"> • Evolutionary Biology: 27 • Genetics Heredity 16 • Plant Sciences: 23 • Zoology: 6 • Biodiversity Conservation: 1 • Microbiology: 0 	De nombreux concepts proches ont été proposés tous soulignant le rôle important des échanges génétiques entre taxons : compilospecies, coenospecies, multi-species, semi-species.

En 1859, Darwin utilise le terme d'espèces naissantes pour désigner les « variétés bien prononcées » (Darwin, 1876). En 1917, pour Cuénot les différentes formes morphologiques de la seiche commune, *Sepia officinalis*, sont des espèces naissantes et même s'il note que l'on peut en faire des espèces autonomes, il préfère leur assigner le rang de sous-espèce pour la mémoire de leur filiation. Il s'agit donc d'insister sur un processus de spéciation en cours. Actuellement, le développement de la génomique apporte une telle résolution qu'il est possible de délimiter des lignées dont la divergence est encore incomplète et dont l'identification étaient autrefois impossible ou douteuse (Weber et al., 2019 ; Oury et al., 2023). Les développements analytiques permettent également d'interroger les scénarios de spéciation et la persistance ou non de flux de gènes (Roux et al., 2016). Une analyse récente de la divergence génomique de 93 paires d'espèces au sein du genre *Drosophila* soutient la permanence sur le long terme des flux de gènes entre espèces (Yusuf et al. 2024). Cependant, il faut noter que le terme « espèces naissantes » ne présage en fait rien de l'achèvement de la spéciation, une phase de divergence peut être suivi d'un retour du brassage génétique tant que l'isolement reproducteur n'est pas complet (c'est la notion de contact secondaire). La délimitation d'espèces naissantes par les données génomiques n'est donc pas en soit la détection d'espèces différentes ni même véritablement d'une spéciation (Freudestein et al., 2017). Bref, les espèces naissantes sont là pour souligner l'existence d'un fait évolutif en rapport avec un phénomène de diversification, avec des populations porteuses d'originalité génétique formant donc un enjeu pour la conservation (Baumel et al., 2020).

Né de l'observation d'une grande fréquence d'hybrides dans certains genres de plantes, Lotsy (1925) a proposé de différencier l'espèce biologique, le syngaméon, dans laquelle se fait la reproduction (la syngamie faisant référence à la fusion des

gamètes), des espèces taxonomiques ou linnéons : autrement dit, les linnéons sont morphologiquement et écologiquement différenciés mais leur isolement reproducteur est absent ou très incomplet. L'idée d'une communauté de reproduction allant au-delà des limites taxonomiques est revenu récemment dans les publications (Cannon et Petit, 2020 ; Buck et Flores-Renteria, 2022 ; Buck et al., 2023). Pour Cunéot (1952) le syngaméon est une espèce « collective » qui comprend espèces, sous-espèces et écotypes. Il cite, entre autres, le genre *Canis* avec de nombreuses espèces interfertiles en captivité mais qui se maintiennent *in natura* du fait de mœurs et d'habitat différents. Les travaux récents sur les canidés d'Amérique du Nord ont confirmé l'importance de l'introggression et de l'isolement écologique et ont apporté des arguments cruciaux pour la conservation de taxons rares (Waples et al., 2018). Dans un syngaméon, l'organisation de la diversité génétique répond le plus souvent à une logique géographique et écologique. Cela est très net dans les nombreux travaux consacrés au genre *Armeria* par Nieto Feliner et al. (2004 ; 2019). Leur dernière étude (Villa-Machío et al. 2023), fondée sur des données génomiques, révèle l'existence d'une zone hybride entre *Armeria macrophylla*, taxon forestier à large distribution et *Armeria pungens*, taxon rare du littoral. Le taxon rare bénéficie de l'introggression qui limite l'érosion génétique de ses petites populations tandis que le taxon commun bénéficie des adaptations du taxon rare à un habitat plus stressant. Le syngaméon souligne la difficile adéquation entre taxons et populations tout en mettant l'accent sur le rôle des échanges de gènes pour l'adaptation (Suarez-Gonzalez et al., 2016 ; Kremer et Hipp, 2020 ; Buke et al., 2023 ; Villa-Machío et al., 2023). Si le rôle de l'introggression adaptative semble avéré dans le succès évolutif de nombreux « complexes » d'espèces, tel que celui des chênes, éléments forestiers dominants de l'hémisphère nord (Kremer et Hipp, 2020), la démonstration d'une sélection en faveur de barrières poreuses entre espèces est encore à démontrer (Barraclough 2024).

Exemple n°1 : des histoires de truites

La truite commune, *Salmo trutta*, a fasciné bien des naturalistes et une abondante littérature lui est dédiée avec une à cinquante espèces différentes selon les auteurs (voir par exemple Freyhof & Kottelat, 2007; Guinand et al., 2021; Segherloo et al., 2021; Tougard et al., 2018).



Figure 3 : Illustration du polymorphisme de la truite commune. (a) truite sauvage de Corse, © Stéphane Muracciole ONF. (b) truite domestique des Pyrénées orientales, © Adeline Héroult Fédération de pêche 66. (c) truite sauvage d'Ardèche, © Florent Nicodème, Fédération de pêche 07.

Cette situation s'explique par la grande diversité biologique, morphologique et écologique des populations de truites, dont la mise en valeur partielle pour la taxonomie correspond à l'application de critères de délimitation qui peuvent se contredire. Les différentes populations ou taxons correspondent à une gradation de l'ancienneté de leur divergence, de plus de 3-4 millions d'années (Ma) pour la divergence de *S. trutta* avec d'autres lignées telles que *S. marmoratus*, ou *S. ohridanus* et *S. obtusirostris*, à moins de 1 Ma, voir moins de 20 000 ans pour la

divergence entre les lignées des bassins tyrrhénien et adriatique (Gratton et al., 2014; Lecaudey et al., 2018; Segherloo et al., 2021). Si la différenciation génétique des populations de truite peut être parfois importante à l'échelle continentale, comme à l'échelle locale avec des populations se situant au niveau supérieur des bassins versants des rivières, et donc isolées (Aurelle et al., 2002; Bernatchez et al., 1992; Gratton et al., 2014; Segherloo et al., 2021), la possibilité de flux de gènes récents peut également brouiller l'histoire de la divergence (Gratton et al., 2014).

Fait important, la différenciation génétique des populations n'est pas toujours corrélée à d'autres critères de délimitation d'espèces tels que les traits d'histoire de vie ou la morphologie. C'est d'autant plus confondant que le niveau de diversité morphologique peut être important. Les variations de la couleur du corps ou de la pigmentation, observées à différentes échelles géographiques (Lascaux et al., 2002; Figure 3) ont été utilisées dans la description de différents taxons (Freyhof & Kottelat, 2007). Ainsi, le phénotype *macrostigma* a été utilisé pour décrire les truites présentant de grandes taches noires (Duméril, 1858) dans diverses régions telles que l'Algérie, la Turquie, l'Italie ou la Corse. Cependant, d'après la phylogéographie de ces différentes populations, ce phénotype n'est pas fiable (homoplasique) pour délimiter les espèces (Tougard et al., 2018).

Enfin la diversité écologique des truites a été aussi à l'origine de la description de différents taxons, espèces, sous-espèces ou simplement de formes. En effet, les truites communes présentent une grande diversité d'adaptations, avec par exemple des populations lacustres et fluviales, des populations résidentes et anadromes, et même une divergence écologique intra-lac avec des populations piscivores et insectivores (Ferguson & Prodöhl, 2022). Dans certains cas, ces populations écologiquement divergentes correspondent à des lignées génétiques différentes. Par exemple, les truites piscivores *ferox* et les truites benthivores du Loch Maree (Écosse) ont probablement évolué par divergence allopatrique suivie d'un contact secondaire récent (Jacobs et al., 2018). Plus généralement, les premières études phylogéographiques de la truite commune ont suggéré que des formes écologiques distinctes ont probablement évolué indépendamment dans différentes lignées géographiques (Bernatchez et al., 1992).

La truite commune est donc un complexe de lignées, dont l'histoire a été façonnée par les fluctuations glaciaires et interglaciaires, par les adaptations locales en situation d'isolement, ainsi que par des contacts secondaires naturels et artificiels (Aurelle et al., 2002; Bernatchez et al., 1992; Gratton et al., 2014). Ce complexe a pu souffrir d'une inflation taxonomique, avec trop de taxons non soutenus (Guinand et al., 2021). Si, les

données génomiques ont permis d'affiner les hypothèses d'espèces (Segherloo et al., 2021) celles-ci sont encore remises en cause par les possibilités de flux de gènes entre lignées, qui ont été inférées dans différents contextes (Aurelle et al., 2002; Gratton et al., 2014; Leitwein et al., 2018; Segherloo et al., 2021). De ce point de vue les truites entrent à la fois dans le cas de figure des espèces naissantes et dans celui du syngaméon, voire de la métapopulation selon l'échelle d'étude. Une étude plus précise du paysage génomique serait utile pour mieux quantifier l'étendue et les barrières à l'introggression selon les populations en jeu (Leitwein et al., 2018). L'importante diversité génétique des populations de truites communes doit être conservée autant que possible et ce finalement indépendamment des traitements taxonomiques. Il faut noter l'intérêt patrimonial des sociétés et des pêcheurs pour les souches locales : là encore même si elles ne sont pas reconnues comme des espèces différentes, les populations locales de truites avec leurs particularités (morphologie, écologie...) sont considérées comme faisant partie du patrimoine naturel. Dans ce contexte, il est particulièrement important de prendre en compte l'impact génomique des repeuplements sur la diversité des populations sauvages (Leitwein et al., 2018).

Exemple n°2 : hybridation et endémisme chez les saxifrages dans le Dauphiné

Le genre *Saxifraga* comprend entre 400 et 500 espèces, avec sa plus grande diversité dans les zones de montagne. Dans les Alpes, les saxifrages détiennent l'un des plus forts taux d'endémisme avec 28 taxons restreints aux Alpes sur les 70 présents (Aeschmann et al., 2011). Les saxifrages sont également connus pour leur grande capacité à former des hybrides interspécifiques. Au siècle dernier, Lotsy (1925) s'est appuyé sur les saxifrages pour former le concept de syngaméon et récemment Ebersbach et al. (2020) ont répertorié 84 cas d'hybridation dans le genre. L'hybridation chez les saxifrages s'accompagne souvent d'une introggression du fait d'une interfécondité des hybrides de première génération avec leur population parentale. Cela cause des discordances entre les données morphologiques et moléculaires ou entre les données moléculaires elles-mêmes, par exemple entre les marqueurs du génome nucléaire et ceux des génomes cytoplasmiques (Carnicero et al., 2023). Le saxifrage du Dauphiné, *S. delphinensis* est bien identifiable grâce à une combinaison de caractères végétatifs et floraux. En particulier son port végétatif en coussin compact et bombé construit de rosettes de feuilles à très forte pilosité, le distinguent des autres saxifrages dans sa zone de distribution (Figure 4). Cela suggère une indépendance évolutive qui cadre assez bien avec sa distribution au niveau d'une zone des Préalpes épargnée partiellement par les glaciations. Sur le plan taxonomique, décrit comme *S.*

delphinensis par son découvreur, le curé de Villard-de-Lans (Ravaud, 1885), le saxifrage du Dauphiné est ensuite passé en sous espèce de *S. exarata* (Kerguelen, 1993), pour finalement revenir au rang d'espèce (Garraud 2004 ; Tison et Foucault 2014) et cela sans étude *ad hoc*. Cependant, si Baumel et al. (2023) ont confirmé l'existence de son originalité génétique, ils ont aussi révélé une introgression entre *S. delphinensis* et le saxifrage sillonné, *S. exarata*, et entre *S. delphinensis* et le saxifrage musqué *S. moschata*. Tandis que le génome des plastides, à hérédité maternelle, établit un lien de parenté entre le saxifrage du Dauphiné et *S. vareydana*, taxon endémique de Catalogne, les marqueurs nucléaires (à hérédité biparentale et sujets à la recombinaison génétique), soutiennent une contribution forte de *S. exarata* au génome de *S. delphinensis*. L'origine et la diversité génétique du saxifrage du Dauphiné sont donc déterminées par la rencontre, et la recombinaison, d'une lignée ancestrale, probablement d'origine ibérique avec la lignée de *S. exarata* dans les Alpes. La fréquence de leur introgression et leur différenciation morphologique, qui reste prononcée en sympatrie même, permettent de penser que ces saxifrages évoluent dans un syngaméon.



Figure 4 : Le saxifrage du Dauphiné, *Saxifraga delphinensis*, Grand Veymont, Vercors, © Alex Baumel.

Perspectives

Organismes vivants inventoriés, charismatiques, convoités ou détestés, les espèces sont incertaines. Prises dans la démarche de la taxonomie intégrative elles sont d'abord des hypothèses à confirmer ou rejeter. Si les données génétiques d'une divergence n'apportent pas la preuve d'une spéciation, la découverte de lignées

évolutive permet d'organiser la comparaison des données biologiques et écologiques et d'orienter les travaux de taxonomie intégrative. De fait, ces travaux aboutissent souvent à un vrai progrès en faisant mieux correspondre les entités évolutives avec les taxons (e.g. Hardion et al., 2020 ; Karbstein et al., 2020 ; Oury et al., 2023) ce qui réduit les risques de résultats erronés en écologie et en biologie (Pante et al., 2015). En parallèle, sur le terrain, les limites entre les taxons sont parfois floues parce que la zone de grise de la spéciation est une réalité biologique. Le défi posé à la conservation par l'existence des flux de gènes entre taxons, le rôle crucial de l'introgression adaptative, soulignent l'importance d'une conservation fondée sur les processus biologiques, écologiques et évolutifs. L'apparente, mais trompeuse, rigueur de la nomenclature recèle le risque d'ignorer de possibles échanges génétiques. Cette problématique est réactualisée par les projets de ré-ensauvagement qui doivent tenir compte de la possibilité de reproduction entre les populations sauvages d'un taxon et les populations domestiques ou férales d'un autre taxon ; par exemple entre chèvres et bouquetins (Moroni et al., 2022) ou même entre genres différents dans le cas de l'introgression du génome du bison par celui de la vache (Stroupe et al., 2022). Ainsi, la proposition d'intégrer, quand c'est dûment justifié, les taxons dans une entité plus grande, qui pourrait être l'espèce-lignée au sens de Samadi et Barberousse (2006), est acceptable puisque cela mène à reconnaître l'introgression adaptative comme une force cohésive entre, non pas des espèces, mais plutôt des populations. En outre, une taxonomie intégrative adoptant cette définition de l'espèce irait dans le sens d'une plus grande reproductibilité et fiabilité des unités taxonomiques pour l'écologie et les études de biodiversité. Cette piste revient assez souvent d'ailleurs pour défendre l'utilisation des sous-espèces, c'est dire d'une nomenclature trinomiale, visant à reconnaître la structuration génétique au sein des espèces sans pour autant favoriser une inflation taxonomique (e.g. Dufresne et al. 2023). Mais, il faut s'interroger, et c'est une perspective scientifique en soi, sur les conséquences d'une telle démarche, provoquant un très fort regroupement (« lumping ») dans le cas des syngaméons ou au contraire un très fort éclatement (« splitting ») dans le cas des complexes de lignées clonales (parthénogenèse, agamospermie, etc ...) qui accumulent les différences et ne se recombinent pas. Ce serait une révolution des connaissances naturalistes et, par effet rebond, des pratiques de conservation de la biodiversité. En attendant de tels progrès, il faut se contenter de l'espèce comme une notion à entrées multiples mais pratique pour définir des hypothèses sur l'organisation du vivant et évaluer sa vulnérabilité. Par principe de précaution, les taxons de rang spécifique n'étant pas des représentants fiables de la complexité évolutive et écologique de la biodiversité, et par

cohérence avec la biologie de l'évolution, ces hypothèses et évaluation de la vulnérabilité doivent être comprises et étudiées au niveau des populations.

Remerciements :

Nous remercions Patrick Berrebi du bureau d'étude Génome R&D pour les photos de truites.

Références bibliographiques

- Aeschimann D., Rasolofo N., Theurillat J.P., 2011. Analyse de la flore des Alpes. 2: biodiversité et chorologie. *Candollea* 6, 225-253
- Aguillon S. M., Dodge T. O., Preising G. A., Schumer, M. 2022. Introgression. *Current Biology*, 32, 16, R865-R868.
- Amitani Y. 2022. Is the Species Problem That Important? in Wilkin J.S., Zachos F.E., Pavlinov I.Y. (Eds.), *Species problems and beyond: Contemporary issues in philosophy and practice*. Boca Raton, CRC Press 39-63.
- Aurette D., Cattaneo-Berrebi G., Berrebi P. 2002. Natural and artificial secondary contact in brown trout (*Salmo trutta*, L.) in the French western Pyrenees assessed by allozymes and microsatellites. *Heredity*, 89, 3, 171–183.
- Avice J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, Harvard University Press.
- Barraclough T.G. 2024. Does selection favour the maintenance of porous species boundaries?. *Journal of Evolutionary Biology*, voae030.
- Barrett C.F., Santee M.V., Fama N.M., Freudenstein J.V., Simon S.J., Sinn B.T. 2022. Lineage and role in integrative taxonomy of a heterotrophic orchid complex. *Molecular ecology*, 31,18, 4762-4781.
- Baumel A., Médail F., Juin M., Paquier T., Clares M., Laffargue, P., Lutard H., Dixon L., Pires M., 2020. Population genetic structure and management perspectives for *Armeria belgenciensis*, a narrow endemic plant from Provence (France). *Plant Ecology and Evolution*, 153, 2, 219-228.
- Baumel A., Roquet C., Lavergne S., Smyčka J., Garaud L., Abdulhak S., Dentant C., Mouly A., Vuilleminot M., Crémel K., Chemin C., Auclair L., Charrier M., 2023. Evolutionary distinctiveness with incomplete isolation of the narrow endemic alpine plant *Saxifraga delphinensis* Ravaud. *AlpineBotany* 133, 85–99.
- Bernatchez L., Guyomard R., Bonhomme F., 1992. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molecular Ecology*, 1, 3, 161–173.
- Bichain J.M., Gaubert P., Samadi S., Boisselier-Dubayle M.C., 2007. A gleam in the dark: Phylogenetic species delimitation in the confusing spring-snail genus *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856 (*Gastropoda: Rissooidea: Amnicolidae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45,3, 927-941.
- Blondel J., 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Paris, Masson Editions.
- Buck R., Flores-Rentería L., 2022. The syngameon enigma. *Plants*, 11,7, 895.
- Buck R., Ortega-Del Vecchyo D., Gehring C., Michelson R., Flores-Rentería D., Klein B., Whipple A., Flores-Rentería L. 2023. Sequential hybridization may have facilitated

- ecological transitions in the Southwestern pinyon pine syngameon. *New Phytologist*, 237,6, 2435-2449.
- Camp W.H., 1951. *Biosystematy*. *Brittonia*, 7, 3, 113-127.
- Cannon C.H., Petit R.J., 2020. The oak syngameon: more than the sum of its parts. *New Phytologist*, 226,4, 978-983.
- Carnicero P, Kröll J, Schönswetter P (2023) Homoploid hybrids are common but evolutionary dead ends, whereas polyploidy is not linked to hybridization in a group of Pyrenean saxifrages. *Mol Phylogenet Evol* 180: 107703
- Chenuil A., Cahill A.E., Délémontey N., Du Salliant du Luc E., Fanton H., 2019. Problems and questions posed by cryptic species. A framework to guide future studies. In Casetta E., Marques da Silva J., Vecchi D. (Eds.). *From assessing to conserving biodiversity: Conceptual and practical challenges*. Cham, Springer Nature, 77-106.
- Cuénot L., 1917. *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissociation. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 56, 315-346.
- Darwin C.R., 1876. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle, ou La lutte pour l'existence dans la nature*. Traduit par E. Barbier à partir de la sixième édition anglaise. Paris, C. Reinwald et Cie Editeurs.
- De Jode A., Le Moan A., Johannesson K., Faria R., Stankowski S., Westram A.M., Butlin R.K., Rafajlović M., Fraïsse C., 2023. Ten years of demographic modelling of divergence and speciation in the sea. *Evolutionary Applications*, 16,2, 542-559.
- De Queiroz K., 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56,6, 879-886.
- De Queiroz K., 2011. Branches in the lines of descent: Charles Darwin and the evolution of the species concept. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103,1, 19-35.
- Dufresnes C., Poyarkov N., Jablonski D., 2023. Acknowledging more biodiversity without more species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120: e2302424120.
- Ducarme F., Luque G.M., Courchamp F., 2013. What are “charismatic species” for conservation biologists. *BioSciences Master Reviews*, 10, 1-8.
- Duméril A., 1858. Note sur une truite d'Algérie (*Salar macrostigma*, A. Dum.). *Revue et Magazine de Zoologie*, 10, 396–399.
- Edelman N.B., Mallet J., 2021. Prevalence and adaptive impact of introgression. *Annual Review of Genetics* 55, 265-283.
- Ebersbach J., Tkach N., Röser M., Favre A.? 2020. The role of hybridisation in the making of the species-rich arctic-alpine genus *Saxifraga* (*Saxifragaceae*). *Diversity* 12: 440.

- Ferguson A., Prodöhl P.A., 2022. Identifying and conserving sympatric diversity in trout of the genus *Salmo*, with particular reference to Lough Melvin, Ireland. *Ecology of Freshwater Fish*, 31, 2, 177–207.
- Freyhof J., Kottelat M. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Cornol, Publications Kottelat.
- Galtier N., 2019. Delineating species in the speciation continuum: A proposal. *Evolutionary applications*, 12,4, 657-663.
- Garraud L., 2004 Flore de la Drôme. Atlas écologique et floristique. Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance
- Gratton P., Allegrucci G., Sbordoni V., Gandolfi A. 2014. The evolutionary jigsaw puzzle of the surviving trout (*Salmo trutta* L. complex) diversity in the Italian region. A multilocus Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 292–304.
- Guinand B., Oral M., Tougard C. 2021. Brown trout phylogenetics: A persistent mirage towards (too) many species. *Journal of Fish Biology*, 99, 298–307.
- Hardion L., Perrier A., Martinez M., Navrot N., Gaquerel E., Tournay F., Nguefack J., Combroux I., 2020. Integrative revision of *Dianthus superbis* subspecies reveals different degrees of differentiation, from plasticity to species distinction. *Systematics and Biodiversity* 18, 3, 255-268.
- Hey J., 2006. On the failure of modern species concepts. *Trends in ecology & evolution*, 21,8, 447-450.
- Heyer E., 2002. *La vie secrète des gènes*. Paris, Flammarion.
- Hortal J., de Bello F., Diniz-Filho J.A.F., Lewinsohn T.M., Lobo J.M., Ladle R.J. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523-549.
- Huang J.P., 2020. Is population subdivision different from speciation? From phylogeography to species delimitation. *Ecology and Evolution*, 10,14, 6890-6896.
- Jacobs A., Hughes M.R., Robinson P.C., Adams C.E., Elmer K.R., 2018. The genetic architecture underlying the evolution of a rare piscivorous life history form in brown trout after secondary contact and strong introgression. *Genes*, 9,6, 280.
- Karbstein K., Tomasello S., Hodač L., Dunkel F.G., Daubert M., Hörandl E., 2020. Phylogenomics supported by geometric morphometrics reveals delimitation of sexual species within the polyploid apomictic *Ranunculus auricomus* complex (*Ranunculaceae*). *Taxon*, 69, 6, 1191-1220.
- Kerguélen M., 1993. *Index synonymique de la flore de France*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle.
- Kremer A., Hipp A L., 2020. Oaks: an evolutionary success story. *New Phytologist*, 226, 4, 987-1011.

- Leaché A.D., McElroy M.T., Trinh A., 2018. A genomic evaluation of taxonomic trends through time in coast horned lizards (genus *Phrynosoma*). *Molecular Ecology*, 27,13 , 2884-2895.
- Lascaux J., Lagarrigue T., Firmignac F., 2002. *Variabilité de la ponctuation et des caractères ornementaux de la truite commune dans les cours d'eau du Cantal*. Rapport ECOGEA.
- Lecaudey L.A., Schlieven U.K., Osinov A., Taylor E.B., Bernatchez L., Weiss, S.J., 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within *Salmoninae* (*Teleostei: Salmonidae*) using RAD-sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124, 82–99.
- Leitwein M., Gagnaire P., Desmarais E., Berrebi P., Guinand B., 2018. Genomic consequences of a recent three-way admixture in supplemented wild brown trout populations revealed by local ancestry tracts. *Molecular Ecology*, 27,17, 3466–3483.
- L'herminier P, Solignac M., 2005. *De l'espèce*. Paris, Syllepse.
- Lotsy J.P., 1925. Species or linneon. *Genetica*, 7, 5-6, 487-506.
- Mallet J., 2007. Species, concepts of. *Encyclopedia of biodiversity*, 5, 427-440.
- Mayr E., 1942. *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press.
- Mayr E., 1996. What is a species, and what is not? *Philosophy of science*, 63,2, 262-277.
- Monnet F., Postel Z., Touzet P., Fraisse C., Van de Peer Y., Vekemans X., Roux C. 2023. Rapid establishment of species barriers in plants compared to animals. *bioRxiv*, 2023-10.
- Moroni B., Brambilla A., Rossi L., Meneguz P.G., Bassano B., Tizzani P. 2022. Hybridization between Alpine Ibex and Domestic Goat in the Alps: A Sporadic and Localized Phenomenon? *Animals*, 12,6 ,751.
- Nieto Feliner G., Gutiérrez Larena B., Fuertes Aguilar J. 2004. Fine-scale geographical structure, intra-individual polymorphism and recombination in nuclear ribosomal internal transcribed spacers in *Armeria* (*Plumbaginaceae*). *Annals of Botany*, 93, 2, 189-200.
- Nieto Feliner, G., Rosato M., Alegre G., San Segundo P., Rosselló J.A., Garnatje T., Garcia S., 2019. Dissimilar molecular and morphological patterns in an introgressed peripheral population of a sand dune species (*Armeria pungens*, *Plumbaginaceae*). *Plant Biology* 21, 6, 1072-1082.
- Nieto Feliner G., Ruiz, D. C., Álvarez I., Villa-Machío I., 2023. The puzzle of plant hybridisation: a high propensity to hybridise but few hybrid zones reported. *Heredity*, 131, 5, 307-315.
- Oberprieler C., 2023. The Wettstein tesseract: A tool for conceptualising species-rank decisions and illustrating speciation trajectories. *Taxon*, 72, 1, 1-7.

- Oury N., Noël C., Mona S., Aurelle D., Magalon H. 2023. From genomics to integrative species delimitation? The case study of the Indo-Pacific *Pocillopora* corals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 184, 107803.
- Padial J.M., Mirallès A., De la Riva I., Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7,1 , 1-14.
- Pante E., Puillandre N., Viricel A., Arnaud-Haond S., Aurelle D., Castelin M., Chenuil, A., Destombe C., Forcioli D., Valero M., Viard F., Samadi S., 2015. Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, 24, 3, 525-544.
- Ravaud L.C., 1885. *Guide du botaniste dans le Dauphiné. Excursions bryologiques et lichénologiques (6me excursion). Le Grand-Veymont et le Diois. Les forêts du Vercors.* Drevet Editeur, Grenoble.
- Ravigné V., 2016. La spéciation in Thomas F., Raymond M., Lefèvre T. (Eds), *Biologie Evolutive*. Louvain la Neuve, De Boeck Editions.
- Roux C, Fraisse C, Romiguier J, Anciaux Y., Galtier N., Bierne N. 2016. Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence. *PLoS Biology*, 14, 12, e2000234.
- Samadi S., Barberousse A., 2006. The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89, 3, 509-521.
- Samadi S., Barberousse A. 2009. Species: towards new, well-grounded practices. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97,1, 217-222.
- Segherloo I.H., Freyhof J., Berrebi P., Ferchaud A.-L., Geiger M., Laroche J., Levin B. A, Normandeau E., Bernatchez L., 2021. A genomic perspective on an old question: *Salmo* trouts or *Salmo trutta* (*Teleostei: Salmonidae*)? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 162, 107204.
- Stroupe S., Forgacs D., Harris A., Derr J.N., Davis B.W., 2022. Genomic evaluation of hybridization in historic and modern North American bison (*Bison bison*). *Scientific Reports*, 12, 6397.
- Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Christe C., Corea O., Lexer C., Cronk Q.C., Douglas C.J. 2016. Genomic and functional approaches reveal a case of adaptive introgression from *Populus balsamifera* (balsam poplar) in *P. trichocarpa* (black cottonwood). *Molecular ecology*, 25,11, 2427-2442.
- Tison J.M., de Foucault B. 2014. *Flora gallica: flore de France*. Biotope.
- Tougaard C., Justy F., Guinand B., Douzery E.J., Berrebi P. 2018. *Salmo macrostigma* (*Teleostei, Salmonidae*): Nothing more than a brown trout (*S. trutta*) lineage? *Journal of Fish Biology*, 93, 2, 302–310.
- Waples R.S., Kays R., Fredrickson R.J., Pacifici K., Mills L.S. 2018. Is the red wolf a listable unit under the US Endangered Species Act? *Journal of Heredity*, 109,5, 585-597.

Weber A.A.T., Stöhr S., Chenuil, A., 2019. Species delimitation in the presence of strong incomplete lineage sorting and hybridization: Lessons from *Ophioderma* (*Ophiuroidea: Echinodermata*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 131, 138-148.

Wiens J.J., 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56, 6, 875-878.

Yusuf L., Lohse K., Laetsch D.R., Ritchie M. 2024. Genomic analyses in *Drosophila* do not support the classic allopatric model of speciation. *bioRxiv*, 2024-05.

Figure 1 : l'espèce au carrefour de l'investigation de la biodiversité, un même mot pour des usages et des concepts proches mais parfois divergents.

Figure 2 : La zone grise de la spéciation : de gauche à droite la métapopulation initiale diverge progressivement en deux lignées ; l'introgression se réduit brutalement ou progressivement sous l'effet des barrières physique et/ou de la contre sélection des hybrides, jusqu'à cesser.

Figure 3 : Illustration du polymorphisme de la truite commune. (a) truite sauvage de Corse, © Stéphane Muracciole ONF. (b) truite domestique des Pyrénées orientales, © Adeline Hérault Fédération de pêche 66. (c) truite sauvage d'Ardèche, © Florent Nicodème, Fédération de pêche 07.

Figure 4 : Le saxifrage du Dauphiné, *Saxifraga delphinensis*, Grand Veymont, Vercors, © Alex Baumel.

Tableau 1 : Les taxons flous dans les publications scientifiques de 1975 à 2023