

# Les définitions de l'espèce, leur sens et leurs conséquences

Pierre Devillers et Jean Devillers-Terschuren

Communication aux Naturalistes belges, le 16 mars 2024.



*Leucophaeus scoresbii*



*Myotis dasycneme*



*Calopteryx haemorrhoidalis*



*Paeonia morisii*



*Epipogium aphyllum*



*Sarcoscypha coccinea* s.l.

# L'espèce

L'espèce est une notion intuitive

- omniprésente dans les classifications populaires,
- **unité élémentaire des classifications et nomenclatures fixistes**, de Linné comme de Cuvier,
- **unité fondamentale de l'évolution** pour Darwin, mais aussi pour ses précurseurs, comme Buffon.

Elle est à la base de toutes les **analyses écologiques et biogéographiques**, de toutes les évaluations de **diversité** ou de **richesse biologique**.



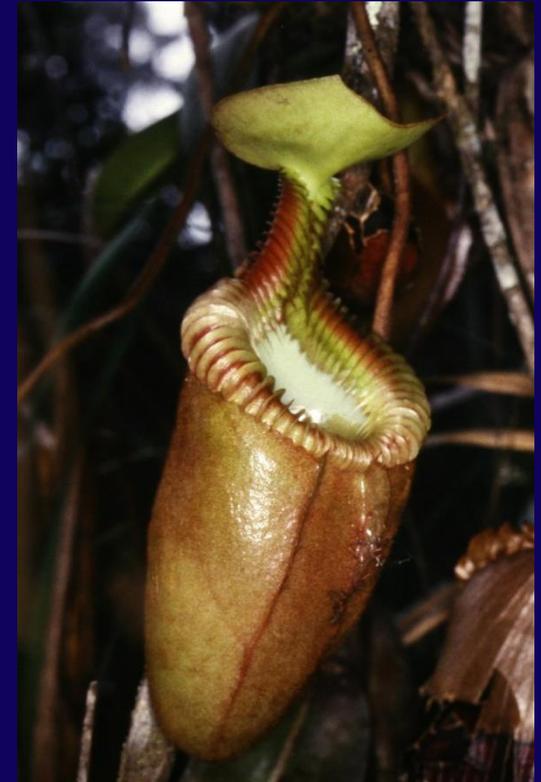
*Rafflesia pricei*, Sabah, Borneo

## Définitions de l'espèce

Néanmoins, cette unité élémentaire, apparemment universelle, peut relever d'approches très différentes, utilisées concurremment par la systématique moderne. Wilkins (2008), par exemple, répertorie **26 définitions de l'espèce** clairement distinctes, mettant en évidence des visions de l'espèce comme **entité abstraite** ou comme **entité physique** (Stamos 2003), héritées de **méthodologies fixistes** ou inspirées par la découverte de **l'évolution**, et dans ce dernier cas, privilégiant soit la protection du **patrimoine génétique**, soit le **parcours évolutif** (Alström & Mild 2003).



*Inia geoffrensis*, Manaus, Rio Negro



*Nepenthes villosa*, Mt Kinabalu, Sabah, Borneo

## Les 26 définitions de l'espèce répertoriées par Wilkins (2008)

1. **Agamospecies Cain (1954).**
2. **Autapomorphic species - Wheeler & Platnick (2003).**
3. **Biospecies - Mayr (1942).**
4. **Cladospecies - Hennig (1950; 1966); Kornet (1993).**
5. **Cohesion species - Templeton (1989).**
6. **Compilospecies - Harlan (1963); Aguilar et al. (1999).**
7. **Composite Species - Kornet & McAllister (1993).**
8. **Ecospecies - Van Valen (1976).**
9. **Evolutionary species - Simpson (1961); Wiley (1978, 1981).**
10. **Evolutionary significant unit - Waples (1991).**
11. **Genealogical concordance species - Avise & Ball (1990).**
12. **Genic species - Wu (2001a; 2001b).**
13. **Genetic species - Dobzhansky (1950); Mayr (1969); Simpson (1943).**
14. **Genotypic cluster - Mallet (1995). *Synonym: Polythetic species.***
15. **Hennigian species - Hennig (1950, 1966); Meier & Willman (1997).**
16. **Internodal species - Kornet (1993).**
17. **Least Inclusive Taxonomic Unit (LITUs) - Pleijel (1999).**
18. **Morphospecies - Cronquist (1978).**
19. **Non-dimensional species - Mayr (1942, 1963).**
20. **Nothospecies - Wagner (1983). *Synonyms: hybrid species, reticulate species.***
21. **Phenospecies - Beckner (1959); Sokal & Sneath (1963).**
22. **Phylogenetic species- Cracraft (1983); Eldredge and Cracraft (1980).**
23. **Recognition species - Paterson (1985).**
24. **Reproductive competition species - Ghiselin (1974).**
25. **Successional species - George (1956); Simpson (1961).**
26. **Taxonomic species - Blackwelder (1967).**

## Définitions courantes

Nous allons nous focaliser sur **quatre définitions** qui sont d'usage fréquent, complémentaire ou antagoniste, dans l'étude des groupes d'organismes qui sont et ont été l'objet principal des activités des *Naturalistes belges*, **plantes**, **animaux** et **champignons**.



*Epipactis leptochila*



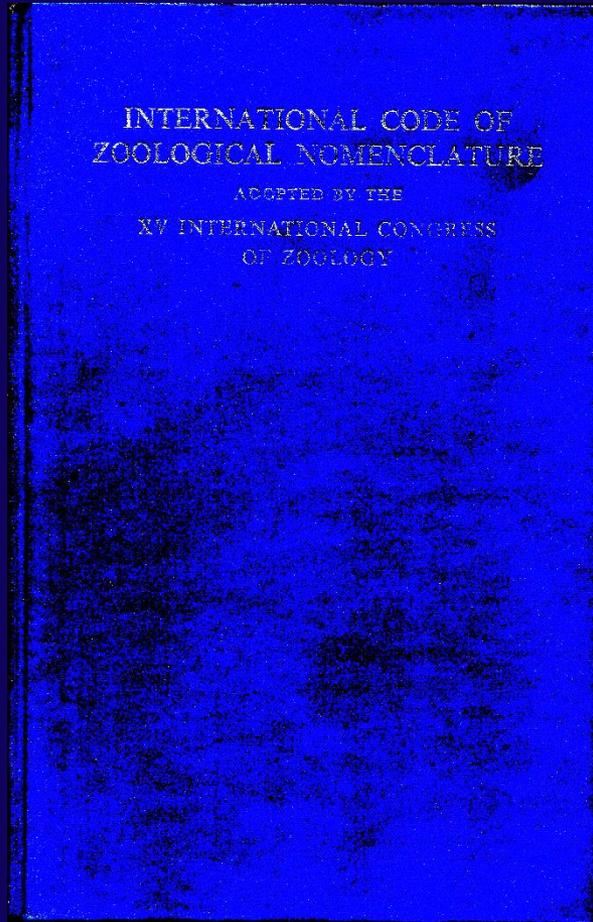
*Cordulegaster bidentatus*



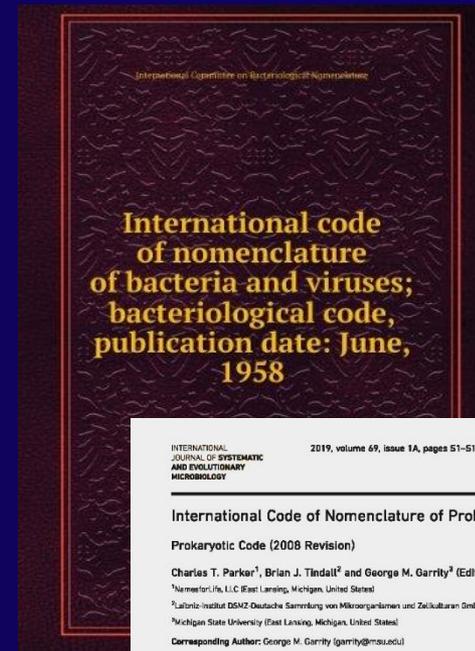
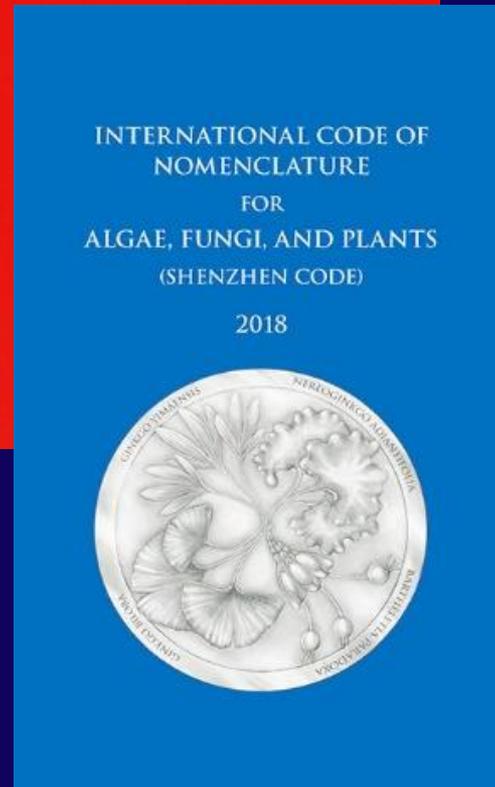
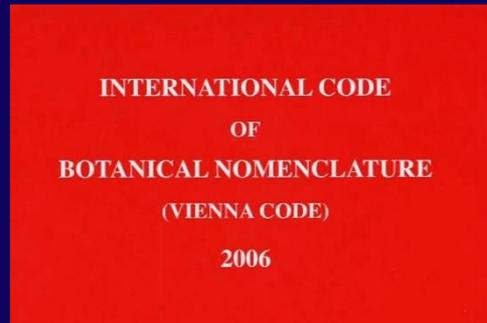
*Cortinarius violaceus*

# L'espèce taxonomique

L'espèce taxonomique est une entité abstraite qui est la base de la classification formelle et de la nomenclature des êtres vivants. Son usage est régi par les codes de nomenclature zoologique, botanique et bactériologique. Elle repose sur des principes partagés par ces codes et elle est d'application objective et universelle à l'intérieur de ces disciplines.



ICZN 1958 2<sup>e</sup> ed 1964



INTERNATIONAL JOURNAL OF SYSTEMATIC AND EVOLUTIONARY MICROBIOLOGY 2019, volume 69, issue 1A, pages 51–5111

INTERNATIONAL CODE OF NOMENCLATURE OF PROKARYOTES

Prokaryotic Code (2008 Revision)

Charles T. Parker<sup>1</sup>, Brian J. Tindall<sup>2</sup> and George M. Garrity<sup>3</sup> (Editors)

<sup>1</sup>HamsterforLife, LLC East Lansing, Michigan, United States  
<sup>2</sup>Leibniz-Institut DSMZ Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen GmbH (Braunschweig, Germany)  
<sup>3</sup>Michigan State University (East Lansing, Michigan, United States)  
Corresponding Author: George M. Garrity (garrity@msu.edu)

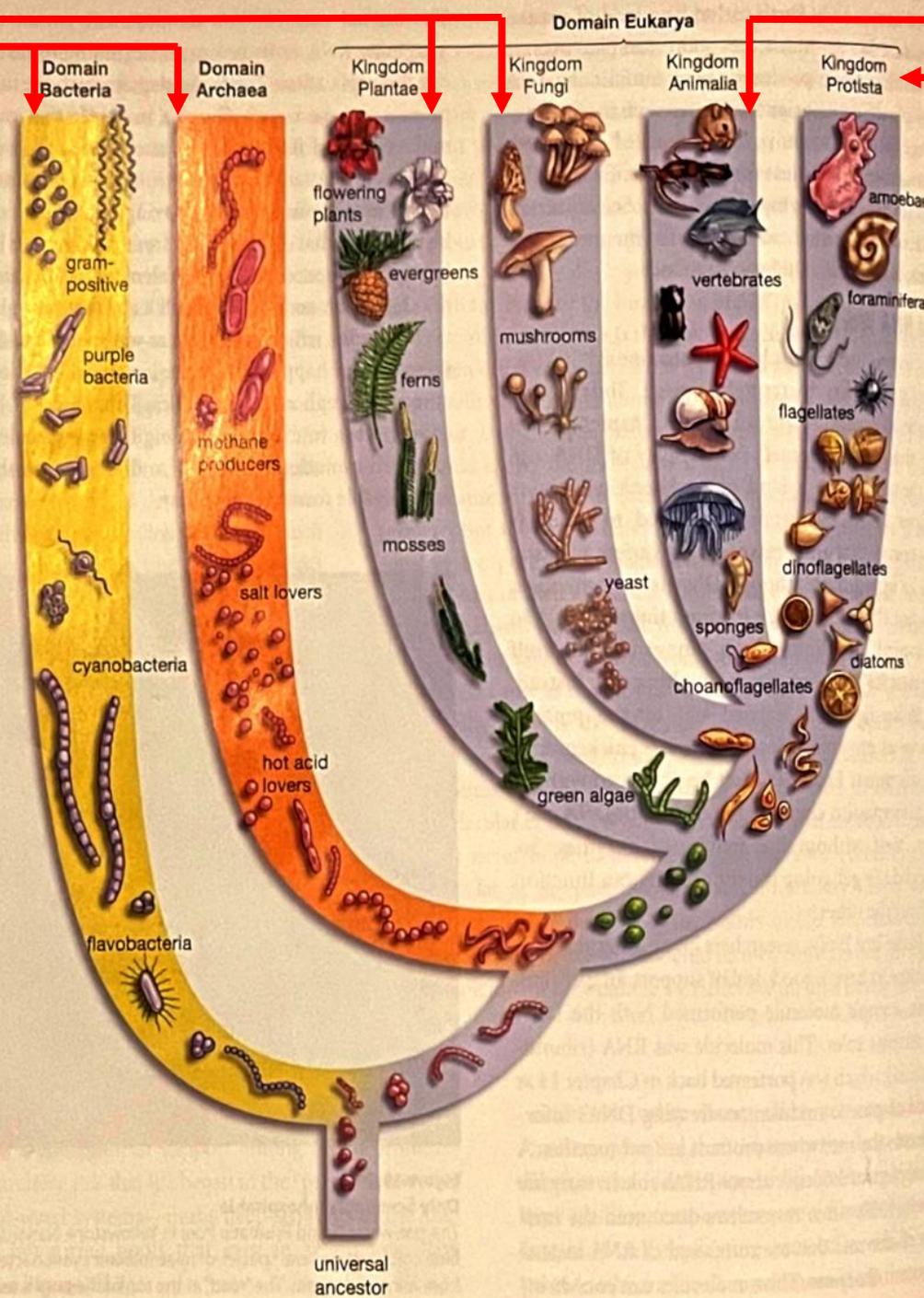
Table of Contents	
1. Foreword to the First Edition	51–61
2. Preface to the First Edition	62–62
3. Preface to the 1978 Edition	63–64
4. Preface to the 1990 Edition	65–66
5. Preface to the Current Edition	67–68
6. Memorial to Professor R. E. Buchanan	69–112
7. Chapter 1. General Considerations	113–114
8. Chapter 2. Principles	115–116
9. Chapter 3. Rules of Nomenclature with Recommendations	117–140
10. Chapter 4. Advisory Notes	141–142
11. References	143–144
12. Appendix 1. Codes of Nomenclature	145–148
13. Appendix 2. Approved Lists of Bacterial Names	149–149
14. Appendix 3. Published Sources for Names of Prokaryotic, Algal, Protozoal, Fungal, and Viral Taxa	150–151
15. Appendix 4. Conserved and Rejected Names of Prokaryotic Taxa	152–152
16. Appendix 5. Opinions Relating to the Nomenclature of Prokaryotes	153–177
17. Appendix 6. Published Sources for Recommended Minimal Descriptions	178–178
18. Appendix 7. Publication of a New Name	179–180
19. Appendix 8. Preparation of a Request for an Opinion	181–181
20. Appendix 9. Orthography	182–189
21. Appendix 10. Intraspecific Subdivisions	190–191
22. Appendix 11. The Provisional Status of Candidatus	192–193
23. Appendix 12. The van Niel International Prize	194–195
24. Appendix 13. Activities of the Congresses	196–196

Volume 69, Issue 1A, of the IJSEM was published on 11 January 2019  
© International Union of Microbiological Societies 2019  
Published by the Microbiology Society

ICBN

International Code of Nomenclature of Prokaryotes

Champ d'application des codes



ICZN

???

**Whittaker & Imhoff's Taxonomy of Protista**

A protist (protista) is an eukaryotic organism that is neither a plant, an animal, nor a fungus. The protists are not based on a single plan or structure. The protists are very diverse organisms with many different characteristics. Some are unicellular, some are multicellular, and some are colonial. The protists are very diverse organisms with many different characteristics. Some are unicellular, some are multicellular, and some are colonial.

**Key to protists used:**

- 1 - Unicellular
- 2 - Colonial
- 3 - Group of colonial organisms
- 4 - Group of unicellular organisms

**Character classification:**

The protists are classified into several groups based on their characteristics. The groups are: Amoebae, Flagellates, Ciliates, and Sporozoans.

The following diagram shows the relationship between the groups of protists, as well as the kingdoms of plants, animals, and fungi.

ICZN

ICBN

+...

# Principes

## Principe I

La nomenclature des algues, des champignons et des plantes est indépendante de la nomenclature zoologique et procaryote. Le présent code s'applique également aux noms de groupes taxonomiques traités comme des algues, des champignons ou des plantes, que ces groupes aient été ou non traités à l'origine (voir la section 8).

## Principe II

**L'application des noms des groupes taxonomiques est déterminée au moyen de types nomenclaturaux.**

## Principe III

La nomenclature d'un groupe taxonomique est basée sur la priorité de publication.

## Principe IV

Chaque groupe taxonomique avec une circonscription, une position et un rang particuliers ne peut porter qu'un seul nom correct, le plus ancien étant conforme aux règles, sauf dans des cas spécifiés.

## Principe V

Les noms scientifiques des groupes taxonomiques sont traités comme latins, quelle que soit leur dérivation.

## Principe VI

Les règles de nomenclature sont rétroactives, sauf limitation expresse.

Que traduit le deuxième principe « L'application des noms des groupes taxonomiques est déterminée au moyen de types nomenclaturaux ».

**L'espèce taxonomique est un ensemble abstrait qui n'a d'autre définition que d'inclure le type et les individus que l'on choisit d'y associer.**

Le code zoologique écrit (Article 61) : Le « type » fournit la norme de référence qui détermine l'application d'un nom scientifique. Noyau d'un taxon et fondement de son nom, **le type est objectif** et ne change pas, alors que **les limites du taxon sont subjectives** et susceptibles de changer. Le type d'une espèce nominale est un spécimen, celui d'un genre nominal est une espèce nominale, et celui d'une famille nominale est un genre nominal.

Et Grant (1981) note de même, pour le code botanique, que les limites du taxon défini par le type sont établies sur base de discontinuités dont la nature et l'ampleur ne sont pas fixées par les codes.



Le type d'*Ophrys bornmuelleri*  
– Herbarium de Berlin



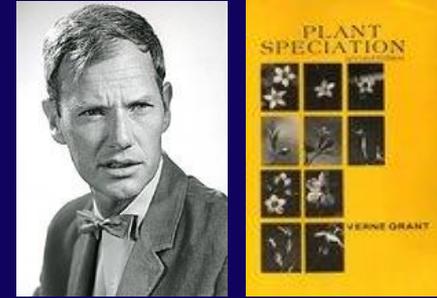
Vues dorsales et ventrales des quatre spécimens complets connus d'*Asio graueri*. De gauche à droite, premier, **le type, Itombwe, 1910** (Vienne, NMW 6.557; Photos A. Schuchmacher). Deuxième, Mt. Kabobo, 1951 (Tervuren, MRAC 55415; Photos P. Devillers). Troisième, Mt. Kahuzi, 3 juin 1959 (New York, AMNH, SKIN 789173; Photos P. Sweet). Quatrième, Mt. Kahuzi, 4 juin 1959, étiqueté Immature (New York, AMNH, SKIN 789172; photos P. Sweet).



Hibou de Grauer, *Asio graueri*, Uwasenkoko Swamp, Nyungwe Forest, Rwanda, 21 November 2019



Pour résumer, l'**espèce taxonomique** est la base de la classification formelle et de la nomenclature. Son usage est régi par les codes de nomenclature. Elle comprend le type et les individus que l'on peut ou veut y associer. Ses limites sont établies sur base de discontinuités dont la nature et l'ampleur ne sont pas fixées par les codes (Grant 1981), et qui donc dépendent du choix scientifique ou idéologique de chacun.



GRANT, V. 1981.- Plant speciation. 2ème éd. Columbia University Press, New York.

Grant ajoute qu'il est depuis longtemps estimé souhaitable de faire coïncider l'espèce taxonomique avec un concept biologique ou évolutif, mais ce n'est pas obligatoire et pas toujours possible.

La nomenclature linnéenne n'étiquette pas des espèces phylogénétiques, biologiques ou phénétiques. Elle ne concerne que des espèces taxonomiques, ensembles qui n'ont d'autre définition que d'inclure le type et les individus que l'on choisit de lui associer. C'est dans **l'établissement des limites de ces ensembles** qu'interviennent **les nuances apportées par les divers « concepts » d'espèce.**



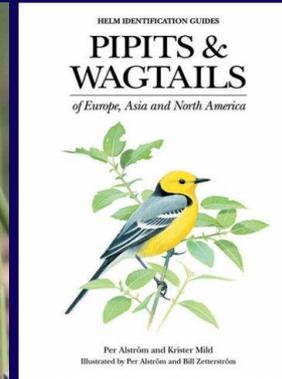
*Motacilla flava*



*Motacilla feldegg*



*Motacilla pygmaea*



Complexe de *Motacilla flava*  
Espèces phylogénétiques: 11-14  
Espèces biologiques: 1-2

Per Alström, 2003

Les codes de nomenclature ne se préoccupent en rien du contenu ou des limites des taxons dont ils régissent la dénomination. Ce principe est explicitement exprimé par le Code de Nomenclature zoologique, qui, dans le Préambule de sa première édition, répété dans les éditions ultérieures écrit que:

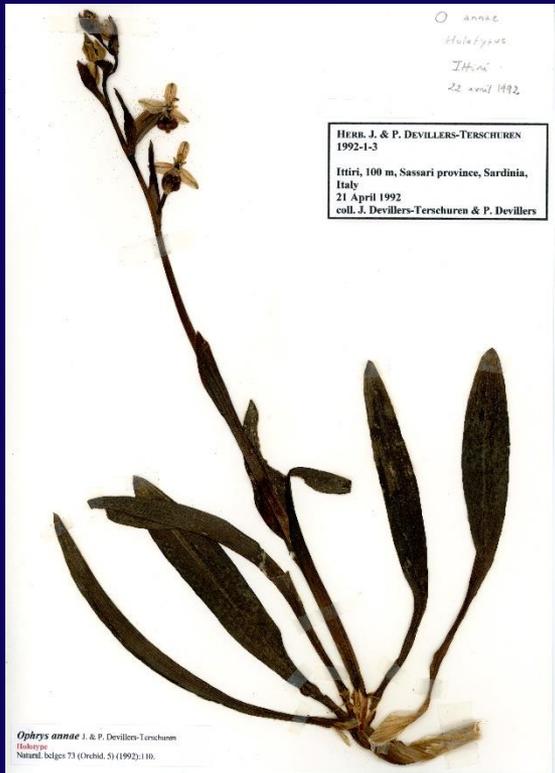
« **Le Code s'abstient d'empiéter sur le jugement taxonomique, qui ne doit pas être soumis à une réglementation ou à des restrictions.** L'harmonie avec la taxonomie, quelles que soient les fluctuations de cette dernière, est assurée par le dispositif des types : chaque nom est conçu pour être basé sur un type (spécimen individuel ou taxon) qui, à des fins nomenclaturales, le définit objectivement. Ainsi la signification de chaque nom disponible pour une espèce, qu'il soit valide, ou un homonyme, ou un synonyme plus récent, est défini par les caractères d'un spécimen individuel - son type, celui d'un genre par ceux de son espèce-type, celui d'une famille par ceux de son genre-type. **Du point de vue de la nomenclature, chaque taxon se compose de son type ainsi que de tous les autres individus,** espèces ou genres **qu'un taxonomiste donné considère comme lui appartenant.** Les **limites de chacun** sont une **question de taxonomie, ignorée par la nomenclature.** Cette dernière n'accepte comme synonymes objectifs que les noms basés sur le même type; mais elle est prête à accepter ou à rejeter subjectivement comme synonymes des noms basés sur d'autres types, dans le sens où cette démarche fournit le nom adéquat que le zoologiste peut utiliser, quel que soit le choix taxonomique que son jugement prescrit. »

Le même principe vaut pour le Code de Nomenclature botanique, mais il n'est pas explicitement exprimé, ce qui contribue probablement aux différences d'attitude des zoologistes et des botanistes à l'égard des définitions opérationnelles d'espèces du monde réel.

# L'espèce phénétique

Le **concept phénétique** (morphologique, typologique), issu des approches fixistes, définit l'espèce, sur base strictement typologique, comme **"une collection d'individus morphologiquement semblables entre eux, et différente d'autres collections"** (Grant 1981, traduit), ou comme **"le plus petit ensemble régulièrement et constamment distinct et distinguable par des moyens ordinaires"** (Cronquist 1978, traduit), ou encore comme **"une communauté, ou un ensemble de communautés apparentées, dont les caractères morphologiques distinctifs sont de l'avis d'un systématicien compétent suffisamment définis pour lui ou leur valoir un nom spécifique"** (Huxley 1942, traduit).

Ce « concept » est la traduction dans le monde réel de la définition de l'espèce taxonomique.

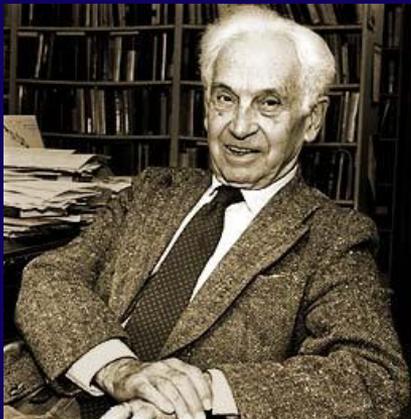


**Ophrys annae**

# Le concept biologique

Le concept biologique de l'espèce (*Biological Species Concept, BSC*) et les concepts apparentés mettent l'accent sur un patrimoine génétique harmonieux protégé par des caractères d'isolement (Alström & Mild 2003). **L'espèce biologique est définie, sur base de l'isolement reproductif observé ou estimé, comme un groupe de communautés d'individus potentiellement capables de se reproduire entre eux et dont l'échange de gènes avec d'autres communautés est limité ou empêché par des mécanismes d'isolement** (Mayr 1942, 1963, 1969, Dobzhansky *et al.* 1977, Amadon & Short 1992). L'espèce biologique est une entité objectivement caractérisable, au moins théoriquement ou partiellement, à partir des propriétés du monde réel et Mayr (1969, traduit) a pu écrire qu'elle est "la seule catégorie taxonomique dont les frontières sont définies objectivement".

## Conçu pour la réduction du nombre d'espèces



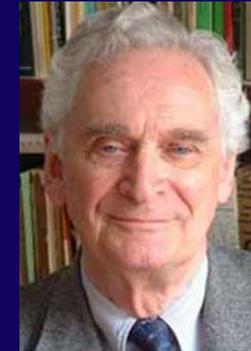
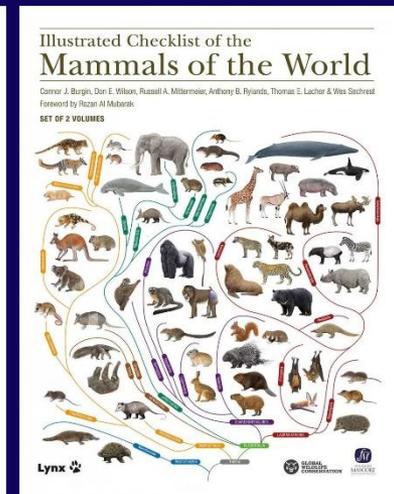
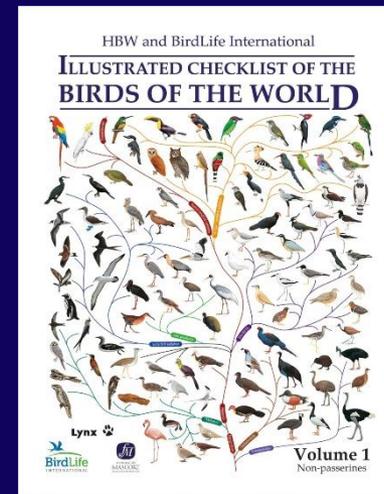
Ernst Mayr



**Merle des îles, *Turdus poliocephalus* : 52 « sous-espèces » distinctes et isolées**

La plupart des **zoologistes** ont convenu avec **Mayr** (1969, traduit) que « le développement du concept biologique de l'espèce est la première manifestation de l'émancipation de la biologie par rapport à une philosophie inappropriée basée sur les phénomènes de la nature inanimée » et le **concept biologique** est devenu, à partir du milieu du XX<sup>ème</sup> siècle le concept **dominant** dans la plupart des branches de la **zoologie**

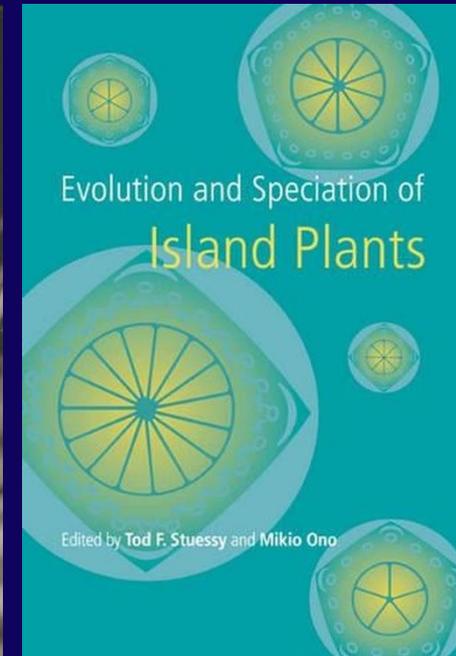
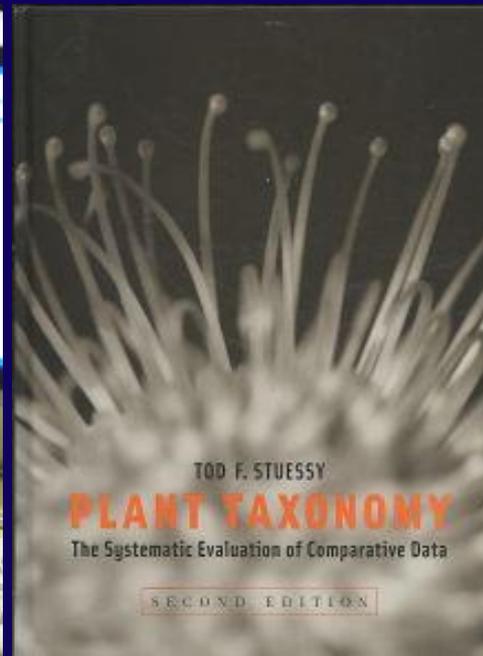
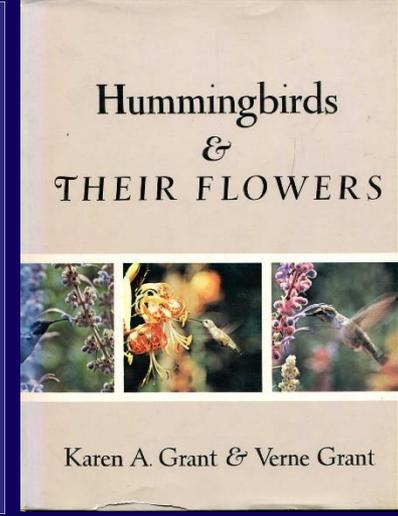
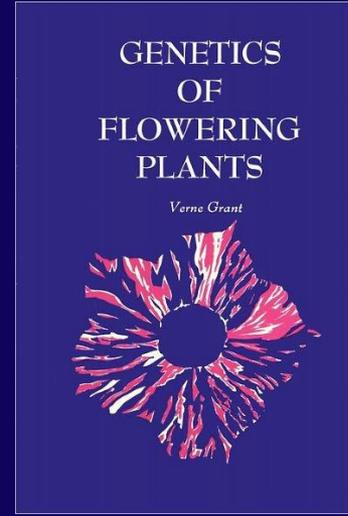
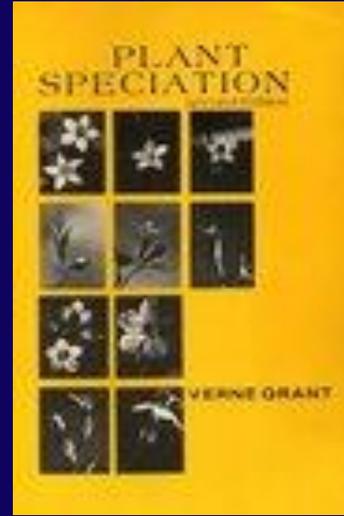
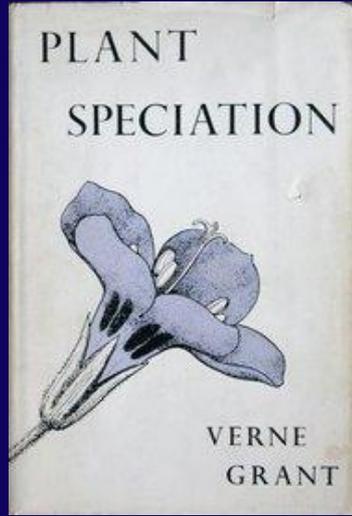
Baucoup de **botanistes** sont restés attachés au **concept phénétique**. **Heywood** et Moore (1984, traduit) écrivent que "les efforts menés pour remplacer la définition taxonomique de l'espèce ont conduit à l'adoption graduelle du concept dit biologique de l'espèce par les zoologistes et les botanistes, un épisode curieux dans l'histoire de la systématique animale et végétale" et plus loin que "**le concept biologique de l'espèce n'était acceptable ni sur le plan théorique, ni sur le plan pratique**. Son **abandon, aujourd'hui général**, est le résultat d'études détaillées sur la nature et la structure des populations et des flux de gènes en leur sein et entre elles". Cette profession de foi a toute son importance puisque Heywood est le guide de **Flora Europaea** et qu'une très grande majorité de flores, d'ouvrages botaniques et de guides de terrain procèdent explicitement ou implicitement de sa philosophie.



Vernon Heywood



Néanmoins le concept biologique a trouvé de nombreux défenseurs parmi les botanistes, du moins les botanistes engagés dans les sciences de l'évolution en particulier Verne Grant et Tod F. Stuessy.



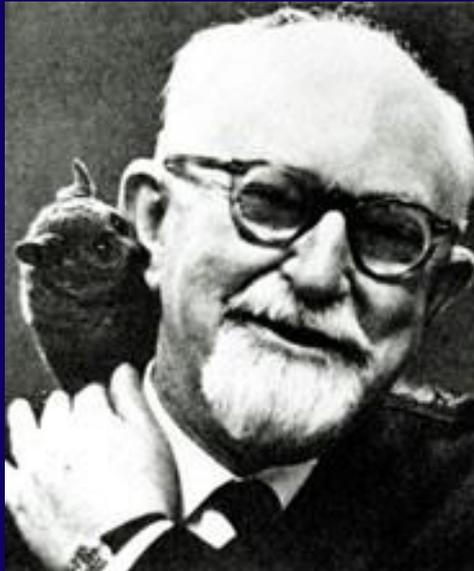
Dans le domaine de l'orchidologie européenne, le concept biologique sous-tend les travaux essentiels de Hannes F. Paulus, principalement zoologiste, et disciple, en botanique, de Tod F. Stuessy.



*Ophrys blitopertha*

# Les concepts évolutif et phylogénétique

Au contraire du concept biologique et des concepts apparentés, les concepts évolutifs ou phylogénétiques privilégient l'histoire évolutive des taxons dans le passé et le présent. Ils comprennent plusieurs variantes. Le concept le plus général est celui de **l'espèce évolutive** définie comme **une lignée unique de populations d'ancêtre-descendants qui maintient son identité par rapport aux autres lignées de même nature et qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique** (Simpson 1961: 153; Wiley 1978, 1981; Groves, 2012: 45-46). Cette définition capture le sens du concept phylogénétique au sens large. Les définitions qui en sont dérivées, concept phylogénétique s.s. (Rosen 1978, 1979; Nelson & Platnick 1981; Cracraft 1983, 1987, 1989), concept monophylétique (Mischler & Donoghue 1982, Donoghue 1985, Alström 2002, Alström & Mild 2003), concept génétique (Baker & Bradley 2006), ne font que préciser la manière dont l'indépendance des tendances évolutives et du destin historique est évaluée.



George Gaylord Simpson



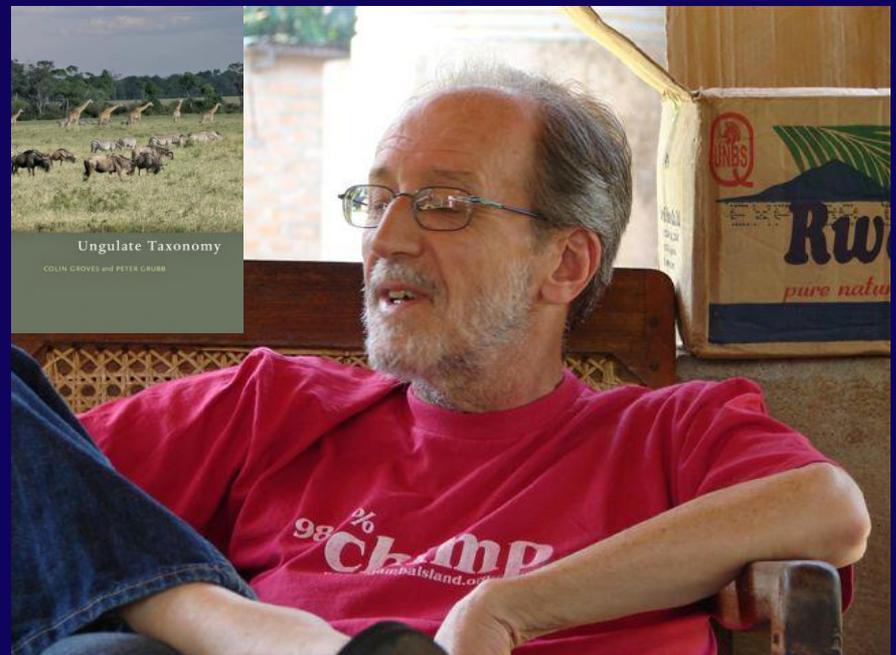
E.O. Wiley

# Le concept phylogénétique

L'**espèce phylogénétique** est définie comme **un ensemble irréductible d'organismes, différent d'autres ensembles par des caractères diagnostiques, et à l'intérieur duquel est circonscrit un réseau de liens parentaux d'ascendance et de descendance** (Cracraft 1983, 1987, 1989). Elle est donc une espèce évolutive à laquelle il est imposé d'être un ensemble irréductible et diagnosable. Par "**ensemble irréductible**" il faut entendre que **l'entité définie ne contient pas de sous-ensembles ayant les mêmes propriétés qu'elle**, c'est à dire différenciabilité diagnostique et inclusion entière d'un réseau de liens parentaux d'ascendance et de descendance. Des "**caractères diagnostiques**" sont ceux qui, seuls ou par leur combinaison, **permettent de caractériser de manière unique et différentielle, selon les principes d'une diagnose** (Stearn 1983), **l'ensemble des individus de l'entité concernée**. La dernière partie de la définition écarte organismes individuels, sexes, morphes ou stades développementaux du champ d'application de la définition et assure la **monophylie** des entités définies.



Joël Cracraft



Colin Groves



*Gazella marica*

Commence à être utilisé



*Mitrula paludosa*

At present phylogenetic species concepts ... are universally applied in fungal taxonomy ...



*Paeonia morisii*

Très peu utilisé



## Ungulate Taxonomy

COLIN GROVES and PETER GRUBB

Fungal Diversity (2021) 199:27–55  
<https://doi.org/10.1007/s13225-021-00475-9>

REVIEW

The evolving species concepts used for yeasts: from phenotypes and genomes to speciation networks

Teun Boekhout<sup>1,2</sup> · M. Catherine Alma<sup>3</sup> · Dominik Begeer<sup>4</sup> · Toni Gabaldón<sup>5,6,7</sup> · Joseph Heitman<sup>8</sup> · Martin Komler<sup>9</sup> · Kantarawee Khayhan<sup>10</sup> · Marc-André Lachance<sup>10</sup> · Edward J. Louis<sup>10</sup> · Sheng Sun<sup>10</sup> · Duong Vu<sup>11</sup> · Andrey Yurkov<sup>12</sup>

Received: 10 November 2020 / Accepted: 31 May 2021 / Published online: 26 June 2021  
 © The Author(s) 2021, corrected publication 2021

**Abstract**  
 Here we review how evolving species concepts have been applied to understand yeast diversity. Initially, a phenotypic species concept was utilized taking into consideration morphological aspects of colonies and cells, and growth profiles. Later the biological species concept was added, which applied data from mating experiments. Biophysical measurements of DNA similarity between isolates were an early measure that became more broadly applied with the advent of sequencing technology, leading to a sequence-based species concept using comparisons of parts of the ribosomal DNA. At present phylogenetic species concepts that employ sequence data of rDNA and other genes are universally applied in fungal taxonomy, including yeasts, because various studies revealed a relatively good correlation between the biological species concept and sequence divergence. The application of genome information is becoming increasingly common, and we strongly recommend the use of complete, rather than draft genomes to improve our understanding of species and their genome and genetic dynamics. Complete genomes allow in-depth comparisons on the evolvability of genomes and, consequently, of the species to which they belong. Hybridization seems a relatively common phenomenon and has been observed in all major fungal lineages that contain yeasts. Note that hybrids may greatly differ in their post-hybridization development. Future in-depth studies, initially using some model species or complexes may shift the traditional species concept as isolated clusters of genetically compatible isolates to a cohesive speciation network in which such clusters are interconnected by genetic processes, such as hybridization.

**Keywords** Fungi · Species concepts · Comparative genomics · Hybrids · Nomenclature · Taxonomy

Handling editor: Jian-Kai Liu

✉ Teun Boekhout  
 tboekhout@w.knaw.nl

1. Weiserdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, The Netherlands
2. Institute of Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), University of Amsterdam, Amsterdam, The Netherlands
3. Dept Botany and Plant Pathology, College of Agriculture, Purdue University, West Lafayette, IN 47907, USA
4. Evolution of Plants and Fungi, Ruhr-University Bochum, 44801 Bochum, Germany
5. Barcelona Supercomputing Centre (BSC-CNS), Jordi Girona, 29, 08034 Barcelona, Spain
6. Institute for Research in Biomedicine (IRB Barcelona), The Barcelona Institute of Science and Technology, Baldiri Reixac, 10, 08028 Barcelona, Spain
7. Catalan Institution for Research and Advanced Studies (ICREA), Barcelona, Spain
8. Department of Molecular Genetics and Microbiology, Duke University Medical Center, Durham, NC 27710, USA
9. Department of Microbiology and Parasitology, Faculty of Medical Sciences, University of Phayao, Phayao 56000, Thailand
10. Department of Biology, University of Western Ontario, London, ON N6A 5B7, Canada
11. Department of Genetics and Genome Biology, Genetic Architecture of Complex Traits, University of Leicester, Leicester LE1 7RH, UK
12. German Collection of Microorganisms and Cell Cultures, Leibniz Institute DSMZ, Braunschweig, Germany

Springer

guide des orchidées d'Europe  
 d'Afrique du Nord et du Proche-Orient  
 Pierre Delorge

3<sup>e</sup> édition entièrement revue et augmentée

120 ans de botanique et histoire naturelle de la flore française

LES GUIDES DU NATURALISTE

Springer

# Le concept unifié de l'espèce

Une nouvelle approche des controverses générées par les diverses notions d'espèce est offerte par le **concept unifié de l'espèce** introduit par de Queiroz (2005a,b,c). Ce concept unifié reconnaît qu'**être un segment de lignage évoluant séparément est l'unique propriété nécessaire des espèces** et que les diverses propriétés secondaires sont soit des indices pertinents dans l'évaluation de la séparation des lignages, soit des propriétés qui définissent différentes sous-catégories de la catégorie d'espèce (espèces reproductivement isolées, espèces monophylétiques, espèces diagnosables). C'est en fait un retour pour l'essentiel à l'espèce évolutive de Simpson (1961), les autres «définitions» biologiques et phylogénétiques devenant des orientations d'application du principe.



Kevin de Queiroz



*Podarcis lilfordi*, Cabrera, Baléares

C'est dans ce concept unifié de l'espèce que nous avons inscrits nos propres analyses en particulier sur le genre *Ophrys*, considérant qu'être un segment de lignage qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique (Simpson 1961) est la seule propriété nécessaire des espèces.

Comme critères d'indépendance évolutive nous préférons ceux qui sous-tendent le concept d'espèce phylogénétique tels que proposés par Cracraft et Groves et Grubb. Nous identifions donc comme espèces des entités qui sont **diagnosables** et qui sont **génétiquement isolées de leur parents les plus proches ou ne leur sont reliées que par un flux génétique limité**.

Nous avons précédemment expliqué les raisons de ce choix. Ils sont éloquemment exprimés par Colin Groves dans l'introduction de *Ungulate Taxonomy*. Faisant coïncider l'espèce avec une unité évolutive, la définition phylogénétique est la plus appropriée pour la construction des phylogénies et pour l'orientation des efforts visant à préserver la diversité biologique.

L'application des critères du concept phylogénétique nécessite uniquement de prendre en compte le chemin évolutif passé et présent des populations, tandis que le concept biologique impose, dans le cas des taxons allopatriques, des hypothèses sur des événements futurs qui sont impossibles à falsifier.

Salué comme une «simplification considérable de la classification» des organismes (Mayr, 1969), résidant dans une réduction drastique du nombre d'espèces reconnues, le concept biologique peut «obscurcir les schémas de diversité des espèces dans ses classifications, qui assemblent des lignées évolutivement distinctes dans des taxons définis de manière imprécise» et conduit «à oublier qu'une population distincte existe, après qu'elle ait été classée comme sous-espèce, synonyme ou race dans une espèce polytypique» (Cotteril, 2006).

*Ophrys eleonorae*



*Ophrys oreas*

# Indices phénétiques de séparation

## L'espèce phénétique

La définition la plus transparente de l'espèce phénétique (morphologique, typologique), est celle de Huxley (1942) "une communauté, ou un ensemble de communautés apparentées, dont les caractères morphologiques distinctifs sont **de l'avis d'un systématicien compétent suffisamment définis** pour lui ou leur valoir un nom spécifique". La décision sur le niveau de différence nécessaire dépend du jugement d'un expert, validé, comme toute démarche scientifique, par publication et peer-review.

Par ailleurs les « caractères distinctifs » éligibles doivent eux-mêmes faire l'objet d'un accord, évoqué par la définition de Cronquist (1978), "le plus petit ensemble régulièrement et constamment distinct et distinguable **par des moyens ordinaires**".

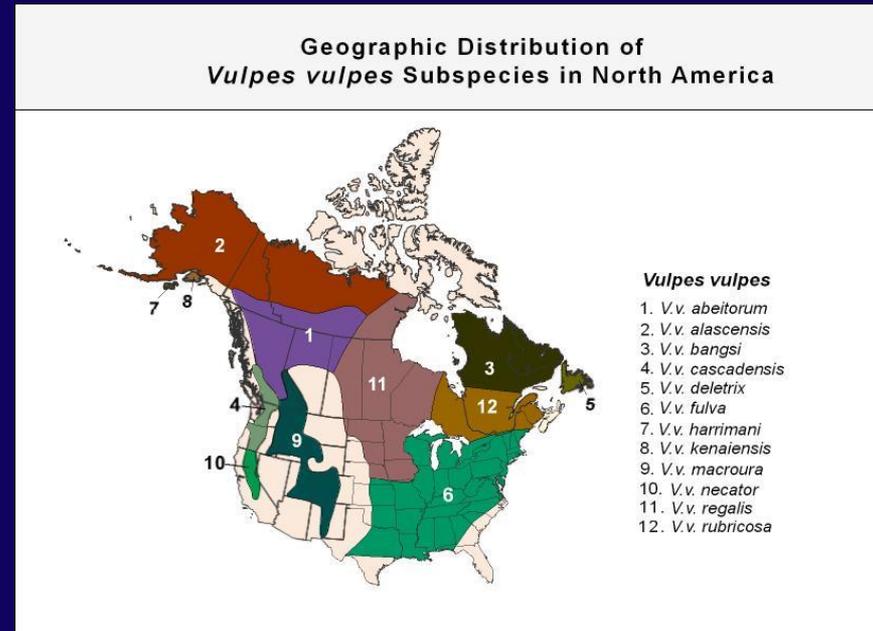
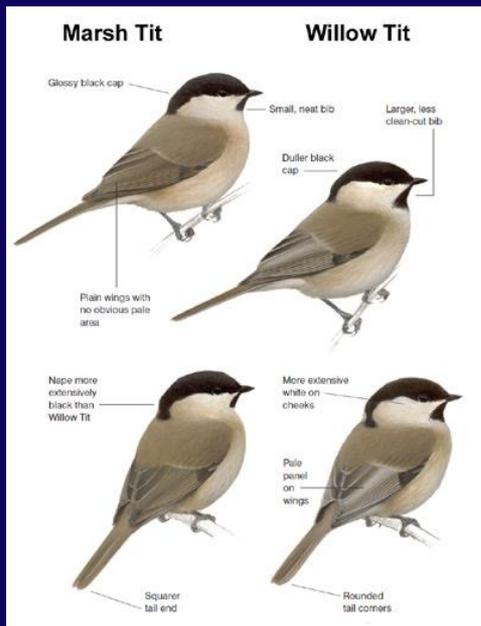
La délimitation d'une espèce phénétique exige donc des **conventions**, nécessairement arbitraires, sur **la mesure du niveau de ressemblance** et **la nature des "moyens ordinaires"** d'investigation (Grant 1981). De très nombreux efforts ont été faits pour quantifier, à coups de règles et d'algorithmes, ces conventions de manière objective et reproductible. Comme toutes les tentatives visant à objectiver ce qui est intrinsèquement subjectif, elles ont toujours échoué.

Les modes de reproduction des organismes n'ont guère d'influence sur l'application du concept phénétique dont l'évaluation arbitraire des taxons est peu liée aux particularités éco-éthologiques. En ce qui concerne les types de distribution, le concept phénétique accepte, contrairement aux autres, la conspécificité d'organismes sympatriques si les différences entre eux sont jugées inférieures à un seuil arbitrairement fixé. Pour les taxons en contact secondaire, avec hybridation plus ou moins importante, le traitement phénétique reste lié à l'évaluation arbitraire des différences.

# Indices biologiques et phylogénétiques de séparation

## Taxons sympatriques, en contact primaire ou en contact secondaire

Les divergences dans l'évaluation du statut d'espèce qui résultent de l'application de divers concepts, en particulier, des concepts biologique et phylogénétique, les plus fréquemment utilisés dans l'étude des êtres supérieurs, dépendent largement de trois attributs des populations, leur type de distribution, leur mode de reproduction et leur susceptibilité à l'hybridation. En ce qui concerne les types de distribution, le traitement des taxons sympatriques ne diffère pas entre les deux concepts. Le traitement des taxons en contact primaire ne diffère pas non plus, sauf que le concept phylogénétique, dans sa plus stricte expression, n'accepte pas la reconnaissance d'entités infraspécifiques. L'hybridation occasionnelle, même fréquente (cf *Orchiaceras*) est sans importance.



Taxons sympatriques

*Orchiaceras*

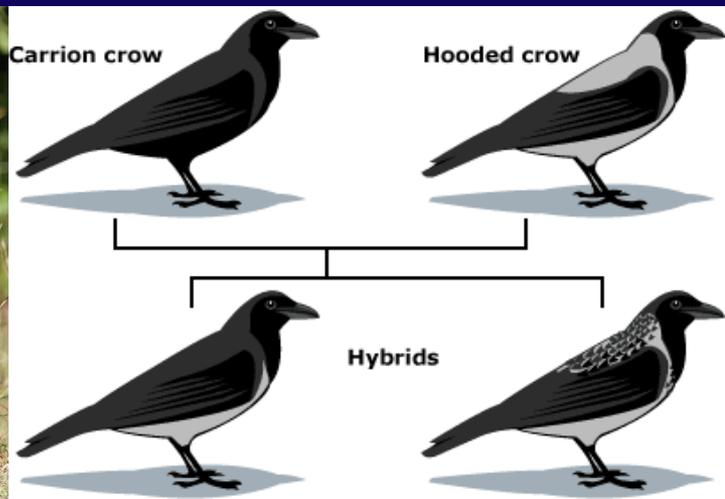
Taxons en contact primaire

## Taxons en contact secondaire

Les taxons en contact secondaire, posent le problème de l'hybridation, qui peut être massive et évoluer avec le temps, parfois intense au début du contact, puis diminuant progressivement ou brusquement, parfois augmentant jusqu'à devenir prépondérante. La zone d'hybridation peut rester stable en position et en largeur, s'élargir ou se rétrécir, se déplacer dans l'aire de l'un ou de l'autre des taxons concernés.

Dans tous ces cas de contact secondaire, le concept phylogénétique reconnaît les passés évolutifs distincts des entités concernées pour autant que leurs divergences n'aient pas été désintégrées par l'établissement de flux génétiques étendus à des fractions importantes de leurs aires de distribution (Cracraft 1989).

Les phénomènes d'hybridation entre taxons en contact secondaire sont traités de manière équivalente, bien que sur des bases conceptuelles différentes, par l'approche biologique, du moins telle qu'amendée par Short (1969), Mayr et Short (1970) et Amadon et Short (1992), qui ont accepté une hybridation massive dans la zone de contact, pourvu qu'elle ne soit pas totale. Plus récemment, les tenants du concept biologique ont encore accru la tolérance, acceptant des zones d'hybridation totale, pour autant qu'elles soient étroites et stables, ce qui leur a permis, par exemple, d'accepter la spécificité des Corneilles noire, *Corvus corone*, et mantelée, *Corvus cornix*, évidente aux termes du concept phylogénétique.



## Taxons allopatriques

Si pour les taxons sympatriques ou partiellement sympatriques, l'application des concepts biologique et phylogénétique de l'espèce donnent des résultats identiques, leurs résultats peuvent différer par contre dans le cas de taxons allopatriques. Les deux concepts demandent qu'ils soient identifiables. Au delà, les décisions prises à leur égard aux termes du concept biologique dépendent d'hypothèses quant à la compatibilité reproductrice en cas de reprise de contact (Mayr 1963). Aux termes du concept phylogénétique par contre, il suffit de vérifier si le flux génétique qui existe entre eux est suffisamment faible pour qu'ils constituent des lignées évoluant indépendamment.

Les deux approches reconnaissent évidemment la barrière présente que représente l'isolement géographique. Mais la manière dont cette barrière est examinée diffère fondamentalement entre l'approche biologique d'une part, les approches dérivées du concept évolutif d'autre part. En introduisant l'adverbe «**potentiellement**» dans l'expression «**communautés d'individus potentiellement capables de se reproduire entre eux**» le concept biologique implique ces hypothèses sur l'avenir, sur ce qui se passerait si les taxons se retrouvaient en contact. Au contraire, le concept monophylétique ne tient compte que de l'histoire évolutive des taxons et ne retient comme condition nécessaire au statut d'espèce que l'indépendance évolutive présente.

## Taxons allopatriques

### Concept biologique – Compatibilité reproductive

Aux termes de la définition, seule importe la capacité pour deux taxons de se reproduire l'un avec l'autre, sans désavantage adaptatif de la progéniture, lequel conduirait à terme à l'abandon de l'hybridation. C'est une propriété difficile à tester pour des entités allopatriques qui ne se rencontrent pas en conditions naturelles.

La **possibilité d'hybridation** en conditions artificielles, par exemple en captivité, ou lors de rencontres accidentelles **n'est pas un indice**.

- Des hybridations improbables peuvent s'obtenir en captivité.

- Faute de partenaires adéquats, des individus égarés peuvent s'accoupler avec ce qu'ils trouvent.



Les **analyses génétiques sont inopérantes**. Les distances génétiques, quelles que soient leur mode de mesure, ne sont pas un indice fiable de la compatibilité reproductrice pré- ou post-zygotique (del Hoyo & Collar 2014).

# Taxons allopatriques

## Concept biologique – Compatibilité reproductive 2

L'évaluation du potentiel de fusion des taxons par reproduction sexuée en cas de reprise du contact, pari vers l'avenir, s'est finalement réduite, au cours du XX<sup>ème</sup> siècle et du début du XXI<sup>ème</sup> à la recherche de mécanismes d'isolement reproductif.

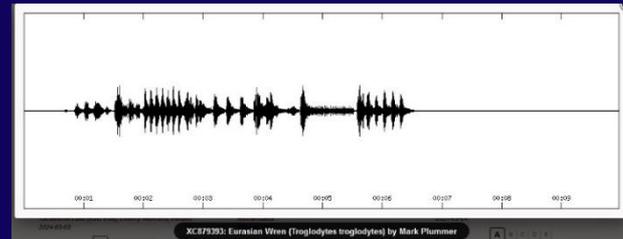
Caractères morphologiques à valeur de signal, comme par exemple, le cercle oculaire des laridés. Ici le Goéland argenté, *Larus argentatus*.



Comportements ritualisés, en particulier, parades nuptiales. Ici le Goéland d'Audouin, *Ichthyaethus audouinii*, à Majorque.



Signaux acoustiques, qui ont parfois été considérés comme déterminants, d'où l'importance donnée à l'analyse sonographique et aux expériences de repasse.



Recherche de pollinisateurs spécifiques. Ici, *Blitopertha lineolata*, pollinisateur d'*Ophrys blitopertha*.



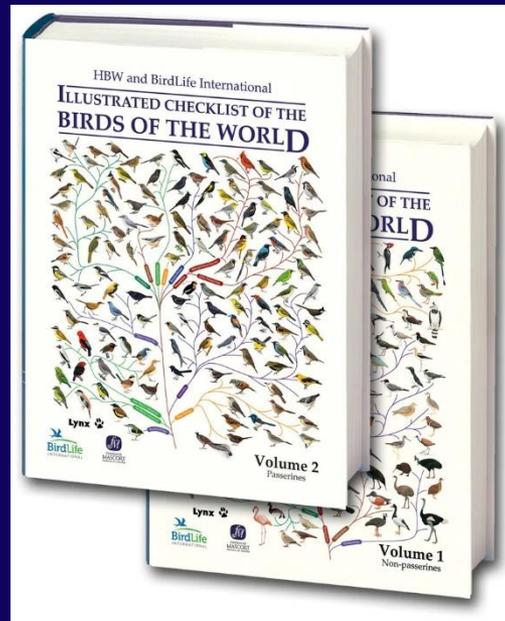
Analyse des signaux chimiques, notamment olfactifs.

## Taxons allopatriques

### Concept biologique – Aménagements phénétiques

Dans les dernières années on assiste à un curieux recours des défenseurs du concept biologique à des méthodes, qui sans l'avouer, relèvent du domaine du principe phénétique. Tobias et al. (2010) et del Hoyo & Collar (2014) proposent une quantification des différences observées entre taxons allopatriques, graduée de 1 à 10, avec charnière à 7 (nombre sacré des Indo-européens ?), chiffre au-delà duquel ils constituent des espèces distinctes, en-deçà des sous-espèces. Cette numérisation se fait sur base d'un amalgame de caractères morphologiques et comportementaux, surtout acoustiques, et d'évaluation de l'hybridation dans les cas de contact.

Cette approche me paraît consacrer l'échec du concept biologique, qui déjà ne fonctionnait pas, évidemment pour la reproduction non sexuée, mais aussi, de l'aveu même de Mayr, pour l'autogamie.



## Taxons allopatriques

### Concept phylogénétique – Diagnosabilité

Le concept évolutif de Simpson (1961), met l'accent sur des «destins évolutifs indépendants ». On peut ne voir cette indépendance que sous l'angle de la génétique de population, ce qui, à la limite, pourrait faire considérer chaque entité insularisée comme une espèce distincte. Mais la définition comprend deux aspects, l'évolution séparée du lignage, mais aussi un rôle et des tendances évolutives propres (Simpson 1961; Wiley 1981; Templeton 1989; Groves 2012). Imposer un critère de diagnosabilité, comme le font, notamment, Cracraft (1983, 1987, 1989) et Groves et Grubb (2011), revient conceptuellement à admettre que le fait de s'adapter à des pressions environnementales tellement normatives qu'elles engendrent une invariance morphologique et comportementale doit être considéré comme une limitation de l'indépendance évolutive. En d'autres termes, deux populations, génétiquement isolées l'une de l'autre, mais qui occupent des niches tellement semblables qu'elles ne diffèrent en rien l'une de l'autre ne suivent pas véritablement des «destins évolutifs indépendants». Cette démarche, qui revient bien à regarder la diagnosabilité comme un critère d'indépendance au sens de de Queiroz (2005a, 2005b), et non comme une propriété nécessaire à la définition de l'espèce, est indispensable si l'on veut que la définition phylogénétique de l'espèce s'applique aux autogames. En effet, chez ceux-ci, à chaque événement de reproduction, des lignées génétiques isolées sont engendrées. Penser, comme on le fait parfois, que se sont les accidents d'allogamie occasionnelle qui maintiennent la cohérence de l'espèce, relève de l'illusion, d'autant plus que ces événements ont plus de chance d'impliquer une autre espèce, allogame, qu'une autre lignée de l'autogame concernée. Il faut donc admettre que ce sont les pressions normatives qui conservent à l'espèce autogame une invariance morphologique et comportementale. Dans le cas des allogames du genre *Ophrys*, avec leur arsenal très complexe d'adaptations à un pollinisateur spécifique, il est raisonnable de penser que c'est la persistance chez deux populations directement apparentées du recours à des populations d'un même pollinisateur présentant les mêmes préférences comportementales, qui constitue la principale pression normative

L'examen de la diagnosabilité est une approche méthodologique entièrement liée au concept phylogénétique de l'espèce. Cet examen ne fait pas appel à des estimations de ressemblance globale. Ces évaluations de ressemblance globale, qui n'ont de sens que dans l'optique d'un concept phénétique de l'espèce, avaient atteint dans les années 1960, un haut degré de notoriété et de régulation mathématique avec la taxonomie numérique qui proposait d'associer et de classer des unités taxonomiques en fonction de distances établies par la combinaison d'un certain nombre de caractères (Sokal & Sneath 1963; Sokal 1965) nécessairement arbitrairement choisis et parfois pondérés. Les nombreuses contributions à l'orchidologie européenne de Gözl et Reinhard (1979, 1980, 1983, 1985, i.a.) relèvent de cette démarche. L'approche est encore usitée aujourd'hui (e.g. Lowe 2010, 2011), avec des outils mathématiques quelque peu différents, mais relevant tout autant de la combinaison de caractères. Il est parfois oublié que cette démarche s'inscrit strictement dans le cadre d'un concept phénétique de l'espèce.

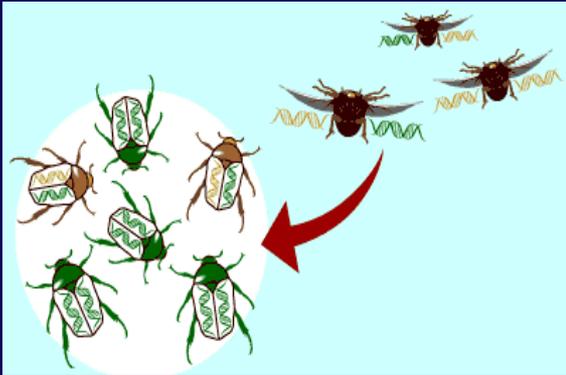
## Taxons allopatriques

### Concept phylogénétique – Indépendance évolutive

#### Probabilité d'immigration

Dans le cas de taxons allopatriques, comme ceux qui occupent des ensembles insulaires distincts, ou ceux-ci et des masses continentales, le facteur essentiel qui conditionne leur indépendance évolutive est la force des barrières que crée l'isolement géographique au maintien d'un flux génétique.

Celle-ci peut se mesurer par la probabilité, qu'après un événement de colonisation, l'immigration de nouveaux individus maintienne le lien génétique :

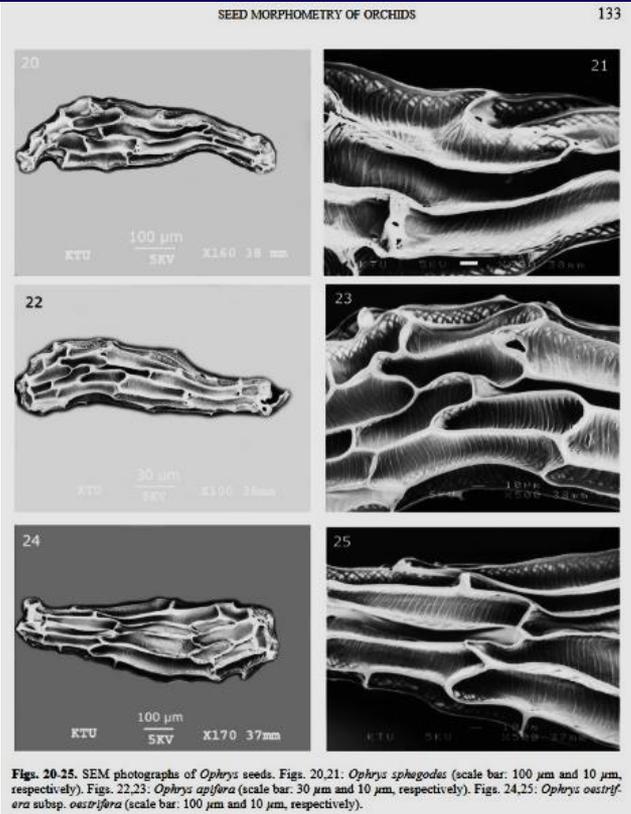


**< 1 immigrant / génération : indépendance évolutive**

**> 4 - (10) immigrants / génération : pas d'indépendance**

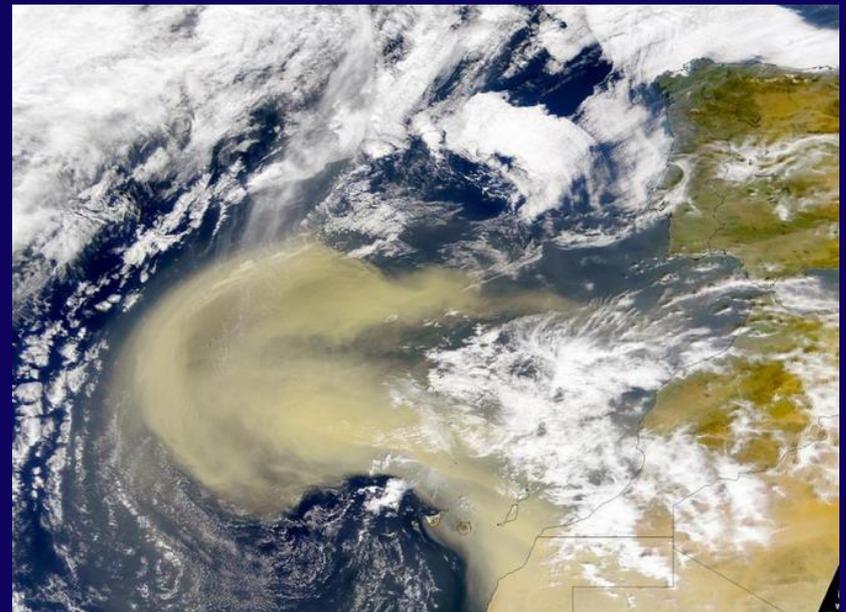
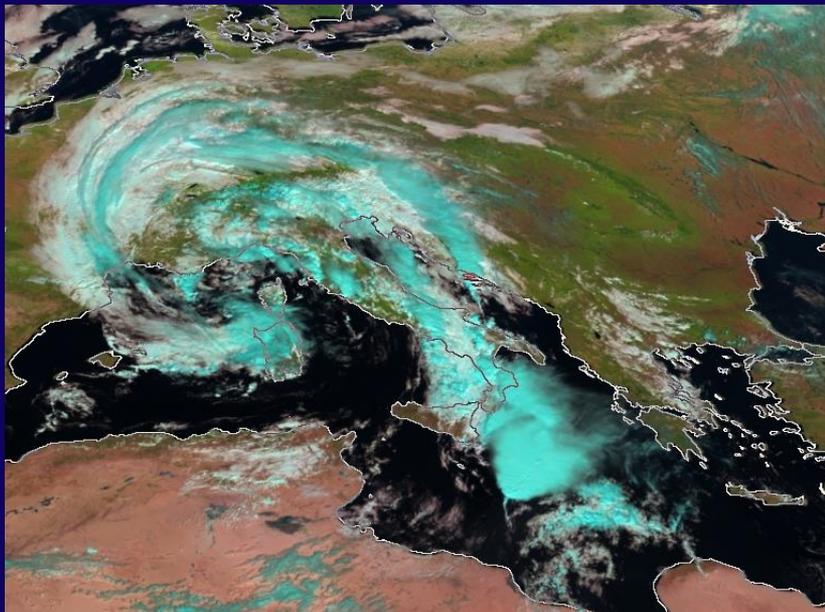
**1 < imm / génération < 4 - (10) : les deux scénarios sont possibles**

Dans le cas des orchidées, les événements de colonisation ne peuvent résulter que du transport de graines, tandis que le flux génétique peut être entretenu en principe soit par le transport de graines, soit par le transport du pollen. Les très petites graines remplies d'air des orchidées sont conçues pour le transport par le vent, et le vent est certainement le principal vecteur de dispersion à longue distance dans la famille (Arditti 1992, Rasmussen 1995). Tout transport autre que de graines est probablement négligeable. Le transport de grains de pollen par le vent est important pour de nombreuses familles de plantes, mais, dans le cas des orchidées et, en particulier, des *Ophrys*, la cohérence des pollinies et la faible densité des récepteurs potentiels rend ce mécanisme totalement irréaliste. Des pollinisateurs peuvent voler avec le vent sur des distances significatives, mais certainement en nombre beaucoup moindre et avec moins de facilité que les graines. En effet, les données limitées pour les pollinisateurs d'*Ophrys* ou des espèces qui en sont proches indiquent que, même pour les espèces les plus mobiles, le rayon d'action ne dépasse pas 100 mètres (Peakall & Schiestl 2004, Franzén et al. 2009).



Deux ensembles de paramètres sont essentiels pour le transport des graines vers une zone d'implantation, la distance qui la sépare de sources potentielles et le rapport cible/distance (cf. Broodbank 2000) d'une part, la direction, la force, les caractéristiques des rafales, et le potentiel d'ascendance des vents au moment de la déhiscence des fruits et de la libération des graines d'autre part (Soons & Bullock 2009).

Des distances de dispersion de graines par le vent allant de 40 à 2000 km sont notées pour la famille des Orchidaceae par Arditti (1992: 610), en fonction des événements de colonisation connus. Ces cas sont toutefois rares et les occurrences les plus courantes varient entre 5 et 10 km (Rasmussen 1995: 10). On peut donc estimer, en première approximation, que des événements rares de colonisation peuvent se produire à partir de sources situées jusqu'à 2000 km environ, tandis que le maintien d'un flux génétique, qui suppose une immigration fréquente, n'est probable qu'entre des zones distantes de moins d'une vingtaine de kilomètres.



**Dispersion à longue distance – résultat de phénomènes extrêmes**

# Catégories infraspécifiques

La nature et l'utilité de catégories infraspécifiques, sous-espèces ou variétés, ont toujours été et sont encore controversées, tant par les zoologistes que par les botanistes.

Aux termes du **concept phénétique** de l'espèce, tel qu'utilisé par Flora Europaea et les botanistes qui s'inspirent explicitement ou implicitement de sa philosophie, la sous-espèce est une entité de même nature que l'espèce, le niveau de différenciation apparent fixant le choix du rang.

Aux termes du **concept biologique**, la sous-espèce est de nature fondamentalement différente de celle de l'espèce. C'est une entité majoritairement, mais pas nécessairement entièrement, diagnosable et dont il est estimé qu'elle n'est - ou ne serait - pas séparée d'autres entités par des caractères intrinsèques d'isolement.

Le **concept phylogénétique** de l'espèce («ensemble irréductible») n'accepte par définition aucune entité infraspécifique. Toutefois il est possible, notamment dans le cadre d'une utilisation des principes sur lesquels reposent sa définition comme critères d'application du concept unifié (de Queiroz 2005a,b; Devillers & Devillers-Terschuren 2012) de distinguer, pour des raisons pratiques, certaines entités qui, soit, sont diagnosables mais ne paraissent pas génétiquement indépendantes, soit, sont clairement indépendantes mais ne sont pas entièrement diagnosables (cf Atwood 1988: 61).

Colin Groves qui a, le premier, appliqué de manière totalement cohérente et constante le concept phylogénétique à un important groupe d'organismes, les ongulés, résume clairement cette démarche (Groves & Grubb 1911: 4, traduit) :



« Les sous-espèce peuvent êtres classées en Bonnes, Mauvaises et Horribles. Les Bonnes sous-espèces sont diagnosables à 100%; ce sont des espèces qui se font passer pour des sous-espèces, victimes du sentiment qui prévalait au milieu du 20ème siècle, sous l'influence du BSC [*Biological Species Concept*], que les taxons devaient être, si possible, relégués au statut de sous-espèce de l'espèce la plus proche pour autant qu'ils ne soient pas sympatriques avec elle. Les Mauvaises sous-espèces sont des points le long d'un gradient, ou sont différenciées à des niveaux très faibles. Les ensembles qu'elles représentent peuvent être intéressants pour la génétique des populations ou à d'autres égards, mais ils n'ont pas de statut taxonomique. Les Horribles sous-espèces sont celles qui restent. Elles peuvent être différenciées à des niveaux élevés mais ne sont pas absolument diagnosables. Le dilemme est, qu'en faire? Il semble y avoir certains avantages à leur accorder un trinôme, notamment à des fins de conservation. C'est ce que nous avons à l'esprit lorsque nous reconnaissons des sous-espèces dans ce livre».

Dans le domaine botanique, étant donné les ambiguïtés qui s'attachent au terme de sous-espèce, nous préférons, pour ces «Horribles sous-espèces», suivre Delforge (e.g. 2005: 17) et utiliser le rang de **variété**.

# Conservation

Nous avons discuté précédemment des raisons qui nous font préférer le concept phylogénétique au concept biologique (Devillers & Devillers-Terschuren 1994). Une argumentation beaucoup plus militante, mais que nous partageons, est présentée par Colin Groves (in Groves & Grubb 2011: 1-4). Il suffit de rappeler ici que, faisant coïncider l'espèce avec l'unité évolutive, la définition phylogénétique est non seulement la plus appropriée à la poursuite - largement intellectuelle - de la reconstruction des phylogénèses mais aussi à celle plus vitale de la recherche des orientations nécessaires à la préservation de la diversité biologique. C'est en effet la conservation du spectre complet d'unités évolutives autonomes, de leurs populations constitutives, et des relations qui les unissent en écosystèmes, qui est l'objet de la démarche de la biologie de la conservation. L'espèce phylogénétique est aussi proche que possible d'une unité évolutive autonome, totalement compatible avec l'analyse populationnelle et génétique. Il faut aussi se souvenir que, historiquement, le concept biologique de l'espèce a été introduit par Ernst Mayr dans le but explicite de réduire le nombre d'espèces d'oiseaux décrites, en particulier le grand nombre d'endémiques insulaires liés à la poussière d'îles du Pacifique tropical. Il n'est donc pas très adapté à mettre en évidence la diversité biologique

## Exemple : le genre *Ovis*

### Genre *Ovis*, complexe d'*Ovis gmelini* du Paléartique occidental et central

UICN: BSC: 3 espèces, 2 Near Threatened, 1 Vulnerable

Groves: PSC: 17 espèces, presque toutes EN Danger ou EN Danger Critique



*Ovis anatolica*  
Une seule  
localité, près de  
Konya en  
Anatolie

## Exemple : le genre *Ophrys*

Sunderman: espèce phénétique, concept très large: 16 espèces, aucune menacée

Pedersen & Faurholt, concept biologique ? : 21 espèces, aucune menacée

Delforge, concept phylogénétique: 330 espèces, beaucoup menacées



*Ophrys pharia* rarissime très localisé à Hvar, en danger critique si pas éteint

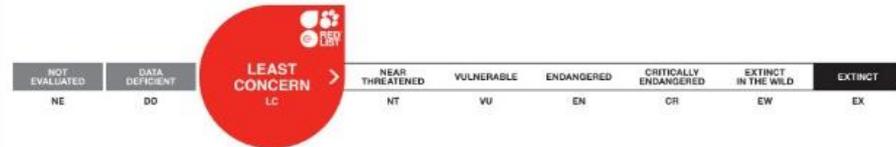


## Exemple : *Asio graueri*

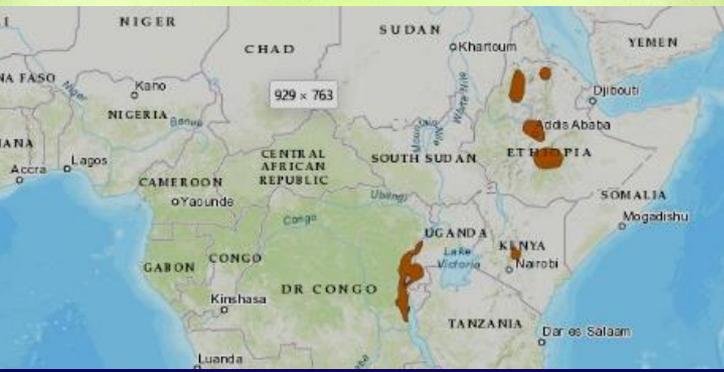
*Asio graueri* est un hibou endémique du Rif Albertin, appartenant au complexe du Hibou moyen-duc, *Asio otus*. Il a été récolté pour la première fois par Rudolf Grauer, en 1910 dans le Massif de l'Itombwe au Congo belge. Avant 2019, il n'existait que 7 observations de ce taxon, 4 dans ce qui est maintenant la RDC et 3 au Rwanda, dans le parc des Volcans, la dernière en 1981. Il a été retrouvé, en 2019, après presque 40 ans d'absence, dans la forêt de Nyungwe au Rwanda (Vande weghe et al. 2021).

Entre-temps, victime de la mode de regroupement des taxons allopatriques, il a été considéré comme une sous-espèce d'*Asio abyssinicus*, une espèce éthiopienne, géographiquement très éloignée. L'ensemble a fait l'objet d'évaluations répétées en 2004, 2008, 2009, 2012, 2016 et 2024 dans le cadre de la Liste Rouge de l'UICN, le plaçant dans la catégorie LC (Least Concern, Préoccupation mineure), un statut justifié notamment par une aire de distribution gigantesque, de 1 470 000 km<sup>2</sup>, obtenue en prenant l'enveloppe de la distribution des deux taxons *abyssinicus* et *graueri*.

BirdLife International. 2024. *Asio abyssinicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2024: e.T22689512A26368148...



Lorsque *A. graueri*, qui est diagnosable et n'a pas de contact avec *A. abyssinicus*, est traité comme taxon indépendant, son aire de distribution se réduit à 60 000 km<sup>2</sup>, dont moins de 500 km<sup>2</sup> d'habitat potentiel. L'aire d'occupation effective de *graueri* est selon les critères de l'UICN (surface des carrés de 2x2 km<sup>2</sup> entourant les indices de présence) au plus de 32 km<sup>2</sup>. Encore que les observations de RDC, datant toutes de plus de 50 ans, et l'une de plus de 100 ans, passent difficilement pour des indices de présence actuelle.



Vande weghe, G.R., Vande weghe J. P., Devillers, P. & Devillers-Terschuren, J. 2021. An observation of Grauer's Long-eared Owl, *Asio graueri*, in Nyungwe Forest, Rwanda. Les Naturalistes belges 102, 2 : 1-24.

Le désir d'identifier, de nommer et de classer les entités qui nous entourent est aussi ancien que la communication. Confucius, ou un proverbe chinois, énonce que "la sagesse commence par l'acte de donner aux choses un nom exact". Dès que cette démarche s'organise, elle oscille entre l'ambition de rendre compte le plus finement possible de la diversité du monde réel et un réflexe de simplification et de synthèse, ainsi qu'entre l'aspiration à suivre les avancées de la connaissance et le repli conservateur anxieux de stabilité. C'est dans ce dilemme que s'inscrit la systématique.



Pour la biologie de la conservation ce dilemme n'existe pas. Elle doit pouvoir compter sur des textes juridiques stables et peu soumis à révisions. Pour son action elle doit disposer d'outils qui lui permette de mettre en évidence le plus finement possible la diversité du monde réel. A elle de l'exprimer en termes qui s'inscrivent dans le cadre des textes juridiques.