

natura e

2025 • 15

L'espèce incertaine et les taxons flous

Alex BAUMEL & Didier AURELLE



art. 2025 (15) — Publié le 17 décembre 2025
www.revue-naturae.fr



PUBLICATIONS
SCIENTIFIQUES



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturaе@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colementbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (MNHN, Paris)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Julien Touroud (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Romulea sp. Maratti, Andalousie 2024. Crédit photo: Alex Baumel.

Naturaе est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturaе is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / The Museum Science Press also publish:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

L'espèce incertaine et les taxons flous

Alex BAUMEL

Aix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE,
Station marine Endoume, Chemin Batterie des Lions, F-13007 Marseille (France)
alex.baumel@imbe.fr

Didier AURELLE

Institut Systématique Évolution Biodiversité (ISYEB), Muséum national d'Histoire naturelle,
CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles,
57 rue Cuvier, CP 51, F-75005 Paris (France)
didier.aurelle@mnhn.fr

Soumis le 7 octobre 2024 | Accepté le 30 avril 2025 | Publié le 17 décembre 2025

Baumel A. & Aurelle D. 2025. — L'espèce incertaine et les taxons flous. *Natura* 2025 (15): 211-221. <https://doi.org/10.5852/natura2025a15>

RÉSUMÉ

La «bonne» définition de l'espèce est régulièrement remise en question 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 doivent être testées. Darwin mettait déjà l'accent sur 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. Ceux-ci peuvent être résumés en deux grands types, le syngaméon et les espèces naissantes. La fréquence des flux de gènes entre taxons de rang spécifique, et le rôle écologique et évolutif de l'introgression, montrent que l'espèce incertaine constitue un aspect majeur des problématiques de la biodiversité.

ABSTRACT

The uncertain species and the fuzzy taxa.

Advances in knowledge about evolution and speciation often raise the question of the “right” definition of species. This question is far from being resolved, because speciation is at work in current biodiversity and the taxa of specific rank are therefore not certain species, but rather hypotheses of species that need to be tested. Darwin had already emphasised the importance of “doubtful species” in his argument about variation. We illustrate this property of living organisms to resist classification with the example of fuzzy taxa. These can be summed up in two main types, the syngameon and incipient species. The frequency of gene flow between taxa of specific rank, and the ecological and evolutionary role of introgression, show that uncertain species represents a major aspect of biodiversity issues.

MOTS CLÉS

Biodiversité, conservation, évolution, hybridation, population, concept, spéciation, limites.

KEY WORDS

Biodiversity, conservation, evolution, hybridization, population, concept, speciation, limits.

INTRODUCTION

L'étude de la biodiversité et sa conservation dépendent de notre capacité à identifier et à inventorier cette diversité, en particulier les espèces. Mais qu'est-ce qu'une espèce exactement ? En avons-nous une définition claire et universelle, partagée par toutes les sciences du vivant ? Cela semble crucial pour comprendre les mécanismes de spéciation, d'évolution, élaborer une systématique universelle du vivant et adopter 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, quelle que soit la zone d'étude ? Comment analyser la répartition de la diversité biologique à grande échelle si les taxons ne sont pas des entités homogènes sur l'aire d'étude ? Enfin, comment concilier la porosité des limites d'espèces avec des réglementations de protection de l'environnement qui peuvent mal s'accorder avec des processus d'hybridation ?

Les interactions biotiques se situent au cœur de l'écologie et des processus essentiels à la persistance de la biodiversité. Les écologues décrivent ces interactions par des réseaux constitués d'espèces ; ils les considèrent alors comme les entités élémentaires des écosystèmes, au même titre que les atomes et leur interaction en chimie. Et pourtant, Darwin (1876) et d'autres auteurs avant et 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 & Solignac 2005, ou celle plus concise de Mallet 2007). Il est généralement admis que les individus d'une même espèce biologique présentent des similitudes sur plusieurs aspects biologiques et écologiques. De plus, étant interféconds, ils donnent naissance à une progéniture qui leur ressemble. 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 au niveau spécifique. C'est la fondation même de la connaissance de la biodiversité. Cependant, cette organisation du vivant en espèces biologiques découle de l'évolution biologique, un processus de changement constant des fréquences alléliques au sein des espèces. Une illustration concrète est que, en biologie, l'isolement reproducteur des espèces, aspect décisif de la spéciation, est décrit et étudié comme la variable continue d'un processus graduel (Stankowski & Ravinet 2021). L'isolement reproducteur est ainsi le résultat d'un processus évolutif. Cette notion était déjà présente dans le raisonnement de Darwin (1876). Délimiter les espèces et attribuer le rang d'espèce à un taxon constitue donc un exercice difficile qui nécessite toute une démarche scientifique (Wiens 2007). Par conséquent, 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 un concept clé de la biodiversité, le mot « espèce » peut recouvrir des réalités empiriques différentes selon les champs de recherche, les méthodologies employées, voire les taxons considérés (Fig. 1). Les inventaires d'espèces, très communs dans les études de la

biodiversité, regroupent donc des types très différents d'entités, et cela amène des critiques aiguës de la taxonomie.

La « biosystématique » (Camp 1951 ; Blondel 1995) et maintenant la « taxonomie intégrative » (Padial *et al.* 2010), visent à établir une concordance entre des populations, des taxons et des critères pour les identifier. Dans cette démarche scientifique, les espèces sont des hypothèses. Le cadre conceptuel est riche de débats et la taxonomie en constante évolution. Nous le verrons d'abord avec les pérégrinations conceptuelles récentes sur la définition de l'espèce, toujours débattue dans une partie de la littérature scientifique. Puis, nous aborderons 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 1996) fait généralement consensus. Les espèces sont définies comme des systèmes de gènes coadaptés, hautement intégrés. Ils fonctionnent mal ou pas du tout quand ils sont mélangés, aboutissant à un isolement reproducteur à différents niveaux, avec par exemple des anomalies méiotiques, de la gamétogénèse irrégulière, un avortement des embryons ou une stérilité hybride. Du fait de cette absence d'hybridation ou de réduction de valeur sélective des hybrides, la sélection naturelle peut favoriser 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. Il a rapproché 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). L'association de la systématique et de la phylogénétique a permis la confirmation de la lignée comme un concept crucial pour unir l'évolution des populations à celle des espèces (Avise 2000). Ce progrès des connaissances a peu à peu amené à comprendre la spéciation comme un continuum de divergence de lignées de populations. Il y a d'abord une lignée formant une seule espèce, puis des lignées de plus en plus 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 de manière plus ou moins importantes selon les individus ou portions du génome. Ce phénomène, dont l'universalité n'est plus contestée, est appelé introgression génétique (Edelman & Mallet 2021). L'une des meilleures preuves de l'introgression est la capture cytoplasmique (Avise 2000), quand la séquence d'un gène mitochondrial ou plastidial (les mitochondries et les plastes sont dans le cytoplasme des cellules) d'une espèce est

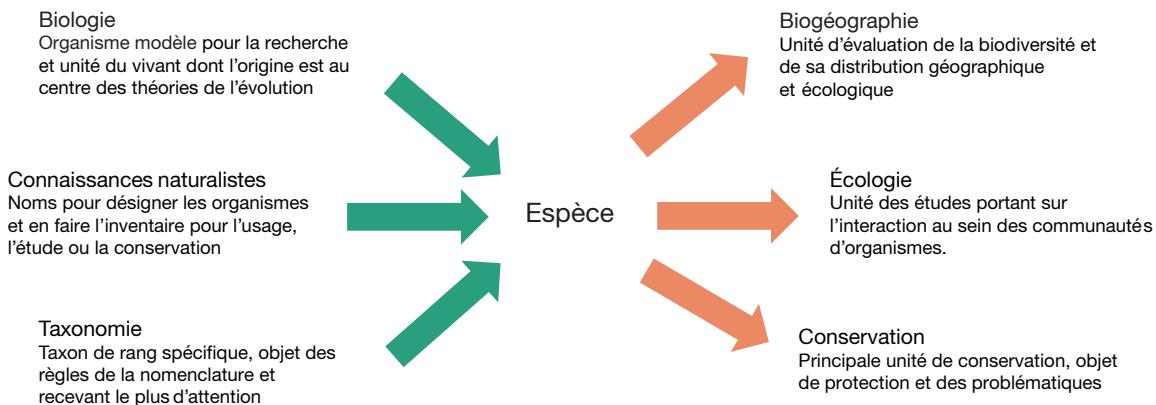


FIG. 1. — L'espèce au carrefour de l'investigation de la biodiversité, un même mot pour des usages et des concepts proches, mais parfois divergents. Les flèches vertes indiquent les contributions au concept d'espèce, tandis que les flèches oranges indiquent l'usage de l'espèce comme composante de la diversité biologique.

découverte chez une autre espèce. Si l'on écarte les phénomènes de transferts horizontaux, rares chez les macro-organismes, la capture cytoplasmique et l'introgression nécessitent 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. Bien que les événements anciens soient difficiles à mettre en évidence (Tournebize & Chikhi 2025), il est admis maintenant que l'introgression entre populations de taxons différents pourrait 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 2002). 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 & Ravinet 2021), et dont nous sommes parfois les observateurs d'un instantané, parfois 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 (Fig. 2; Huang 2020) et pour laquelle les différents concepts d'espèce se contredisent (De Queiroz 2007).

LE CONCEPT UNIFIÉ DE L'ESPÈCE

Différents critères de délimitation d'espèce visant différents moments de la zone grise de la spéciation (Fig. 2) mèneront à des résultats différents, ce qui alimente la confusion autour du concept d'espèce (Samadi & Barberousse 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

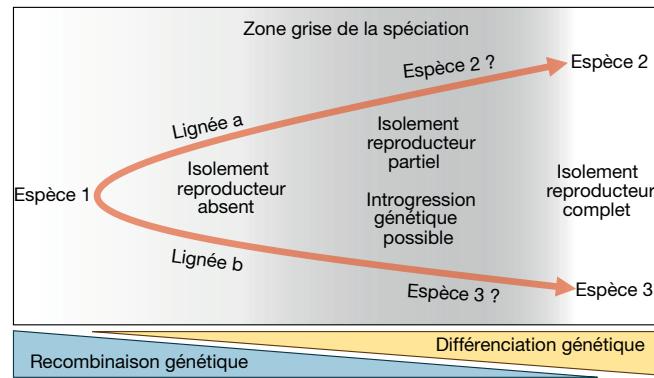


FIG. 2. — De gauche à droite, la métapopulation initiale diverge progressivement en deux lignées; le mélange génétique se réduit brutalement ou progressivement sous l'effet des barrières physiques et/ou de la contre sélection des hybrides, jusqu'à cesser. La zone grise de la spéciation décrit la phase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

des métapopulations formant des lignées évoluant indépendamment. Progrès important, contemporain d'avancées méthodologiques (invention 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 (Leaché *et al.* 2018), et que tous les critères de délimitation ne convergent pas selon le stade de divergence. Cependant, récemment, plusieurs critiques du concept unifié sont apparues. Tout d'abord, situer les populations sur le continuum de spéciation n'est pas aisé (Galtier 2019), il est difficile de déterminer si les populations sont bel et bien sorties de la zone grise de la spéciation (De Jode *et al.* 2023). Deuxièmement, si l'existence de lignées évolutives indépendantes est une condition nécessaire pour désigner des espèces différentes, rien n'indique qu'elle soit une condition suffisante. Définir les espèces principalement comme des lignées serait trop éloigné de leur réalité écologique. En effet, les espèces sont caractérisées par une tendance historique et un rôle écologique uniques (Barrett *et al.* 2022).

TABLEAU 1. — Les taxons flous dans les publications scientifiques de 1975 à 2023.

Nom	Premières Références	Citations de 1975 à 2023 dénombrées par thèmes (Web of Science)	Notes
Espèces naissantes ou <i>Incipient species</i>	Darwin 1876; Cuénot 1917	Evolutionary Biology: 616 Genetics Heredity: 431 Plant Sciences: 265 Zoology: 236 Biodiversity Conservation: 116 Microbiology: 49	Les espèces bourgeonnantes en périphérie de la distribution d'une espèce commune sont une variante des espèces naissantes
Syngaméon	Lotsy 1925	Evolutionary Biology: 27 Genetics Heredity 16 Plant Sciences: 23 Zoology: 6 Biodiversity Conservation: 1 Microbiology: 0	De nombreux concepts similaires soulignent des échanges génétiques entre taxons : <i>compilospecies</i> , <i>coenospecies</i> , <i>multi-species</i> , <i>semi-species</i>

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 parfaite adéquation entre définition des espèces d'une part, et méthode de délimitation d'autre part. Pour une approche plus objective de l'espèce, Samadi & Barberousse (2006) ont proposé une formalisation de la démarche initiée par De Queiroz. Ce dernier identifiait les espèces à des lignées de métapopulations, Samadi & Barberousse (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 & Barberousse 2009), car l'achèvement de la spéciation correspond à une indépendance évolutive complète et irréversible. L'application de ce concept de lignées indépendantes, ou espèces-lignées, de Samadi & Barberousse (2009) conduit à interroger la validité de très nombreuses espèces taxonomiques (Bichain *et al.* 2007). Ce souci de clarté et de reproductibilité est aussi présent dans les développements récents de la taxonomie intégrative (Oberprieler 2023). Cela mène au renouveau de sujets d'étude, comme celui des zones hybrides avec d'intéressants progrès, par exemple pour la taxonomie des anoures paléarctiques (Dufresnes *et al.* 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 «Especes 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-mêmes 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, les espèces sont des groupes d'individus apparentés répondant de manière semblable 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 matière 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 grands 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. À 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).

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* Linnaeus, 1758, 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-espèces pour la mémoire de leur filiation. Il s'agit donc d'insister sur un processus de spéciation en cours. Actuellement, le progrès de la génomique apporte une telle résolution qu'il est possible de différencier des lignées dont la divergence est encore incomplète et dont l'identification était autrefois impossible ou douteuse (Weber *et al.* 2019; Oury *et al.* 2023). L'augmentation du volume et de la résolution des données entraînera probablement le développement de la problématique des espèces naissantes, toujours avec la même interrogation : s'agit-il d'espèces indépendantes ayant divergé récemment, d'une population isolée qui n'est pas encore une espèce indépendante, ou bien la question reste-t-elle insoluble ? (Quinn 2022). Un même jeu de données et d'analyse peut être interprété de différentes manières et mener à des traitements taxonomiques différents (Waples *et al.* 2018 ; Quinn 2022), d'où les risques de confusion et le qualificatif de « taxon flou ». De plus, puisque le terme « espèce naissante » ne garantit rien quant à l'aboutissement de la spéciation, une phase de divergence peut être suivie d'un retour du brassage génétique tant que l'isolement reproducteur n'est pas complet (c'est la notion de contact secondaire). Une analyse récente de la divergence génomique de 93 paires d'espèces au sein du genre *Drosophila* Fallén, 1823, soutient la permanence sur le long terme des flux de gènes entre espèces (Yusuf *et al.* 2024). La modélisation des scénarios de spéciation grâce aux données génomiques (Roux *et al.* 2016) est une aide à la délimitation, mais elle ne constitue pas réellement la détection d'espèces distinctes, ni même de spéciation (Freudenstein *et al.* 2017). En somme, les espèces naissantes soulignent l'existence d'un fait évolutif en lien avec un phénomène de diversification. Elles forment des populations porteuses d'originalité génétique, ce qui en fait un enjeu de conservation (Baumel *et al.* 2020).

À partir de l'observation d'une grande fréquence d'hybrides dans certains genres de plantes, Lotsy (1925) a proposé de distinguer l'espèce biologique, le syngaméon, dans lesquels se fait la reproduction (la syngamie faisant référence à la fusion des gamètes), des espèces taxonomiques ou linnéens. Autrement dit, dans un syngaméon, l'isolement reproducteur des linnéens est absent ou très incomplet. L'idée d'une communauté de reproduction allant au-delà des limites taxonomiques est revenue récemment dans les publications (Cannon & Petit 2020 ; Buck & Flores-Rentería 2022 ; Buck *et al.* 2023). Pour Cuénot & Tétry (1951) le syngaméon est une espèce « collective » qui comprend espèces, sous-espèces et écotypes. Il cite, entre autres, le genre *Canis* Linnaeus, 1758, 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'introgression 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* (DC.) Willd. par Nieto Feliner *et al.* (2019). Une

récente étude (Villa-Machío *et al.* 2024), fondée sur des données génomiques, révèle l'existence d'une zone hybride entre *Armeria macrophylla* Boiss. & Reut., taxon forestier à large distribution et *Armeria pungens* (Brot.) Hoffmanns. & Link, taxon rare du littoral. Le taxon rare bénéficie de l'introgression 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). Si le rôle de l'introgression 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 & Hipp 2020), la démonstration d'une sélection en faveur de barrières poreuses entre espèces est encore à démontrer (Barracough 2024). Les espèces dans cette situation ne seraient plus alors des espèces au sens strict, mais des populations prises dans un équilibre dynamique entre spéciation et « déspeciation » (Cannon 2021).

EXEMPLE N°1 : DES HISTOIRES DE TRUITES

La Truite commune, *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, a captivé l'attention de nombreux naturalistes et a donné lieu à une abondante littérature qui varie selon les auteurs de une à 50 espèces différentes (Freyhof & Kottelat 2007 ; Tougard *et al.* 2018 ; Guinand *et al.* 2021 ; Segherloo *et al.* 2021). 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, qui s'étend de plus de 3-4 millions d'années (Ma) pour la divergence de *S. trutta* avec d'autres lignées, telles que *S. marmoratus* Cuvier, 1829, ou *S. ohridanus* Steindachner, 1892, et *S. obtusirostris* Heckel, 1851, à moins de 1 Ma, voire 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 ; 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 ; Fig. 3), ont été utilisées dans la description de différents taxons (Freyhof & Kottelat 2007). Ainsi, le phénotype de *S. macrostigma* Duméril, 1858, a été utilisé pour décrire les truites présentant de grandes taches noires dans diverses régions, telles que l'Algérie, la Turquie, l'Italie ou la Corse (Duméril 1858). Cependant,

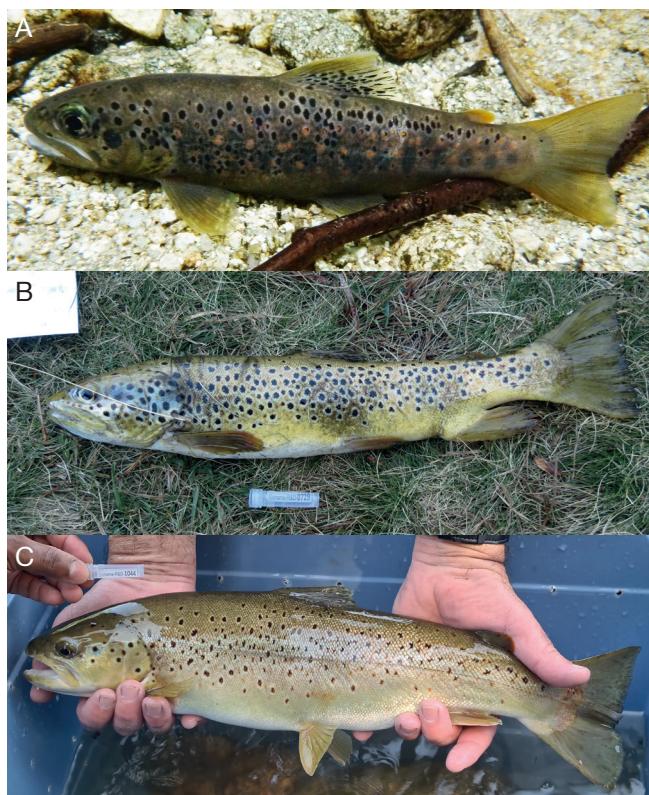


Fig. 3. — Illustration du polymorphisme de la Truite commune *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 : A, truite sauvage de Corse ; B, truite domestique des Pyrénées orientales ; C, truite sauvage d’Ardèche. Crédits photos : Stéphane Muracciole ONF (A), Adeline Hérault Fédération de pêche 66 (B), Florent Nicodème, Fédération de pêche 07 (C).

d’après la phylogéographie de ces différentes populations, ce phénotype n’est pas fiable (homoplasique) en tant que critère de reconnaissance spécifique (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, *Salmo ferox* Jardine, 1835, 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 (Bernatchez *et al.* 1992 ; Aurelle *et al.* 2002 ; 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 inférés 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’introgression 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, 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, etc.) 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* Tourn. ex L. 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 (Aeschimann *et al.* 2011). Les saxifrages sont également connues 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 introgression du fait d’une interfécondité des hybrides de première génération avec leurs populations parentales. 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). La Saxifrage du Dauphiné, *S. delphinensis* Ravaud, se distingue facilement grâce à une combinaison de caractères végétatifs et floraux. En particulier, son port végétatif en coussin compact et bombé, constitué de rosettes de feuilles à très forte pilosité, le différencie d’autres saxifrages dans sa zone de distribution (Fig. 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), la Saxifrage du Dauphiné est ensuite passée en sous-espèce de *S. exarata* Vill. (Kerguélen 1993), pour finalement revenir au rang d’espèce (Garraud 2004 ; Tison & Foucault 2014) et cela sans étude *ad hoc*. Cependant, si les analyses génétiques



FIG. 4. — Le Saxifrage du Dauphiné, *Saxifraga delphinensis* Ravaud, Grand Veymont, Vercors. Crédit photo : Alex Baumel.

ont confirmé l'originalité de *S. delphinensis*, elles ont aussi révélé une introgression entre *S. delphinensis* et la Saxifrage sillonnée, *S. exarata*, et entre *S. delphinensis* et la Saxifrage musquée *S. moschata* Wulfen (Baumel *et al.* 2023). Tandis que le génome des plastes, à hérédité maternelle, établit un lien de parenté entre la Saxifrage du Dauphiné et *S. vayredana* Luizet, 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*. La rencontre, et la recombinaison, d'une lignée ancestrale, probablement d'origine ibérique, avec la lignée de *S. exarata* dans les Alpes ont donc déterminé l'origine et la diversité génétique de la Saxifrage du Dauphiné. La fréquence de leur introgression et leur différenciation morphologique, qui reste prononcée en sympatricie même, permettent de penser que ces saxifrages évoluent dans un syngaméon.

PERSPECTIVES POUR LA CONSERVATION ET L'ÉCOLOGIE

Organismes vivants inventoriés, charismatiques, convoités ou détestés, les espèces sont incertaines. Prises dans la démarche de la taxonomie intégrative, elles représentent d'abord des hypothèses à confirmer ou à rejeter. Si les données génétiques d'une divergence n'apportent pas la preuve d'une spéciation, la découverte de lignées évolutives 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 (Hardion *et al.* 2020 ; Oury *et al.* 2023).

Cette recherche en taxonomie intégrative importe-t-elle vraiment ? La méconnaissance de la Biodiversité provoque

plusieurs formes d'erreur. Une mauvaise taxonomie est sans trop de conséquences, en écologie des communautés, à l'échelle locale où un nom peut changer pour un autre, sans que cela change les niveaux de diversité ou de différenciation (Bortolus 2008). Si d'un site à l'autre, en revanche, l'identification est erronée ou les inventaires entachés d'une taxonomie confuse, des inférences sur des processus tels que la connectivité seront erronées (Pante *et al.* 2015). La conséquence peut se révéler plus grave encore lorsque les inventaires servent de base à des manipulations de la biodiversité, comme des expériences de renforcement. Bortolus (2008) cite l'exemple de la confusion, suivie d'une transplantation, entre *Sporobolus montevidensis* (Arechav.) P.M.Peterson & Saarela, espèce invasive, et *Sporobolus foliosus* (Trin.) P.M.Peterson & Saarela, espèce endémique et vulnérable. On pense aussi aux espèces en lien direct avec les sociétés humaines comme l'exemple, cité encore par Bortolus (2008), sur la confusion entre taxons vecteurs et non-vecteurs de la malaria du genre *Anopheles* Meigen, 1818. En plus de ces constats, nous devons maintenant admettre que les limites entre les taxons sont parfois floues, pas seulement à cause d'une méconnaissance, mais parce que la zone de grise de la spéciation est une réalité biologique. Le défi posé aux sciences de la biodiversité par l'existence des flux de gènes entre taxons, ainsi que par le rôle crucial de l'introgression adaptative, souligne l'importance d'une connaissance fondée sur les processus évolutifs.

EXEMPLE N°3 : LES BOUQUETINS NE SONT PAS DES CHÈVRES, ET POURTANT...

Les projets de conservation ou de réensauvagement doivent prendre en considération la possibilité de reproduction entre les populations sauvages d'un taxon et celles domestiques ou férales d'un autre. Par exemple, dans les Alpes, le Bouquetin, *Capra ibex* Linnaeus, 1758, a failli disparaître il y a environ



FIG. 5. — Hybrides bouquetins x chèvre, analysés par Brambilla *et al.* 2023, Valsavarenche, Parc national du Grand Paradis. Crédit photo: Dario Favre.

200 ans. C'est un parent proche de la Chèvre domestique, *Capra hircus* Linnaeus, 1758, avec qui il peut se reproduire. Bien que cette hybridation entre la chèvre soit connue depuis longtemps, et qu'elle soit probablement utilisée par les éleveurs de chèvres pour introduire des gènes de rusticité, il a fallu attendre une étude récente pour enfin comprendre l'ampleur du problème (Moroni *et al.* 2022). En enquêtant sur 70 populations de bouquetins des Alpes, ils ont découvert un grand nombre d'hybrides, facilement identifiables grâce à leur pelage ou à leurs cornes. L'analyse du génotype de 133 bouquetins de huit populations, dont 26 hybrides suspectés ont confirmé ces observations (Brambilla *et al.* 2023) et identifié différents niveaux d'hybridation, pour les deux sexes, y compris des rétrocroisements entre le bouquetin et la chèvre. Cela confirme l'absence de barrières reproductives et un bon taux de survie et de reproduction des hybrides (Fig. 5). Notons que si l'hybridation existe dans les Alpes, étant observée dans plusieurs pays, elle n'est néanmoins pas répartie de manière homogène et se concentrerait dans des zones où des troupeaux de chèvres ont été abandonnés (Moroni *et al.* 2022 ; Brambilla *et al.* 2023). Pourtant, alors que la chèvre est issue de la domestication de la Chèvre sauvage ou béoar, *Capra aegagrus* Erxleben, 1777, espèce du proche orient, le bouquetin forme avec son cousin ibérique, *Capra pyrenaica* Schinz, 1838, le clade le plus occidental du genre. Cet isolement phylogénétique et biogéographique cache en fait une divergence assez récente, estimée à moins d'un million d'années (Münger *et al.* 2024). Cette histoire évolutive, explique probablement la compatibilité des génomes de ces différentes lignées. Münger et ses collaborateurs, en 2023, se sont penchés sur le génome d'individus exempts de mélange génétique, représentatifs des populations suisses ayant servi à la réintroduction du bouquetin dans les Alpes. De plus, ils ont incorporé aux analyses le génome de deux échantillons historiques, datant respectivement de 300 et 6500 ans, appartenant à la population précédant le déclin démographique du bouquetin. L'analyse des génomes a montré la présence d'allèles de chèvre, à l'état hétérozygote ou homozygote dans tous le génome mais en faible pro-

portion. Le pourcentage moyen d'ancestralité attribué à la chèvre parmi les individus de bouquetins était de 2,43 % avec une variation relativement faible entre les individus indiquant que l'ensemble du pool génétique du bouquetin était concerné par cette introgression. Est-elle ancienne ou récente ? Les simulations de scénarios démographiques basées sur ces données suggèrent que cette introgression serait le résultat des unions survenues au cours des trois derniers siècles. Cependant, les hypothèses de croisements plus anciens ne sont pas entièrement écartées. Selon Münger *et al.* (2024), des segments chromosomiques étendus et peu recombinés ont été observés dans la portion du génome du bouquetin introgressé par la chèvre. Ces segments contiennent des gènes impliqués dans la réponse immunitaire, suggérant une introgression adaptative qui pourrait avoir contribué positivement à la survie et à la sauvegarde du bouquetin. Cette hypothèse, qui n'est pour l'instant soutenue que par une corrélation statistique robuste, devra être confirmée par une étude biologique plus approfondie pour prouver que la présence de ces allèles provenant du pool génétique de la chèvre est vraiment bénéfique au bouquetin. Le cas du bouquetin n'est pas unique. Un autre exemple célèbre est celui de la réintroduction et de la conservation du Cheval de Przewalski, *Equus przewalkii* Ewart, 1909. Comme le bouquetin, ce cheval a vécu un goulot d'étranglement démographique extrêmement sévère, avec seulement une douzaine d'individus survivants. Le succès de sa réintroduction en Mongolie dépendra en partie de la gestion des risques de consanguinité, de mélange génétique et de disparition par dilution génétique avec la population du Cheval domestique, *Equus caballus* Linnaeus, 1758, qui est élevé de manière extensive en Mongolie (King 2005). Le Bison, *Bison bison* Linnaeus, 1758, lui aussi survivant d'un formidable déclin, s'est également hybridé avec la Vache, *Bos taurus* Linnaeus, 1758, durant les premiers temps de sa reprise démographique (Stroupe *et al.* 2022).

L'ESPÈCE-LIGNÉE

La taxonomie et la nomenclature s'accommodent assez bien des progrès de la phylogénétique pour les taxons au-dessus du rang d'espèce, mais la situation se complique au niveau spécifique ou infraspécifique. Du fait du processus graduel de spéciation, de la zone grise largement étudiée et validée scientifiquement, une délimitation des espèces totalement objective semble impossible (Zachos 2018). La biologie de la conservation a, dès son origine, fait un pas de côté en proposant les unités faisant sens au niveau évolutif ou *Evolutionary significant units*; proposition enthousiasmante, s'affranchissant de la taxonomie, mais qui a présenté assez rapidement des difficultés de définition (voir la synthèse récente de Hoelzel 2023). Un chapeau commun aux taxons flous ou aux unités évolutives pourrait être l'espèce-lignée au sens de Samadi & Barberousse (2006, 2009). Cela conduirait à considérer l'introgression adaptative comme un lien unificateur, ne se situant pas entre, mais à l'intérieur des espèces. De plus, une taxonomie intégrative adoptant cette définition de l'espèce irait dans le sens d'une plus grande reproductibilité et fia-

bilité des unités taxonomiques pour l'écologie et les études de biodiversité. Cette proposition revient à reconnaître la structuration génétique au sein des espèces sans pour autant favoriser une inflation taxonomique (Dufresne *et al.* 2023). Bien réalisée, ce serait une révolution des connaissances naturalistes et, par effet rebond, des pratiques de conservation de la biodiversité. Mais on doit s'interroger, et c'est une perspective scientifique en soi, sur les conséquences d'une telle démarche, qui provoquerait 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 (parthénogénèse, agamospermie, etc.), qui accumulent les différences et ne se recombinent pas.

CONCLUSION

Nous avons montré que la biodiversité, par sa complexité, se laisse difficilement classer en unités discrètes. Malgré cela, des progrès considérables ont été accomplis, ce qui donne lieu à des débats animés, car ils renforcent les liens entre les spécialistes des sciences naturelles. Le défi scientifique n'en reste pas moins immense. La synthèse présentée ici a fait globalement l'impasse sur le manque de moyens et de coordination. Notons que, parallèlement aux discussions sur le « problème de l'espèce », des initiatives visent à développer un catalogue unique, transparent et universel du vivant (Conix *et al.* 2022) qui, dans le contexte de la synthèse qui vient d'être présentée, représenterait une mise à jour de la connaissance et des hypothèses taxonomiques épurant de nombreuses confusions. En attendant de tels progrès, nous devons nous contenter de l'espèce comme une notion à entrées multiples, mais pratiques, et heuristiques, pour définir des hypothèses sur l'organisation du vivant. Toutefois, les taxons de rang spécifique ne sont pas des indicateurs fiables de la complexité évolutive et écologique de la biodiversité. Par conséquent, les études de la biodiversité doivent se concentrer sur les populations, un niveau d'organisation évolutif crucial, mais qui est souvent sous-estimé en tant que composante clé de la diversité biologique.

Remerciements

Nous remercions Patrick Berrebi, du bureau d'étude Génome R&D, pour les photographies de truites, et Alice Brambilla et Dario Favre pour la photographie des bouquetins hybrides. Nous remercions également le relecteur qui a réalisé la révision de notre article pour ses commentaires pertinents et utiles.

RÉFÉRENCES

- AESCHIMANN D., RASOLOFO N. & THEURILLAT J. P. 2011. — Analyse de la flore des Alpes. 2: biodiversité et chorologie. *Candollea* 6: 225-253
- AGUILLO M. S., DODGE T. O., PREISING G. A. & SCHUMER M. 2022. — Introgression. *Current Biology* 32 (16): R865-R868. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.07.004>
- AMITANI Y. 2022. — Is the species problem that important? in WILKIN J. S., ZACHOS F. E. & PAVLINOV I. Y. (éds), *Species Problems and Beyond: Contemporary Issues in Philosophy and Practice*. CRC Press, Boca Raton: 39-64.
- AURELLE 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: 171-183. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800120>
- AVISE J. C. 2000. — *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Harvard university press., Cambridge, MA, 464 p. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nzfgj7>
- BARRACLOUGH T. G. 2024. — Does selection favour the maintenance of porous species boundaries? *Journal of Evolutionary Biology* 37 (6): 616-627. <https://doi.org/10.1093/jeb/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. <https://doi.org/10.1111/mec.16617>
- 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 belgencienca*, a narrow endemic plant from Provence (France). *Plant Ecology and Evolution* 153 (2): 219-228
- BAUMEL A., ROQUET C., LAVERGNE S., SMYČKA J., GARRAUD L., ABDULHAK S., DENTANT C., MOULY A., VUILLEMENOT M., CRÉMEL K., CHEMIN C., AUCLAIR L. & CHARRIER M. 2023. — Evolutionary distinctiveness with incomplete isolation of the narrow endemic alpine plant *Saxifraga delphinensis* Ravaud. *Alpine Botany* 133: 85-99. <https://doi.org/10.1007/s00035-023-00297-2>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1992.tb00172.x>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.07.018>
- BLONDEL J. 1995. — *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 p.
- BORTOLUS A. 2008. — Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *AMBIO: a Journal of the Human Environment* 37 (2): 114-118. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2008\)37\[114:ECITBS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2008)37[114:ECITBS]2.0.CO;2)
- BRAMBILLA A., ZEHNDER N., BASSANO B., ROSSI L. & GROSSEN C. 2023. — Genetic evidence of a hybrid swarm between Alpine ibex and domestic goat. *Evolutionary Applications* 17 (8): e13761. <https://doi.org/10.1111/eva.13761>
- BUCK R. & FLORES-RENTERÍA L. 2022. — The syngameon enigma. *Plants* 11 (7): 895. <https://doi.org/10.3390/plants11070895>
- BUCK R., ORTEGA-DEL VECCHYO D., GEHRING C., MICHELSON R., FLORES-RENTERÍA D., KLEIN B., WHIPPLE A. V. & FLORES-RENTERÍA L. 2023. — Sequential hybridization may have facilitated ecological transitions in the Southwestern pinyon pine syngameon. *New Phytologist* 237 (6): 2435-2449. <https://doi.org/10.1111/nph.18543>
- CAMP W. H. 1951. — Biosystematy. *Brittonia* 7 (3): 113-127. <https://doi.org/10.2307/2804701>
- CANNON C. H. 2021. — Is speciation an unrelenting march to reproductive isolation? *Molecular Ecology* 30 (18): 4349-4352. <https://doi.org/10.1111/mec.16129>
- CANNON C. H. & PETIT R. J. 2020. — The oak syngameon: more than the sum of its parts. *New Phytologist* 226 (4): 978-983. <https://doi.org/10.1111/nph.16091>
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 180: 107703. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107703>
- 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. (éds), *From Assessing to Conserving Biodiversity: Conceptual and Practical Challenges*. Springer, Cham: 77-106.
- CONIX S., GARNETT S. T., ZACHOS F. E. & CHRISTIDIS L. 2022. — Taxonomic order, disorder, and governance, in WILKIN J. S., ZACHOS F. E. & PAVLINOV I. Y. (éds), *Species Problems and beyond: Contemporary Issues in Philosophy and Practice*. CRC Press., Boca Raton: 161-176. <https://doi.org/10.1201/9780367855604-10>
- CUÉNOT L. 1917. — *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissociation. *Archives de Zoologie expérimentale et générale* 56: 315-346.
- CUÉNOT L. & TÉTRY A. 1951. — *L'évolution biologique*. Masson, Paris, 592 p.
- 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. C. Reinwald, Paris, 653 p.
- DE JODE A., LÉ MOAN A., JOHANNESSEN K., FARIA R., STANKOWSKI S., WESTRAM A. M., BUTLIN R.K., RAFAJLOVIĆ M. & FRAISSE C. 2023. — Ten years of demographic modelling of divergence and speciation in the sea. *Evolutionary Applications* 16 (2): 542-559. <https://doi.org/10.1111/eva.13428>
- DE QUEIROZ K. 2007. — Species concepts and species delimitation. *Systematic biology* 56 (6): 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01634.x>
- DUFRESNES C., POYARKOV N. & JABLONSKI D. 2023. — Acknowledging more biodiversity without more species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120 (40): 2302424120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2302424120>
- DUMÉRIL A. 1858. — Note sur une truite d'Algérie (*Salar macrostigma*, A. Dum). *Revue et magazine de zoologie* 10: 396-399
- 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 (11): 440. <https://doi.org/10.3390/d12110440>
- EDELMAN N. B. & MALLET J. 2021. — Prevalence and adaptive impact of introgression. *Annual review of genetics* 55: 265-283. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-021821-020805>
- 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. <https://doi.org/10.1111/eff.12651>
- FREUDENSTEIN J. V., BROE M. B., FOLK R. A. & SINN B. T. 2017. — Biodiversity and the Species Concept – Lineages are not Enough. *Systematic Biology* 66 (4): 644-656. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw098>
- FREYHOF J. & KOTTELAT M. 2007. — *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornell & Freyhof, Berlin, 646 p.
- GALTIER N. 2019. — Delineating species in the speciation continuum: a proposal. *Evolutionary applications* 12 (4): 657-663. <https://doi.org/10.1111/eva.12748>
- GARRAUD L. 2004. — *Flore de la Drôme. Atlas écologique et floristique*. Conservatoire national Alpin de Gap-Charance, Gap, 930 p.
- GRATTON P., ALLEGRECCI 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.022>
- GUINAND B., ORAL M. & TOUGARD C. 2021. — Brown trout phylogenetics: a persistent mirage towards (too) many species. *Journal of Fish Biology* 99 (2): 298-307. <https://doi.org/10.1111/jfb.14686>
- HARDION L., PERRIER A., MARTINEZ M., NAVROT N., GAQUEREL E., TOURNAY F., NGUEFACK J. & COMBROUX I. 2020. — Integrative revision of *Dianthus superbus* subspecies reveals different degrees of differentiation, from plasticity to species distinction. *Systematics and Biodiversity* 18 (3): 255-268. <https://doi.org/10.1080/14772000.2020.1737979>
- HEYER E. 2002. — *La vie secrète des gènes*. Flammarion, Paris, 258 p.
- HOELZEL A. R. 2023. — Where to now with the evolutionarily significant unit? *Trends in Ecology & Evolution* 38 (12): 1134-1142. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.07.005>
- HUANG J. P. 2020. — Is population subdivision different from speciation? From phylogeography to species delimitation. *Ecology and Evolution* 10 (14): 6890-6896. <https://doi.org/10.1002/ece3.6524>
- 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. <https://doi.org/10.3390/genes9060280>
- KERGUÉLEN M. 1993. — *Index synonymique de la flore de France*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 196 p.
- KING S. R. 2005. — Extinct in the Wild to Endangered: the history of Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) and its future conservation. *Mongolian Journal of Biological Sciences* 3 (2): 37-41.
- KREMER A. & HIPP A. L. 2020. — Oaks: an evolutionary success story. *New Phytologist* 226 (4): 987-1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16274>
- 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, Aurillac, 26 p.
- LEACHEÁD 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. <https://doi.org/10.1111/mec.14715>
- LECAUDEY L. A., SCHLIEWEN 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.022>
- 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. <https://doi.org/10.1111/mec.14816>
- L'HERMINIER P. & SOLIGNAC M. 2005. — *De l'espèce*. Syllepse, Paris, 694 p.
- LOTSY J. P. 1925. — Species or linneon. *Genetica* 7: 487-506. <https://doi.org/10.1007/BF01676287>
- MALLET J. 2007. — Species, concepts of in Levin S. (éd.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Elsevier, Academic Press, San Diego: 679-691. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00131-3>
- 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., PEER Y., VEKE-MANS X. & ROUX C. 2023. — Rapid establishment of species barriers in plants compared to animals. *Science* 389 (6765): 1147-1150. <https://doi.org/10.1126/science.adl2356>
- 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. <https://doi.org/10.3390/ani12060751>
- MÜNGER X., ROBIN M., DALÉN L. & GROSSEN C. 2024. — Facilitated introgression from domestic goat into Alpine ibex at immune loci. *Molecular Ecology* 33 (14): e17429. <https://doi.org/10.1111/mec.17429>

- NIETO FELINER G., ROSATO M., ALEGRE G., SAN SEGUNDO P., ROSELLÓ 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. <https://doi.org/10.1111/plb.13035>
- 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. <https://doi.org/10.1038/s41437-023-00654-1>
- OBERPRIEGER C. 2023. — The Wettstein tesseract: a tool for conceptualising species-rank decisions and illustrating speciation trajectories. *Taxon* 72 (1): 1-7. <https://doi.org/10.1002/tax.12825>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107803>
- PADIAL J. M., MIRALLÈS A., RIVA I. & VENCES M. 2010. — The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7 (16): 1-14. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- PANTE E., PUILLANDRE N., VIRICEL A., ARNAUD-HAOND S., AURELLE D., CASTELIN M., CHENUIL A., DESTOMBE C., FORCIOU 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. <https://doi.org/10.1111/mec.13048>
- QUINN A. 2022. — Species in the time of big data: the multi-species coalescent, the general lineage concept, and species delimitation, in WILKIN J. S., ZACHOS F. E. & PAVLINOV I. Y. (éds), *Species Problems and Beyond: Contemporary Issues in Philosophy and Practice*. CRC Press., Boca Raton: 127-144.
- RAVAUD L. C. 1885. — *Guide du botaniste dans le Dauphiné. Excursions bryologiques et lichenologiques (6e excursion). Le Grand-Veymont et le Diois*. Les forêts du Vercors. Dreven, Grenoble, 74 p.
- ROUX C., FRAISSE C., ROMIGUER J., ANCIAXA Y., GALTIER N. & BIERNE N. 2016. — Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence. *PLoS Biology* 14 (12): 2000234. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000234>
- SAMADI S. & BARBEROUSSE A. 2006. — The tree, the network, and the species. *Biological Journal of the Linnean Society* 89 (3): 509-521. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00689.x>
- SAMADI S. & BARBEROUSSE A. 2009. — Species: towards new, well-grounded practices. *Biological Journal of the Linnean Society* 97 (1): 217-222. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01191.x>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107204>
- STANKOWSKI S. & RAVINET M. 2021. — Defining the speciation continuum. *Evolution* 75 (6): 1256-1273. <https://doi.org/10.1111/evo.14215>
- 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 (1): 6397. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09828-z>
- SUAREZ-GONZALEZ A., HEFER C. A., CHRISTE C., LEXER C., COREAO., 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. <https://doi.org/10.1111/mec.13539>
- TISON J. M. & FOUCAUT B. 2014. — *Flora gallica : flore de France. Biotope*, Mèze, 1196 p.
- TOUGARD 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. <https://doi.org/10.1111/jfb.13751>
- TOURNEBIZE R. & CHIKHI L. 2025. — Ignoring population structure in hominin evolutionary models can lead to the inference of spurious admixture events. *Nature Ecology & Evolution* 9: 225-236. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02591-6>
- VILLA-MACHÍO I., HEUERTZ M., ÁLVAREZ I. & NIETO FELINER G. 2024. — Demography-driven and adaptive introgression in a hybrid zone of the *Armeria* syngameon. *Molecular Ecology* 33 (20): e17167. <https://doi.org/10.1111/mec.17167>
- 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. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy020>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.014>
- WELLS T., CARRUTHERS T. & SCOTLAND R. W. 2022. — Heuristics, species, and the analysis of systematic data. *Trends in Plant Science* 27 (6): 524-527. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.03.013>
- WIENS J. J. 2007. — Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56 (6): 875-878. <https://doi.org/10.1080/10635150701748506>
- YUSUF L., LOHSE K., LAETSCH D. R. & RITCHIE M. 2024. — Genomic analyses in *Drosophila* do not support the classic allopatric model of speciation. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2024.05.20.595063>
- ZACHOS F. E. 2018. — Mammals and meaningful taxonomic units: the debate about species concepts and conservation. *Mammal Review* 48 (3): 153-159. <https://doi.org/10.1111/mam.12121>

*Soumis le 7 octobre 2024;
accepté le 30 avril 2025;
publié le 17 décembre 2025.*