

## La difficile synonymisation des espèces douteuses et le fardeau taxonomique

Vincent Prié, Biotope, service recherche et développement, 22 Bd Maréchal Foch, F-34140 Mèze, France, vprie@biotope.fr  
 Reçu le 03 mai 2016, accepté le 19 septembre 2016

Avec l'établissement de la nomenclature binominale par Linnée (1758), le nom d'une espèce est lié à son autorité, soit le nom du descripteur et la date de la description (ex. *Unio crassus* Philipsson, 1788). A partir de 1758, de nombreux auteurs, notables, bourgeois ou docteurs, se sont passionnés pour la malacologie, avec notamment l'espoir de laisser leur nom à la postérité en décrivant des espèces nouvelles. L'apogée de cette démarche, que Davis (2004) a appelé le « fanatisme du nobis », est constitué par la Nouvelle école, avec des auteurs tels que Bourguignat, Paladilhe, Locard... auxquels on doit une foudroyante multitude de noms : Locard 1893 distingue 589 espèces de bivalves dulçaquicoles en France (Figure 1). *Anodonta cygnea* possède le record mondial de synonymes (426) ! En effet, ces auteurs s'embarraient peu de descriptions rigoureuses, ne s'interrogeaient pas vraiment sur le concept d'espèce et ne doutaient pas que les différences qu'ils observaient soient le reflet d'autant d'espèces distinctes.

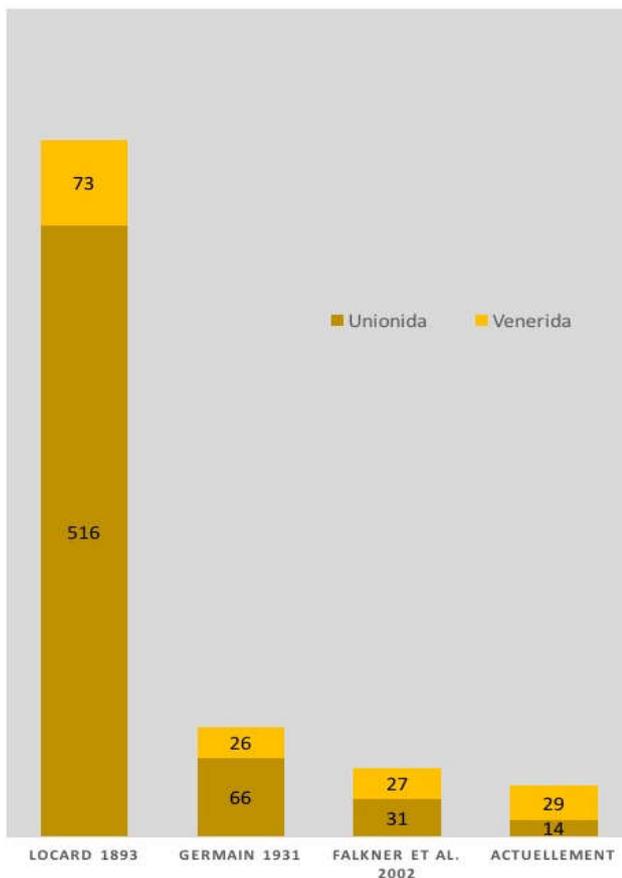


Figure 1 : Évolution du nombre d'espèces de bivalves reconnues pour la Faune de France depuis Locard à nos jours.

Au début du XX<sup>e</sup> siècle, Germain (1930 – 1931) effectue un important travail de synonymisation. On passe, par exemple, pour les bivalves dulçaquicoles de 900 à une soixantaine d'espèces. On pourrait reprocher à Germain la faiblesse de ses arguments, qui le rapproche par la méthode des auteurs de la Nouvelle École, mais sa démarche a néanmoins été salvatrice. La taxonomie actuelle reste relativement proche de celle qu'il a établie.

Aujourd'hui, le Code International de Nomenclature Zoologique fixe les conditions nécessaires et suffisantes pour qu'une espèce soit décrite et considérée comme valide, jusqu'à son éventuelle synonymisation : la description doit être publiée et clairement indiquer l'intention de décrire une espèce nouvelle, un holotype doit être déposé dans une collection publique,

etc. Ce cadre étant fixé, les publications d'espèces nouvelles doivent obéir à certaines règles qui les rendent en théorie réfutables par les pairs. Par ailleurs, les outils modernes (morphométrie, analyses moléculaires) permettent de soutenir l'argumentaire, et la notion d'espèce a considérablement évolué. Une description d'espèce nouvelle fait généralement plusieurs pages et inclue une révision du groupe au sein duquel elle se trouve. L'objet d'une description est essentiellement de convaincre ses pairs de la validité de l'espèce décrite.

Toutefois, le Code n'interdit pas l'auto-publication et n'exige pas de processus de relecture. Il est donc possible de contourner la communauté scientifique en publiant des espèces nouvelles dans des revues auto-publiées et distribuées à un nombre limité d'exemplaire, avec un matériel type minimal envoyé dans n'importe quel Muséum. Ainsi depuis la Nouvelle école jusqu'à nos jours, la malacologie française s'enrichit d'espèces décrites en quelques lignes, dans des revues sans comités de relecture, voir dans des publications complètement indépendantes, éditées et diffusées par l'auteur lui-même. Cette inflation taxonomique (Isaac *et al.* 2004) et ses conséquences ont été largement discutées (Padial & Ibáñez 2005, Harris & Froufe 2005, Knapp *et al.* 2005, Pillon & Chase 2006, Morrison *et al.* 2009, etc.). On constate depuis les années 2000 un regain de l'inflation taxonomique pour la France, principalement dans le groupe des Hydrobioïdes (Figure 2).

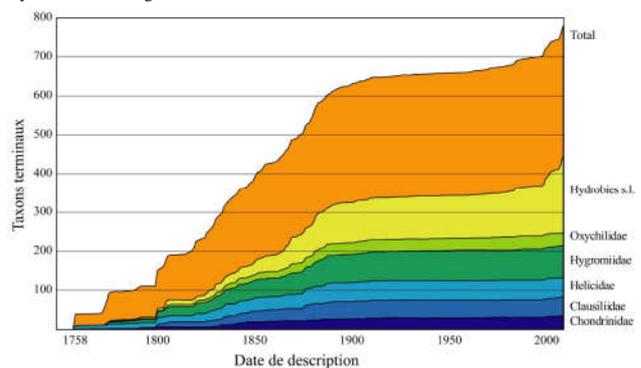


Figure 2 : Courbe d'accumulation des espèces de mollusques continentaux valides pour la France. On constate une augmentation du nombre de descriptions d'espèces d'Hydrobioïdes depuis les années 2000 (source : Gargominy *et al.* 2011).

A l'heure de l'évaluation quantitative de la biodiversité et de la hiérarchisation des enjeux de conservation (liste rouge, des espèces déterminantes ZNIEFF, SCAP, etc.), il est important de disposer de listes d'espèces valides issues d'un consensus scientifique. Aujourd'hui un nombre important d'espèces figurant dans le référentiel taxonomique national (TAXREF, <https://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>) ne font pas l'objet d'un tel consensus et sont simplement dans l'attente d'une révision. La liste de référence française a pour cette raison été très durement critiquée par Davis (2004).

### « Valid until synonymized »

Dans sa réponse à Davis, Bouchet (2006) rappelle que les espèces valides actuellement peuvent faire l'objet d'une synonymisation. Selon ce précepte, ces descriptions de mauvaise facture ne représentent que des taxons en sursis. Des études ultérieures montreront que les descriptions sont abusives et les taxons incriminés seront mis en synonymie. Et pourtant...

Il y a plusieurs obstacles au processus de synonymisation. Le premier sans doute est l'intérêt de l'auteur : il est moins gratifiant de synonymiser des espèces que de laisser son nom sur une espèce nouvelle. L'exercice est donc peu attirant.

Par ailleurs, il est plus difficile de synonymiser que de décrire : synonymiser revient à prouver l'absence de différence. Il faut donc refaire a

*minima* le travail qui a été nécessaire à la description, et ajouter des données nouvelles qui permettent d'en invalider les conclusions. Le travail de synonymisation se fait donc souvent dans le cadre de révisions complètes de taxons supérieurs. Or ces révisions sont un travail de longue haleine et ne suivent pas le rythme des descriptions.

Dans certains cas, les descriptions sont telles qu'il semble quasi-impossible de les réfuter : matériel type lacunaire (ex. un seul holotype), station-type imprécise ou mal localisée... Les réviseurs auront bien du mal à apporter des données nouvelles comparables aux éléments ayant permis la description.

Enfin, si une espèce nouvellement décrite est intégrée automatiquement aux référentiels dès sa publication, les synonymisations ne sont pas systématiquement prises en compte dans les listes de référence.

La synonymisation devient parfois un véritable parcours du combattant et les taxons en sursis s'accumulent rapidement dans les listes de référence... ce que j'appelle le fardeau taxonomique. Quelques exemples.

### Un travail inintéressant

*Bythinella bouloti* Girardi, Bichain & Wienni 2002 et *B. galerae* Girardi, Bichain & Wienni 2002 sont deux espèces décrites d'un même réseau karstique, uniquement sur des bases morphométriques. C'est remarquable puisque dans la plupart des cas (pour ne pas dire tous), on ne trouve qu'une seule espèce par genre dans un réseau karstique (Prié *et al.* 2013). Après avoir collecté un matériel abondant dans ce réseau (Bichain *et al.* unpublished), il est apparu que ces deux formes ne constituent que des extrêmes de la variabilité morphologique d'une même population (Figure 3). Dans ce cas, un travail morphométrique permettrait d'argumenter en faveur de la synonymisation de ces deux espèces. Las... depuis dix ans qu'on le sait, personne ne s'y est collé et n'a eu envie de consacrer son temps à ça.

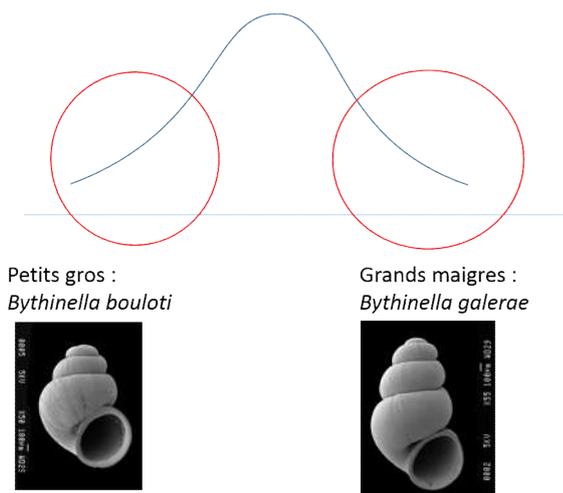


Figure 3 : Schématisation des biais qui ont conduit à la distinction de *B. bouloti* et *B. galerae*.

### Des descriptions irréfutables

D'autres espèces valides posent des problèmes encore plus insurmontables.

Le genre *Istriana* est limité à deux espèces. *Istriana mirnae* Velkovrh, 1971 et endémique d'une petite région recouvrant l'Italie, la Slovénie et la Croatie où elle n'est connue que d'une dizaine de localités. *Istriana falkneri* Boeters, 2000 a été décrite d'une seule coquille, cassée, trouvée dans une laisse de crue de la Drôme. On n'a donc qu'un seul spécimen type, endommagé, qui ressemble fortement à certaines formes « monstrueuses » d'*Avenonia* que l'on trouve fréquemment dans les laisses de crues de la Drôme (Bertrand 2004). La localité type n'est pas connue puisque l'unique spécimen a été collecté dans une laisse de crue et peut provenir de dizaines de kilomètres à l'amont (d'autant plus qu'il s'agit d'une espèce stygobie). Qui récoltera assez de matériel sur un groupe aussi difficile à échantillonner pour avoir assez d'argument pour synonymiser *I. falkneri*? Cela impliquerait un travail de titan sur les formes atypiques d'*Avenonia* à l'échelle de tout le bassin-versant de la Drôme. Il faudrait collecter un matériel colossal, faire des analyses morphométriques approfondies (puisque l'unique spécimen connu est une coquille et ne permet pas d'analyses génétiques), et quand bien même notre hercule aurait surmonté tous ces travaux, il lui faudra

encore affronter le scepticisme prudent des relecteurs... Que les candidats lèvent le doigt !

*Paladilhia vernierensis* Girardi, 2009 a été décrite récemment, avec force illustrations pour bien montrer les différences morphologiques avec *P. pleurotoma* Bourguignat, 1865, *P. conica* Paladilhe, 1867, *P. subconica* Girardi, 2009... mais pas *P. umblicata* (Locard, 1902). Pourtant, *P. vernierensis* semble indiscernable de *P. umblicata* et en y regardant bien a été décrite du même réseau hydrographique que la station type de ... *P. umblicata*. Pour synonymiser les deux espèces, il faudrait pouvoir prouver que l'on compare du matériel attribuable à *P. vernierensis* à du matériel attribuable à *P. umblicata*, et montrer qu'il n'y a pas de différences morphologiques. Or les deux espèces ne sont pas différenciables morphologiquement et vivent dans la même station type ! En attendant que quelqu'un s'y emploie, *P. vernierensis* a encore de beaux jours devant elle, calfeutrée quelque part au sein du confortable fardeau taxonomique.

Que dire des espèces décrites sur la base de spécimens juvéniles ? C'est manifestement le cas pour *Palaeospeum nanum* Boeters & Bertrand, 2001 décrit de la fontaine de Rébénaçq qui de l'avis même d'un des auteurs est probablement un juvénile de *P. bessoni rebenacquensis* Boeters & Bertrand, 2001, qui comme son nom l'indique vit dans les mêmes réseaux souterrains. *Moitessiera cocheti* Boeters & Falkner, 2003 décrit d'un seul spécimen semblable aux juvéniles de *M. locardi* Coutagne, 1883, qui par ailleurs se trouve en abondance dans la station type. *Paladilhia castaneaensis* Girardi, 2015 est manifestement un juvénile de *P. pleurotoma*, comme le montre l'unique figure à l'échelle comparant le matériel type aux *P. pleurotoma* collectée dans la même station. Dans tous ces cas, encore une fois, il sera bien difficile de comparer des coquilles attribuables à l'espèce à invalider avec des coquilles juvéniles appartenant à l'autre espèce. Comment prouver, afin de convaincre les lecteurs, que l'on étudie bien le bon matériel ? Chaque coquille ayant ses particularités morphologiques, on pourra toujours arguer que le matériel étudié ne correspond pas exactement au matériel ayant servi à la description...

### Des arguments imparables

*Margaritifera m. brunnea* (Bonhomme, 1840) a été revalidée par Falkner *et al.* (2002) en quelques lignes lors de l'établissement de la Liste de référence des mollusques continentaux de France. Cette sous-espèce endémique du massif central présenterait *a priori* des enjeux de conservation très importants au regard de la répartition de l'espèce (endémisme, aire de répartition restreinte, menaces). Au travers de l'étude de deux gènes mitochondriaux et d'un gène nucléaire, j'ai pu montrer que la variabilité génétique de l'espèce est très faible à l'échelle européenne et que le statut de sous-espèce des populations du Massif Central n'est pas justifié. Ces conclusions sont d'ailleurs partagées par les travaux d'autres auteurs (ex. Chesney *et al.* 1993 ; Machordom *et al.* 2003 ; Geist communication personnelle), qui n'ont néanmoins pas produit d'acte taxonomique de synonymisation des sous-espèces d'Europe. La mise en synonymie a été refusée par les deux revues auxquelles j'ai soumis mes résultats moléculaires, avec deux arguments principaux : i) il n'est pas sûr que les marqueurs que j'ai utilisé soient assez variables pour détecter des divergences qui justifieraient le maintien de cette sous-espèce ; ii) le nombre de spécimens étudiés est insuffisant.

Aussi mauvais qu'ait pu être mon manuscrit, on reconnaîtra qu'il est bien difficile de faire face à un tel argumentaire. En effet, i) les gènes utilisés sont des gènes traditionnellement utilisés en taxonomie en particulier pour la description d'espèces nouvelles. Néanmoins il est effectivement possible qu'ils ne soient pas adaptés et que d'autres gènes puissent mettre en évidence des divergences insoupçonnées. On retrouve là la difficulté de prouver l'absence. Une différence permet de séparer, une ressemblance ne permet pas de rassembler. Quels que soient les efforts mis en œuvre pour convaincre, on pourra toujours refuser une synonymisation sur la base de cet argument imparable. De la même manière, ii) tant que l'intégralité des spécimens n'aura pas été étudiée, l'argument de l'insuffisance des échantillons peut toujours être avancé. Selon O'Brien & Mayr (1991), l'établissement d'une sous-espèce suppose : 1) l'allopatrie et une répartition géographique particulière, ce qui est effectivement le cas ici, 2) des caractères phylogénétiques concordants avec les caractères phénotypiques, 3) une divergence génétique résultant de l'absence de flux de gènes, 4) une histoire naturelle particulière par rapport aux autres sous-espèces. Davis (2004) propose la définition suivante des sous-espèces "allopatric populations that have diverged sufficiently genetically (based on real genetic data) where they would be elevated to full species were it not for the

complete sameness of the mate recognition system and the full capacity to produce a F1 and F2 generation if given the opportunity". Selon ces définitions, un seul échantillon devrait suffire pour caractériser une population supposée homogène dans le partage de sa divergence génétique.

Ces arguments n'ont pas convaincu les relecteurs qui, par principe de précaution, ont refusé la publication, non pas des résultats, mais des conclusions taxonomiques qu'ils impliquent. Redécrite en quelques lignes par Falkner *et al.* (2002) sur la base d'appréciations morphologiques relativement subjectives (« *Les populations de moules perlières du Massif Central diffèrent des autres populations françaises par leur taille plus petite et leur coquille plus allongée et peu ventrue* », voir Figure 4), *M. m. brunnea* a su résister aux quelques pages et nombreuses heures que j'ai pu lui adresser. Elle figure toujours dans le référentiel taxonomique national.



Figure 4 : *Margaritifera m. brunnea* « taille plus petite (...) coquille plus allongée et peu ventrue ». Percevez-vous sur le terrain les critères ayant prévalu à la revalidation de cette sous-espèce ?

*Bythinella lancevevei* Locard, 1884 et *B. viridis* (Poiret, 1801) sont deux espèces d'hydrobioïdes crénicoles endémiques respectivement de Haute-Normandie (aval du bassin-versant de la Seine) et de l'amont des bassins-versants de la Seine et de la Meuse. Difficiles à distinguer d'après les critères morphologiques, elles ont également fait l'objet d'études moléculaires. Dans leur étude phylogénétique des Bythinelles d'Europe, Benke *et al.* (2009) ont tous les arguments pour synonymiser ces deux taxons dont les échantillons se mêlent dans la couronne de l'arbre, mais n'ont pas souhaité faire d'acte taxonomique. Une nouvelle étude, intégrant une dizaine de populations supplémentaires, a été soumise pour synonymiser les deux espèces (Prié *et al.* en préparation). Cette fois encore, les relecteurs ont refusé les conclusions, notamment parce que le matériel génétique utilisé pourrait ne pas être assez résolutif pour observer des divergences supposées, le même argument imparable que pour *M. m. brunnea*. Il s'agit pourtant encore une fois des mêmes gènes que ceux qui sont utilisés pour la description d'espèces nouvelles. Deux poids, deux mesures, et *Bythinella lancevevei* cours toujours...

Dans ces deux cas, la synonymisation a été refusée par une sorte de principe de précaution. Dans le second, le principe de précaution a des implications pour la conservation : *B. viridis* est une espèce protégée ; *B. lancevevei* non, bien que son statut de conservation soit tout aussi alarmant. Si la synonymie avait été acceptée, des mesures de protection réglementaires (ex. études d'impact, compensation...) pourraient aujourd'hui s'étendre sur tout le bassin de la Seine jusqu'à l'estuaire.

### Vers des listes de références opérationnelles ?

La tâche de synonymisation est ingrate et, on le voit, ardue. Peu d'auteurs s'y intéressent et ces quelques lignes achèveront de décourager ceux qui restent. Pourtant, une lecture de la liste de référence des espèces de France montre qu'un nombre important de taxons demanderait *a minima* à être ré-évalués à l'aide d'outils modernes.

On l'aura compris, le travail de synonymisation n'ira jamais aussi vite que le rythme des descriptions. La concurrence est déloyale. Les espèces douteuses devront donc mathématiquement s'accumuler et augmenter le fardeau taxonomique, biaisant les estimations de l'alpha diversité et la hiérarchisation des enjeux de conservation.

Pourquoi ne pas s'affranchir des exigences taxonomiques pour s'orienter vers des listes de référence opérationnelles ? Il s'agirait pour un groupe de travail de définir une méthode et de proposer un statut pour ces listes qui ne remplaceraient pas des listes de références exhaustives, mais fourniraient un outil utilisable pour les gestionnaires, législateurs et naturalistes de terrain.

### Bibliographie

- Benke, M., Brändle, M., Albrecht, C. & Wilke, T. 2009. Pleistocene phylogeography and phylogenetic concordance in cold-adapted spring snails (*Bythinella* spp.). *Molecular Ecology* 18(5): 890-903.
- Bouchet, P. 2006. Valid until synonymized, or invalid until proven valid? A response to Davis (2004) on species check-lists. *Malacologia* 48(1-2):311-319
- Chesney, H.C.G., Oliver, P.G. & Davis, G.M. 1993. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: taxonomic status, ecology and conservation. *Journal of Conchology*, 34: 267-299.
- Davis, G. 2004. Species check-lists: death or revival of the Nouvelle Ecole? *Malacologia*, 46(1): 227-231.
- Falkner, G., Ripken, T. E. J. & Falkner, M. 2002. Mollusques continentaux de la France : liste de référence annotée et bibliographie. *Patrimoines naturels*, 52: 1-350.
- Gargominy, O., Prié, V., Bichain, J.-M., Cucherat, X. & Fontaine, B. 2011. Liste de référence annotée des mollusques continentaux de France. *MalaCo* 7: 307-382.
- Germain, L. 1930, 1931. *Faune de France 21-22. Mollusques terrestres et fluviatiles*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris. (volume 21, 1930; volume 22, 1931), 897 pp.
- Harris, D. & Froufe, E. 2005. Taxonomic inflation: species concept or historical geopolitical bias? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 6.
- Isaac, N.J.B., Mallet, J. & Mace, G.M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 464-469.
- Knapp, S., Ludhadha, E. & Paton, A. 2005. Taxonomic inflation, species concepts and global species lists. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 7.
- Locard, A. 1893. Les coquilles des eaux douces et saumâtres. Paris. (Baillière). 327 pp.
- Linnæi, C. (Carl Linné) : *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima reformata 1758, Holmiæ, Impensis direct. Laurentii Salvii (Salvius publ.), 824 pp.
- Machordom, A., Araujo, R., Erpenbeck, D. & Ramos M.-A. 2003. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionioidea). *Biological Journal of the Linnean Society* 78(2) : 235–252
- Morrison, W.R., J.L., Lohr, P., Duchon, R., Wilches, D., Trujillo, Mair, M. & Renner, S.S. 2009. The impact of taxonomic change on conservation: Does it kill, can it save, or is it just irrelevant? *Biological conservation* 142: 3201–3206.
- O'Brien, S. J. & Mayr, E. 1991. Bureaucratic Mischief: Recognising Endangered Species and Subspecies. *Science*, New Series 251(4998) : 1187-1188
- Padial, J.M. & Ibáñez, C. 2005. New records and comments for the Mauritanian mammal fauna. *Mammalia* 69: 239-245.
- Pillon, Y. & Chase, M.W. 2006. Taxonomic Exaggeration and Its Effects on Orchid Conservation. *Conservation Biology* 21: 263-265.
- Prié, V., Berg, S. & Cucherat, X. (en préparation) A molecular re-evaluation of the protected species *Bythinella viridis* (Poiret, 1801) (Gastropoda: Amnicolidae) and related taxa. Unpublished.
- Prié, V., Batiot-Guilhe, C. & Ladouche, B. 2013. Malacofaune stygobie et qualité de l'eau : quelles exigences écologiques pour les écosystèmes souterrains ? *Karstologia* 62 : 33-40

#### L'auteur :

Vincent Prié est malacologue au bureau d'études Biotope, spécialisé sur les espèces aquatiques. Il a réalisé sa thèse de doctorat sur la phylogéographie des Naïades de France et des gastéropodes stygobies, et travaille actuellement sur des problématiques de taxonomie, conservation et biogéographie. Il est correspondant au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris et expert au « Species Survival Commission » de l'UICN.