



**HAL**  
open science

# L'alpha-taxonomie au XXI e siècle : Inventorier le Vivant à l'ère du numérique et de la 6e extinction.

Aurélien Miralles

## ► To cite this version:

Aurélien Miralles. L'alpha-taxonomie au XXI e siècle : Inventorier le Vivant à l'ère du numérique et de la 6e extinction.. Systématique, phylogénie et taxonomie. Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN), 2021. tel-03249035

**HAL Id: tel-03249035**

**<https://hal.science/tel-03249035>**

Submitted on 3 Jun 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MUSEUM NATIONAL



D'HISTOIRE NATURELLE

## Habilitation à diriger des Recherches

Spécialités : Sciences de la Vie

---

# L'alpha-taxonomie au XXI<sup>e</sup> siècle : Inventorier le Vivant à l'ère du numérique et de la 6<sup>e</sup> extinction

---

Aurélien Miralles

Soutenue publiquement le 25/05/2021 devant Mesdames/Messieurs les membres du jury

M. Delsuc, Frédéric	Directeur de Recherche, CNRS ; Montpellier (34)	Rapporteur
M. Fouquet, Antoine	Chargé de Recherche, CNRS, Toulouse (31)	Rapporteur
M. Grandcolas, Philippe	Directeur de Recherche, CNRS, Paris (75)	Examineur
Mme. Houssaye, Alexandra	Directrice de Recherche, CNRS, Paris (75)	Rapporteuse
M. Miaud, Claude	Professeur, Directeur d'étude EPHE, Montpellier (34)	Examineur
Mme. Vignes-Lebbe, Régine	Professeur, Sorbonne Université, Paris (75)	Présidente

# L'ALPHA-TAXONOMIE AU XXI<sup>e</sup> SIECLE

INVENTORIER LE VIVANT  
A L'ERE DU NUMERIQUE  
ET DE LA 6<sup>e</sup> EXTINCTION



**Habilitation à diriger des Recherches**



## Remerciements

Ce mémoire repose sur presque deux décennies de voyages, de rencontres, de liens noués et de découvertes. Je me remémore tant d'échanges avec mes collègues, avec mes amis, chercheurs, étudiants, ingénieurs, techniciens ou naturalistes, du Museum national d'Histoire naturelle de Paris, de l'ISYEB, de l'équipe Homologie ou de l'ancien laboratoire des Reptiles et Amphibiens, avec divers nomades de la recherche, croisés ici et là, au CEFÉ de Montpellier, à la Technische Universität Braunschweig ou à la Zoologische Staatssammlung München, ou encore avec celles et ceux m'ayant guidé à travers le dédale de leurs forêts, dont certaines n'existent déjà plus.

Pour nos collaborations, pour vos conseils avisés et vos coups de pouce, pour nos discussions sur la diversité du Vivant et celle des pratiques taxonomiques, ainsi que pour votre soutien, technique, financier ou moral, je vous remercie : Guillaume Achaz, Edwin Nicholas Arnold, César Barrio Amoros, Marta Bellato, Céline Bonillo, Roger Bour, Teddy Bruy, Edouard-Raoul Brygoo, Martha Lucía Calderón Espinosa, Salvador Carranza, Jérôme Courtois, Pierre-André Crochet, Angelica Crottini, Marc Cugnet, Agnès Dettai, Klaas-Douwe B. Dijkstra, Mélissa Dogbo, Alain Dubois, Jacques Ducasse, Falk Eckhardt, Nathalie Espuno, Arnaud Faille, Romain Gallet, Jean-Pierre Gasc, Philippe Gaucher, Marcello Gehara, Philipp-Sebastian Gehring, Frank Glaw, Régis Gomès, Philippe Grandcolas, Stéphane Grosjean, Michael Harvey, Alexandre Hassanin, Oliver Hawlitschek, Stéphane Hello, Anthony Herrel, Christie Hipsley, Béatrice Ibéné, Ivan Ineich, Johannes Klages, Jörn Kölher, Victoire Koyamba, Véronique Laborde, Guillaume Lecointre, Romain Le Divelec, Alexis Martin, Amy Macleod, Ôna Maiocco, Antoine Mantilleri, Julie Marin, Olivier Marquis, Colin McCarthy, Johannes Müller, Annemarie Ohler, Maciej Pabijan, José M. Padial, Mélanie Perez, Laure Pierre, Nicolas Puillandre, Andolalao Rakotoarison, Loïs Rancilhac, Fanomezana Ratsoavina, Michel Raymond, Hervé Raynaud, Suzanne Renner, Vincent Rivière, Visotheary Rivière-Ung, Ariel et Josmaily Rodriguez, Nicolas Rogier, Quentin Rome, Eugenia Sanchez, Lauren Scheinberg, Mark Scherz, Nalani Schnell, Glenn Shea, Andreas Schmitz, Dustin Siegel, Sébastien Soubzmaigne, Elise Tancoigne, Pascal Tassy, Annie Tillier, Raquel Vasconcelos, Nicolas Vidal, Régine Vignes, Laurie J. Vitt, Wolfgang Wüster, Oleksandr Zinenko... sans oublier, aux sources de toutes choses me concernant, ma famille.

J'exprime également ma gratitude envers Frédéric Delsuc, Antoine Fouquet et Alexandra Houssaye, pour avoir aimablement accepté de consacrer du temps à l'évaluation de ce mémoire. Enfin, je ne saurais terminer ces remerciements sans ces quelques lignes dédiés à Miguel Vences, professeur à la TU Braunschweig. Je ne lui suis pas seulement reconnaissant de m'avoir donné carte blanche tout au long de mon postdoctorat à ses côtés, et de m'avoir ainsi permis de me consacrer à ce qui me semble être la moins valorisée des disciplines évolutives. En me transmettant sa conception de l'enseignement, de la collaboration et de la recherche, Miguel m'a également appris mon métier.

## Résumé

À mi-parcours d'un processus de modernisation entrepris il y a une vingtaine d'années, les défis à relever par l' $\alpha$ -taxonomie contemporaine sont multiples, et autant d'ordre quantitatifs (accélérer l'inventaire du vivant) que qualitatifs (disposer d'hypothèses d'espèces robustes). Ils consistent, entre autres : en une appropriation des concepts et des techniques développées en biologie évolutive; en une standardisation / objectivisation / formalisation des processus décisionnels (*quand décrire une hypothèse d'espèce?*); en l'intégration de nouveaux types de données (génomique, transcriptome, Ctsan); et en le développement d'outils numériques adaptés (bases de données interopérables et centrées sur les spécimens, outils dédiés à la délimitation d'espèce, à l'évaluation de la confiance en les hypothèses d'espèce...). L'ampleur de ces changements et de ceux à venir met également en exergue la nécessité de réviser et de renforcer le socle épistémologique sur lequel repose cette branche pluriséculaire de la biologie.

Au-delà de mes travaux de systématique appliqués aux squamates (principalement des phylogénies et des révisions intégratives de scinques tropicaux), le présent mémoire met l'accent sur mes contributions généralistes, c'est-à-dire celles s'adressant à l'ensemble des praticiens, indépendamment de leur domaine de spécialisation. Après une présentation des différentes notions attenantes à l' $\alpha$ -taxonomie et un survol historique destiné à mieux mesurer l'ampleur du changement de paradigme que la discipline traverse, sera présentée une synthèse détaillée de mes contributions à des questions méthodologiques ou techniques. Celles-ci abordent, entre autres, des problématiques relatives aux données taxonomiques (caractérisation, gestion, partage et intégration) et à la comparaison objective des partitions résultant de différentes analyses de délimitations d'espèces.

## Abstract

Halfway through a process of modernization undertaken some twenty years ago, the challenges facing contemporary  $\alpha$ -taxonomy are multiple, and are as much quantitative (accelerating the inventory of living organisms) as qualitative (having reliable species hypotheses). They consist, among others, of: appropriation of concepts and techniques developed in evolutionary biology; standardization / objectivization / formalization of decision-making processes (*when to describe a species hypothesis?*); integration of new types of data (genome, transcriptome, Ctsan); and development of adapted digital tools (interoperable and specimen-centered databases, tools dedicated to species delimitation, assessment of confidence in species hypotheses, etc.). The extent of these changes and those to come also highlights the need to revise and strengthen the epistemological basis on which this multi-secular branch of biology rests.

Beyond my works on squamates systematics (mainly phylogenies and integrative revisions of tropical skinks), this dissertation will focus on my generalist contributions, i.e. those addressed to all practitioners regardless of their field of specialization. After a presentation of the different notions related to the  $\alpha$ -taxonomy and a historical overview intended to better measure the extent of the paradigm shift this discipline is going through, a detailed synthesis of my contributions to methodological or technical questions will be presented. They are addressing, among others, issues related to taxonomic data (characterization, management, sharing and integration) and to the objective comparison of partitions resulting from different species delimitation analyses.

# Sommaire

## *Volume premier*

### **Curriculum Vitae détaillé**

<b><u>1. CURRICULUM VITAE</u></b>	<b>7</b>
<u>1.1. Diplômes</u>	8
<u>1.2. Expériences pré- et postdoctorales</u>	9
<u>1.3. Expériences d'encadrements</u>	10
<u>1.4. Responsabilités de recherche, encadrement d'équipe</u>	12
<u>1.5. Responsabilités d'enseignement</u>	12
<u>1.6. Responsabilités de collection</u>	13
<u>1.7. Responsabilités d'expertise</u>	13
<u>1.8. Responsabilités de diffusion</u>	14
<u>1.9. Responsabilités administratives</u>	15
<u>1.10. Financements obtenus</u>	16
<b><u>2. LISTES DES TRAVAUX DE RECHERCHE</u></b>	<b>17</b>
<u>2.1. Articles originaux dans des journaux internationaux à comité de lecture</u>	17
<u>2.2. Article de revues</u>	22
<u>2.3. Chapitres d'ouvrages collectifs</u>	22
<u>2.4. Congrès et communications</u>	23
<b><u>3. COURT RESUME DE MES ACTIVITES</u></b>	<b>26</b>
<b><u>4. COURT RESUME DES PROJETS DE RECHERCHE DANS LES 4 ANS A VENIR</u></b>	<b>28</b>
<u>4.1. Premier axe. Convergences et adaptations chez les squamates fouisseurs</u>	28
<u>4.2. Second axe. Perceptions empathiques du Vivant</u>	28
<u>4.3. Troisième axe. Vers une Taxonomie «nouvelle génération»...</u>	29
<b><u>5. FORMATION A L'ENCADREMENT</u></b>	<b>30</b>

**L'alpha-taxonomie au XXI<sup>e</sup> siècle : Inventorier le Vivant  
à l'ère du numérique et de la sixième extinction**

<b>0. AVANT-PROPOS</b>	<b>32</b>
<b>1. INTRODUCTION</b>	<b>33</b>
1.1. Qu'est-ce que la taxonomie?	33
1.2. Les deux composantes de l' $\alpha$ -taxonomie contemporaine	35
1.2.1. Composante fondamentale	35
<i>Encadré I. Concilier continuité et discontinuité du Vivant</i>	36
1.2.2. Composante appliquée	37
<i>Encadré II. La discipline qui construit les espèces plus qu'elle ne les étudie</i>	38
1.3. Une histoire croisée des concepts évolutifs et de la taxonomie	39
1.3.1. Aux origines de la discipline	39
1.3.2. La timide rencontre de la biologie évolutive et de la taxonomie	40
1.3.3. La Renaissance taxonomique	43
<i>Encadré III. Aux origines des conflits entre les différents concepts d'espèces...</i>	45
1.3.4. Un discret glissement vers un nouveau paradigme	49
<b>2. CONTRIBUTIONS PERSONNELLES A LA DISCIPLINE <math>\alpha</math>-TAXONOMIQUE</b>	<b>50</b>
2.1. Contexte de recherche	50
2.2. Contributions à la taxonomie herpétologique	52
2.2.1. Révision du genre <i>Mabuya</i>	52
2.2.2. Révision du genre <i>Chioninia</i>	54
2.2.3. Révision des scinques de Madagascar	55
2.2.4. Révision des Iguanes marins des Galápagos ( <i>Amblyrhynchus cristatus</i> )	57
2.3. Contributions méthodologiques à la discipline	58
2.3.1. Contexte	58
2.3.2. Transférer les connaissances et formaliser le cadre conceptuel de la pratique	63
<i>Encadré IV. Comment intégrer les diverses sources de données taxonomiques ?</i>	64
2.3.3. Comparer et évaluer les différentes méthodes de délimitation d'espèces	65
<i>Encadré V. Les quatre indices comparateurs de partitions implémentés par LIMES</i>	69
2.3.4. Partager les données taxonomiques	72
<b>3. PERSPECTIVES</b>	<b>76</b>
3.1. Faciliter le dialogue entre outils numériques taxonomiques	76
3.2. Convergences et adaptations chez les squamates fouisseurs	80
3.3. Etudes de la perception humaine de la biodiversité	84
<b>4. Bibliographie</b>	<b>88</b>

Volume premier

## **CURRICULUM VITAE DETAILLE**

# 1. CURRICULUM VITAE

## Aurélien MIRALLES

Né le 7 avril 1978, Chalon-sur-Saône

Nationalité: Français

Mail: [miralles.skink@gmail.com](mailto:miralles.skink@gmail.com)

Site web: [www.amiralles.com](http://www.amiralles.com)

Qualification CNU (section 68: 2019-2023) : 19468175070

ORCID : 0000-0002-2538-7710

### 1.1. Diplômes

- 2006**      **Doctorat (Zoologie)** du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. "*Taxonomie, systématique moléculaire et biogéographie du genre Mabuya Fitzinger, 1826 dans la région néotropicale*" sous la direction de J.-P. Gasc. Financement: Allocation de Recherche du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement supérieur. *Mention très honorable.*
- 2002**      **DEA Systématique animale et végétale** du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. "*Evolution des plaques supracéphaliques chez les serpents colubroïdes*" sous la direction d'I. Ineich. *Major de promotion, mention très bien.*
- 2001**      **Maitrise de Biologie des Organismes.** Biodiversité, Systématique et Evolution - Université Pierre et Marie Curie. "*Création d'une clef de détermination des varans non-australiens*" sous la direction d'I. Ineich.

## 1.2. Expériences pré- et postdoctorales

- 2019** **Post-doctorat.** Université Ludwig-Maximilians-Universität, Munich (11 mois).  
Projet DFG SPP 1991 "*Taxon-omics: New approaches to discovering and naming diversity*".
- 2016-2018** **Post-doctorat.** Museum national d'Histoire naturelle, UMR 7205 CNRS MNHN UPMC EPHE, Paris (24 mois). Projet LabEx BCDiv "*APODES : Anatomie, Phylogénie et Origines: Déchiffrer l'Evolution des Scolécophidiens*".
- 2015-2016** **Post-doctorat.** Technische Universität Braunschweig, Brunswick (6 mois).  
"*Integrative taxonomic revision of the Galápagos marine iguanas*".
- 2013-2015** **Post-doctorat.** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS), Montpellier (14 mois). Projet ANR "*SENSHYBLE: Ecologie Sensorielle des Zones d'Hybridation en Environnement Lentique*".
- 2012-2013** **Post-doctorat.** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS), Montpellier (12 mois). Projet ANR "*MOHMIE: Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres*".
- 2009-2011** **Post-doctorat.** Technische Universität Braunschweig, Brunswick, Allemagne. (24 mois). *A new protocol for integrative taxonomy: Development, tests and application to the scincid lizards of Madagascar.*
- 2009** **Ingénieur d'étude - herpétologie/batracologie.** Etudes d'impact environnemental, Bureau d'étude ECOMED, Marseille (6 mois).
- 2007-2008** **Attaché Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche.** Univ. Paris-Sud 11, (12 mois).
- 2006-2007** **Attaché Temporaire à l'Enseignement et à la Recherche.** MNHN (12 mois).
- 2002-2005** **Moniteur d'initiation à l'enseignement supérieur.** (Centre d'initiation à l'enseignement supérieur (CIES Jussieu), MNHN (36 mois).

### 1.3. Expériences d'encadrements

#### Doctorants

**2010-2013 Nelsy Rocio Pinto-Sanchez** (Thèse Univesidad. de los Andes, Colombie). "*Speciation, alpha diversity and extinction in Neotropical ectotherms: effects of paleobiogeographic and climatic processes*". Co-encadrement avec Martha. P. Ramirez et Martha.L. Calderon (durée de ma participation : 3 ans, à hauteur de 20%, analyse, interprétation et rédaction). Un article publié avec Mlle Pinto en premier auteur.

#### Ingénieurs de Recherche

**2019 Teddy Bruy** (Ingénieur de recherche – LMU Munich). Projet DFG SPP 1991 "*Taxonomics*". Co-encadrement avec S. Renner et M. Vences (durée 1 an, Participation 75%, analyse et stratégie de recherche). Deux articles publiés avec M. Bruy en co-auteur auteur.

#### Master II

**2019 Victor Cabocel** (M2 SEP – MNHN). "*Parallélismes cachés : modélisation et détection de signaux sur un cas réel (pertes des membres locomoteurs chez les Squamates)*". Co-encadrement Guillaume Achaz et Guillaume Lecoindre (Participation 30%, soutient à la rédaction et présentation orale). Un article avec M. Cabocel est en préparation.

**2018 Margot Leguilloux** (M2 – Université de Poitier). "*Convergences anatomiques et fonctionnelles chez une famille de lézards serpentiformes: les Scinques*". Co-encadrement Anthony Herrel et Raphael Cornette (Participation 40 %, conseil, analyse, interprétation et rédaction). Un article publié avec Mlle Leguilloux en premier auteur, plus un second en préparation.

**2018 Teddy Bruy** (M2 SEP – MNHN). "*Coévolution ornementale chez les caméléons (Squamata: Chamaeleonidae)*". Co-encadrement avec Miguel Vences (Participation 25 %, interprétation, rédaction, conseil de présentation orale). Un article avec M. Bruy en préparation.

**2013 Marine Ranger** (M2 – Université de Montpellier). "*Phylogéographie d'un lézard marocain : Acanthodactylus erythrurus*". Co-encadrement Pierre-André Crochet et Raphael Leblois (Participation 50%, conseil et soutien, analyse, interprétation et rédaction).

**2008 Ona Maiocco** (M2 – MNHN). "*Apports de la phylogénie moléculaire et de la morphométrie géométrique à l'étude du complexe Mabuya nigropunctata (Spix, 1825)*". Co-encadrement Vincent Debat (participation 50%, conseil et soutien, analyse, interprétation et rédaction).

## **Master I**

- 2021** **Isabelle Toussaint** (M1 SEP – MNHN) "Délimitation et diagnose moléculaire d'espèces : étude comparative et empirique des outils disponibles (ou en cours de développement) sur une sélection de quelques taxons complexes de l'herpétofaune malgache" (Participation 100 %, conseil et soutien, analyse, interprétation et rédaction).
- 2021** **Thibaud Glinez** (M1 SEP – MNHN) "Systématique phylogénétique des coléoptères Brentidae Acratini" Co-encadrement Antoine Mantilleri (Participation 50 %, conseil et soutien, analyse, interprétation et rédaction).
- 2017** **Teddy Bruy** (M1 SEP – MNHN). "*Étude de la diversité spécifique au sein du genre Mimophis (Serpentes : Psammophiinae) : Génétique et morphologie révèlent la divergence des populations des hauts-plateaux malgache*" (Stage de recherche bénévole de 3 mois, Participation 100 %). Un article avec M. Bruy en premier auteur en préparation.
- 2015** **Damien Markus** (M1 SEP – MNHN). "*Phylogénie moléculaire des Scolecophidia : aux origines des serpents*". Co-encadrement Nicolas Vidal (Participation 25%, conseil et soutien, analyse, interprétation et rédaction). Un article publié avec M. Markus en co-auteur.
- 2012** **Francois Ciavatti** (M1 – Université Joseph Fourier de Grenoble) "Mise au point de critères acoustiques d'identification chez les grenouilles vertes du Languedoc-Roussillon". Co-encadrement P.-A. Crochet (Participation 10%, Formation analyses moléculaires et interprétation des résultats).
- 2007** **Ona Maiocco** (M1 – MNHN). "*Réalisation d'une base de connaissances sur les Varans pour l'identification assistée par ordinateur avec le logiciel Xper2*". Co-encadrement Annemarie Ohler (participation 50%, conseils, soutien, rédaction). Publication en ligne d'un outil d'identification (Varan-ID).

## **Divers**

- 2019** **Irina Delamarre** (Licence 1 du Centre de Recherches Interdisciplinaires). Initiation à l'activité de recherche (Participation 100%, une semaine).
- 2014** **Bastien Nusbaum** (BTS Gestion et Protection de la Nature). Encadrement à distance d'un stage professionnel. Technique de collecte herpétologique à Madagascar (Participation 100%, 3 mois).
- 2013** **Gaia Dell-Ariccia** (Post-doctorante au CEFÉ-CNRS). Formation aux Techniques de sexage moléculaire (Participation 100%, durée une semaine).
- 2012** **Classe de Licence** (Univ. Tech. Braunschweig). Co-encadrement M. Vences (Participation 50%. Durée une semaine). Projet de recherche collective (initiation à la systématique et à la publication d'article), publication d'un article impliquant les douze étudiants ayant participé.
- 2011** **Andolalao Rakotoarison** (Doctorante, Univ. Tech. Braunschweig). Formation traitements des images 3D CTscans au Museum de Berlin, technique de collecte, conseils à la rédaction (durée quatre semaines, participation 100%).

**2010/2011 Fanomezana Mihaja Ratsoavina** (Doctorante, Univ. Tech. Braunschweig). Formation aux techniques de biologie moléculaire, techniques de collecte, conseils à la rédaction (durée quatre semaines, participation 100%).

**2009/2011 Master et doctorant** (Univ. Antananarivo, Madagascar). Formation techniques et analyses en biologie moléculaire, Techniques de terrain (collecte et identification).

#### 1.4. Responsabilités de recherche, encadrement d'équipe

**En cours** **Co-concepteur avec N. Puillandre (MNHN) d'une plateforme de délimitation d'espèce en ligne.**

**En cours** **Concepteur et coordinateur de l'étude** " *EmU: Notre échelle de perceptions EMpathiques du vivant est-elle Universelle?*". (Financement PEPS).

**2020** **Concepteur et coordinateur de l'enquête en ligne** "Neurodiversité et Biodiversité". (350 participants présentant des troubles du spectre de l'autisme).

**2019** **Coordinateur d'un projet** portant sur d'évaluation des bases de taxonomiques et l'établissement de critères de qualités, dans le cadre du projet DFG SPP 1991 Taxonomics (Coordination pendant un an de 22 chercheurs représentant un vingtaine d'instituts de recherche en Allemagne).

**2018** **Concepteur et coordinateur de l'enquête en ligne** "Biodiversité et Perception de l'altérité". (3.500 participants), ainsi que de sa suite (PEPS EmU, 2020, en cours)

**2010** **Concepteur et chef d'équipe** d'une mission de collecte itinérante dans le Grand Sud de Madagascar. (5 personnes, durée 1 mois). Administration, logistique, sécurité.

#### 1.5. Responsabilités d'enseignement

**Prévu 2021** Formation du Muséum : Les animaux venimeux et vénéneux, Module 1 S2 Venimologie générale / vertébrés terrestres. **Une intervention par an (2h).**

**Depuis 2020** TD en Master (MNHN). Module ED227 "Phylogénie moléculaire – SEP22". "Phylogénie moléculaire et délimitation d'espèces". **Une séance TD par an (2 h).**

**2019** TP en Master (intervenant invité à la Vrije Universiteit Brussel, Belgique). Module "Conceptual and integrative taxonomy in herpetology". **Volume horaire total: 18h.**

**Depuis 2019** TD en Master (MNHN). Module ED227 "module dessin scientifique": "Sémiologie graphique en science : Communiquer ses résultats par l'image". **Une séance TD par an (1 h).**

**Depuis 2017** TD en Master (MNHN). Module ED227 "module de Taxonomie Intégrative - SEP33". "Evolution de la pratique taxonomique". **Une séance TD par an (1 h).**

**2009-2011** TP en Licence (Univ. Tech. Braunschweig). Formation aux Techniques de terrain (collecte et identification des Amphibiens allemands). **16 h par an.**

**2007** ATER. TP/TD en Licence et Master (Université Paris 11). "Biologie des organismes" (Zoologie, Anatomie comparée, Histologie, Biologie du développement, Systématique, Evolution, Génétique des populations, Phylogénétique, etc.). **192 h**

- 2006** ATER. Formation des enseignants stagiaire (IUFM) à l'enseignement de la phylogénétique / Enseignement de la Phylogénétique et de la Systématique (Licence, Lycée, Collège). **128 h.**
- 2005** Agents techniques de l'ONCFS (Office national de la chasse et de la faune sauvage). "Biologie, écologie et systématique des reptiles et des amphibiens". **12h.**

## 1.6. Responsabilités de collection

Chercheur en CDD depuis ma thèse en 2006, je n'ai jamais eu de charge de collection à proprement parler. Néanmoins, tout au long de mon activité de recherche, je me suis investi dans la gestion des collections herpétologiques de chacune des institutions au sein desquelles j'ai travaillé. Notons également un article publié en 2017 dans *The Conversation* témoignant de mon engagement envers les collections. Celui-ci traitait de l'importance des collections d'histoire naturelle, soulevait la question des enjeux éthiques associés à cette pratique et la défendait dans un contexte sociétal qui chaque année, tends à lui être de moins en moins favorable ([lien](#)).

- Depuis 2018** Participation à la gestion des collections herpétologiques du MNHN, assistance technique aux chercheurs visiteurs, assistance au chargé de collection (Dr. Nicolas Vidal) sur les taxons pour lesquels je bénéficie d'une expertise.
- 2012-2015** Co-gestion (avec Ph. Geniez) des collections de tissus en chambre froide du CEFE, CNRS de Montpellier (plus de 10.000 échantillons).
- 2009-2011** Co-gestion (avec M. Kondermann) des collections de tissus en chambre froide de l'Institut de Zoologie, TU Braunschweig (plus de 15.000 échantillons).
- Depuis 2002** Collecte, préparation, fixation, conditionnement et informatisation de quelques milliers de spécimens (et de deux à trois fois plus d'échantillons de tissus), déposés dans les collections herpétologiques du MNHN (2002-2008, 2016-2020), du laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés (2013-2015) et du Zoologischen Staatssammlung München (2009-2011, 2019).

## 1.7. Responsabilités d'expertise

- Depuis 2017** **Expert auprès de l'IUCN.** IUCN SSC Skinks specialists group (commission 2017-2020).
- 2017** **Responsable scientifique** auprès de Monaco Exploration (Fondation Prince Albert II de Monaco / Institut océanographique) dans le cadre de la mission «A la recherche du Scinque géant» sur l'île déserte de Branco (Cabo Verde).
- 2015-2016** **Responsable scientifique** auprès de l'Association pour la Sauvegarde et la réhabilitation de la Faune des Antilles (ASFA): Projet «Systématique et conservation des Mabuyas de l'Archipel Guadeloupéen ».
- 2009** **Expertise étude d'impact environnemental.** Contribution à une trentaine d'études d'impact dans la moitié sud de la France (en charge du volet herpétologique, Bureau d'études ECOMED).

**Depuis 2002 Expertise de terrain:** collecte, logistique, demande de permis et sécurité en milieu naturel tropical. (Cap Vert, Colombie, Guyane française, Madagascar, Maroc, Mexique, Petites Antilles - de la Guadeloupe à la Grenade, Uruguay, Venezuela).

**Réviseur invité par 42 revues (62 articles).** *African Journal of Herpetology, Amphibia-Reptilia, Anartia, Annales de la Société Entomologique de France, Biological Journal of the Linnean Society, Biology Letters, BMC Evolutionary Biology, Bonn Zoological Bulletin, Bulletin de la SHF, Calsasia, Check List, Contributions to Zoology, Copeia, C. R. Biologies, Critical Reviews in Microbiology, Evolution, Frontiers in Psychology, Herpetological monographs, Herpetological notes, Journal of Herpetology, Journal of Natural History, Journal of Vertebrate Paleontology, Journal of Wildlife and Biodiversity, Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, Mitochondrial DNA part A, Mitochondrial DNA part B: Ressources, Molecular Ecology, Molecular Ecology Ressources, Molecular Phylogenetic & Evolution, Nature Communications, Open Ecology Journal, Organisms Diversity and Evolution, PeerJ, Revista Actualidades Biologicas Universidad de Antioquia, Travaux du Mus. Natl. d'Histoire Naturelle Grigore Antipa, Scientific Reports, Systematics & Biodiversity, ZooKeys, Zoological Journal of the Linnean Society, Zoologica Scripta, Zoologica Neocaledonica, Zoosystema, Zootaxa.*

**Comité éditorial.** *Anartia, Bulletin de la Société Herpétologique de France (2021).*

## 1.8. Responsabilités de diffusion

### Articles de diffusion des connaissances.

Miralles (2018). Qu'est-ce qu'une nouvelle espèce ? *Espèces*, 28 : 50-55.

Miralles (2017). Pourquoi les scientifiques collectent-ils des animaux sauvages? *The Conversation (webmedia: [lien](#)).*

Miralles (2015). Serpents et autres lézards apodes : quand les tétrapodes ne le sont plus vraiment... *Espèces*, 18. Miralles (2010). Phylogénie et alpha-taxinomie : deux disciplines interdépendantes en mal de synergie? *Biosystema*, 26.

Miralles (2009). Le genre *Tribolonotus* Duméril & Bibron, 1839: les scinques crocodiles de Mélanésie. *Situla*, 17. Barrio, Miralles *et al.* (2008). Reptiles of the Peninsula de Paraguana, Venezuela. *Reptilia*, 61.

Miralles (2007). Comment fonctionne la "métamorphose" du caméléon? *30 millions d'amis*, 243: 62-63.

Miralles (2006). Adaptation. Comment un Caméléon fait-il pour changer de couleur? *La Recherche*, 402: 79.

Miralles (2000). L'hivernage des reptiles des milieux tempérés. *Bulletin de liaison de la SHF* (94): 7-8.

### Interventions média.

Radiotelevisao Caboverdiana (journal) / C8 (journal) / TV Komodo (podcast) / M6 (journal) / 30 Millions d'amis / Wikinews / No comment / Nice-Matin / Monaco-Matin / Mon

Quotidien / L'Observateur de Monaco / 20 minutes / 2 France Inter – La Terre au carré / France Culture – La méthode scientifique / Ushuaia TV - Le prince et la mer (documentaire) / France Inter - Le temps d'un bivouac .

### **Sociétés Savantes.**

American Association for the Advancement of Science (AAAS) – Societas Europaea Herpetologica (SEH) – Société Française de Systématique (SFS) – Société Herpétologique de France (SHF).

### **Contributions numériques.**

Participation à la rédaction de plusieurs dizaines de pages Wikipédia (US, FR) en rapport avec mon domaine d'expertise – Concession (licence CCO) de plusieurs centaines de photographies herpétofaunistiques (espèces identifiées et géolocalisées) à des bases de données scientifiques (Reptile-database.org / INPN) ou grand public (iNaturalist / Flickr) – Ré-identification de plusieurs centaines de données photographiques sur iNaturalist.

### **Communication graphique.**

Réalisation d'un poster de communication pour SYNTHESYS (FR-TAF, 2014), de trois bandes dessinées pour le mouvement *Science en Marche* (2014), de logos divers (Science en Marche, congrès, logiciels) et de couvertures de journaux.

### **Présentations pour le grand public.**

Co-organisateur et animateur des journées portes ouvertes de l'ancien laboratoire de zoologie *Reptiles et Amphibiens* du MNHN (Fête de la Science 2006, 2006). Conférencier invité par les Muséums de Bourges (2010) et de Nîmes (2020).

### **Posters.**

Lors de divers congrès, en plus des communications (cf. contributions orales). Congrès de la SFS (Paris, 2020), Trends in Biodiversity and Evolution Congress (Portugal, 2018), XIX Spanish Congress of Herpetology (Espagne, 2018), IX Reunión Nacional de Herpetología (Mexique, 2016), ASIH/AES/SSAR/HL Annual meeting (USA, 2005).

## **1.9. Responsabilités administratives**

- 2020** Expert évaluateur des candidatures de l'appel à projet 2020 « Actions de Recherches Concerté (ARC), Université de Mons ».
- Depuis 2019** Rapporteur à l'évaluation d'un à deux mémoires par an (Master SEP 1 et 2 – MNHN).
- 2014** Conception et design d'un outil pédagogique graphique (« puzzle » éducatif) pour l'exposition "*Sur la piste des grand singes*", MNHN 2015 (1 mois à temps plein).
- 2013** Conception du logo du congrès "*Ecology and Behaviour – 10th meeting*" (Montpellier 2014).
- 2007** Paris 11-LEGS. En charge de réorganiser et numériser une collection d'anciens tirés à parts sur la systématique des drosophiles.
- 2006** MNHN. Organisation des enseignements de l'ED (notamment mise au point des plannings).

## 1.10. Financements obtenus

- 2020** DGD-REVE, MNHN. Appel à Projets de colloques 2021. Co-porteur avec G. Lecointre. Financement du workshop *Perception de la Biodiversité*. **4.000 euros.**
- 2020** **Projets Exploratoires Premier Soutien** (INEE 2020 NOURANAT). Co-porteur avec G. Lecointre du projet: *EmU - Notre échelle de perceptions EMpathiques du vivant est-elle Universelle?* **11.400 euros.**
- 2019** DGD-REVE, MNHN. Gratification Master II (5 mois). Co-porteur avec G. Lecointre et G. Achaz du projet: *Parallélismes cachés: modélisation et détection de signaux sur un cas réel (pertes des membres locomoteurs chez les squamates)*. **2.800 euros.**
- 2017** **AAP fédérateurs** du Département O&E du MNHN. Porteur du projet: *Tetr-A-Pode - Transitions convergentes « tétrapode -> apode » chez les scinques fousseurs*. **2.000 euros.**
- 2017** **LabEx BCDiv**. Gratification Master II (5 mois). Porteur du projet : *Convergences anatomiques et fonctionnelles chez les squamates apodes et fousseurs*. **2.800 euros.**
- 2015** **ASFA** (Association pour la Sauvegarde et la réhabilitation de la Faune des Antilles). Mission de terrain et analyse phylogénétique des Scinques de l'archipel guadeloupéen. **1.000 euros.**
- 2009** **Alexander von Humboldt-Stiftung**. Porteur du projet de la demande de financement de recherches postdoctorales. *A new protocol for integrative taxonomy: Development, tests and application to the scincid lizards of Madagascar*. **± 60.000 euros**
- 2009** **Colciencias Colombia**. Co-porteur avec Martha P. Ramirez et Martha L. Calderon, Univ. Bogotà du projet: *Sistemática Filogenética de las poblaciones de lagartijas del género Mabuya distribuidas en el territorio colombiano*. **± 67.000 euros**
- Depuis 2007** **SYNTHESYS**. Porteur de trois projets distincts. Total **±3.000 euros**

## 2. LISTES DES TRAVAUX DE RECHERCHE<sup>1</sup>

### 2.1 Articles originaux dans des journaux internationaux à comité de lecture

53. Chapple DG, Roll U, Böhm M, Aguilar R, Amey AP, Austin CC, Baling M, Barley AJ, Bates MF, Bauer AM, Blackburn DG, Bowles P, Brown RM, Chandramouli SR, Chirio L, Cogger H, Colli GR, Conradie W, Couper PJ, Cowan MA, Craig MD, Das I, Datta-Roy A, Dickman CR, Ellis RJ, Fenner AL, Ford S, Ganesh SR, Gardner MG, Geissler P, Gillespie GR, Glaw F, Greenlees MJ, Griffith OW, Grismer LL, Haines ML, Harris DJ, Hedges SB, Hitchmough RA, Hoskin CJ, Hutchinson MN, Ineich I, Janssen J, Johnston GR, Karin BJ, Keogh JS, Kraus F, LeBreton M, Lymberakis P, Masroor R, McDonald PJ, Mecke S, Melville J, Melzer S, Michael DR, **Miralles A**, Mitchell NJ, Nelson NJ, Nguyen TQ, de Campos Nogueira C, Ota H, Pafilis P, Pauwels OSG, Perera A, Pincheira-Donoso D, Reed RN, Ribeiro-Júnior MA, Riley JL, Rocha S, Rutherford PL, Sadlier RA, Shacham B, Shea GM, Shine R, Slavenko A, Stow A, Sumner J, Tallowin OJS, Teale R, Torres-Carvajal O, Trape JF, Uetz P, Ukuwela KBD, Valentine L, Van Dyke J, van Winkel D, Vasconcelos R, Vences M, Wagner P, Wapstra E, While GM, Whiting MJ, Whittington CM, Wilson S, Ziegler T, Tingley R & Meiri S. (2021). Conservation status of the world's skinks (Scincidae): taxonomic and geographic patterns in extinction risk. *Biological Conservation*, 257, 109101
52. Porcel X, Dubos N, Rosa GM, **Miralles A**, Noël J, Lava H, Velo JH, Rendriendry G, Andreone F, Crottini A (2021). The kiwi of all skinks: an unusual egg size in a species of *Madascincus* (Scincidae: Scincinae) from eastern Madagascar. *Herpetology notes* 14: 365-369.
51. Scherz MD, Schmidt L, Crottini A, **Miralles A**, Rakotoarison A, Raselimanana AP, Köhler J, Glaw F, Vences M (2021). Into the Chamber of Horrors: A proposal for the resolution of nomenclatural chaos in the *Scaphiophryne calcarata* complex (Anura: Microhylidae) with a new species-level phylogenetic hypothesis for Scaphiophryninae. *Zootaxa* 4938(1): 392-420. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4938.4.2>
50. **Miralles A**, **Bruy T**, Crottini A., Rakotoarison A, Ratsoavina FM, Scherz MD, Schmidt R, Köhler J, Glaw F, Vences M (2021) Completing a taxonomic puzzle: integrative review of geckos of the *Paroedura bastardi* species complex (Squamata, Gekkonidae). *Vertebrate Zoology* 71: 27-48. <https://doi.org/10.3897/vertebrate-zoology.71.e59495>
49. **Le Guilloux M**, **Miralles A**, Measey J, Vanhooydonck B, O'Reilly J, Fabre A-C & Herrel A (2020). Trade-offs between burrowing and biting fossorial scincid lizards? *Biological Journal of the Linnean Society*. 130(2): 310-319. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa031>
48. **Miralles A**, Geniez P., Beddek M., Mendez Aranda D., Brito JC, Leblois R., Crochet P-A (2020). Morphology and multilocus phylogeny of the Spiny-footed Lizard

<sup>1</sup> Les noms des étudiants que j'ai encadrés ou co-encadrés sont soulignés

- (*Acanthodactylus erythrurus*) complex reveal two new mountain species from the Moroccan Atlas. *Zootaxa*, 4747(2): 302-326. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4747.2.4>
47. **Miralles A**, Raymond M, Lecointre G (2019). Empathy and compassion toward other species decrease with evolutionary divergence time. *Scientific Reports*, 9: 19555. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56006-9>
  46. Ducasse J, Ung V, Lecointre G, **Miralles A** (2019). LIMES, a tool for comparing species partition. *Bioinformatics*, btz911. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz911>
  45. **Miralles A**, Marin J, **Markus D**, Herrel A, Hedges SB, Vidal N. (2018). Molecular evidence for the paraphyly of Scolecophidia and its evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology* 31(12):1782-1793. <https://doi.org/10.1111/jeb.13373>
  44. Quah ESH, Grismer LL, Jetten T, Wood PL, **Miralles A**, SAM Sah, Guek KHP, Brady ML (2018). The rediscovery of Schaefer's Spine-jawed Snake (*Xenophidion schaeferi* Günther & Manthey, 1995) (Serpentes, Xenophidiidae) from Peninsular Malaysia with notes on its variation and the first record of the genus from Sumatra, Indonesia. *Zootaxa*, 4441(2): 366-378. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4441.2.10>
  43. Cornelis G, Funk M, Vernochet C, Leal F, Tarazona OA, Meurice G, Heidmann O, Dupressoir A, **Miralles A**, Ramirez-Pinilla MP, Heidmann T (2017). An endogenous retroviral envelope syncytin and its cognate receptor identified in the viviparous placental *Mabuya* lizard. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: E10991-E11000. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714590114>
  42. **Miralles A**, Macleod A, Rodriguez A, Ibanez A, Glaw F, Jimenez G, Quezada G, Vences M, Steinfartz S (2017). Shedding light on the Imps of Darkness: An integrative taxonomic revision of the Galápagos marine iguanas (genus *Amblyrhynchus*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181: 678-710. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx007>
  41. Erens J, **Miralles A**, Glaw F, Chatrou L, Vences M (2017). Extended molecular phylogenetics and revised systematics of Malagasy scincine lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 466-472. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.008>
  40. **Miralles A**, Gomes R, Angin B & Ibéné B (2017). Étude systématique des scinques *Mabuya* de l'archipel guadeloupéen (Squamata, Scincidae). *Bulletin de la SHF*, 163: 67-84.
  39. **Miralles A**, Köhler J, Glaw F, Vences M (2016). Species delimitation methods put into taxonomic practice: Two new *Madascincus* species formerly allocated to historical species names (Squamata: Scincidae). *Zoosystematics and Evolution*, 92(2): 257-275. <https://doi.org/10.3897/zse.92.9945>
  38. Ceriaco LMP, Gutierrez EE, Dubois A, + 493 signatories (2016). Photography-based taxonomy is inadequate, unnecessary, and potentially harmful for biological sciences. *Zootaxa*, 4196(3): 435-445. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4196.3.9>
  37. **Miralles A**, Jono T, Mori A, Gandola R, Erens J, Köhler J, Glaw F, Vences M (2016). A new perspective on the reduction of cephalic scales in fossorial legless skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta*. <https://doi.org/10.1111/zsc.12164>

36. Nagy ZT, Marion AB, Glaw F, **Miralles A**, Nopper J, Vences M, Hedges SB (2015). Molecular systematics and cryptic diversity of Madagascan scolecophidian snakes (Squamata: Serpentes). *Zootaxa*, 4040 : 31-47. <https://doi.org/10.1111/zsc.12164>
35. **Ratsoavina FM**, Ranjanaharisoa FA, Glaw F, Raselimanana AP, **Miralles A**, Vences M (2015). A new leaf-tailed gecko of the *Uroplatus ebenau* group (Squamata: Gekkonidae) from Madagascar's central eastern rainforests. *Zootaxa*, 4006 : 143-160. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4006.1.7>
34. **Miralles A**, Hipsley CA, Erens J, Gehara M, **Rakotoarison A**, Glaw F, Müller J & Vences M (2015). Distinct patterns of desynchronized limb regression in Malagasy scincine lizards (Squamata, Scincidae). *PlosONE* 10 (6): e0126074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126074>
33. **Pinto-Sánchez NR**, Calderón-Espinosa ML, **Miralles A**, Crawford AJ & Ramírez-Pinilla MP (2015). Molecular phylogenetics and systematics of the Neotropical skink genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae) Fitzinger (1826) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 93 : 188-211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.016>
32. Lalis A, Nicolas V, Ohler A, **Miralles A**, Crochet PA, Leblois R, Fadh S, El Hassani A, Bennazou T & Denys C (2015). Comparative phylogeography and population genetic structure of 10 widespread small vertebrate species in Morocco. In: Résumés scientifiques du 6ème Congrès international "Barcode of life" (p. 241). *Genome*, 58 (5): 163–303.
31. **Miralles A**, Glaw F, **Ratsoavina FM**, Vences M (2015) A probably microendemic new species of terrestrial iguana, genus *Chalarodon*, from Madagascar. *Zootaxa*. 3946 (2) : 201-220. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3946.2.3>
30. Crottini A, Harris DJ, **Miralles A**, Glaw F, Jenkins RKB, Randrianantoandro JC, Bauer AM, Vences M (2015) Morphology and molecules reveal two new species of the poorly studied gecko genus *Paragehyra* (Squamata: Gekkonidae) from Madagascar. *Organisms Diversity & Evolution*, 15 (1): 175-198. <https://doi.org/10.1007/s13127-014-0191-5>
29. Siegel DS, Trauth SE, Rheubert JL, Rabe B, Ruopp B, **Miralles A**, Murray CM, Aldridge RD (2014). Novel Cloacal Glands in Snakes: The Phylogenetic Distribution of Ventral Urodaeal Glands in Thamnophiini. *Herpetologica* 70 (3): 279–289. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00097>
28. Vences M, Lima A, **Miralles A** & Glaw F. (2014). DNA barcoding assessment of genetic variation in two widespread skinks from Madagascar, *Trachylepis elegans* and *T. gravenhorstii* (Squamata: Scincidae). *Zootaxa* 3755(5): 477–484. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3755.5.7>
27. Lima A, **Miralles A**, Glaw F, **Ahlburg J**, **Börner M**, **Hoven JF**, **Kruse B**, **Küssner E**, **Ludwig M**, **Molde F**, **Michel A-M**, **Müller K**, **Panpeng S**, **Schneider C**, **Worm J**, Vences M. (2014) A preliminary assessment of morphological differentiation between two common Malagasy skink species, *Trachylepis elegans* and *T. gravenhorstii*. *Herpetology Notes*. 7:247-260.
26. Ineich I & **Miralles A** (2014). *Amblyrhynchus cristatus* (Marine Iguana). Polydactyly. *Herpetological Review*. 45: 322–323.

25. Siegel DS, **Miralles A**, Rheubert JL & Aldridge RD (2013). *Heloderma suspectum* (Gila Monster). Female reproductive anatomy. *Herpetological Review*, 44: 142–143.
24. **Miralles A** & Vences M. (2013). New metrics for comparison of taxonomies reveal striking discrepancies among species delimitation methods in *Madascincus* Lizards. *PLoS ONE*. 8 (7): e68242. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068242>
23. Lima A, Harris DJ, Rocha S, **Miralles A**, Glaw F & Vences M. (2013). Phylogenetic relationships of *Trachylepis* skink species from Madagascar and the Seychelles (Scincidae: Lygosominae). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 67(3): 615–620. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.001>
22. **Miralles A**, Anjeriniana M, Hipsley CA, Mueller J, Glaw F & Vences M. (2012). Variations on a bodyplan: description of a new Malagasy “mermaid skink” with flipper-like forelimbs only (Scincidae: *Sirenoscincus*). *Zoosystema*. 34(4): 701–710. <https://doi.org/10.5252/z2012n4a3>
21. Crottini A, **Miralles A**, Glaw F, Harris DJ, Lima A & Vences M. (2012). Description of a new pygmy chameleon (Chamaeleonidae: *Brookesia*) from central Madagascar. *Zootaxa*, 3090: 63–74. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3490.1.5>
20. Siegel D, **Miralles A**, Trauth SE & Aldridge R. (2012). The phylogenetic distribution and morphological variation of the “pouch” in female snakes. *Acta Zoologica*, 93(4): 400–408. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00514.x>
19. **Miralles A**, Raselimanana AP, Rakotomalala D, Vences M & Vieites DR (2011). A new large and colorful skink of the genus *Amphiglossus* from Madagascar revealed by morphology and multilocus molecular study. *Zootaxa*, 2918: 47–67. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2918.1.5>
18. **Miralles A**, Köhler J, Vieites DR, Glaw F & Vences M (2011). Hypotheses on rostral shield evolution in fossorial lizards derived from the phylogenetic position of a new species of the *Paracontias* (Scincidae). *Organisms Diversity and Evolution*, 11: 135–150. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0042-6>
17. **Miralles A**, Köhler J, Glaw F & Vences M (2011). A molecular phylogeny of the *Madascincus polleni* species complex, with description of a new species of scincid lizard from the coastal dune area of northern Madagascar. *Zootaxa*, 2876: 1–16. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2876.1.1>
16. Siegel D, **Miralles A** & Aldridge R. (2011). Controversial snake relationships supported by reproductive anatomy. *Journal of Anatomy*, 218(3): 342–48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2010.01334.x>
15. **Miralles A**, Vasconcelos R, Perera A, Harris DJ & Carranza S (2011). An integrative taxonomic revision of the Cape Verdean skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta*, 40(1): 16–44. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00453.x>
14. **Miralles A** & David, P (2010). First record of *Ahaetulla mycterizans* (Linnaeus, 1758) from Sumatra, Indonesia (Squamata, Colubridae), with an expanded definition of this poorly known species. *Zoosystema*, 32(3): 449–456. <https://doi.org/10.5252/z2010n3a6>
13. **Miralles A** & Carranza S (2010). Systematics and biogeography of the neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata*

- (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 54(3): 857–869. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.10.016>
12. **Miralles A**, Rivas G, Barros T, Schargel WE, García-Pérez JE, Barrio-Amoros CL & Bonillo C (2009). Molecular revision of the *Mabuya* (Reptilia, Scincidae) dispersed all around the Caribbean Sea, with descriptions of two new Venezuelan species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156: 598–616. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00487.x>
  11. **Miralles A**, Chaparro JC & Harvey MB (2009). Three rare and enigmatic South American skinks. *Zootaxa*, 2012: 47–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2012.1.3>
  10. Harvey MB, Aguayo R & **Miralles A** (2008). Redescription and distribution of *Mabuya cochabambae* Dunn with comments on Bolivian congeners (Lacertilia: Scincidae). *Zootaxa*, 1828: 43–56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1828.1.4>
  9. Ziegler T, David P, **Miralles A**, Doan Van Kien & Nguyen Quang Truong (2008). A new species of the snake genus *Fimbrios* from Phong Nha – Ke Bang National Park, Truong Son, central Vietnam (Squamata: Xenodermatidae). *Zootaxa*, 1729: 37–48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1729.1.4>
  8. **Miralles A**, Barrio-Amorós CL, Rivas G & Chaparro-Auza JC (2006). Speciation in the “Varzea” flooded forest: a new *Mabuya* (Squamata: Scincidae) from western Amazonia. *Zootaxa*, 1188: 1–22. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1188.1.1>
  7. **Miralles A** & Ineich I (2006). Presence of gular and parietal pits by *Atretium schistosum* (Serpentes, Colubridae). A characteristic not only associated to psammophine snakes. *Comptes Rendus Biologies*, 329: 180–184. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2005.11.002>
  6. **Miralles A** (2006). A new species of *Mabuya* (Reptilia, Squamata, Scincidae) from the isolated Caribbean Island of San Andrés, with a new interpretation of nuchal scales, character of systematic importance. *The Herpetological Journal*, 16(1): 1–7.
  5. **Miralles A**, Rivas G & Barrio-Amorós CL. (2005). Taxonomy of the genus *Mabuya* (Reptilia, Squamata, Scincidae) in Venezuela. *Zoosystema*, 27(4): 825–837.
  4. **Miralles A**, Rivas G & Schargel WS (2005). A new species of *Mabuya* (Squamata, Scincidae) from the Venezuelan Andes. *Zootaxa*, 895: 1–11. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.895.1.1>
  3. **Miralles A** (2005). The identity of *Lacertus mabouya* Lacepède, 1788, with description of a neotype: an approach toward the taxonomy of new world *Mabuya*. *Herpetologica*, 61: 46–53. <https://doi.org/10.1655/04-50.1>
  2. Rivas Fuenmayor G, Ugueto G, Rivero R & **Miralles A** (2005). The herpetofauna of Isla de Margarita, Venezuela: new records and comments. *Caribbean Journal of Science*, 41 (2): 346–351.
  1. **Miralles A** (2004). *Lepidophyma flavimaculatum* (yellow-spotted night lizard). Placentophagia. *Herpetological Review*, 35(2): 170.

## Articles soumis:

54. Pinho CJ, Roca V, Perera A, Sousa A, Bruni M, **Miralles A**, Vasconcelos R (soumis à *Ecology Letters*). Digging in a 120 years-old lunch: what can we learn from museum specimens of extinct species?

### 2.2 Article de revues

4. **Miralles A**, **Bruy T**, Wolcott K, Scherz MD, Begerow D, Beszteri B, Bonkowski M, Felden J, Gemeinholzer B, Glaw F, Glöckner FO, Hawlitschek O, Kostadinov I, Nattkemper TW, Printzen C, Renz J, Rybalka N, Stadler M, Weibulat T, Wilke T, Renner SS, Vences M (2020). Repositories for taxonomic data: Where we are and what is missing. *Systematic Biology*, 69(6): 1231–1253, <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa026>
3. Gemeinholzer B, Vences M, Beszteri B, **Bruy T**, Felden J, Kostadinov I, **Miralles A**, Nattkemper TW, Printzen C, Renz J, Rybalka N, Schuster T, Weibulat T, Wilke T, Renner SS (2020). Data storage and data re-use in taxonomy - the need for improved storage and accessibility of heterogeneous data. *Organisms Diversity and Evolution*. 20(1): 1-8. <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00428-w>
2. Vences M, Guayasamin JM, **Miralles A** & De la Riva, I. (2013). To name or not to name: criteria to promote economy of change in supraspecific Linnaean classification schemes. *Zootaxa*, 3636(2): 201–244. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.1>
1. Padial JM, **Miralles A**, De la Riva I & Vences M (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

### 2.3. Chapitres d'ouvrages collectifs (avec comité de relecture)

5. **Miralles A**, Crottini A, Raselimanana AP (sous presse). Scincidae, skinks. In: Goodman SM (Ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton, Princeton University Press.
4. Randriamahazo H, Cadle J, Chan L, Yoder A, **Miralles A** (sous presse). Iguanidae (Oplurines), oplurine lizards. In : Goodman SM (Ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton, Princeton University Press.
3. Vences M, Brown JL, D’Cruze N, Gardner CJ, Raxworthy CJ, **Miralles A**, Raselimanana AP (sous presse). Species inventories, biogeography, phylogeography and species formation of reptiles in Madagascar. In : Goodman SM (Ed.). *The new natural history of Madagascar*. Princeton, Princeton University Press.
2. Siegel DS, **Miralles A**, Rheubert JL, Sever DM. (2014). Female reproductive anatomy: Cloaca, Oviduct and sperm storage. In: Rheubert JL, Siegel DS & Strauth SE (Eds), *Reproductive biology and phylogeny of Lizards and Tuatara*. CRC Press, Boca Raton.
1. Siegel D, **Miralles A**, Chabarría R & Aldridge RD. (2011). Female reproductive anatomy: Cloaca, Oviduct and sperm storage. In: Aldridge RD. & Sever DM (Eds), *Reproductive biology and phylogeny of snakes*. Enfield, NH, Science Publishers, Inc.: 347–409.

## 2.4. Congrès et communications

### Congrès à audience internationale (présentations orales)

- 2018 Paris (FR).** Taxonomie des Acanthodactyles à queue rouge (*Acanthodactylus erythrurus*, Squamata) : une approche intégrative révèle la diversité cryptique dans l'Atlas marocain. **Miralles A**, Geniez Ph, Brito JC, Sorouille P, Mendez-Aaranda D, Beddek M, Leblois R, Crochet P-A. *VIème Congrès Franco-Tunisien de Zoologie, VIème Congrès Franco-Maghrébin de Zoologie et 119èmes Journées Annuelles de la Société Zoologique de France.*
- 2018 Paris (FR).** Étude de la diversité spécifique au sein du genre *Mimophis* (Serpentes : Psammophiinae): Génétique et morphologie révèlent la divergence des populations des hauts-plateaux malgache". **Bruy T**, Vences M, **Miralles A**. *VIème Congrès Franco-Tunisien de Zoologie, VIème Congrès Franco-Maghrébin de Zoologie et 119èmes Journées Annuelles de la Société Zoologique de France.*
- 2016 Vairao (PT).** "The Great Inventory of Life on Earth" (Conférence plénière). **Miralles A**. *Tropical Biodiversity - Trends in Biodiversity and Evolution congress (TiBE 2016).*
- 2015 Wroclaw (PL).** "The evolutionary relationships of Malagasy scincines – a potential future model system to study limb evolution in squamate reptiles". Erens J, **Miralles A** & Vences M. *XVIIIth European Congress of Herpetology.*
- 2011 Luxembourg / Trier (LU/DE).** "An integrative taxonomic revision of the Cape Verdean skinks". **Miralles A**. *XVIth European Congress of Herpetology (SEH / DGHT joint meeting).*
- 2009 Portland (US).** "Comparative female cloacal morphology of the Caenophidia". Siegel DS, **Miralles A**, Chabarria RE & Aldridge RD. *Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists.*
- 2008 Paris (FR).** "The Varan-ID project: online determination for monitor lizards". **Maiocco Ô**, **Miralles A** & Vignes-Lebbe R. *XXth International Congress of Zoology.*

## Présentation de posters

- 2018 Salamanca, Spain.** What can we learn from the parasitic nematode fauna of the extinct giant skink of Cabo Verde ? Roca V, de Sousa A, **Miralles A**, Perera A, Vasconcelos R. XV Portuguese-Spanish Herpetology Congress and XIX Spanish Congress of Herpetology.
- 2018 Vairao, Portugal.** What can we learn from the parasitic nematode fauna of the extinct giant skink of Cabo Verde ? Roca V, de Sousa A,, **Miralles A**., Perera A, Vasconcelos R. Tropical Biodiversity - Trends in Biodiversity and Evolution congress (TiBE 2016).
- 2006 Monterrey, Mexico.** "On the poorly known and Isolated island of San Andrés, and its new endemic species of *Mabuya*". **Miralles A**., García Vásquez U. O. IX Reunión Nacional de Herpetología - Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas y Sociedad Herpetológica Mexicana.
- 2005 Tampa (US).** "The genus *Mabuya* (Reptilia, Scincidae) in Venezuela: A taxonomic overview". (poster). Rivas G, Miralles A, Schargel S, Barros T & Barrio-Amorós CL. *ASIH/AES/SSAR/HL Annual meeting*.

## Autres communications orales et workshops

- 2021 Vairo (webinar).** Biodiversity and perception of alterity. **Miralles A.** Chercheur invité au webinar du CBIO-InBio.
- 2020 Paris (FR).** "Restitution de l'enquête Biodiversité et perception de l'Altérité". **Miralles A.** Séminaires de l'ISYEB (MNHN).
- 2019 Paris (FR).** "LIMES, le premier outil de comparaison de taxonomies". **Miralles A.** Séminaires de l'ISYEB (MNHN).
- 2019 Bremen (DE).** Workshop "SPP 1991 / GFBio". Taxonomic repositories.
- 2017 Mindello (Cap-Vert).** "The Great Inventory of Life on Earth". **Miralles A.** Chercheur invité à l'Université de Mindello.
- 2016 Paris (FR).** "Aux origines des serpents... Nouveaux apports de la phylogénie moléculaire". **Miralles A.** Rencontres 2016 Labex BCDiv (MNHN).
- 2014 Paris (FR).** "Comment expliquer la diversité phénotypique et écologique du lézard *Acanthodactyle* à queue rouge au Maroc: Résultats préliminaires et perspectives". **Miralles A**, Crochet P-A, Leblois R, Geniez Ph, **Ranger M**. Colloque approche intégrative de la 6eme grande extinction.
- 2011 Bogotà (CO).** "The taxonomic renaissance". **Miralles A.** Chercheur invité à l'Université de Bogotà.
- 2011 Barcelone (ES).** "The integrative future of taxonomy". **Miralles A.** Chercheur invité au Muséum de Barcelone.
- 2010 Medellín (COL).** "Revelando la diversidad críptica: filogenia molecular en lagartijas del género *Mabuya*". **Pinto-Sánchez NR**, Calderón-Espinosa ML, **Miralles A**,

Ramírez-Pinilla MP. Congreso Colombiano de Zoología, Asociación Colombiana de Zoología.

- 2008 Amsterdam (NL).** Workshop “EDIT: workpackage 5 : Internet platform for cybertaxonomy”, 5.6 Descriptive and identification platform components.
- 2007 Londres, (UK).** “Phylotaxonomic revision of the genus *Mabuya sensu stricto* (*Squamata, scincidae*)”. **Miralles A.** Chercheur invité au National History Museum.
- 2007 Paris (FR).** “Le besoin d’une synergie taxinomie-phylogénie”. **Miralles A.** Journées annuelles de la Société Française de Systématique (SFS).
- 2005 Paris (FR).** “Présentation de la diversité écosystémique de la zone caraïbe de nord de l’Amérique du Sud, illustré par le cas de la spéciation chez les *Mabuya* (*Reptilia, Scincidae*) vénézuéliens”. **Miralles A.** XI<sup>ème</sup> Congrès des étudiants-chercheurs du MNHN.
- 2004 Paris (FR).** “Endémisme sur l’archipel de San Andrés (Colombie): cas d’une nouvelle espèce de Lézards du genre *Mabuya*”. **Miralles A.** X<sup>ème</sup> Congrès des étudiants-chercheurs du MNHN.
- 2003 Paris (FR).** “Travaux préliminaires sur la systématique du genre *Mabuya* Fitzinger 1826, au sein du Nouveau Monde : à la recherche d’un néotype pour *Mabuya mabouya*”. **Miralles A.** IX<sup>ème</sup> Congrès des étudiants-chercheurs du MNHN.
- 2002 Paris (FR).** “Les plaques supracéphaliques des Serpents Colubroïdes”. **Miralles A.** VIII<sup>ème</sup> Congrès des étudiants-chercheurs du MNHN.

### 3. COURT RESUME DE MES ACTIVITES

**Recherche.** Systématicien et herpétologue, mes recherches visent à décrire la structure du Vivant et à en étudier les mécanismes de diversification. Elles se concentrent d'une part sur les radiations de lézards tropicaux consécutives à des colonisations insulaires ou continentales, et d'autre part sur les adaptations convergentes au mode de vie fouisseur. A l'interface entre problématiques inter- et intra-spécifiques, elles s'appuient sur un éventail de méthodes d'investigation (morphologie descriptive et fonctionnelle, histologie et anatomie comparée, morphométrie, tomographie (CTscan), génétique des populations, phylogénétique ou génomique). Mes travaux se caractérisent également par une forte composante alpha-taxonomique (ex. près d'une 30<sup>aine</sup> de taxons nouvellement décrits, révisions intégratives de plusieurs groupes génériques/supra-génériques). Depuis quelques années, grâce au recul pris sur ma discipline, j'oriente mes réflexions vers des thématiques plus larges, non limitées aux Squamates, mais traitant davantage de la pratique taxonomique en elle-même (ex. théorie, concepts, méthodologie et outils bioinformatiques). Adressées à l'ensemble des taxonomistes et des systématiciens, ces contributions sont celles dont l'impact auprès de la communauté scientifique est le plus notable.

**Collection.** Chercheur en CDD depuis ma thèse en 2006, je n'ai jamais eu de charge de collection à proprement parler. Néanmoins, tout au long de mon activité de recherche, je me suis investi dans la gestion des collections herpétologiques de chacune des institutions au sein desquelles j'ai travaillé. J'en maîtrise les différentes tâches (collecte, fixation, conditionnement, étiquetage, informatisation, numérisation, (re)identification et demande de prêts, etc). Aux grés de diverses missions de terrain en Amérique latine, à Madagascar ou au Maroc, j'ai collecté et traité près de 1000 spécimens de reptiles et d'amphibiens (et environs trois fois plus d'échantillons de tissus), contribuant ainsi significativement à l'enrichissement et à la valorisation des collections herpétologiques du MNHN (Paris), de l'UADBA (Antananarivo), du laboratoire BEV (CNRS, Montpellier) ou du ZSM (Munich).

**Expertise.** Elle s'exerce principalement sur deux domaines: (1) la systématique et l'évolution des reptiles, plus particulièrement celle des Scincidae (plus vaste groupe de lézards avec près de 1700 espèces décrites) et (2) les aspects théoriques et méthodologiques en taxonomie intégrative / délimitation d'espèce. Près d'une quarantaine de revues scientifiques ont recouru à mon expertise dans ces domaines afin d'évaluer les articles qui leur étaient soumis. Depuis 2017, je suis membre de la commission des spécialistes de Scincidae de l'IUCN.

**Diffusion.** La dizaine d'articles publiés dans des revues de vulgarisation (*Espèces, The Conversation, La Recherche...*) témoignent de mon implication dans la transmission des savoirs en dehors du monde académique. Ils m'ont permis de diffuser des connaissances générales sur les squamates, de partager les résultats issus de mes travaux de recherche, ou d'expliquer au grand public certains principes des disciplines que je pratique (ex. Qu'entend-t-on exactement par « nouvelle espèce » ? Pourquoi la collecte (et donc le sacrifice) de spécimens sauvages est-elle encore indispensable, etc.). Je suis également intervenus à de multiples reprises dans divers médias, français et étrangers (interview presse, radio, webTV, TV ou documentaire).

**Enseignement et encadrement.** J'ai dispensé, dans des contextes pédagogiques divers, des enseignements dans la plupart des disciplines constitutives de la biologie des organismes. La richesse des thématiques abordées et la variété des auditoires (du secondaire au doctorat, en France, en Allemagne ou à Madagascar, ainsi que des filières professionnalisantes) ont développé mon aptitude à adapter discours, méthodes et supports d'enseignement à chacun. J'ai également encadré les recherches d'une quinzaine d'étudiants et de doctorants (neuf articles en co-auteurs, dont un incluant les 12 étudiants allemands ayant participé à une formation innovante d'initiation collective à la recherche). Enfin, de par la mobilité inhérente au statut de postdoctorant, j'ai également contribué, mais de façons ponctuelles et informelles, à former une dizaine d'autres étudiants à diverses techniques (ex. biologie moléculaire, CTscan, terrain), autant qu'à guider leurs premiers pas dans le monde de la recherche (aide à la rédaction d'article, corrections des articles, techniques de présentation orales, demande de financements, etc).

## 4. COURT RESUME DES PROJETS DE RECHERCHE DANS LES 4 ANS A VENIR

### 4.1. Premier axe. Convergences et adaptations chez les squamates fouisseurs.

De nombreuses lignées de Squamates fouisseurs ont évolué de façon convergente vers des types serpentiformes et apodes. La répétition de ce phénomène permet de l'aborder avec une approche comparative et généraliste, et de tirer de ces «pseudo-réplicats évolutifs» des conclusions statistiquement validées sur les tendances évolutives et les contraintes affectant l'évolution des grands traits anatomiques impactés (eg. régression des membres, des yeux, de l'oreille interne ou de la pigmentation, démultiplication/homogénéisation des vertèbres). — Je souhaite approfondir cet axe (6 articles publiés) afin d'aborder plusieurs questions relatives à l'évolution convergente de ces traits, en combinant anatomie comparée fine (CTscan), morphologie fonctionnelle et analyses phylogénétiques robustes. Les Scincidae (multiples cas de transitions convergentes vers un type serpentiforme) et les Scolécophidiens (lignées de serpents les plus «basales») constituent deux groupes modèles de choix et pour lesquels je dispose déjà d'une centaine de scans de crâne (précédant postdoctorat avec A. Herrel et N. Vidal, MNHN). Encore très partiellement exploités, ils pourront faire l'objet d'un ou deux stages de Master et contribuer significativement à au moins un projet de thèse dans les années à venir. Enfin, d'un point de vue méthodologique, je prévois également de prolonger une étude en court portant sur les limites des méthodes de reconstruction des états ancestraux et la possible sous-estimation des cas de parallélismes évolutifs (collaboration avec G. Achaz MNHN). Détails dans [Chapitre 3.2.](#) du second volume.

### 4.2. Second axe. Perceptions empathiques du Vivant.

J'ai récemment été à l'initiative d'une étude consistant à établir une cartographie du monde vivant à travers le prisme de nos affects (i.e. fluctuation de notre empathie / compassion à l'égard des autres espèces). Ce travail publié dans *Scientific Reports* a mis en lumière la composante phylogénétique de nos réactions empathiques et l'emprise de puissants mécanismes anthropomorphiques dans notre rapport affectif au Vivant. — La suite donnée à cette étude (financement PEPS) devrait nous permettre de tester l'universalité de notre gradation empathique, et possiblement de caractériser ce qui unit l'espèce humaine dans son rapport à la nature, autant que d'identifier et de quantifier l'influence des variables culturelles (*représentations*) sur nos *perceptions empathiques*.

Cet axe de recherche est prometteur, car la validation de cette hypothèse pourrait contribuer à ouvrir un large éventail de perspectives de recherche transdisciplinaires et de collaborations: en anthropologie et en ethnologie (ex. impact de nos représentations/perceptions empathiques - ex. milieux, espèces totem - sur les origines de la domestication ou sur notre perception de la biodiversité), en sciences cognitives (ex. nature et mécanismes de reconnaissance des stimuli anthropomorphiques, exploration des rapports aux autres organismes dans un contexte de pathologies impliquant des troubles de l'empathie, ou au cours du développement des facultés empathiques chez l'enfant) ou encore en biologie évolutive (ex. comment expliquer l'existence de comportements interspécifiques altruistes?). Enfin, démontrer l'universalité de notre gradation empathique pourrait conduire à penser différemment notre rapport au Vivant et à nous pencher sur l'influence exercée par nos biais sensoriels et émotionnels sur les questions de société s'y rapportant (préservation de la biodiversité, éthique alimentaire, bien-être animal). Détails dans [Chapitre 3.3](#) du second volume.

#### **4.3. Troisième axe. Vers une Taxonomie «nouvelle génération»...**

Engagée dans un lent processus de modernisation, les défis à relever par la taxonomie contemporaine sont multiples, et autant d'ordre quantitatifs (accélérer l'inventaire du vivant) que qualitatifs (disposer d'hypothèses d'espèces fiables). Ils consistent, entre autres : en une appropriation des concepts et des techniques développées en biologie évolutive; une standardisation / objectivisation / formalisation des processus décisionnels (*quand décrire une hypothèse d'espèce?*); l'intégration de nouveaux types de données (génomique, transcriptome, Ctsan); et le développement d'outils adaptés (bases de données interoperables et centrées sur les spécimens, outils dédiés à la délimitation d'espèce, à l'évaluation de la confiance en les hypothèses d'espèce...). L'ampleur de ces changements et de ceux à venir met également en exergue la nécessité de réviser et de renforcer le socle épistémologique sur lequel repose la discipline. Tout en continuant mes travaux de taxonomie appliquée aux squamates, je prévois de prolonger ma contribution à l'ensemble de ces questions (six articles publiés), notamment via les collaborations développées avec des équipes allemandes travaillant sur ces mêmes thématiques (Projet DFG Taxon-omics). **C'est sur cet axe de recherche que j'ai souhaité mettre l'accent dans le [second volume](#) du présent mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches.**

## 5. FORMATION A L'ENCADREMENT

En tant que Moniteur d'initiation à l'enseignement supérieur de 2003 à 2005 (CIES JUSSIEU), j'ai eu l'opportunité de suivre trois formations portant sur l'enseignement universitaire et l'encadrement à la recherche :

- Le 1<sup>er</sup> module (4 heures) traitait des **fondamentaux pédagogiques et didactiques**, en les illustrant notamment par des exemples concrets.
- Les 2 et 3<sup>èmes</sup> modules, intitulés «**Les étudiants et nous**» étaient plus appliqués et se sont avérés très enrichissants. Ils consistaient en deux stages complémentaires de trois jours chacun, répartis sur deux années consécutives. Ces stages animés par Hervé Raynaud (Prof. de psychopathologie) étaient centrés sur la prise en compte de l'importance de la composante émotionnelle dans tous échanges pédagogiques et professionnels. Après un enseignement théorique récapitulatif et présentant les différentes catégories de troubles et pathologies psychiques, le stage permettait de s'initier à l'identification des différentes formes de dynamiques interactionnelles problématiques (situation interpersonnelles dites « pathogènes ») les plus fréquemment rencontrées dans un contexte universitaire. Enfin, le stage visait également à inculquer aux participants un certain nombre de « réflexes interactionnels » à adopter pour y faire face le cas échéant : ex. mise en place de moyens de prévention ou gestion des « petits accidents psychologiques », bases de résolution des conflits, gestion du temps ou gestion du stress (le sien comme celui des étudiants encadrés). Cette formation fut très instructive et m'a permis d'aborder d'une autre manière mon rapport à l'enseignement et au travail en équipe.

Enfin, si l'on inclut la prévention et gestion des risques associés aux missions de terrain en milieu difficile, notons que j'ai également suivi en 2004 un stage de trois jours portant sur **les premiers secours et la prévention des risques sanitaires** en zone tropicale (MNHN, Dr Le Dimet).

Volume second

**L'ALPHA-TAXONOMIE AU XXI<sup>e</sup> SIECLE :**  
**INVENTORIER LE VIVANT A L'ERE DU NUMERIQUE**  
**ET DE LA SIXIEME EXTINCTION**

## 0. AVANT-PROPOS

Dans le chapitre introductif de ce second volume consacré aux évolutions récentes de l'alpha-taxonomie, seront présentés aux lecteurs ce qu'est la taxonomie, les différents sens que recouvre ce terme, ainsi que d'autres notions clés qui s'y rattachent. Je profiterai de cette occasion pour tenter de clarifier certains aspects de nature ontologique rarement abordés dans la littérature. Par la suite, un bref survol historique exposera les étapes qui selon moi ont marqué la discipline et contribué à faire évoluer ses grands principes théoriques. Cette mise en perspective chronologique devrait permettre de mieux mesurer l'ampleur du changement de paradigme que traverse la pratique  $\alpha$ -taxonomique depuis une vingtaine d'années.

Dans le deuxième chapitre, seront présentées mes contributions  $\alpha$ -taxonomiques. Un survol des travaux appliqués à mon domaine d'expertise (la taxonomie herpétologique, et plus particulièrement celle des scincidés) sera présenté dans un premier temps. Elle sera suivie par une synthèse plus détaillée de mes contributions généralistes, c'est-à-dire de celles s'adressant à l'ensemble des praticiens indépendamment de leur domaine de spécialisation, et abordant des questions méthodologiques, techniques ou épistémologiques de la taxonomie.

Plus généralement, l'espace de libre expression que représente ce mémoire me permet d'exposer quelques réflexions, conceptions personnelles et interrogations en gestation qui, en l'état, trouveraient difficilement leur place ailleurs. Celles-ci devraient notamment permettre aux lecteurs de mieux appréhender le cadre dans lequel j'exerce mon activité de taxonomiste et ainsi mieux justifier de la cohérence de mes travaux.

# 1. INTRODUCTION

## 1.1. Qu'est ce que la taxonomie?

Le terme taxonomie (ou taxinomie) est dérivé de deux racines grecques, *taxis* (l'ordre, l'arrangement) et *nomos* (la loi, la méthode) (Cain 2020). Mais que recouvre exactement cette notion polysémique ?

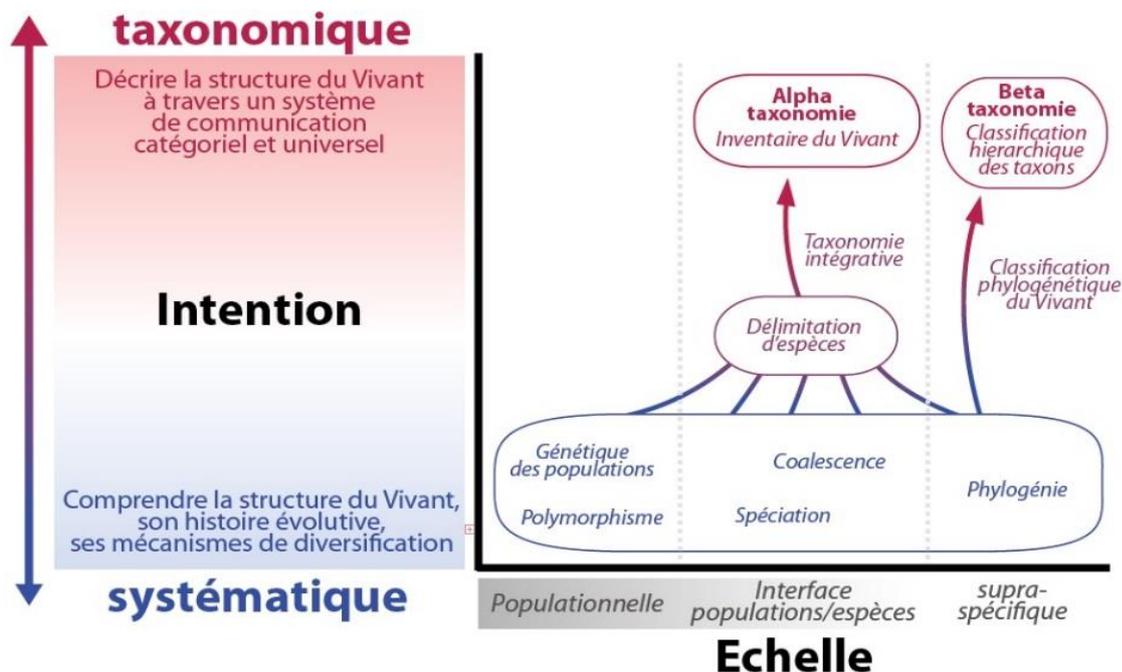
Dans son sens biologique le plus large, je conçois la taxonomie comme étant la discipline de la biologie dont la vocation consiste à réduire l'incommensurable complexité structurelle du Vivant à un système de communication simplifié, catégoriel, non ambigu et universel. Son unité élémentaire est la catégorie espèce. La taxonomie *construit*, définit, nomme et classe les différentes catégories emboîtées d'organismes que l'on désigne dans leur ensemble sous le terme de *taxons*. Elle est donc assimilable à une activité de *modélisation* de la structure organismique du Vivant. Deux branches de la pratique taxonomique, travaillant à des échelles différentes et présentant des finalités bien distinctes, peuvent être identifiées (Mayr & Ashlock 1991) :

- D'une part, l'**alpha-taxonomie** (ou microtaxonomie) consiste à identifier et caractériser les unités catégorielles élémentaires (espèces vivantes ou éteintes), afin d'établir un **inventaire du Vivant**. C'est de cette branche dont il sera essentiellement question dans le présent mémoire.
- D'autre part, la **beta-taxonomie** (ou macrotaxonomie), vise quant à elle à classer ces unités, c'est-à-dire à produire une **classification du Vivant**, en attribuant chacune d'elles à des rangs supérieurs, eux-mêmes hiérarchisés les uns par rapport aux autres.

La notion de systématique est à rapprocher de celle de taxonomie, bien que les définitions proposées pour chacune de ces deux approches soient généralement larges (parfois chevauchantes, voir confondues l'une avec l'autre), variables à travers les époques, les continents ou les auteurs (cf. Mayr & Ashlock, 1991). Ce manque de clarté terminologique m'a parfois semblé problématique à l'occasion de diverses discussions informelles que j'ai eu à ce sujet avec des collègues du monde entier, chacun exposant ses conceptions propres quant aux différences entre ces deux disciplines. Dès lors, plutôt que donner des

définitions figées et potentiellement incohérentes de ce qu'elles seraient en matière de *pratiques ou de méthodes*, il m'apparaît plus pertinent d'évoquer ce qui les distingue en matière d'*intentions de recherche*. Selon l'usage contemporain, les intentions de la systématique m'apparaissent d'avantage liées à la volonté de donner du sens à la structure du vivant, c'est-à-dire à retracer son histoire évolutive afin de comprendre ses mécanismes de diversification à travers l'espace et le temps, tandis que la taxonomie semble avant tout viser à produire un modèle simplifié de la structure du Vivant qui puisse être directement exploitable (notamment par les systématiciens) à travers un système de communication performant (Fig. 1.1).

Dans la pratique, la distinction entre ces deux finalités tend cependant à s'estomper. Cela tient notamment au fait que les pratiques taxonomiques contemporaines incorporent de plus en plus le cadre interprétatif et méthodologique de la systématique évolutive et de la génétique des populations. Ainsi, la classification  $\beta$ -taxonomique repose désormais fondamentalement sur une assise phylogénétique, tandis que la pratique  $\alpha$ -taxonomique s'ouvre davantage à des approches intégratives et évolutives.



**Figure 1.1. Insertion de la taxonomie et des différentes branches qui la compose au sein des sciences étudiant la structure de la biodiversité.** Le présent mémoire se focalise essentiellement sur les approches situées à l'interface entre populations et espèces (colonne du milieu), et dont la finalité taxonomique consiste à délimiter et décrire les espèces afin d'établir un inventaire du Vivant.

## 1.2. Les deux composantes de l' $\alpha$ -taxonomie contemporaine

Deux composantes majeures au sein de la pratique  $\alpha$ -taxonomique contemporaine peuvent être identifiées. Il m'apparaît nécessaire de les distinguer afin de cerner précisément les tâches qui leur sont respectivement dévolues: Je qualifie la première de *fondamentale* dans le sens où elle produit des connaissances scientifiques nouvelles, et la seconde d'*appliquée*, dans le sens où elle consiste à organiser et diffuser ces dernières (Miralles et al. 2020):

### 1.2.1. Composante fondamentale.

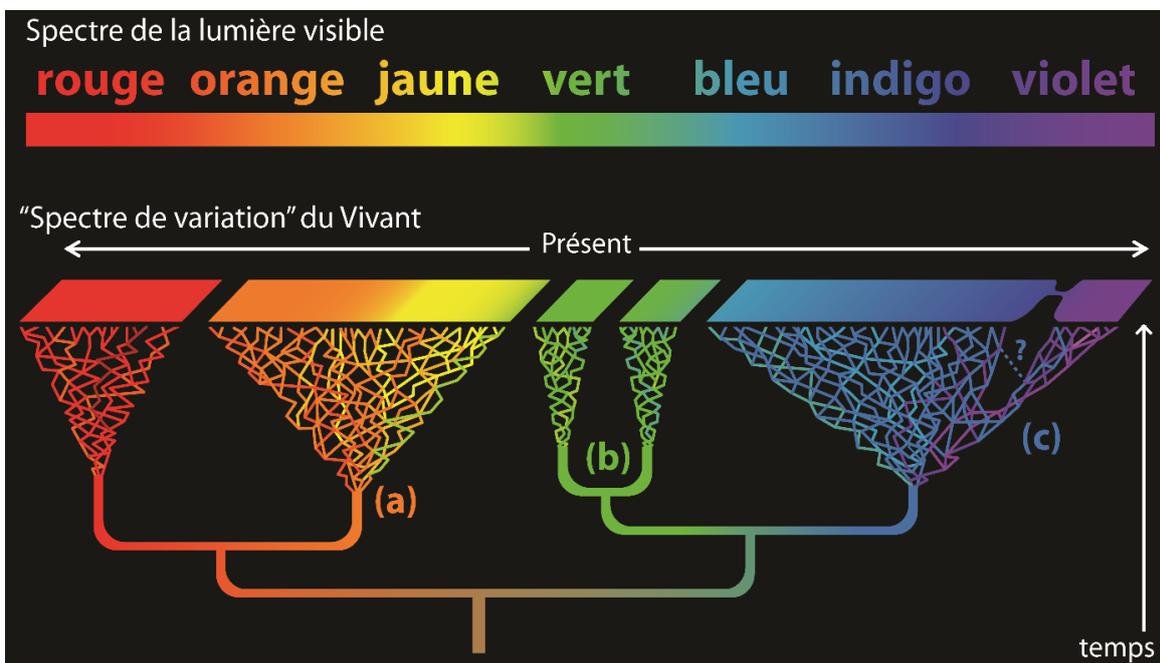
Cette composante repose désormais sur une assise évolutive, populationnelle et constructiviste. Elle consiste en une étude empirique et une interprétation de la structuration – plus ou moins marquée, mais objective – du « spectre de variations du vivant » à partir de l'étude d'individus. Ce spectre, produit de l'arborescence évolutive, combine objectivement deux caractéristiques supposément contradictoires: une *continuité généalogique* s'exprime sur l'axe du temps, mais résulte progressivement en une *discontinuité reproductrice* observable dans le présent. C'est dans la conciliation de ces deux axes que la taxonomie contemporaine diffère des approches essentialistes et fixistes qui lui ont donné naissance. Les notions de temps et de variabilité (diversité des populations, des individus ou des gènes) en sont au cœur, et les espèces sont désormais assimilées à des *trajectoires évolutives* indépendantes les unes des autres (Encadré I).

### Encadré I. Concilier continuité et discontinuité du Vivant

*Discontinue* pour le peintre, la coloration de l'arc-en-ciel n'est qu'un spectre objectivement *continu* de longueurs d'onde pour le physicien. L'enjeu de la composante fondamentale de l' $\alpha$ -taxonomie contemporaine réside dans la conciliation entre ces deux caractéristiques supposément contradictoires (et pourtant objectives) du spectre de variation du Vivant que sont une *continuité généalogique* s'exprimant sur l'axe du temps et une *discontinuité reproductive* observable dans le présent.

Dans la pratique, les enjeux du travail taxonomique consistent essentiellement (a) à ne pas considérer comme espèces distinctes des populations dont la divergence constatée ne correspond en réalité qu'à du polymorphisme intraspécifique, et inversement, (b) à différencier des espèces cryptiques, c'est-à-dire d'apparence identique bien qu'évoluant indépendamment les unes des autres. Les cas de spéciations les plus récents sont les plus délicats (c), étant donné la fréquente impossibilité de déterminer avec certitude si le processus de divergence est achevé (définitif) ou en cours (plus ou moins réversible). Dans ce cas de figure, la décision prise par le taxonomiste comportera une part inaliénable d'incertitude et d'arbitraire. Il conviendra cependant de la justifier autant que possible.

Modifié d'après « *Qu'est-ce qu'une nouvelle espèce ?* » article de diffusion publié dans *Espèces* (Miralles 2018).



### 1.2.2. Composante appliquée.

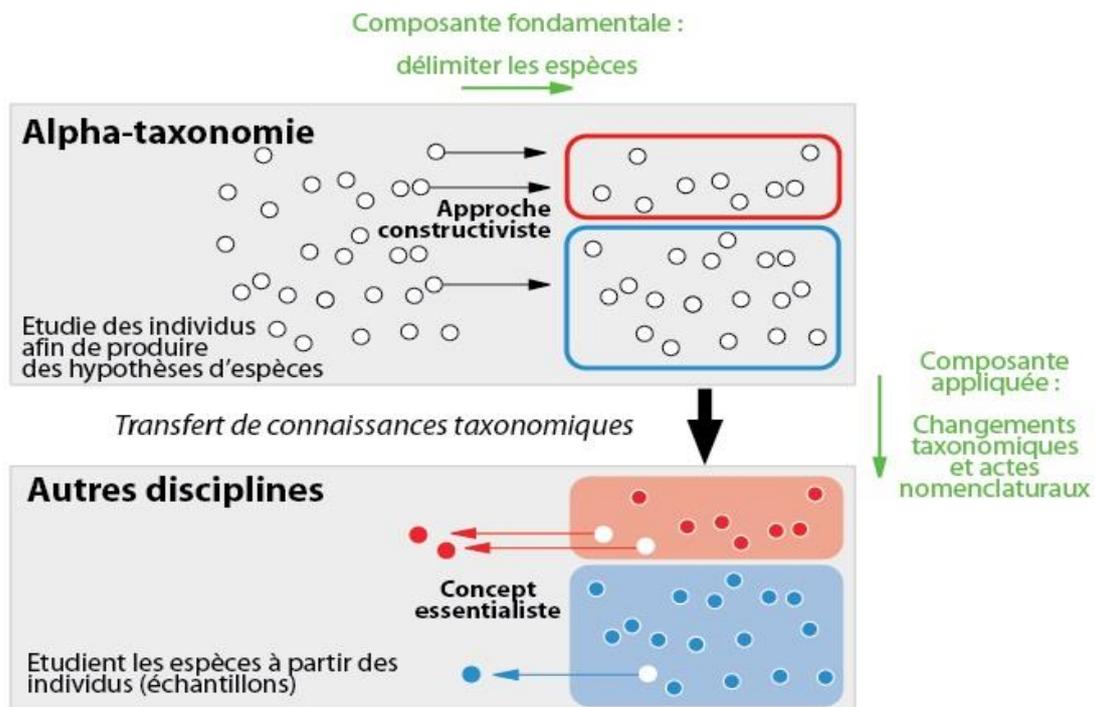
Cette composante correspond en revanche à une activité de normalisation des connaissances taxonomiques règlementée par l'un des codes de nomenclature. Elle intervient dans un second temps et fournit aux autres disciplines scientifiques, mais également à la société dans son ensemble, un système de communication universel (Encadré II). Celui-ci permet d'identifier les différentes espèces reconnues à ce jour, de les nommer et ainsi de communiquer à leur sujet sans ambiguïté. Au gré des travaux de recherches fondamentales susmentionnées, ce système est plus ou moins régulièrement actualisé, via des changements taxonomiques publiés dans des revues scientifiques sous la forme d'actes nomenclaturaux. Le plus emblématique de ces actes, la description de nouvelles espèces taxonomiques, caractérise et officialise les nouveaux concepts dont elles portent le nom : Dans un premier temps l'hypothèse d'espèce nouvelle est défendue en exposant les arguments biologiques précédemment recueillis en sa faveur (et qui relève donc de la composante fondamentale). La « description » de la nouvelle espèce<sup>2</sup> est d'ordre réglementaire et consiste en l'application d'une procédure définie par l'un des codes de nomenclature internationale. Son application garantit la standardisation de l'inventaire du vivant, et contribue, entre autres, à prévenir un chaos nomenclatural ou de possibles conflits entre chercheurs revendiquant la paternité d'une même découverte. En zoologie, un binom scientifique unique combinant un nom de genre (*ex. Pongo*) à une épithète spécifique créée pour l'occasion (*tapanuliensis*) sera par exemple attribué à l'espèce, et un spécimen déposé dans une collection de référence sera désigné comme *holotype* de cette espèce. Cet objet matériel constituera l'indispensable point d'ancrage au monde réel, en connectant ces deux produits de la pensée que sont le binom (un *terme*) et l'hypothèse d'espèce (un *concept*). L'ensemble des chercheurs du monde entier pourra examiner cette référence universelle et intemporelle, notamment afin de savoir exactement à quoi se rattache un nom. Sans ces "pierres de Rosette", notre capacité à communiquer sur les millions d'espèces de la planète se trouverait profondément altérée.

<sup>2</sup> Il serait plus correct de parler de nommage ou de création d'un nouveau nom-concept d'espèce, la description (au sens littéral) n'étant obligatoire dans aucun des cinq codes de nomenclature.

Composante fondamentale et appliquée sont donc de natures bien différentes, mais demeurent étroitement connectées. La connexion qui les lie pourrait, de façon simplifiée, être ainsi énoncée : toute description d'une espèce nominale est assimilable à la déclaration d'une hypothèse d'espèce « biologique », et inversement, toute hypothèse subséquentement réfutée implique une mise en synonymie de son nom.

### Encadré II. La discipline qui construit les espèces plus qu'elle ne les étudie.

L'  $\alpha$ -taxonomie a pour objet d'étude les spécimens, qu'elle utilise en tant qu'échantillons représentatifs de diverses populations, afin de construire des espèces. Les productions  $\alpha$ -taxonomiques offrent une représentation simplifiée du Vivant, directement transférable aux autres disciplines de la biologie afin qu'elles puissent, par induction, extraire de quelques individus des conclusions généralisables à l'ensemble d'une espèce. Enfin, et plus généralement, l'inventaire en espèces produit par la taxonomie constitue le « vocabulaire » élémentaire et universel de la biodiversité. Celui-ci permet aux différentes disciplines biologiques et à la société dans son ensemble (ex. acteurs de la conservation, diverses réglementations internationales) de communiquer sans ambiguïté à propos des différentes catégories d'êtres vivants, les taxons (voir par ex. Pante et al. 2015a, Thomson et al. 2018, Costello 2020, Garnett et Chistidis 2017, ou Garnett et al. 2020 pour des exemples de controverses engendrées par la confusion entre composante fondamentale et appliquée de la taxonomie). Modifié d'après Miralles et al. (2020).



### 1.3. Une histoire croisée des concepts évolutifs et de la taxonomie

#### 1.3.1. Aux origines de la discipline — de Linné à Darwin.

De mémoire d'homme, les sociétés humaines ont toujours eu besoin de distinguer les différentes formes de vie présentes dans leur environnement et de leur attribuer des noms distincts. Ces noms vernaculaires, autant que les concepts catégoriels auxquels ils se rattachent, varient en fonction des époques, des langues, des cultures et des connaissances individuelles. Une des vocations originelles de la taxonomie consiste notamment à remédier à ce problème, en proposant un système universel, standardisé et non ambigu de dénominations des espèces vivantes ou ayant vécu sur Terre.

Entant qu'initiateur du système de classification binominale généralisé depuis la dixième édition du *Systema Naturae* (1758), Carl von Linné est historiquement présenté comme le père fondateur de la discipline (Fig. 1.2). De par le contexte culturel de l'époque, la taxonomie d'alors reposait sur un paradigme fixiste et essentialiste. D'un point de vue ontologique, l'espèce se conformait à l'archétype platonicien : le polymorphisme intraspécifique s'interprétait comme des *variations sur un même thème*, et était le plus souvent jugé non ou peu pertinent pour la discipline. Clairement distinctes les unes des autres, créations parfaites et donc immuables, les espèces essentialisées des premiers inventaires taxonomiques contribuaient également à rendre compte de la grandeur du plan originel divin.

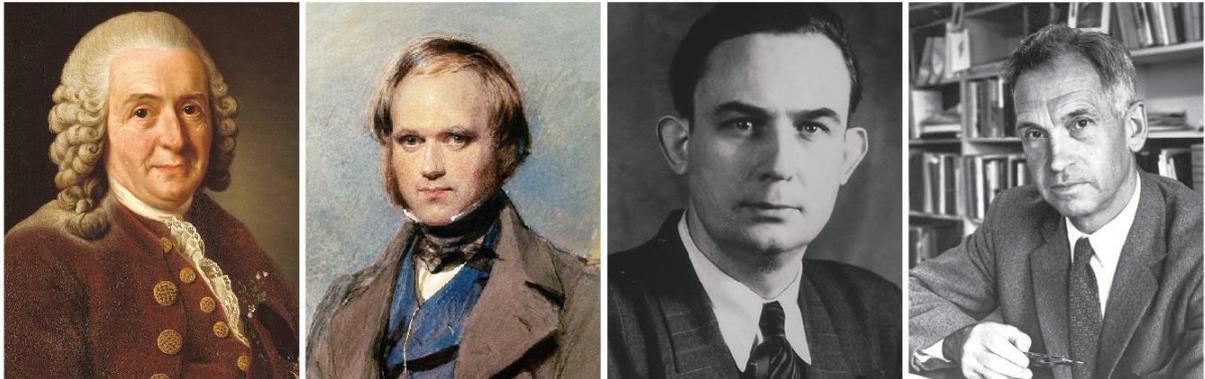
Par la suite, le recourt au système linnéen se généralisera à travers le monde. S'imposera alors la nécessité d'instaurer un système règlementaire relatif à la création et à l'usage des milliers de noms de nouveaux taxons proposés chaque année. Ainsi sera instituée en 1895 la Commission internationale de nomenclature zoologique afin d'établir un corpus de règles de nommage des espèces animales. Celles en vigueur actuellement en dérivent directement, et sont réunies dans la 4ème édition du *Code international de nomenclature zoologique* (ICZN 1999). Diverses initiatives du même type verront le jour concernant la nomenclature des autres grands compartiments du Vivant. En découleront, à titre d'exemples, le *Code of Botanical Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Shenzhen Code) (Turland et al. 2018) et le *International Code of Nomenclature of Prokaryotes* (Parker et al 2019) actuellement en vigueur.

### 1.3.2. La timide rencontre de la biologie évolutive et de la taxonomie — de Darwin à la fin du XXème siècle.

Un siècle après la publication du *Systema Naturae*, l'apport de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle de Charles Darwin (1859, Fig. 1.2) révolutionnera notre compréhension des mécanismes à l'origine de la diversité du Vivant. Dans l'immédiat, elle aura pourtant très peu d'impact sur les méthodes de classification des rangs supérieurs, et absolument aucun sur les pratiques  $\alpha$ -taxonomiques. On peut constater, non sans une certaine ironie, qu'en dépit du fait que son ouvrage majeur s'intitule *l'Origine des espèces*, Darwin ne s'est jamais véritablement prononcé sur *ce qu'était* une espèce. Ainsi fait-il part à Joseph D. Hooker de sa perplexité au sujet d'un concept qu'il considère indéfinissable par nature: *"It is really laughable to see what different ideas are prominent in various naturalists minds, when they speak of "species" in some resemblance is everything and descent of little weight; in some resemblance seems to go for nothing, and Creation the reigning idea; in some descent the key; in some sterility an unfailing test, with others not worth a farthing. It all comes, I believe, from trying to define the undefinable.* (Lettre de 1856, Darwin correspondence project, 2020).

Ce n'est qu'au milieu du XXème siècle qu'émergeront deux courants majeurs permettant à la taxonomie sensu lato de se libérer de ses entraves historiques : D'une part, la théorie synthétique de l'évolution, dite néodarwinienne, opérera la synthèse entre sélection naturelle darwinienne (évolution) et hérédité mendélienne (génétique), établissant ainsi les fondements de la génétique des populations. Au sein de cette école de pensée, **Theodosius Dobzhansky** et **Ernst Mayr** se pencheront plus particulièrement sur les questions relatives aux mécanismes de formation des espèces (spéciation) et promouvront le concept biologique (ou populationnel) de l'espèce (ex. Dobzhansky 1937, 1941, 1951, Mayr 1942, 1963, 1970). Mayr, me semble-t-il, restera sans doute dans l'histoire des sciences comme étant celui ayant ouvert le dialogue entre biologistes de l'évolution et  $\alpha$ -taxonomistes (Fig. 1.2). D'autre part, et à la même époque, **Willi Hennig** s'appuiera sur la notion darwinienne de descendance avec modification pour jeter les bases théoriques de la cladistique, et plus généralement celles de la reconstruction phylogénétique (Hennig 1950, Fig. 1.2). À la différence de Mayr, Hennig défendra également l'idée selon laquelle le système de classification des taxons doit strictement

refléter leur histoire évolutive (1975), et donc s'appuyer sur les liens de parenté (critère de monophylie).



**Figure 1.2. Quelques illustres figures ayant marqué l'histoire de la discipline.** De gauche à droite, Carl Von Linné (portrait par A. Roslin, de 1875), Charles Darwin (portrait par G. Richmond, de 1840, soit quatre ans après son retour du voyage du Beagle), Willy Hennig (autour de 1950) et Ernst Mayr (1960). Si la notoriété des trois derniers auteurs repose sur leurs contributions théoriques à la biologie de l'évolution, tous ont également pratiqué l' $\alpha$ -taxonomie, et produit des révisions et/ou des descriptions taxonomiques en carcinologie (Darwin), en entomologie et en herpétologie (Hennig) et en ornithologie (Mayr).

Près d'un siècle après la publication de l'œuvre majeure de Darwin, se dessine alors les contours d'un cadre évolutionniste théorique général et cohérent pour décrire la structure du vivant à ses différents niveaux. Les derniers verrous s'opposant à une mise en application concrète des principes darwiniens seront en partie technologiques. Nombre d'entre eux sauteront dans le courant des années 1990, notamment grâce la démocratisation de la bio-informatique et de la biologie moléculaire. À partir de ce moment, le nombre d'études portant sur la phylogénétique, la génétique des populations ou la phylogéographie ne cessera de croître d'année et année, documentant l'histoire du vivant avec un degré d'informativité difficilement imaginable ne serait-ce qu'une à deux décennies auparavant.

C'est également à cette période que semble se produire un découplage entre les composantes « alpha » et « beta » de la taxonomie : Alors que la mission de *classification du Vivant* a rapidement su se réinventer, tirer profit des avancées méthodologiques et technologiques, et attirer à elle nombre de biologistes évolutionnistes, la mission *d'inventaire du Vivant* semble alors loin de susciter une telle émulation. La communauté  $\alpha$ -taxonomique semble à cette époque éprouver des difficultés à s'approprier le paradigme darwinien et les technologies les plus récentes (Camargo & Sites 2013, voir aussi Wiens & Servedio 2000). A titre d'illustration, même à la fin des années 1990, les

études taxonomiques recourent encore très minoritairement aux outils moléculaires (ex. génétique des populations, phylogénie), en dépit de la puissance résolutive avérée de ces approches. Certes de nombreux auteurs profitent d'une description ou d'une révision taxonomique pour proposer des scénarios relatifs à l'histoire évolutive du groupe qu'ils étudient, mais cela se fait le plus souvent a posteriori du travail de délimitation, c'est-à-dire en se basant sur les hypothèses d'espèces telles qu'ils viennent de les formuler. Les principes et les méthodes évolutionnistes ne sont pas (ou très peu) mobilisés *en amont* de l'étude, c'est-à-dire afin d'inférer les hypothèses d'espèces. Diverses explications, provenant des détracteurs comme des promoteurs de l' $\alpha$ -taxonomie, ont parfois été avancées pour rendre compte de ce constat (le plus souvent de façons informelles et rarement publiées, obs. pers.): Pour certains, cela tiendrait au conservatisme méthodologique et conceptuel d'une communauté trop attachée à ses pratiques et insuffisamment ouverte aux autres disciplines. Pour d'autres, cette systématique à deux vitesses témoignerait d'un manque de reconnaissance ou d'une désaffection de la discipline de la part des biologistes de l'évolution et d'un manque de financements... D'autres encore peuvent avoir sous-entendu que le problème serait notamment dû à une importante proportion de chercheurs amateurs, généralement moins qualifiés en biologie évolutive et/ou disposant de moyens d'investigation limités (ex. Gewin 2002, Wheeler 2004, Wheeler et al. 2004, Padial & De la Riva 2007, Wilson 2002, 2004, Will et al. 2005, Garnett & Christidis 2017). Ces diverses opinions soulèvent des questions légitimes, et témoignent à mon sens d'une profonde crise d'identité traversée par la discipline à cette période. Cependant, leur analyse relevant davantage de la sociologie ou de la politique des sciences que de la pratique  $\alpha$ -taxonomique même, je ne m'étendrai pas d'avantage sur ce sujet.

Au-delà de ces diverses considérations, la question de l'applicabilité (et in fine de la transférabilité) des concepts évolutionnistes vers la pratique  $\alpha$ -taxonomique m'apparaît plus pertinente dans le cadre du présent mémoire : Et si le supposé retard méthodologique prit par l' $\alpha$ -taxonomie par rapport aux autres branches de la systématique reflétait avant tout un manque de solutions opérationnelles directement mobilisables par les chercheurs ? Les efforts entrepris pour tenter de résoudre ce problème – et les avancées qu'ils apporteront à la fin du XXème siècle le suggèrent fortement.

### 1.3.3. La Renaissance taxonomique — de la fin du XX<sup>ème</sup> siècle à aujourd'hui.

La première décennie des années 2000 constitue un tournant décisif dans l'histoire de l' $\alpha$ -taxonomie. Favorisée par l'essor de nouvelles technologies, une impulsion réformatrice, résolument évolutive et qualifiée par certains auteurs de *Renaissance taxonomique*, remodelera la pratique  $\alpha$ -taxonomique à différents niveaux (Mallet & Wilmott 2003, Sites & Marshall 2003, Miller 2007, Wiens 2007, Padial et al. 2010). Elle s'articule selon moi autour de trois notions clefs:

**i) La notion d'espèce-lignée : unifier les divers concepts d'espèce.** D'un point de vue strictement appliqué, les impacts respectifs des différents concepts (évolutifs) de l'espèce formulés au cours du XX<sup>ème</sup> siècle se sont finalement avérés assez limités pour la taxonomie. En ne se limitant, à titre d'exemple, qu'au plus populaire d'entre eux, le *concept biologique de l'espèce* semble même avoir constitué une impasse méthodologique pour la discipline. Tout d'abord parce qu'un certain nombre de phénomènes reproductifs particuliers (ex. lignées à reproduction strictement asexuée comme dans les cas de parthénogenèse thélytoque) démontre qu'il n'est pas universellement applicable. Ensuite parce qu'il échoue à rendre compte des situations intermédiaires entre pleine interfécondité et stricte isolation reproductives : diverses populations divergentes peuvent être réciproquement interfécondes, tout en présentant une altération plus ou moins marquée de cette potentialité (ex. dépression hybride au sein d'une même espèce, variation clinale formant un anneau d'espèces, cas épisodiques d'introggression entre espèces supposément distinctes, etc). Mais plus encore, non (ou très difficilement) testable dans la majorité des situations de recherche en taxonomie, ce concept n'est tout simplement pas opérationnel (de Queiroz 1998).

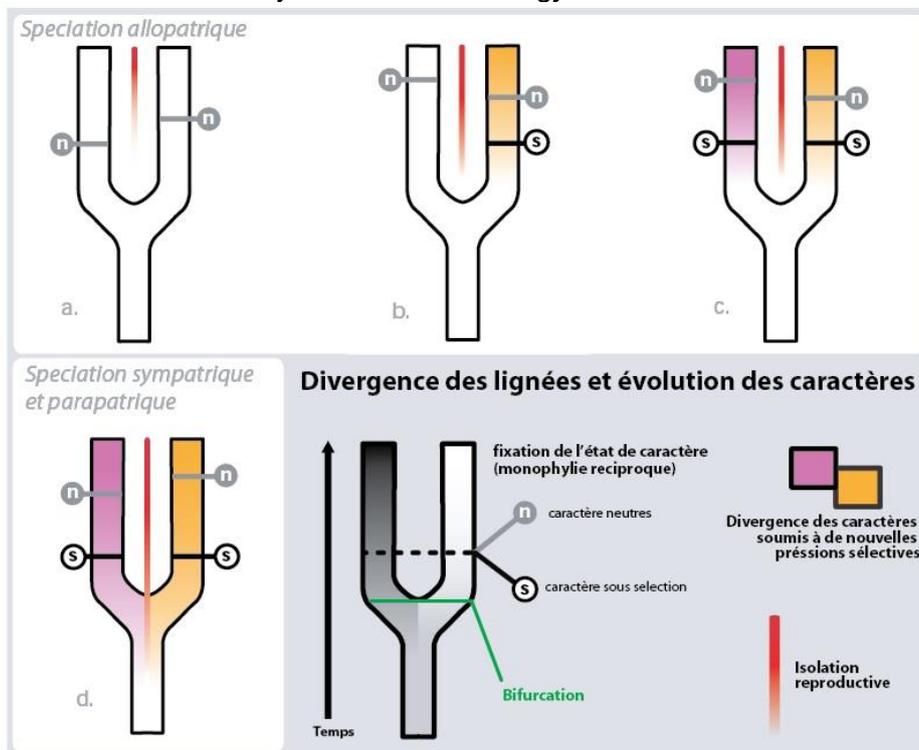
En 1998, Kevin de Queiroz proposera le *general lineage concept of species* (que l'on pourrait littéralement traduire par concept général d'« espèce lignagère »), en partant du principe qu'il existe un quasi-consensus sur le fait que les espèces correspondent à des lignées évolutives de niveau populationnel dont les trajectoires sont désormais indépendantes les unes des autres. L'intérêt de ce énième concept ne réside pas dans

sa formulation littérale (en soi très peu décisionnelle) mais sur la réconciliation qu'il permet entre les divers concepts préexistants, à travers une théorie générale. En effet, si nombre de ces concepts « récents » semblent s'accorder globalement sur la nature de l'espèce, les différentes tentatives de formalisation qu'ils proposent présentent des incohérences internes ou les unes avec les autres (cf. de Queiroz (1998) pour une synthèse des différents concepts évolutifs de l'espèce). In fine, toutes échouent à rendre compte de ce qu'est l'espèce à travers une notion universellement testable. Cela tiendrait au fait, selon de Queiroz, que chacun de ces concepts... n'en seraient pas à proprement parler. Ces notions correspondraient davantage à des *propriétés* caractérisant chacune une des multiples facettes de l'espèce, constituant autant d'indices en faveur de l'indépendance de leurs trajectoires évolutives. Monophylie, interfécondité, reconnaissance intraspécifique, uniformité morphologique, écologique ou comportementale contribuent en effet à *mettre en évidence des (barrières entre) espèces*, et constituent ainsi des critères de délimitation pertinents. Néanmoins, ces divers critères émergent graduellement au cours du processus de spéciation et leur ordre d'apparition est variable d'une situation à l'autre (cf. Encadré III). Dans les cas de divergences entre populations relativement récentes, ces différents critères composent une mosaïque et peuvent se retrouver en conflit, certains étant vérifiés et d'autres non. Ainsi, échouent-ils tous individuellement à définir *ce qu'est une espèce* d'un point de vue ontologique (voir aussi Seifert (2020) pour une approche critique de celle de Queiroz).

Au-delà de l'indéniable valeur théorique et unificatrice de cette dissociation entre concept d'espèce et critères de délimitation (deux notions globalement confondues jusqu'alors), c'est bien dans sa dimension opérationnelle que réside l'avancée permise par cette nouvelle conception (voir aussi Sites & Marshall 2004 et de Queiroz 2007). Sa grande souplesse va ainsi autoriser les taxonomistes à tester divers critères (sans obligation d'avoir à en choisir l'un au détriment des autres), de les confronter ou de les combiner.

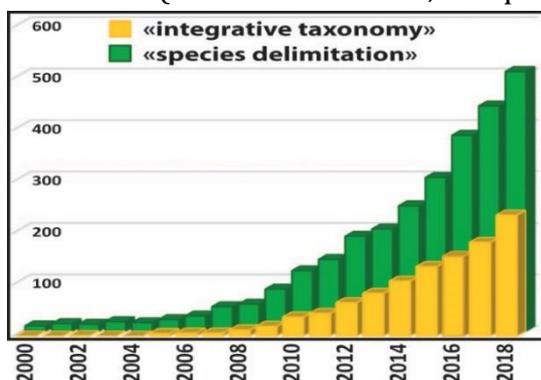
### Encadré III. Aux origines des conflits entre les différents concepts d'espèces...

Au cours de la divergence entre deux lignées filles, la différenciation (fixation des caractères) s'effectue progressivement et à différents niveaux. La plupart des généalogies de gènes finissent par devenir réciproquement monophylétiques et l'isolement reproductif se renforce jusqu'à devenir total (Mallet 2008). Cependant, l'ordre dans lequel ces différents événements se produisent varie en fonction des scénarios de spéciation. En situation d'évolution neutre, ou lorsque les espèces ne sont pas soumises à de nouveaux régimes sélectifs (a, et lignée gauche de b), la fixation des caractères est aléatoire. En cas de spéciations liées à de nouvelles pressions de sélection (lignée droite de b, c et d), les caractères les plus fortement sélectionnés se fixent précocement. Ceci est particulièrement évident dans les cas de sympatrie ou de parapatricie (c), lorsque la sélection disruptive provoque une fixation des caractères jouant sur la fitness des individus (Nosil et al. 2009, Streelman & Danley 2003, Rueffler et al. 2006). Dans la plupart de ces scénarios, les incompatibilités de reproduction peuvent résulter d'effets épistatiques induits par de nouvelles mutations, dans un contexte de sélection divergente ou équilibrante (Schulter 2009). L'isolement reproductif est supposé se produire plus rapidement en cas de sélection divergente, que ce soit en situation d'allopatricie (b, c ; [par ex. Fitzpatrick 2002], de sympatrie ou de parapatricie (d), ou dans les situations où un caractère permettant la reconnaissance interspécifique se fixe (Nosil et al. 2009, Uy et al. 2009, Seehausen et al. 2008). Les incompatibilités reproductives n'ont pas nécessairement une origine adaptative, et peuvent être à l'origine d'une bifurcation dans un scénario neutre ou quasi-neutre (par ex. lorsque l'accumulation de nouvelles mutations ou la duplication des gènes engendre des individus hybrides non viables ou stériles (Wood et al. 2009, Presgraves 2010). Voir aussi l'article de Campillo et al (2020) sur l'importance que jouerait l'isolation prézygotique dans les premières phases de la spéciation. Modifié d'après : Padial JM, Miralles A, De la Riva I, Vences M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7:16.



## ii) La notion « d'intégration » : démultiplier et combiner les sources d'information.

Pendant près de 250 ans, la taxonomie s'est appuyée presque exclusivement sur la morphologie comparée. Cependant, et dans la continuité du concept général des espèces lignagères, l'idée s'impose progressivement selon laquelle la taxonomie doit s'ouvrir à l'ensemble des types de données susceptibles de mettre en évidence des divergences entre populations, toutes pouvant être considérées comme des critères étayant (ou réfutant) une hypothèse de spéciation. Au tournant du siècle, les techniques de séquençages de plus en plus abordables et le développement de nombreux outils bio-informatiques vont permettre l'émergence de l' $\alpha$ -taxonomie moléculaire. Dans un premier temps, les données produites consistaient essentiellement en des séquences d'ADN mitochondrial, faciles à amplifier et très informatives de par leur taux d'évolution élevé. À titre d'exemple, l'initiative DNA barcoding (Herbert 2003) constituera un ambitieux programme de séquençage du même fragment d'ADNmt (CO1) afin de constituer une base de données génétiques standardisées, permettant ainsi des identifications moléculaires du Vivant (voir aussi Vogler & Monaghan 2006). Très rapidement, le DNA barcoding s'avéra également être une approche prometteuse pour intensifier l'exploration préliminaire de la biodiversité et mettre en évidence de nombreuses nouvelles espèces candidates (De Salle et al. 2005, Fouquet et al. 2007).



**Figure 1.3.** Nombre d'articles publiés chaque année utilisant les mots-clés "integrative taxonomy" et "species delimitation". Recherche sémantique effectuée via la base de données Web of Science (webofknowledge.com), [requêtes effectuées le 25 février 2019, et couvrant la période du 01/01/2000 au 31/12/2018].

En 2005, Benoit Dayrat sera à l'origine du terme de *Taxonomie intégrative* (Integrative taxonomy), notion depuis lors popularisée et largement reprise dans la littérature (Fig. 1.3, voir aussi la réponse de Valdecasas et al. 2008 à cet article, contestant le caractère novateur de cette notion). Si au fil des années cette notion a très largement contribué à mettre en avant l'importance de l'outil moléculaire en taxonomie, celle-ci désigne à l'origine une démarche promouvant la prise en compte de tous les types de données pertinentes (ex. données morphologiques, moléculaires, bioacoustiques, écologiques, biogéographiques ou comportementales, mais aussi potentiellement physiologiques,

biochimiques, histologiques...) et de les interpréter à la lueur de nos connaissances en biologie de l'évolution (ex. Rissler & Apodaca 2007, Vieites et al. 2009, Padial et al. 2009, 2010, Melville et al. 2019). Si les idées défendues par ce plaidoyer peuvent sembler triviales, il ne faut pas perdre de vue le fait qu'encore aujourd'hui, les approches « intégratives » (c'est-à-dire celles mobilisant et croisant au moins deux approches indépendantes) sont minoritaires en taxonomie : À titre d'exemple, la majorité des espèces de plantes ou d'insectes (deux groupes représentant près des trois quarts des espèces eucaryotes nommées) sont encore décrites sur la seule de base de caractéristiques morphologiques (Miralles et al. 2020) !

**iii) La notion de « délimitation » : Rationaliser, formaliser et automatiser les inférences taxonomiques.** Notamment favorisé par l'essor des jeux de données moléculaires, plus riches et complexes mais aussi plus facilement formalisable, l'idée d'objectiver les prises de décisions taxonomiques va se reprendre en ce début du XXIème siècle. Jusqu'alors, il était d'usage de faire reposer ces dernières sur des appréciations relativement subjectives (divergences morphologiques ou taux de divergence moléculaire estimées « suffisants » par l'expert).

Méthodes	Principes	Jeux de données optimaux	Références / commentaires
Divergence morphologique (pratique traditionnelle)	Mise en évidence de divergences morphologiques jugées « significative », idéalement diagnostique de façon non ambiguë. (Approche généralement implicite et non clairement formalisée).	Morphologie	Pratique la plus ancienne et encore la plus répandue à l'heure actuelle
Divergence moléculaire	Mise en évidence de taux de divergence moléculaire jugés significatifs. (Le plus souvent à partir de seuil défini empiriquement et relativement arbitraire).	ADNmt	Pratique commune dans les études faisant appel à des données moléculaires mitochondriales
Concordance entre phylogénie et morphologie	Reconnaissance du plus petit groupe monophylétique (au sein d'un arbre moléculaire) pouvant être discriminé des autres par au moins un trait morphologique diagnostique non ambiguë	ADN + morphologie	Pratique commune dans les études combinant données moléculaires et morphologiques
Protocoles d'intégration taxonomique	Intégration d'autant de types de données que possible (ex. morphologie, moléculaire, bioacoustique, etc.) selon un protocole clairement formalisé.	N/A	Ex. Vieites et al. (2009), Miralles et Vences (2013), Derkarabetian et Hedin (2014).
Protocole de Wiens et Penkrot	Détection d'unités non recombinantes à partir de données phylogénétiques.	Arbre moléculaire	Wiens et Penkrot (2002).
Concordance entre données de génétique des populations et données de phylogénétique	Concordance observée entre structure phylogénétique (monophilie ADNmt) et structure populationnelle (ADNn multilocus).	Multilocus.	Ex. Weisrock et al. (2010), Good et Wake (1992).
Haplowebs	Exclusivité allélique réciproque	ADNn - Alignement multilocus	Flot et al. (2010)

**Tableau 1.1.** Exemples de protocoles de délimitation d'espèces applicables à la main (plus ou moins formalisés).

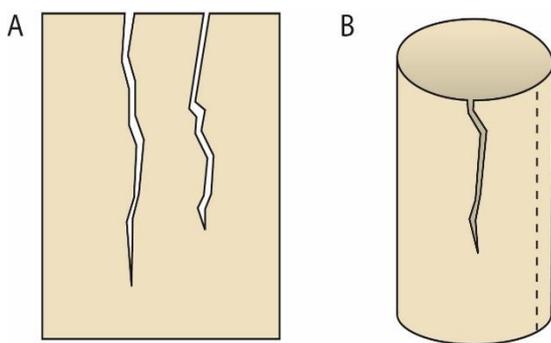
Le développement de protocoles clairement formalisés, répétables et reposant sur des principes biologiques et évolutifs, va permettre une avancée autant méthodologique qu'épistémologique en permettant une réduction de la composante subjective dans les inférences  $\alpha$ -taxonomiques. Plusieurs protocoles (d'abord appliqués manuellement, puis par la suite automatisés en ayant recours à des outils bio-informatiques) viendront encadrer le travail des taxonomistes (Tableaux 1.1 et 1.2). Ces outils permettront, entre autres : une meilleure formalisation du processus décisionnel (définition du seuil quantitatif ou qualitatif à partir duquel une hypothèse d'espèce est considéré par l'auteur comme étant suffisamment soutenue pour être décrite), une répétabilité des analyses (à l'identique, sur un jeu de donnée enrichi ou via des approches analytiques alternatives mais impliquant le même jeu de données), un transfert des méthodes issues d'autres disciplines (génétique de population, morphométrie, phylogénétique, théorie de la coalescence), la quantification des degrés de soutien accordé aux hypothèses de spéciation, ou la mise en évidence de potentielles incongruences entre différents jeux de données.

Méthodes	Principes	Jeux de données optimaux	Références / commentaires
sGMYC	Changement des taux de branchements le long d'un arbre (basée sur la théorie de la coalescence).	ADNmt - Topologie	Pons et al. (2006) Fontaneto et al. (2007)
mGMYC	Changement des taux de branchements le long d'un arbre (basée sur la théorie de la coalescence).	ADNmt - Topologie	Monaghan et al. (2009)
BPP	Approche bayésienne basée sur la théorie de la coalescence.	ADNn - Alignement multilocus	Yang and Rannala (2010, 2014)
SPEDESTEM	Likelihood species tree approach.	ADNn - Alignement multilocus	Ence and Carstens (2011)
ABGD	Détection de "barcode gaps".	ADNmt - Alignement / matrice de distance	Puillandre et al. (2012)
SPECIES DELIMITATION	Coalescence / tree based approach.	Topologie.	Masters et al. (2011)
BINs	Barcode distance threshold+Markov clustering.	ADNmt - Alignement	Ratnasingham et Hebert (2013)
PTP	Poisson tree processes model.	Topologie.	Zhang et al. (2013)
DISSECT	Approche bayésienne basée sur la théorie de la coalescence.	ADNn - Alignement multilocus	Jones et al. (2014)
iBPP	Approche bayésienne basée sur la théorie de la coalescence, pouvant combiner données génétiques et morphologiques.	ADNn - Alignement multilocus + matrice de traits morphologiques	Solis-Lemus et al. (2015)
mPTP	Multi-rate Poisson tree processes model.	Topologie	Kapli et al. (2016)
TR2	Approche bayésienne basée sur la théorie de la coalescence.	ADNn - Alignement multilocus	Fujisawa et al. (2016)
STACEY	Approche bayésienne basée sur la théorie de la coalescence.	ADNn - Alignement multilocus	Jones (2017)
HaplowebMaker / CoMa	Exclusivité allélique réciproque	ADNn - Alignement multilocus	Spöri & Flot (2020).
ASAP	Détection de "barcode gaps".	ADNmt - Alignement / matrice de distance	Puillandre et al. (2020)
DELINEATE	Coalescence.	Topologie.	Sukumaran et al. (2020)

**Tableau 1.2.** Exemples d'approches automatisées dédiées à la délimitation d'espèces.

#### 1.3.4. Un discret glissement vers un nouveau paradigme.

Ensemble, ces trois notions - *espèce-lignée*, *intégration* et *délimitation* - ont participé selon moi à un glissement vers un nouveau paradigme au sein de la discipline : Jusqu'alors le travail des taxonomistes consistait à mettre en évidence **l'existence de phénomènes - les espèces**, alors que désormais, il vise de plus en plus à mettre en évidence **l'existence d'événements - les spéciations**. Cette différence peut paraître subtile, voir relever de la pure abstraction philosophique. Les conséquences qu'elle implique ne sont d'ailleurs pas toujours pleinement appréhendées au sein même de la « branche intégrative » des taxonomistes. Cette nuance me semble pourtant fondamentale, dans le sens où ces deux représentations alternatives conditionnent fortement le regard que nous portons sur la discipline et peuvent en influencer concrètement la pratique (cf. Fig. 2.12).



**Figure 1.3. Spéciations versus espèces, événements versus phénomènes : un changement des représentations en taxonomie.** La conspécificité, c'est-à-dire le fait d'appartenir à un même réseau d'échange de gènes est une propriété plésiomorphe qui remonte aux origines même de la Vie. Cette propriété, caractéristique fondamentale de la notion d'espèce « n'apparaît » donc à aucun moment au cours de l'évolution. Au contraire, les seules modifications dans la structure du vivant qui « apparaissent » objectivement au cours de l'évolution sont les interruptions du flux des gènes (ce que nous appelons, par convention, événements de spéciation).

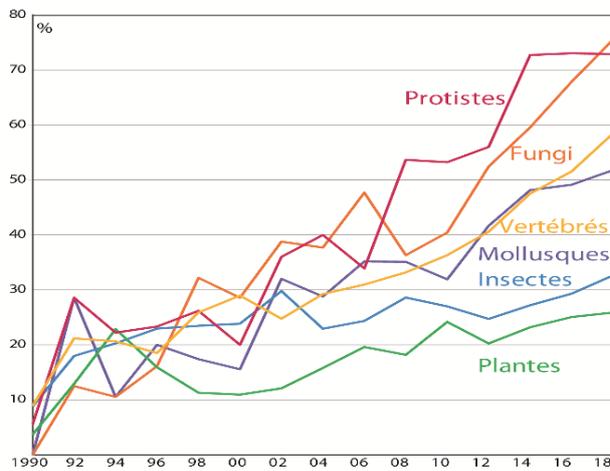
(A) Faisons de cette feuille de papier une métaphore visuelle de la « trame spatio-temporelle » du Vivant, où chacun des trois lambeaux représenterait une espèce. Des philosophes pourront débattre indéfiniment de l'existence - au sens ontologique du terme - de ces lambeaux. Sans doute auront-ils chacun leur propre conception à ce sujet et ne se mettront-ils jamais d'accord. Cela tient au fait, selon moi, que la question de leur existence (ou de leur non-existence) est une vue de l'esprit, une interrogation d'ordre méta-physique située en dehors du champ scientifique. En revanche, philosophes et scientifiques s'accorderont tous sur ce fait objectif : Par deux fois, à des moments donnés et en des points précis de la feuille, des déchirures en ont lacéré la trame.

(B) Le fait de mettre sur un pied d'égalité ontologique ces deux concepts que sont les événements de spéciation et les phénomènes espèces peut être à l'origine de paradoxes taxonomiques. Celui des anneaux d'espèces en est un exemple frappant. Il peut néanmoins être dissipé dès lors que l'on dissocie ces deux notions. Les anneaux d'espèces peuvent alors être assimilés à des cas particuliers d'événements de « spéciation » (i.e. interruption de flux de gènes) qui n'augmente pas le nombre d'espèce. Pour reprendre la métaphore de la feuille de papier : si un lambeau résulte nécessairement d'une déchirure de la trame, une déchirure n'implique en revanche pas toujours l'apparition de nouveaux lambeaux (exemple de la feuille pliée dans la troisième dimension pour former un tube).

## 2. CONTRIBUTIONS PERSONNELLES A LA DISCIPLINE $\alpha$ -TAXONOMIE

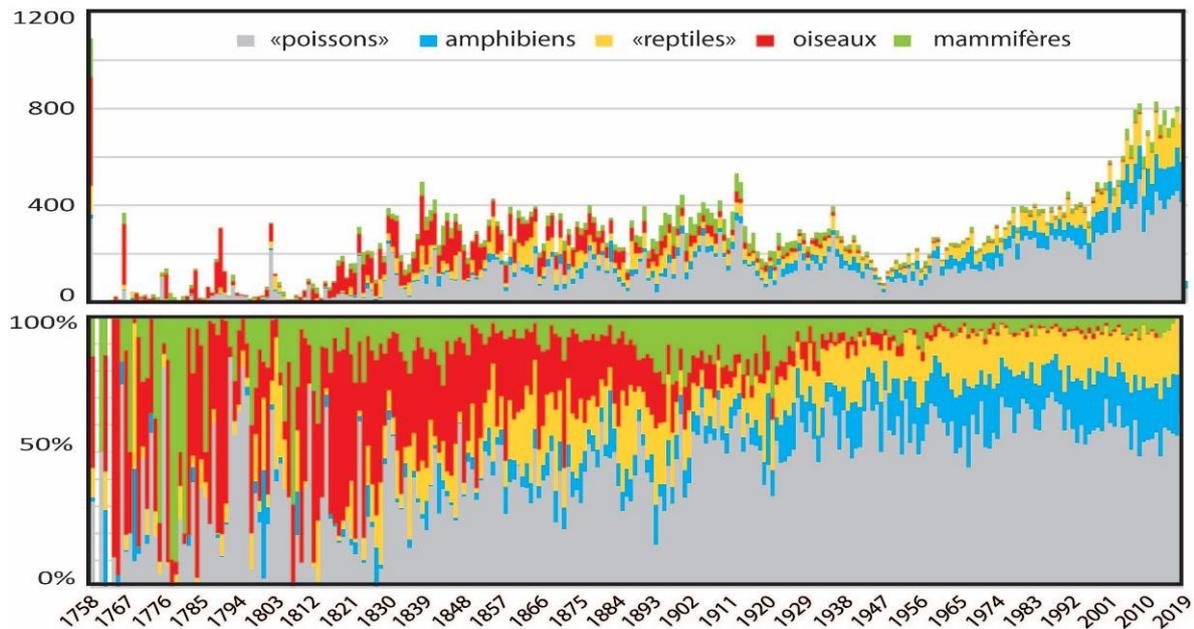
### 2.1 Contexte de recherche

Sans doute par anthropomorphisme, les vertébrés ont toujours fait l'objet d'une attention particulièrement soutenue de la part des chercheurs, et les taxonomistes ne semblent pas échapper à cette tendance (Tancoigne et al. 2011, Troudet et al. 2017). Ce dynamisme se caractérise notamment par un plus fréquent recours aux méthodes innovantes ou technologies de pointe, comme en témoigne par exemple le fort taux d'études  $\alpha$ -taxonomiques impliquant des données moléculaires pour ce groupe (Fig. 2.1).



**Figure 2.1.** Comparaison de la fréquence d'utilisation de données moléculaires dans les publications taxonomiques décrivant au moins un nouveau taxon. Toutes ces données sont issues de recherches sémantiques sur Web of Science. Contre toute attente, la proportion des descriptions d'insectes et de plantes impliquant des données moléculaires n'a guère augmenté depuis les années 1990, en dépit de l'importance quantitative que ces taxons représentent dans l'inventaire du Vivant. (modifié d'après Miralles et al. 2020).

Par ailleurs, et à la différence des oiseaux ou des mammifères dont l'inventaire en espèce semble approcher de son terme, le nombre d'espèce de vertébrés ectothermes décrites chaque année (majoritairement des téléostéens, des amphibiens et des squamates) est en constante augmentation depuis plusieurs décennies (Fig. 2.2).



**Figure 2.2.** Nombre d'espèces décrites chaque année de 1758 à 2018, au sein des cinq grandes classes de Vertébrés (avec le ratio qu'elles représentent au sein des vertébrés). Données non publiées, graphiques réalisés en mars 2019 à partir de Eschmeyer's Catalog of Fishes ([calacademy.org](http://calacademy.org)), Amphibian Species of the World (Frost 2019, [research.amnh.org](http://research.amnh.org)), Reptile Database ([reptile-database.org](http://reptile-database.org)), Howard and Moore Bird Checklist (Christidis et al. 2018), Mammal Diversity Database ([mammaldiversity.org](http://mammaldiversity.org)).

Ces particularités de la taxonomie herpétologique font des squamates un groupe idéal pour étudier les avancées récentes en  $\alpha$ -taxonomie. Elles expliquent aussi sans doute mon intérêt pour les questions relatives à la discipline et à ses pratiques. D'abord simple utilisateur de méthodes innovantes en taxonomie, le centre de gravité de mon activité de recherche s'est progressivement décalé vers des aspects plus méthodologiques, souhaitant pouvoir contribuer à l'avancement de la discipline.

Pour ces raisons, ce chapitre dissocie mes travaux appliqués de ceux abordant des questions méthodologiques. Dans un premier temps je présenterai mes contributions à la taxonomie herpétologique, illustrant ainsi l'évolution de mes pratiques au cours des deux dernières décennies. Dans un second temps, je présenterai plus en détails mes contributions à la discipline, à travers divers articles de portée plus généraliste, ceux-ci abordant des questions méthodologiques, techniques ou épistémologiques et s'adressant à la communauté des systématiciens dans son ensemble.

## 2.2. Contributions à la taxonomie herpétologique.

Au cours des deux dernières décennies j'ai eu l'occasion de travailler à la résolution taxonomique de plusieurs groupes de Squamates (Iguanes, Caméléons, Geckos, Serpents...) et d'Amphibiens (Salamandridae, Microhylidae). C'est néanmoins sur la systématique des scinques (Scincidae) que je me suis le plus investi. Cette famille de lézards est la plus diversifiée (plus de 1700 espèces reconnues à ce jour) et présente une répartition globale, avec des points chauds de diversité notables en Australasie, en Asie du sud-est, en Afrique et à Madagascar (Chapple et al., en préparation).

### 2.2.1. Révision du genre *Mabuya*.

Mes premiers travaux taxonomiques remontent à 2002. Ma thèse de doctorat portait sur la systématique du genre *Mabuya*, radiation de Scincidae endémique des néotropiques (Fig. 2.3). Tel que défini à l'origine, ce projet devait essentiellement traiter de la phylogéographie de ce groupe à large répartition, et se focaliser sur les espèces de la région guyano-amazonienne. Les résultats moléculaires (exclusivement basés sur des marqueurs mitochondriaux, comme c'était alors le cas pour la majorité des études de ce type) se sont rapidement heurtés au chaos taxonomique et nomenclatural (les deux étant liés) de ce groupe très conservé morphologiquement. Les incohérences entre les définitions des espèces nominales (telles que reconnues par la littérature taxonomique d'alors) et la topologie des arbres obtenus étaient manifestes. Plusieurs espèces alors considérées à large répartition (ex. *Mabuya mabuya* pour l'ensemble des néotropiques, *M. nigropunctata* pour la région guyano-amazonienne et *M. unimarginata* pour l'Amérique Centrale) formaient des groupes hautement fragmentés, para- ou polyphylétiques, tandis que d'autres espèces nominales présentaient des divergences intraspecificques d'une importance telles que l'on pouvait supposer l'existence de plusieurs complexes d'espèces jusqu'alors insoupçonnés au sein du genre.

Sans pour autant abandonner les travaux phylogéographiques initialement prévus, j'ai entrepris de réorienter ma thèse vers un travail de révision combinant phylogénie mitochondriale et morphologie comparée (près de 600 spécimens empruntés auprès d'une vingtaine d'institutions internationales). À l'issue de ce travail, une dizaine d'articles à forte composante taxonomique ont été publiés, conduisant notamment à la description

de cinq espèces nouvelles et divers changements nomenclaturaux (mise en synonymie, résurrection, neotypication, etc).



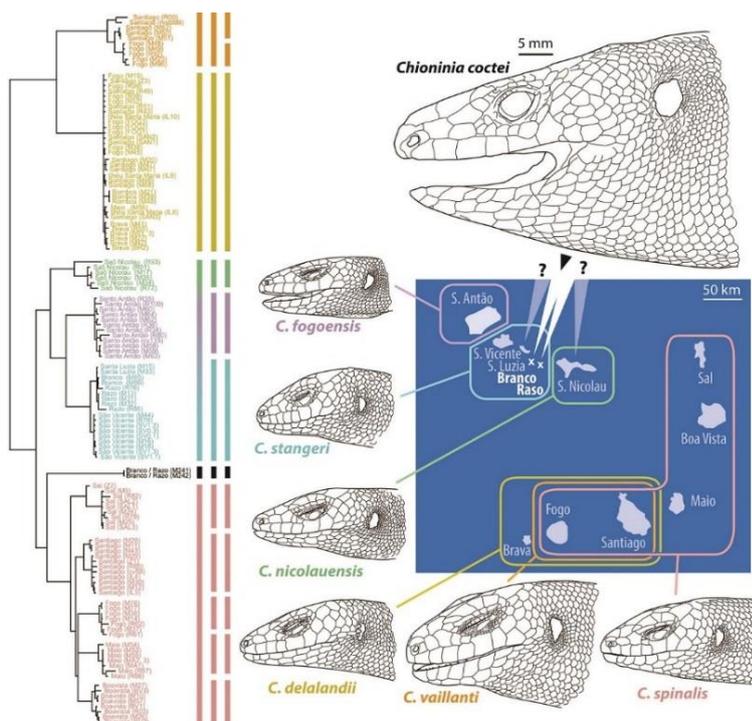
**Figure 2.3.** Dessin de la description originale « du Mabouya ». Le premier article publié dans le cadre de ma thèse (Miralles 2005) consistait en la désignation d'un néotype pour ce taxon, *Mabuya mabouya* (Lacepède, 1788). Ce binomen était jusqu'alors attribué à diverses populations de Scincidés allant du Mexique et de la région caraïbe au sud de l'Amazonie. À l'issue d'un travail combinant analyses morphologiques et recherches historiques, l'identité de ce taxon a été redéfinie. Sa répartition fut ainsi restreinte à seulement quelques îles des Petites Antilles, mettant ainsi en évidence la nécessité de réviser le statut taxonomique pour de nombreuses populations continentales auxquels ce nom était jusqu'alors attribué. Si cet exemple de mes travaux sur *Mabuya* peut sembler anecdotique, la clarification du statut taxonomique de l'espèce type du genre a néanmoins constitué l'étape primordiale du travail de clarification taxonomique du groupe à l'échelle continentale, prérequis indispensable pour pouvoir interpréter et transmettre de façon intelligible et non-ambigüe les hypothèses phylogéographiques proposées dans le cadre de ma thèse.

#### Liste des contributions publiées relatives à ce thème de recherche

- Miralles A**, Gomes R, Angin B & Ibéné B (2017). Étude systématique des scinques *Mabuya* de l'archipel guadeloupéen (Squamata, Scincidae). *Bulletin de la SHF*, 163: 67-84.
- Pinto-Sánchez NR, Calderón-Espinosa ML, **Miralles A**, Crawford AJ & Ramírez-Pinilla MP (2015). Molecular phylogenetics and systematics of the Neotropical skink genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae) Fitzinger (1826) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 93 : 188-211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.07.016>
- Miralles A** & Carranza S (2010). Systematics and biogeography of the neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 54(3): 857-869. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.10.016>
- Miralles A**, Rivas G, Barros T, Schargel WE, García-Pérez JE, Barrio-Amorós CL & Bonillo C (2009). Molecular revision of the *Mabuya* (Reptilia, Scincidae) dispersed all around the Caribbean Sea, with descriptions of two new Venezuelan species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156: 598-616. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00487.x>
- Miralles A**, Chaparro JC & Harvey MB (2009). Three rare and enigmatic South American skinks. *Zootaxa*, 2012: 47-68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2012.1.3>
- Harvey MB, Aguayo R & **Miralles A** (2008). Redescription and distribution of *Mabuya cochabambae* Dunn with comments on Bolivian congeners (Lacertilia: Scincidae). *Zootaxa*, 1828: 43-56. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1828.1.4>
- Miralles A**, Barrio-Amorós CL, Rivas G & Chaparro-Auza JC (2006). Speciation in the "Varzea" flooded forest: a new *Mabuya* (Squamata: Scincidae) from western Amazonia. *Zootaxa*, 1188: 1-22. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1188.1.1>
- Miralles A** (2006). A new species of *Mabuya* (Reptilia, Squamata, Scincidae) from the isolated Caribbean Island of San Andrés, with a new interpretation of nuchal scales, character of systematic importance. *The Herpetological Journal*, 16(1): 1-7.
- Miralles A**, Rivas G & Barrio-Amorós CL. (2005). Taxonomy of the genus *Mabuya* (Reptilia, Squamata, Scincidae) in Venezuela. *Zoosystema*, 27(4): 825-837.
- Miralles A**, Rivas G & Schargel WS (2005). A new species of *Mabuya* (Squamata, Scincidae) from the Venezuelan Andes. *Zootaxa*, 895: 1-11. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.895.1.1>
- Miralles A** (2005). The identity of *Lacertus mabouya* Lacepède, 1788, with description of a neotype: an approach toward the taxonomy of new world *Mabuya*. *Herpetologica*, 61: 46-53. <https://doi.org/10.1655/04-50.1>

### 2.2.2. Révision du genre *Chioninia*.

Le genre *Chioninia* représente une radiation cap-verdienne de Scincidae apparentée à celle des Mabouyas américains (Fig. 2.4). Ce travail collaboratif avec une équipe espagnole a contribué à élargir mes champs d'investigation, en complétant les méthodes avec lesquelles je m'étais précédemment familiarisé (morphologie comparée et phylogénie mitochondriale) par des approches populationnelles (microsatellites) et des alignements de marqueurs nucléaires. Ce travail publié en 2011 me permit de prendre conscience des fortes limitations des inférences moléculaires exclusivement mitochondriales, qui tendaient alors à confondre l'histoire évolutive des populations avec celle des organites (notons que ce problème est désormais plus fréquemment pris en compte par les taxonomistes moléculaires, et relativement bien géré par les outils de délimitation multilocus employant des modèles de coalescence). Ce travail m'a également permis de me pencher sur la question de l'arbitraire en taxonomie, dans le sens ou même le déploiement d'approches variées et sophistiquées ne saurait suffire à résoudre ce problème. En dépit des méthodes utilisées, une composante subjective non négligeable persiste, ne serait-ce que dans les modalités mises en œuvre pour combiner des résultats contradictoires, qu'ils soient issus de différents jeux de données ou d'approches alternatives impliquant un même jeu de données. C'est notamment ce travail qui me permit de m'ouvrir aux questions méthodologiques en taxonomie.

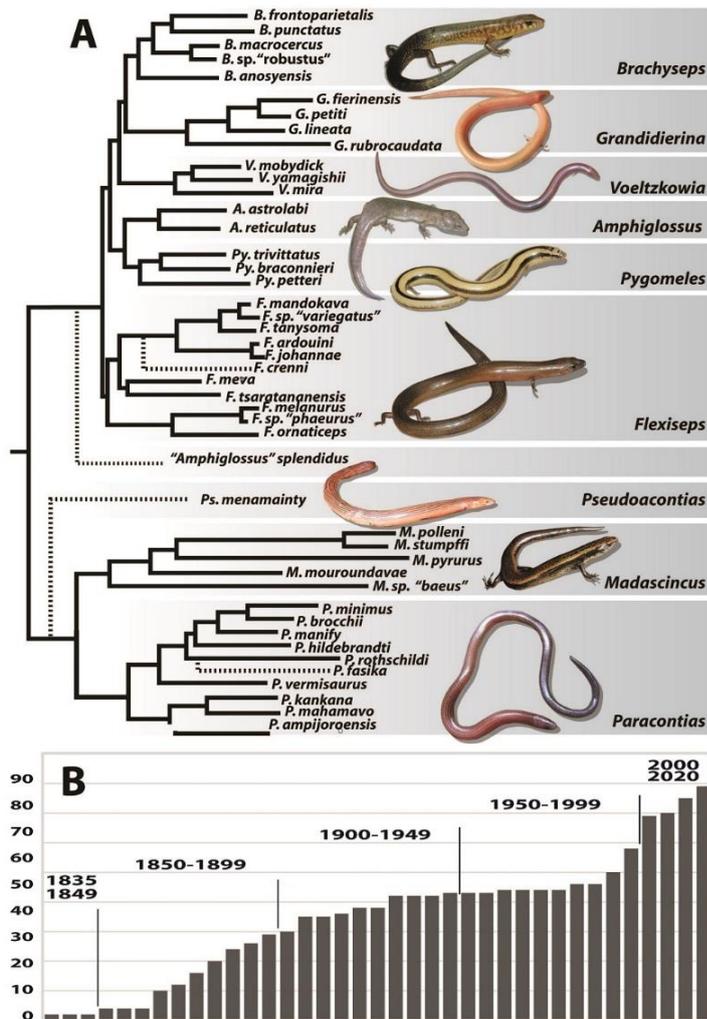


**Figure 2.4.** Différentes hypothèses de délimitation au sein du genre *Chioninia*, chacune des colonnes représentant une partition selon un protocole d'intégration donné. Si les différentes approches d'intégrations présentées ici sont théoriquement défendables, elles conduisent cependant à des conclusions taxonomiques très divergentes les unes des autres. Laquelle choisir alors, et selon quel principe ? (modifié d'après Miralles et al. 2011).

Miralles A, Vasconcelos R, Perera A, Harris DJ & Carranza S (2011). An integrative taxonomic revision of the Cape Verdean skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta*, 40(1): 16–44.  
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00453.x>

### 2.2.3. Révision des scinques de Madagascar.

De 2009 à 2011, j'ai eu l'occasion de travailler en Allemagne (TU Braunschweig, sous la direction de Miguel Vences) sur la taxonomie intégrative des Scincidae de l'île de Madagascar, considérée comme un hotspot de diversité pour la famille (près de 80 espèces décrites et un taux d'endémisme quasi absolu (Miralles, en préparation)). Ce projet avait notamment pour finalité la comparaison objective de différentes méthodes de



délimitation d'espèces (essentiellement celles combinant des données moléculaires multilocus, morphologie comparée et parfois données biogéographiques). La méthodologie nécessaire étant alors inexistante, j'ai travaillé au développement des nouveaux outils permettant de quantifier statistiquement leurs différences (cf. seconde partie du chapitre).

**Figure 2.5.** (A) Aperçu de la diversité phylogénétique et morphologique au sein des Scincinés de Madagascar. (B) Cumul du nombre des espèces nouvelles de Scincidés décrites chaque année à Madagascar, suggérant que leur inventaire est loin d'être achevé (Miralles et al., en préparation).

D'un point de vue appliqué, ce thème de recherche fut particulièrement fructueux puisqu'il m'a permis de publier au cours de la dernière décennie 17 articles de taxonomie sur différents taxons malgaches (essentiellement des Scincidae) et trois chapitres de la second édition de *The Natural History of Madagascar*. Cela se traduit concrètement par la résolution des relations phylogénétiques au sein des deux grandes sous-familles présentes sur l'île (Scincinae et Mabuyinae), la révision intégrative de quatre genres et la description de 13 nouvelles espèces et deux nouveaux genres. La diversité spécifique au

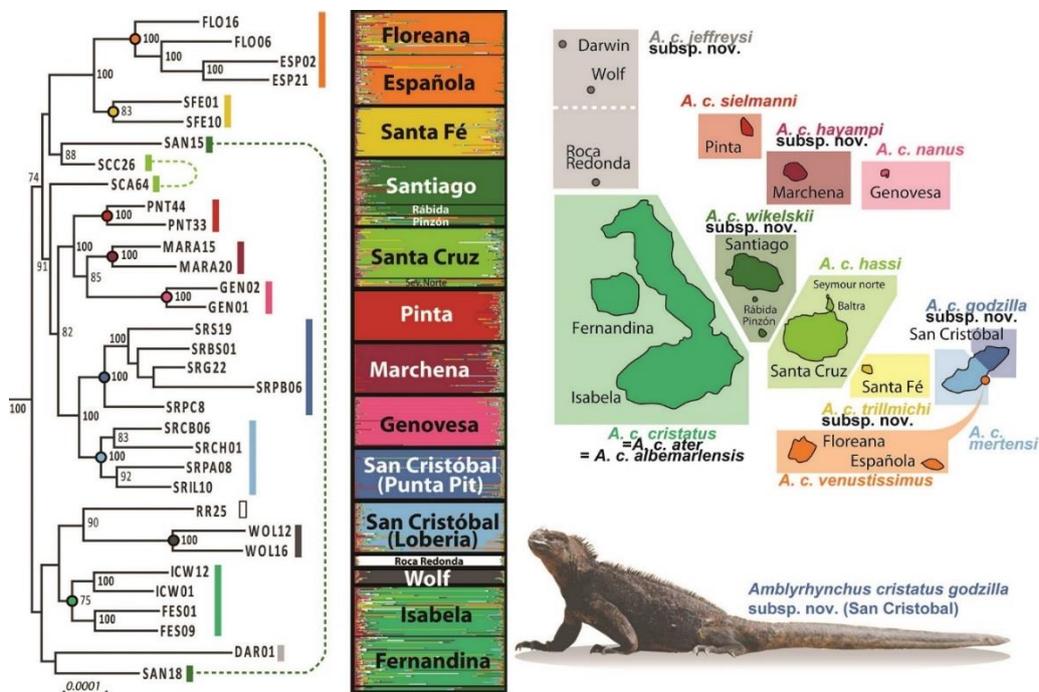
sein de cette famille est telle que je publie encore régulièrement des travaux sur ce groupe, le sujet étant vraisemblablement loin d'être épuisé.

Hors ces aspects strictement taxonomiques, ce postdoctorat fut l'occasion de développer un tout autre axe de recherche portant sur la régression des membres chez les squamates fouisseurs, phénomène observé de façon convergente et à de multiples reprises chez différents scinques et impliquant de nombreuses transformations morphofonctionnelles spectaculaires (régression des membres, élongation et miniaturisation du corps, modification des patrons d'écaillage céphalique, cf. [Chapitre 3.2](#)).

- Miralles A**, Crottini A, Raselimanana AP (en préparation). Scincidae, skinks. In: Goodman SM *et al.* *The Natural History of Madagascar (nouvelle édition revue et augmentée)*.
- Randriamahazo H, Cadle J, Chan L, Yoder A, **Miralles A** (en préparation). Iguanidae (Oplurines), oplurine lizards. In : Goodman SM *et al.*, *The Natural History of Madagascar (nouvelle édition revue et augmentée)*.
- Vences M, Brown JL, D'Cruze N, Gardner CJ, Raxworthy CJ, **Miralles A**, Raselimanana AP (en préparation). Species inventories, biogeography, phylogeography and species formation of reptiles in Madagascar. In : Goodman SM *et al.*, *The Natural History of Madagascar (nouvelle édition revue et augmentée)*.
- Erens J, Miralles A, Glaw F, Chatrou L, Vences M (2017). Extended molecular phylogenetics and revised systematics of Malagasy scincine lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 466-472. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.008>
- Miralles A**, Köhler J, Glaw F, Vences M (2016). Species delimitation methods put into taxonomic practice: Two new *Madascincus* species formerly allocated to historical species names (Squamata: Scincidae). *Zoosystematics and Evolution*, 92(2): 257-275. <https://doi.org/10.3897/zse.92.9945>
- Miralles A**, Jono T, Mori A, Gandola R, Erens J, Köhler J, Glaw F, Vences M (2016). A new perspective on the reduction of cephalic scales in fossorial legless skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta*. <https://doi.org/10.1111/zsc.12164>
- Nagy ZT, Marion AB, Glaw F, **Miralles A**, Nopper J, Vences M, Hedges SB (2015). Molecular systematics and cryptic diversity of Madagascan scolecophidian snakes (Squamata: Serpentes). *Zootaxa*, 4040 : 31-47. <https://doi.org/10.1111/zsc.12164>
- Ratsoavina FM, Ranjanaharisoa FA, Glaw F, Raselimanana AP, **Miralles A**, Vences M (2015). A new leaf-tailed gecko of the *Uroplatus ebenau* group (Squamata: Gekkonidae) from Madagascar's central eastern rainforests. *Zootaxa*, 4006 : 143-160. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4006.1.7>
- Miralles A**, Hipsley CA, Erens J, Gehara M, Rakotoarison A, Glaw F, Müller J & Vences M (2015). Distinct patterns of desynchronized limb regression in Malagasy scincine lizards (Squamata, Scincidae). *PlosONE* 10 (6): e0126074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126074>
- Miralles A**, Glaw F, Ratsoavina FM, Vences M (2015) A probably microendemic new species of terrestrial iguana, genus *Chalarodon*, from Madagascar. *Zootaxa*. 3946 (2) : 201-220. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3946.2.3>
- Crottini A, Harris DJ, **Miralles A**, Glaw F, Jenkins RKB, Randrianantoandro JC, Bauer AM, Vences M (2015) Morphology and molecules reveal two new species of the poorly studied gecko genus *Paragehyra* (Squamata: Gekkonidae) from Madagascar. *Organisms Diversity & Evolution*, 15 (1): 175-198. <https://doi.org/10.1007/s13127-014-0191-5>
- Vences M, Lima A, **Miralles A** & Glaw F. (2014). DNA barcoding assessment of genetic variation in two widespread skinks from Madagascar, *Trachylepis elegans* and *T. gravenhorstii* (Squamata: Scincidae). *Zootaxa* 3755(5): 477–484. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3755.5.7>
- Lima A, **Miralles A**, Glaw F, Ahlburg J, Börner M, Hoven JF, Kruse B, Küssner F, Ludwig M, Molde F, Michel A-M, Müller K, Panpeng S, Schneider C, Worm J, Vences M. (2014) A preliminary assessment of morphological differentiation between two common Malagasy skink species, *Trachylepis elegans* and *T. gravenhorstii*. *Herpetology Notes*. 7:247-260.
- Miralles A** & Vences M. (2013). New metrics for comparison of taxonomies reveal striking discrepancies among species delimitation methods in *Madascincus* Lizards. *PLoS ONE*. 8 (7): e68242. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068242>
- Lima A, Harris DJ, Rocha S, **Miralles A**, Glaw F & Vences M. (2013). Phylogenetic relationships of *Trachylepis* skink species from Madagascar and the Seychelles (Scincidae: Lygosominae). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 67(3): 615–620. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.001>
- Miralles A**, Anjeriniana M, Hipsley CA, Mueller J, Glaw F & Vences M. (2012). Variations on a bodyplan: description of a new Malagasy "mermaid skink" with flipper-like forelimbs only (Scincidae: *Sirenoscincus*). *Zoosystema*. 34(4): 701–710. <https://doi.org/10.5252/z2012n4a3>
- Crottini A, **Miralles A**, Glaw F, Harris DJ, Lima A & Vences M. (2012). Description of a new pygmy chameleon (Chamaeleonidae: *Brookesia*) from central Madagascar. *Zootaxa*, 3090: 63–74. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3490.1.5>
- Miralles A**, Raselimanana AP, Rakotomalala D, Vences M & Vieites DR (2011). A new large and colorful skink of the genus *Amphiglossus* from Madagascar revealed by morphology and multilocus molecular study. *Zootaxa*, 2918: 47–67. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2918.1.5>
- Miralles A**, Köhler J, Vieites DR, Glaw F & Vences M (2011). Hypotheses on rostral shield evolution in fossorial lizards derived from the phylogenetic position of a new species of the *Paracontias* (Scincidae). *Organisms Diversity and Evolution*, 11: 135–150. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0042-6>
- Miralles A**, Köhler J, Glaw F & Vences M (2011). A molecular phylogeny of the *Madascincus polleni* species complex, with description of a new species of scincid lizard from the coastal dune area of northern Madagascar. *Zootaxa*, 2876: 1–16. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2876.1.1>

## 2.2.4. Révision des Iguanes marins de Galapagos (*Amblyrhynchus cristatus*)

Ce projet situé à l'interface entre taxonomie et génétique des populations diffère des précédents par son échelle intraspécifique. Bien qu'habituellement je sois réticent à attribuer un statut nomenclatural aux taxons intraspécifiques (risque d'induire une inflation nomenclaturale inutile et potentiellement déstabilisante alors même que la notion de « limite » entre sous-espèces est biologiquement dépourvue de sens), le cas de ce taxon à fort enjeu de conservation représentait un cas particulier. La classification « à sept sous-espèces » (inchangée depuis les années 50) faisait office de référence et servait à définir les « unités de conservation » principale au sein de l'espèce, en dépit de sa vraisemblable incapacité à retranscrire sa réelle structure populationnelle. La combinaison d'un arbre phylogénomique de coalescence (RADseq), d'une analyse de structure populationnelle (Microsatellites) et d'une étude de morphologie comparée impliquant la majorité de spécimens de collection disponibles dans le monde a permis la publication d'une nouvelle classification infraspécifique, supposée exhaustive du point de vue de l'échantillonnage en populations et reflétant l'histoire évolutive de l'espèce et sa diversité génétique.



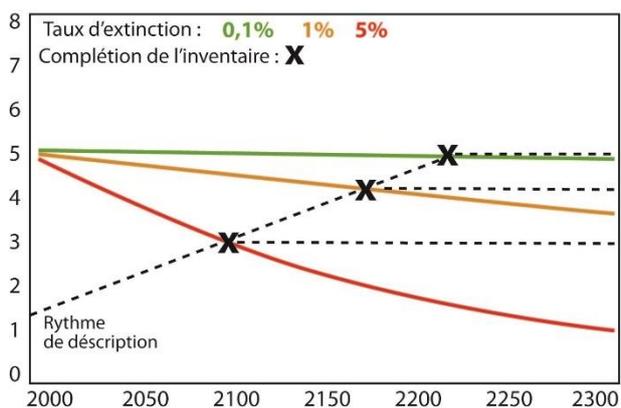
**Figure 2.6.** Arbre phylogénomique, analyse de structure et répartition géographique des 11 sous-espèces d'iguanes marins (Miralles et al. 2017), considérées depuis lors comme autant d'unités de conservation fondamentales.

Miralles A, Macleod A, Rodriguez A, Ibanez A, Glaw F, Jimenez G, Quezada G, Vences M, Steinfartz S (2017). Shedding light on the Imps of Darkness: An integrative taxonomic revision of the Galápagos marine iguanas (genus *Amblyrhynchus*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181: 678-710. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx007>

## 2.3. Contributions méthodologiques à la discipline

### 2.3.1. Contexte

Chaque année, 15.000 à 20.000 nouvelles espèces sont décrites par 30.000 à 40.000 chercheurs professionnels et amateurs, soit près d'une toutes les 30 minutes (Fontaine et al. 2012, Miralles et al. 2020). En 2019, l'inventaire du Vivant comptait déjà près de 1.8 millions d'espèces décrites au cours des trois derniers siècles. Ce nombre ne représente pourtant vraisemblablement qu'une fraction minoritaire de la diversité globale en espèces. Les estimations, bien que très incertaines, vont de 10 à 100 millions d'espèces (Sortk 1993, Roskov et al. 2019, Wheeler 2007, Mora et al. 2011, Costello et al. 2013a,b, Larsen et al. 2017), et jusqu'à un trillion (un milliard de milliards d'espèces!) si l'on tente d'inclure à ce décompte les espèces bactériennes (Locey et Lennon 2016). Même avec les estimations les plus optimistes (i.e. fourchette basse de la diversité en espèces), achever l'inventaire du Vivant prendrait un à plusieurs siècles supplémentaires au rythme actuel de description (Costello et al. 2013a, cf. Fig. 2.7). Dès lors, le projet d'inventaire du Vivant peut sembler relever de l'absurdité sisyphéenne (ex. Garnet et Christidis 2014). C'est pourtant oublier que la sixième crise d'extinction majeure ne fait sans doute que commencer, et que notre compréhension en temps réel de cette crise ainsi que notre capacité à y faire face dépendent nécessairement – mais pas exclusivement – du degré de résolution des connaissances taxonomiques à notre disposition (May & Harvey 2009).

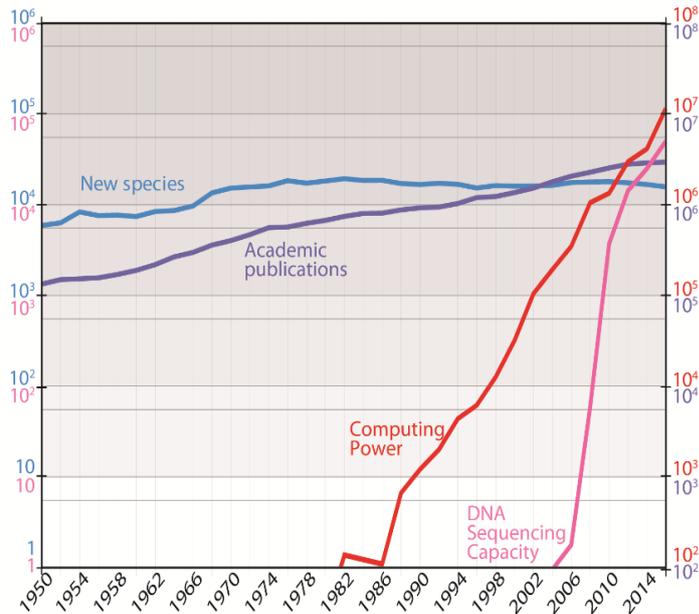


**Figure 2.7.** Projection du nombre d'espèces eucaryotes à décrire au cours du temps (avec des taux d'extinction décennale hypothétiques allant 0,1% à 5%, un taux constant de description et en considérant un total de 5 millions d'espèces sur Terre). Dans le scénario d'érosion de la biodiversité le plus pessimiste (5%), l'inventaire du Vivant pourrait s'achever d'ici à la fin du siècle. Entre temps, la planète aurait perdu près de la moitié de sa diversité, et toutes les espèces éteintes avant d'avoir été décrites passeraient inaperçues. (Modifié d'après Costello et al. 2013a).

Si l'ampleur de la tâche d'inventaire restant à accomplir suffisait à la discréditer, que nous faudrait-il en conclure à propos des initiatives, qui comme la liste rouge de l'IUCN, visent à évaluer les vulnérabilités propres à chaque espèce ? Les espèces non encore officiellement décrites, tout comme leurs extinctions, n'existent ni aux yeux des chercheurs, ni à ceux de la société dans son ensemble (Pante et al. 2015). L'impact de leur exploitation ou de la destruction de leurs milieux ne sera jamais évalué à sa juste mesure, leur vulnérabilité spécifique étant ignorée ou confondue avec celle d'autres espèces plus communes et qui leur ressemblent. Des pans immenses de la biodiversité ne sont connus qu'à travers un austère inventaire en espèces. À titre d'exemple, en septembre 2020, quinze pourcents des 120.000 espèces traitées par la liste rouge mondiale des espèces menacées ne disposaient d'aucun véritable statut de conservation (données déficientes), sachant que l'ensemble de ces espèces ayant fait l'objet d'évaluations ne représentait que 6% des 1,8 million d'espèces déjà décrites (données d'après IUCN Redlist 2020). Notre ignorance concernant l'écologie ou la répartition de la majorité des espèces est vraisemblablement du même ordre, et la seule et unique source de connaissances disponibles pour une espèce se limite fréquemment aux données taxonomiques. C'est évidemment très insuffisant, mais n'est-ce pas, au sens littéral, *mieux que rien* ?

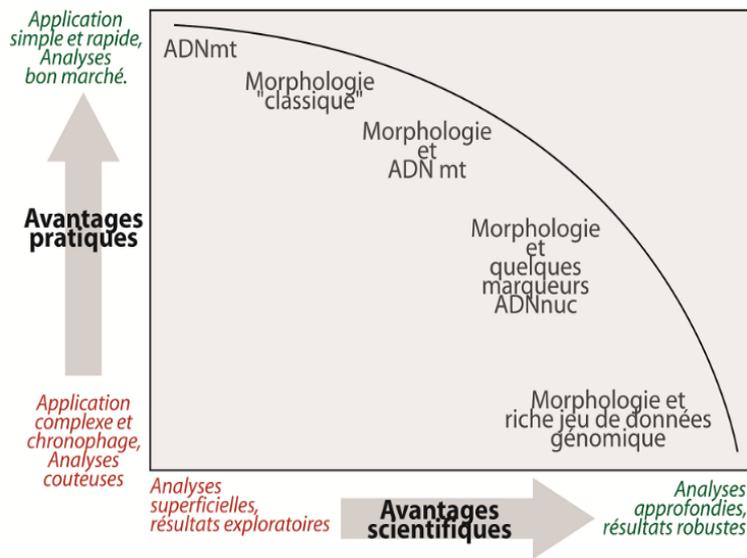
L'enjeu prioritaire auquel la taxonomie doit faire face, celui dont à mon sens tous les autres découlent, réside dans sa capacité à accélérer le processus d'inventaire du Vivant. Pour ce faire, trois leviers d'action peuvent être conjointement activés.

**i. Produire et partager plus rapidement des données taxonomiques.** Cela impose de continuer les efforts visant à accroître la production, le traitement et le partage numérique des données (notion de *cyber-taxonomie*) en recourant autant que possible à l'automatisation des tâches à tous les niveaux du processus de recherche, de la collecte des données à la publication d'un article (Miralles et al. 2020, cf. Fig. 2.8)



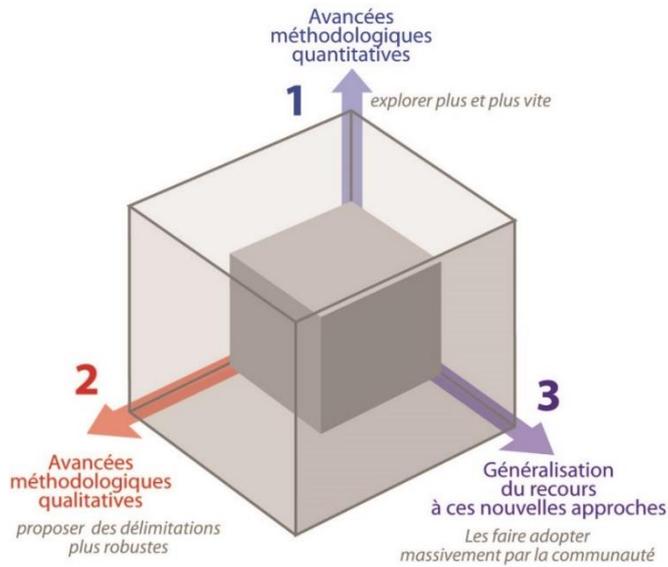
**Figure 2.8.** Productivité taxonomique (nouvelles espèces décrites par an) par rapport à l'évolution des connaissances scientifiques (publications académiques toutes disciplines confondues), à la puissance de calcul et à la capacité de séquençage de l'ADN. Avec près de 3 milliards de spécimens biologiques dans les collections mondiales (Brooke 2000) et 15 000 à 20 000 descriptions d'espèces par an, la taxonomie devrait être désormais considéré comme une science relevant du « big data ». Pourtant, les initiatives cybertaxonomiques sont loin d'avoir été largement adoptées, et le taux de description de nouvelles espèces n'arrive pas à suivre l'essor des outils sur lesquels la discipline peut s'appuyer (puissance calcul et de séquençage de l'ADN ; extrait de Miralles et al. 2020)

**ii. Produire des connaissances taxonomiques plus robustes.** Accélérer l'inventaire du Vivant ne doit pas se faire au dépend de la qualité des hypothèses formulées. Recourir à des approches excessivement inflationnistes, au prétexte d'accélérer l'inventaire, serait contre-productif (les travaux de révision visant à corriger ces excès étant eux-mêmes coûteux en temps et bien moins attractifs, car moins valorisés) et générateur d'une instabilité nomenclaturale superflue et préjudiciable tant pour les études macroécologiques qu'en termes de conservation des espèces (ex. Isaac et al. 2004, Meiri & Mace 2007). Une « bonne hypothèse d'espèce » n'est rien d'autre qu'une hypothèse qui demeure inchangée dans le temps en dépit de la publication de nouveaux travaux taxonomiques. Cette robustesse repose notamment sur le croisement de différents jeux de données et type d'analyses, sur un échantillonnage en spécimen diversifié et représentatif, et sur l'objectivité et la répétabilité des décisions taxonomiques prises (notion de *taxonomie intégrative*, Padial et al. 2010). C'est pourquoi améliorations qualitatives et quantitatives ne doivent pas être perçues comme antagonistes. Toutes deux reposent in fine sur une augmentation de la production des données brutes. Trouver un équilibre en ces deux critères d'exigences doit leur permettre de s'entraîner mutuellement (Fig. 2.9).



**Figure 2.9.** Trade off entre avantages quantitatifs et qualitatifs des approches d'investigation. Dans une optique visant à accélérer l'inventaire du Vivant, il convient de déterminer, au cas par cas, les approches accommodant au mieux ces deux critères. Des approches phylogénomiques complexes sont par ex. très puissantes pour retracer finement un processus de spéciation, mais ne sont pas toujours « rentables » d'un point de vue taxonomique. À l'inverse, une simple approche de DNA barcoding permet une exploration rapide de la diversité, mais propose des hypothèses d'espèces très peu robustes.

**iii. Généraliser le recours à ces nouvelles méthodes.** Si la nécessité de faire évoluer la discipline en perfectionnant les méthodes et les outils disponibles ou en proposant de nouveaux semble évidente, il convient également de les mettre à disposition du plus grand nombre de praticiens. Il est important de ne pas ignorer les fortes disparités au sein de la discipline, et le risque que se renforce avec le temps une pratique taxonomique à deux vitesses. À titre d'exemple, les  $\alpha$ -taxonomistes étudiant les invertébrés décrivent près de trois fois plus d'espèces que ceux travaillant sur les vertébrés, mais ils ne sont en revanche qu'une minorité à recourir à des techniques puissantes et désormais accessibles telles que la biologie moléculaire ou la morphométrie (Tancoigne et al. 2011, Miralles et al. 2020). Une solution pour réduire ce fossé (à la fois conceptuel, méthodologique et culturel) passe notamment par la mise à disposition d'outils et de services adaptés à la communauté des taxonomistes. Pour être le plus largement adoptés, ils doivent répondre à des besoins identifiés par les praticiens eux-mêmes, être accessibles à tous, simples et ergonomiques (i.e. nécessiter le moins de compétences particulières en bio-informatique possible).



**Figure 2.10.** Accélérer l'inventaire du Vivant revient à augmenter le volume d'espèces décrites chaque année. (1) Cela implique le développement d'outils automatisant au maximum les tâches chronophages qui peuvent l'être (production, partage et traitement des données). (2) La qualité des hypothèses formulées ne doit pas en pâtir, mais au contraire s'appuyer sur la démultiplication et la diversification des données rendues accessibles. Enfin, (3) l'impact de ces avancées serait dérisoire si leur usage restait confidentiel. Pour être adopté massivement par les taxonomistes, ces solutions doivent être ergonomiques et spécifiquement adaptés aux besoins de la communauté.

C'est en gardant à l'esprit le triptyque formé par les grands principes généraux précédemment énoncés (Fig. 2.10), en les considérant comme autant de champs d'innovations potentiels, que je travaille depuis maintenant une dizaine d'années sur diverses questions méthodologiques sur l'  $\alpha$ -taxonomie. Il en sera question dans les chapitres suivants.

### 2.3.2. Transférer les connaissances et mieux formaliser le cadre conceptuel de la pratique

En 2010, la notion de taxonomie intégrative est encore émergente (Dayrat 2005, cf. Fig 1.3). Relativement abstraite, cette notion exprime alors davantage une aspiration à l'interdisciplinarité et à une transition vers un paradigme pleinement évolutif qu'une formalisation explicite des modalités requises pour atteindre ces objectifs. Dans les faits, ce terme était par exemple fréquemment employé dès lors qu'une étude combinait données morphologiques traditionnelles et séquences mitochondriales. Le transfert et l'adaptation de nouvelles théories, méthodes ou types de données issues des autres disciplines et leur appropriation par la communauté des taxonomistes constituaient alors des défis à relever.

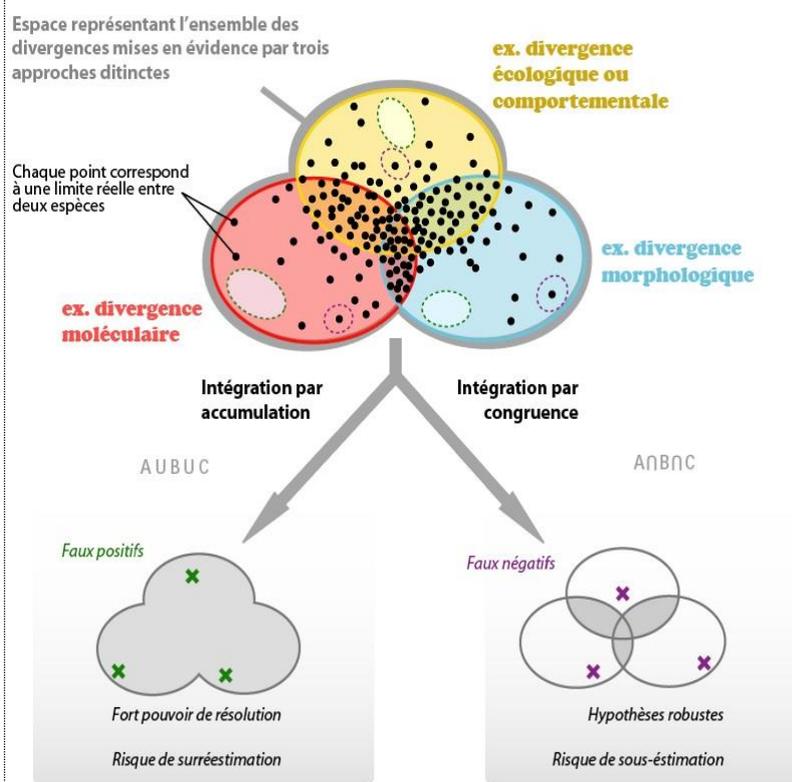
Dans cette optique, j'ai participé à un article de synthèse mettant perspectives les développements conceptuels et méthodologiques les plus récents susceptibles d'avoir une incidence positive sur la taxonomie. Il y était notamment question des différentes modalités d'intégration possibles (Encadré IV), exemplifiées à travers différentes et inédites propositions de protocoles d'intégration objectifs et standardisés. Attenant à cette question, un système de classification des espèces candidates (dont le statut ne peut être tranché en raison de résultats trop conflictuels) a également été proposé afin de quantifier plus finement les différents degrés d'incertitudes relatifs à ces hypothèses d'espèces. Enfin, cinq axes méthodologiques prometteurs ont été identifiés et discutés (objectivisation des protocoles de délimitation, évaluation de la congruence, automatisation des délimitations et des identifications, transfert et application des approches génomiques). Tous ont depuis lors bénéficié d'avancées significatives. Enfin, notons (brièvement car le sujet relève davantage de la  $\beta$ -taxonomie) qu'avec la même « philosophie » et la même équipe de chercheurs, nous nous sommes également intéressé aux perturbations causées par l'apport de la phylogénétique sur les classifications linnéennes des rangs supérieurs. Afin de limiter une préjudiciable et subjective inflation / instabilité taxonomique, nous avons défini une liste de critères de nommage visant à combiner et optimiser objectivement économie de changements nomenclaturaux, critère de monophylie, et diagnosibilité phénotypique (Vences et al. 2013).

Padiàl JM, **Miralles A**, De la Riva I, Vences M (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>

Vences M, Guayasamin JM, **Miralles A**, De la Riva, I. (2013). To name or not to name: Criteria to promote economy of change in supraspecific Linnaean classification schemes. *Zootaxa*, 3636(2): 201-244. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.1>

## Encadré IV. Comment intégrer les diverses sources de données taxonomiques ?

Diversifier au maximum les jeux de données est une approche idéale, mais comment les intégrer? Dans la pratique, des approches différentes (jeu de données et/ou méthodes) sont fréquemment incongruentes. Leur intégration s'apparente alors à une gestion des conflits. Une *intégration par accumulation* acceptera toutes les limites mises en évidence, quel que soit le type de données soutenant une divergence (par ex. ADNmt ou morphologie). Une *intégration par congruence* n'acceptera en revanche que les limites entre espèces soutenues par deux ou plusieurs caractères taxonomiques indépendants (ADNmt et morphologie). Ces deux démarches intégratives sont pertinentes, mais présentent des faiblesses qui leur sont propres: L'intégration par accumulation dispose d'un fort pouvoir de résolution, mais peut surestimer le nombre « réel » d'espèces en identifiant des limites entre espèces qui ne correspondent pourtant qu'à de la variation intraspécifique. Deux populations conspécifiques peuvent par exemple être très divergentes morphologiquement et considérées à tort comme des espèces distinctes (erreur alpha ou faux positif). À l'inverse, l'intégration par congruence produit des hypothèses bien plus robustes, mais peut conduire à sous-estimer le nombre d'espèces, en échouant à détecter par exemple des espèces récentes ou cryptiques (erreur bêta ou faux négatif). Cette relation de *trade-off* entre pouvoir de résolution et robustesse des hypothèses trace la ligne de crête sur laquelle doit progresser un travail de recherche a-taxonomique.

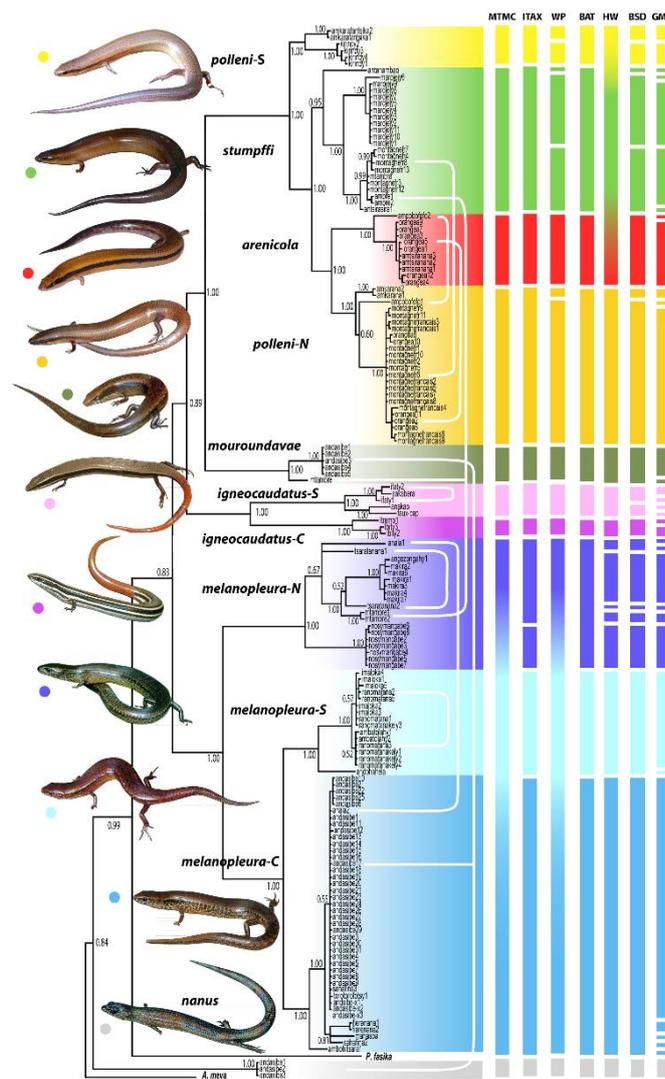


**Ci-contre :** Les différents points noirs représentent différentes limites « réelles » au sein d'un vaste groupe d'espèces (limites entre des espèces comparées deux à deux). Chacune des trois aires colorées correspond à un espace de variation possible pour un type de données (ex. les points situés dans l'intersection rouge-bleu sont à la fois soutenus par la morphologie et par l'ADN). Chacune de ces trois approches peut échouer à mettre en évidence une limite (faux négatif), ou inférer une limite par erreur (faux positif). Modifié d'après Padiál JM, Miralles A, De la Riva I, Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7:16.

### 2.3.3. Comparer et évaluer les différentes méthodes de délimitation d'espèces

#### Comparer et évaluer empiriquement : étude de cas sur le genre *Madascincus*

Au début des années 2010, plusieurs approches formelles de délimitation d'espèces étaient déjà disponibles (essentiellement des protocoles applicables manuellement ou des logiciels traitant des données moléculaires mono- ou multilocus, cf. tableaux 1.1 et 1.2). En dépit de leur succès croissant, mais aussi des résultats déconcertants qu'elles pouvaient parfois produire, aucune étude visant à les évaluer comparativement n'existait alors. C'est à l'occasion d'un travail de révision intégrative d'un petit genre de Scincidés de Madagascar (*Madascincus*, comprenant alors 10 espèces nominales) que j'ai commencé à m'intéresser à cette question inexplorée et pourtant fondamentale pour la discipline (Miralles & Vences 2013, Fig. 2.11).



**Figure 2.11.** Divers protocoles de délimitation d'espèces appliqués au genre *Madascincus*. Afin de pouvoir tester un maximum d'approches, le jeu de données a été conçu pour (1) diversifier les types de données et privilégier leur indépendance (morphologie, deux marqueurs mitochondriaux et quatre nucléaires), (2) optimiser sa cohérence (les différents types de données provenant des mêmes spécimens), (3) sa couverture (168 spécimens représentatifs de la diversité populationnelle de chaque espèce au sein du genre) et (4) sa complétude (efforts de minimisation du nombre de données manquantes). Au total, six approches très différentes ont été testées, impliquant des algorithmes de délimitation tels que BPP (délimitation bayésienne multilocus basée sur un modèle de coalescence) ou GMYC (applicable à des données mitochondriales), ou des protocoles formalisés tels que Haplowebs (visant à définir des champs de recombinaisons à partir de réseaux d'haplotypes nucléaires), BAT (cherchant à combiner structure populationnelle et topologie mitochondriale) ou ITAX (protocole inédit défini afin de prendre en compte divers critères pertinents ignorés par les autres approches (sympatrie, divergence morphologique non-ambigue, etc.). Au final, ce travail met en évidence des différences importantes, avec des partitions proposant de 9 et 34 espèces délimitées (colonnes colorées à droite). Extrait de Miralles & Vences (2013).

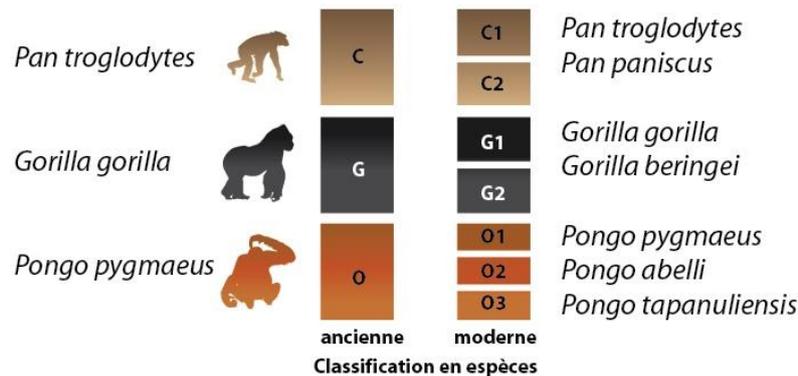
Cette étude mis en évidence de très fortes incongruences entre les différentes méthodes, avec des partitions allant du simple à plus du triple en nombre d'espèces délimitées. Le protocole ITAX (Integrative Taxonomy) mis au point pour cette étude permis notamment de révéler (1) des cas avérés de surestimation (ex. faux positifs = hypothèses de spéciation non justifiées, comme celles obtenues entre des groupes sympatriques et présentant des flux de gènes récents sans aucune différence morphologique notable) ou à l'inverse (2) des cas avérés de sous-estimation (faux négatifs = cas de spéciation non mis en évidence, en dépit, par exemple, de divergences morphologiques notables, multiples et non ambiguës, dans un contexte de sympatrie et sans aucun échange d'haplotypes pour des gènes évoluant rapidement).

Ce travail permis notamment d'attirer l'attention sur le fait que des méthodes pourtant très populaires basées sur la coalescence (ex. GMYC, BPP) pouvaient produire des résultats très discutables, avec une tendance hyperinflationniste très marquée. Si ces méthodes très puissantes sont prometteuses pour étudier le processus de spéciation, elles demeurent néanmoins trop sensibles à l'heure actuelle pour transférer directement leurs résultats sous forme de révision taxonomique. Aussi doivent-elles être interprétées avec précaution et idéalement, être utilisées conjointement à d'autres approches. Ces conclusions basées sur une approche empirique ont depuis lors été confortés par de récents travaux de modélisations (ex. trop forte sensibilité globale impliquant la délimitation de structures de population et non d'espèces à proprement parler, (Sukumaran et Knowles 2017, voir aussi Chan et al 2020) ou trop forte sensibilité à la taille ou à l'équilibre de l'échantillonnage (Luo et al. 2018, Mason et al. 2020, voir aussi Zhang et al. 2011).

### **Comparer objectivement et automatiquement : le programme LIMES.**

Face à l'offre croissante des méthodes de délimitation (dont nous avons vu qu'elles inféraient fréquemment des résultats très différents les uns des autres), se pose inévitablement la question de la prise de décision taxonomique soldant une étude. Pour que celle-ci soit basée sur un avis éclairé et dument justifié, les praticiens doivent être en mesure de comparer objectivement ces résultats contradictoires et de quantifier les propriétés (performances) respectives des méthodes dont ils sont issus. Quelles sont les

hypothèses d'espèces les plus robustes ou quelle méthode propose globalement la délimitation la plus consensuelle ou la plus discriminante figurent parmi les questions à considérer avant de se prononcer sur une nouvelle classification d'espèces. Ces questions appliquées convergent toute vers la même interrogation méthodologique : comment doit-on s'y prendre pour comparer les résultats de délimitation d'espèces ?



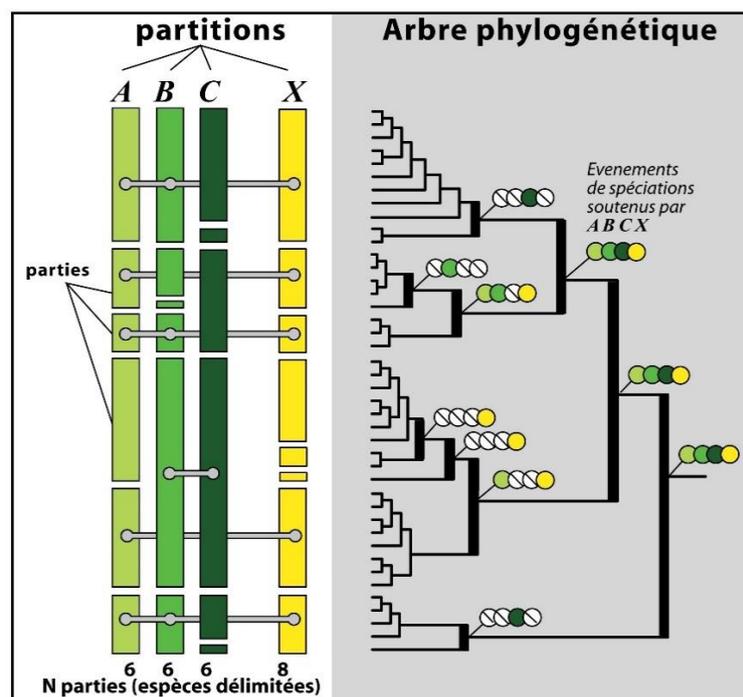
**Figure 2.12.** Comment comparer objectivement des résultats alternatifs de délimitations d'espèces ? Ces deux classifications  $\alpha$ -taxonomiques des grands singes (l'une « séculaire », l'autre « contemporaine ») paraissent totalement incongruentes si l'on se base sur la notion d'identité, i.e. aucune ne reconnaît les mêmes espèces délimitées, car aucune ne partage le même contenu :  $C \neq C1, C2, G1, G2, O1, O2$  ou  $O3$  ;  $G \neq C1, C2, G1, G2, O1, O2$  ou  $O3$  ; et  $O \neq C1, C2, G1, G2, O1$  ou  $O2$ .

Cette approche me semble refléter une conception pré-évolutionniste de l'espèce, une persistance essentialiste continuant de considérer les espèces comme des entités propres plutôt que comme des manifestations d'une succession d'évènements de spéciation. Ainsi omet-elle le fait que ces deux classifications partagent un même et fort signal taxonomique hiérarchisé : toutes deux s'accordent sur le fait que les « chimpanzés », les « orangs outans » et les « gorilles » sont des catégories hétérospécifiques :  $(C1,C2) \neq (G1,G2)$ ,  $(C1,C2) \neq (O1, O2, O3)$ ,  $(G1,G2) \neq (O1, O2, O3)$ .

Pour le dire autrement, le fait que deux délimitations ne s'accordent sur aucune des parties délimitées n'est aucunement contradictoire avec le fait qu'elles puissent s'accorder sur de nombreuses limites entre espèces (voir également Fig. 1.3).

La « délimitation comparative » étant alors un domaine de recherche quasi inexploré, il m'a fallu commencer par entreprendre un travail de réflexion visant à en établir certaines bases théoriques et notamment définir quelles étaient les informations les plus pertinentes à comparer (Fig. 2.12). Mathématiquement, comparer les résultats de délimitations alternatives d'espèces revient à comparer différentes partitions possibles d'un même ensemble, dont chacune des parties correspond à une espèce délimitée, c'est-à-dire l'ensemble exhaustif et exclusif des éléments (spécimens) qui la compose.

Partant de ce principe, j'ai pu développer différents outils inédits de comparaison des partitions (exemple Figs. 2.13 à 2.15). Trois indices reposant sur une logique ensembliste (*Ctax*, *mCtax* et *Rtax*) ont ainsi été publiés dans l'article précédemment mentionné (Miralles & Vences 2013). Ceux-ci permettent notamment d'évaluer la congruence entre partitions et le pouvoir de résolution relatif des différentes méthodes de délimitation (Encadré V).



**Figure 2.13.** Restreindre la comparaison de partitions taxonomiques à une comparaison du nombre total d'espèces qu'elles délimitent est sans doute la pratique la plus fréquente dans la littérature. Cette méthode est pourtant inappropriée dans une optique taxonomique car elle ne compare ni les « concepts » propres à chaque hypothèse d'espèce (c'est-à-dire leur contenu exact en individus), ni la congruence des limites entre espèces.

Considérons par exemple trois méthodes fictives A, B et C. Toutes délimitent la même quantité d'espèces ( $n=6$ ), en dépit de différences taxonomiques frappantes: (1) le contenu des espèces délimitées est significativement différent, ce qui (2) implique des incongruences significatives quant aux scénarios rétrospectivement déduits pour retracer les événements spéciations (signalés par des cercles de couleur sur l'arbre phylogénétique correspondant). Par exemple, les méthodes A et B ont délimité trois parties identiques (connexions horizontales) alors que A et C ne partagent aucune hypothèse d'espèce en commun, et B et C une seule. Pour l'exemple, rapportées sur un arbre phylogénétique, A et B soutiennent de façon congruente quatre événements de spéciation particuliers, contre seulement trois pour les deux autres paires). À l'inverse, des méthodes déduisant un nombre différent d'espèces peuvent globalement fournir des taxonomies relativement congruentes, comme l'illustrent la méthode A et une quatrième méthode X, qui pourtant délimite deux espèces de plus.

**Encadré V. Les quatre indices comparateurs de partitions implémentés par LIMES:**

**Congruence taxonomique ( $C_{tax}$ , Miralles et al. 2013):** congruence entre deux partitions alternatives. L'indice correspond au ratio du nombre d'évènements de spéciations (limites séparant deux espèces données) congrûment inférés par les deux approches, relativement au nombre total d'évènements cumulativement soutenus par celles-ci:

$$C_{tax}(A, B) = \frac{n(\sigma A \cap \sigma B)}{n(\sigma A \cup \sigma B)} \Rightarrow 0 \leq C_{tax} \leq 1$$

La valeur maximale ( $C_{tax} = 1$ ) indique deux approches donnant des partitions identiques et soutenant les mêmes hypothèses d'espèces (suggérant des hypothèses robustes et un faible risque de faux positif). Un indice faible indique au contraire une forte incongruence entre les deux approches, et donc la surestimation ou sous-estimation par au moins l'une des deux méthodes.

**Match Ratio (Ahrens et al. 2016):** Similarité entre deux partitions, c'est-à-dire le nombre de parties identiques, par rapport à la somme des parties délimitées par les deux méthodes):

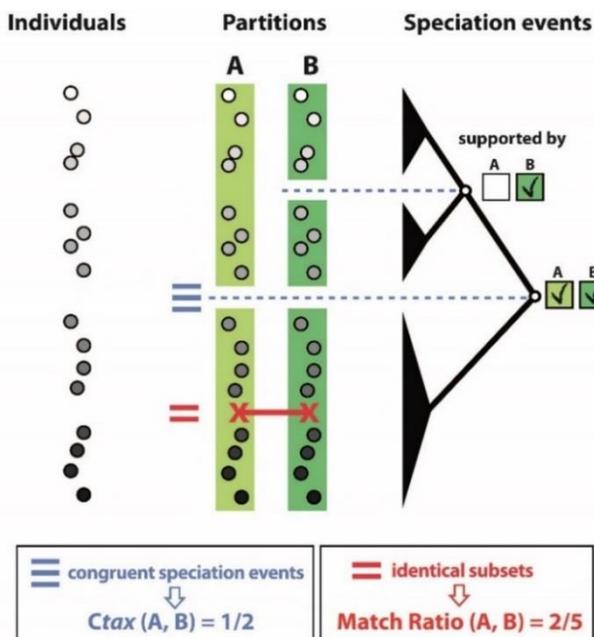
$$Match\ Ratio(A, B) = \frac{2 * n\ match}{nA + nB} \Rightarrow 0 \leq Match\ Ratio \leq 1$$

**Congruence moyenne ( $mC_{tax}$ , Miralles et al. 2013):** moyenne des indices de congruences calculées pour une méthode (face aux autres). Une valeur de  $mC_{tax}$  élevée indique une approche consensuelle au regard des autres.

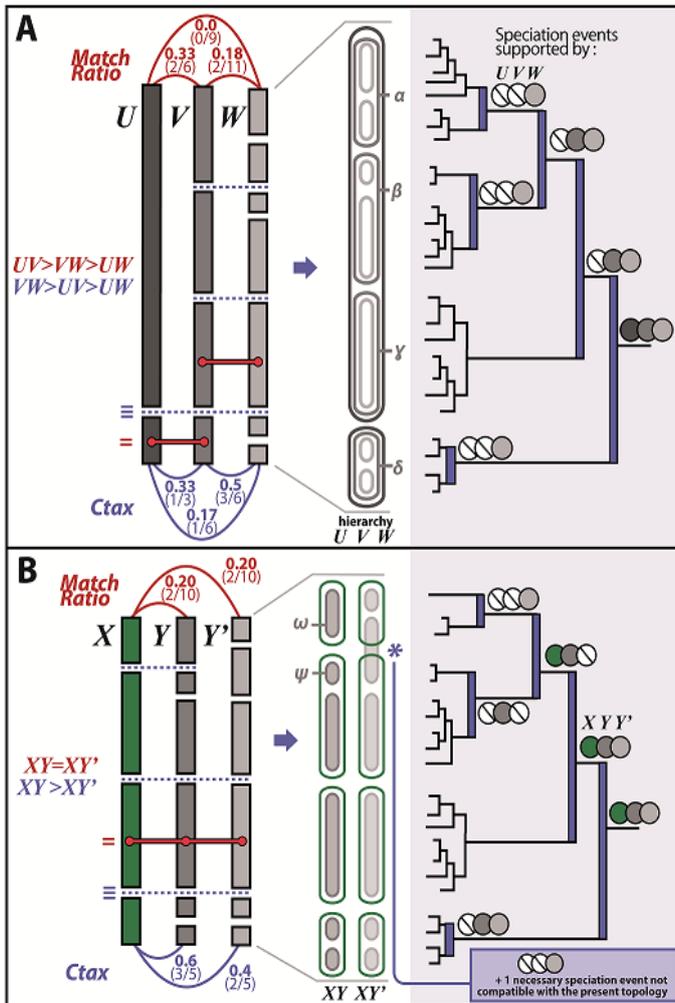
**Pouvoir de résolution taxonomique relatif ( $R_{tax}$ , Miralles et al. 2013):** faculté d'une méthode donnée à révéler un grand nombre d'espèces candidates potentielles, comparativement aux autres méthodes. Le  $R_{tax}$  correspond au ratio des parties délimitées par une méthode sur l'ensemble des parties cumulativement délimitées par les autres méthodes :

$$R_{tax}(A) = \frac{n\ \sigma A}{n(\sigma A \cup \sigma B \cup \sigma C)} \Rightarrow 0 \leq R_{tax} \leq 1$$

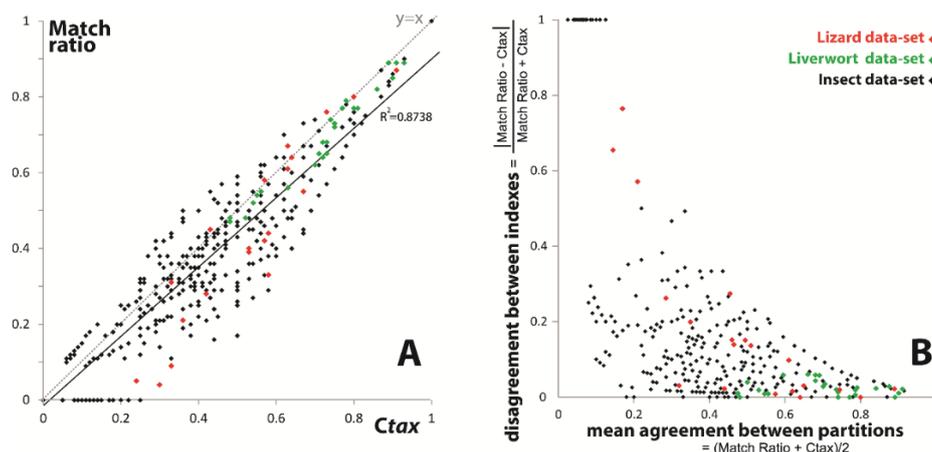
Une valeur  $R_{tax}$  élevée indique un fort pouvoir de résolution relativement à d'autres, mais n'atteste en aucune façon de la fiabilité de la méthode : un  $R_{tax}$  de 1 démontre sa capacité à capturer exhaustivement l'ensemble des limites entre espèces inférées par toutes les approches alternatives. Si cela suggère une excellente capacité à minimiser les faux négatifs (et indique donc une méthode idéale pour des explorations préliminaires du jeu de données), cela peut en revanche indiquer une maximisation du nombre de faux positifs.



Ci-contre.  $C_{tax}$  et Match Ratio mesurent tout deux l'accord entre deux partitions, mais leurs cadres conceptuels sont fondamentalement différents. Le Match Ratio est une mesure directe de similarité (ratio de parties identiques entre partitions alternatives), tandis que le  $C_{tax}$  est basé sur la congruence (accord hiérarchique entre les évènements de spéciation déduits de chacune des deux partitions alternatives).

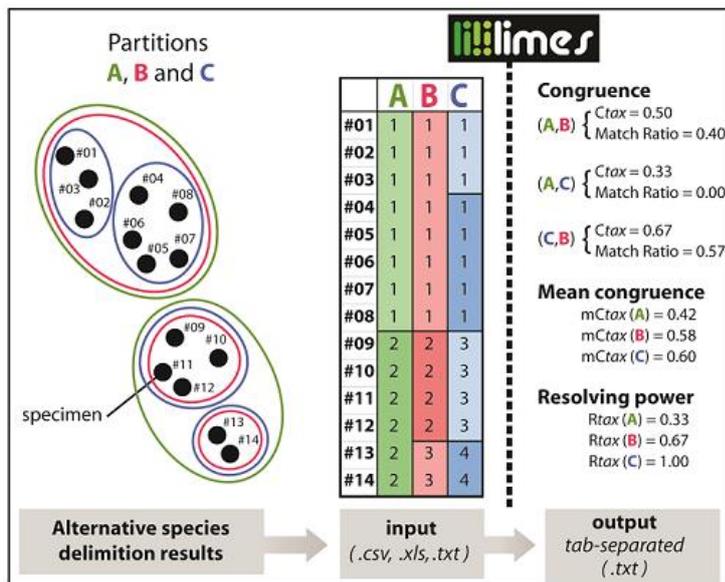


**Figure 2.14.** Comment mesurer l'accord entre deux partitions ? Le *Match Ratio* (proposé par Arhens et al 2016) correspond au ratio des parties identiques (rouge), tandis que le *Ctax* (Miralles et Vences 2013) correspond au ratio d'événements de spéciation congruents (bleu). L'exemple A montre que le *Match Ratio* ne considère que les parties délimitées communes aux méthodes V et W. En revanche, le *Ctax* tient compte du fait que V et W s'accordent sur le caractère distinctif de quatre sous-ensembles (notés de  $\alpha$  à  $\delta$ ), hiérarchiquement congruents (i.e. résultant de trois événements de spéciation congruents). Pour plus de clarté, la hiérarchie des partitions est représentée (ovales) et les événements de spéciation déduits sont reportés sur une topologie à gauche. L'exemple B montre que l'écart entre *Ctax* et *Match Ratio* est particulièrement prononcé en cas de partitions hiérarchiquement incongruentes (i.e. quand une partie délimitée correspond à un groupe non monophylétique, astérisque). Dans une telle situation, le *Match Ratio* considère comme égal l'accord entre les paires de partitions XY et XY', et ignore le fait que la paire X et Y - à la différence de X et Y' - soutient également de manière congruente l'hétérospecificité des ensembles  $\psi$  et  $\omega$ . En revanche, le *Ctax* est capable d'identifier les parties hiérarchiquement incongrues, et d'en déduire le nombre d'événements de spéciations théoriques incongrues.



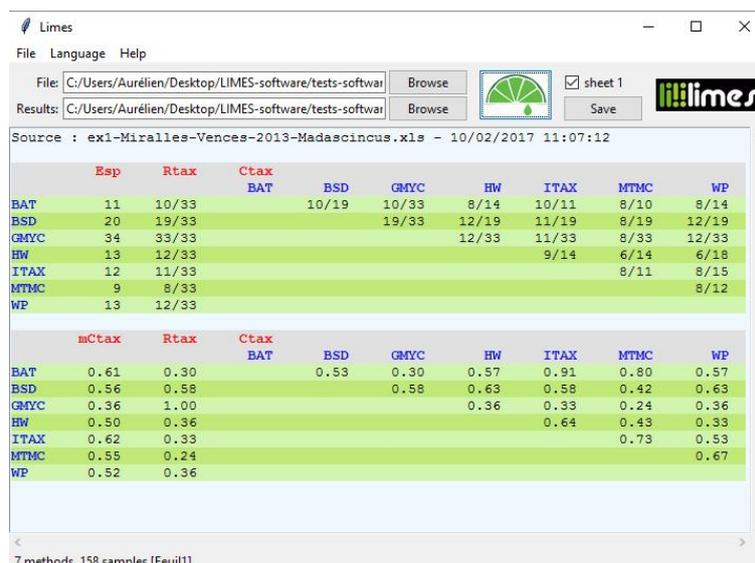
**Figure 2.15.** Comparaison empirique du *Ctax* et du *Match Ratio* calculés sur des jeux de données réels (lézards *Madascincus*, hépatiques *Plagiochila* et insectes Drusinae, Miralles et Vences 2013, Renner et al. 2017, Vitecek et al. 2017). (A) Diagramme de dispersion des corrélations entre les valeurs de *Ctax* et de *Match Ratio* ( $N = 714$  comparaisons de partitions par paires,  $R^2 = 0,87$ ). (B) Accord entre ces deux indices (différences normalisées entre les valeurs de *Ctax* et de *Match Ratio* obtenues pour chaque paire de méthodes) par rapport à l'accord global entre deux partitions (moyenne des deux indices obtenus pour chaque paire de méthodes) : plus l'accord entre deux partitions est faible, plus les valeurs de *Ctax* et de *Match Ratio* (différences normalisées) divergent. Les comparaisons par paires calculées pour l'ensemble de données sur les lézards, les hépatiques et les insectes sont représentées respectivement en rouge, vert et bleu (données non publiées).

Si ces différents indices ne sont pas des objets mathématiques complexes, leur calcul à la main n'est pas toujours évident du fait qu'ils reposent sur des opérateurs ensemblistes. C'est pourquoi, afin de les mettre le plus largement possible à disposition de la communauté, j'ai entrepris la conception d'un logiciel permettant de les calculer automatiquement. Ce projet fut rendu possible grâce à la collaboration de Jacques Ducasse, en charge du codage du programme (Ducasse et al. 2020). L'outil LIMES (**L**imites **e**ntre **e**spèces) se présente sous la forme d'un logiciel en accès libre téléchargeable sur ce site (lien vers [LIMES](#), cf. Fig. 2.16).



**Figure 2.16.** LIMES est un outil simple d'utilisation. Il suffit par exemple d'importer une feuille excel représentant les partitions inférées par différentes analyses pour obtenir en quelques clicks les différents descripteurs statistiques.

Ci-dessous, capture d'écran de LIMES présentant les différents résultats (comparaisons des sept méthodes utilisées dans Miralles & Vences 2013).

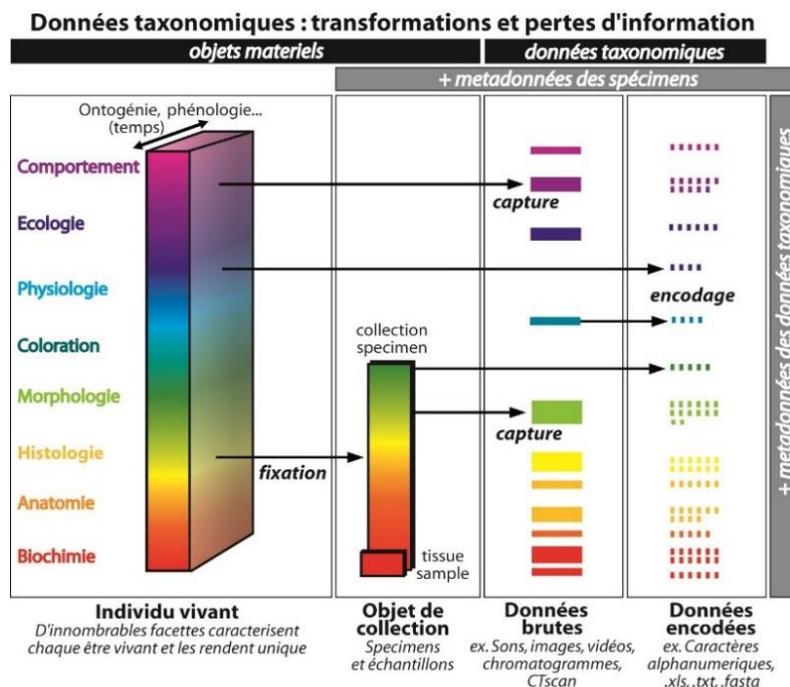


Ducasse J, Ung V, Leconte G, **Miralles A** (2020). LIMES, a tool for comparing species partition. *Bioinformatics*, 36(7): 2282-2283.

**Miralles A**, Vences M (2013). New Metrics for Comparison of Taxonomies Reveal Striking Discrepancies among Species Delimitation Methods in *Madascincus* Lizards. *PlosONE*, 8 (7): e68242

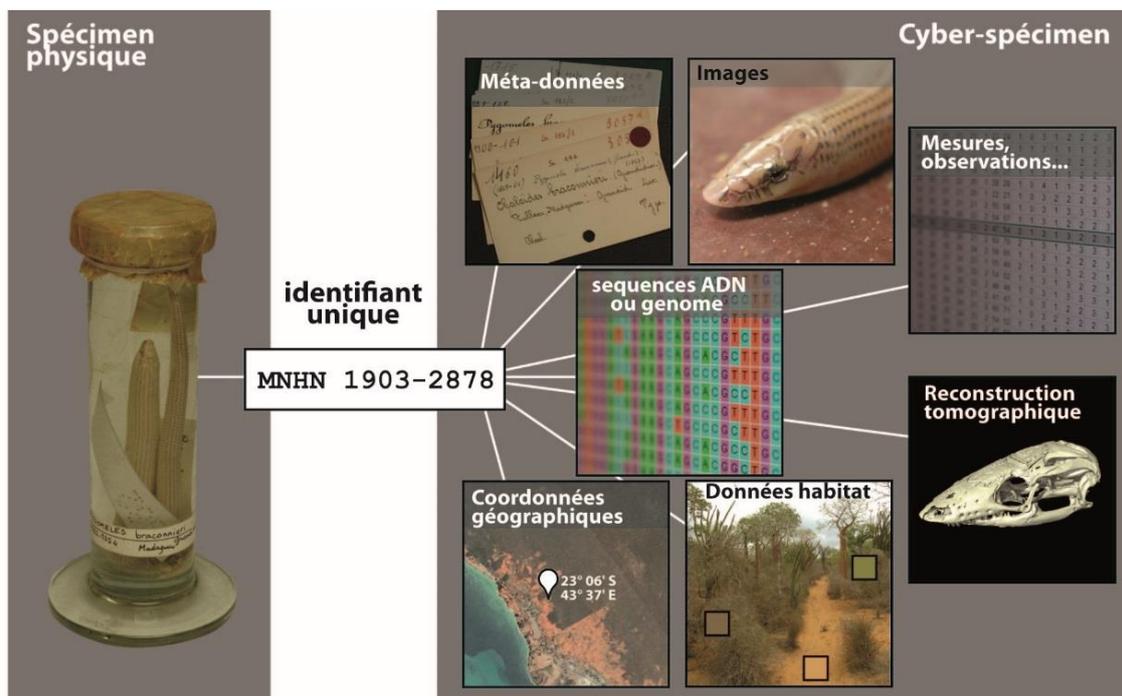
### 2.3.4. Partager les données taxonomiques

À travers le monde, et depuis deux décennies, les collections naturalistes mènent avec succès divers projets de numérisation de spécimens à grande échelle, laissant ainsi entrevoir la possibilité pour la taxonomie d'entrer dans l'ère « Big Data ». Pourtant, peu d'efforts ont été consacrés à la sauvegarde et à la mobilisation ultérieure de la quantité considérable de données originales générées au cours du processus de description des 15 000 à 20 000 espèces chaque année. Si la quasi-totalité des données taxonomiques moléculaires – essentiellement des séquences – sont déposées dans des banques de données très performantes telles que [Genbank](#), [European Nucleotide Archive](#) (ENA) ou [Barcode of Life Data](#) (BOLD), seule une fraction minime du volume représenté par les autres types de données taxonomiques (ex. données descriptives qualitatives ou morphométriques, photographies, radiographies, tomographies 3D, sonogrammes, dessins, enregistrement audio ou vidéo, Fig. 2.17) est réellement accessibles et réutilisables par la communauté. À titre d'exemple, les nombreuses données morphométriques sont le plus souvent agrégées sous forme de statistiques descriptives (ex. moyenne et écart-type d'un caractère pour chaque taxon délimité, ACP, histogramme), tandis que les informations brutes dont elles sont issues (celles relatives à chaque spécimen examiné) restent inaccessibles aux autres chercheurs, et ne peuvent donc pas être réinjectées dans des analyses ultérieures (cf. Encardé 2 du premier chapitre).



**Figure 2.17.** Une des caractéristiques de la taxonomie contemporaine réside dans la diversité des types de données à laquelle elle peut avoir recours. Chaque type de données capture une des multiples facettes caractérisant un spécimen. Leurs natures très différentes impliquent des bases de données elles même diversifiées. Dès lors se pose la question de leur interconnexion.

Stocker durablement et interconnecter l'ensemble des millions de données brutes produites chaque année sous la forme d'un spécimen virtuel accessible à tous (cyber-spécimen, Fig. 2.18) épargneraient bien des efforts et des dépenses inutiles (ex. examens redondants des mêmes caractères sur les mêmes spécimens répétés à chaque nouvelle étude les impliquant). Cela permettrait en outre de démultiplier la taille des échantillonnages (et donc la puissance statistiques des analyses) en incluant plus de caractères et des spécimens issus d'une multitude de collections difficilement accessibles autrement.



**Figure 2.18.** Le concept de cyber-spécimen taxonomique ne fait pas seulement référence à une représentation numérique en haute résolution (ex. tomographie 3D). Il peut être plus largement envisagé comme l'ensemble des données numériques disponibles capturant différentes « facettes » d'un même spécimen (ex. photographies "en vie", données morphométriques, séquences génétiques (génomiques), fichiers sonores etc.). La cohésion du « cyberspecimen » repose (1) l'interconnexion entre ces différentes données via l'existence d'un identifiant unique correspondant au spécimen physique et (2) sur l'interopérabilité des différentes bases qui les hébergent respectivement (modifié d'après Gemeinholtzer et al. 2020)

Dans cette optique, et grâce à un projet de recherche collaborative au sein du programme *Taxon-omics* (Deutsch Forschungsgemeinschaft), j'ai eu l'occasion de me pencher sur la question des bases de données dédiées à la taxonomie à travers un article de synthèse (Miralles et al. 2020). Étant donné l'hétérogénéité et l'évolution rapide des types de données auxquelles recourt la taxonomie contemporaine, la première étape nécessaire à ce travail a consisté à dresser un état des lieux de données produites par les taxonomistes.

Les divers types de données ont été listé, différencié et classé selon leurs propriétés ontologiques (nature des informations qu'elles contiennent et liens les unissant les unes aux autres) et leurs caractéristiques techniques (format, usage, degrés d'informativité, taille de la mémoire nécessaire pour les stocker). Par la suite, une étude quantitative de la littérature a permis de retracer l'évolution de leur volume et de leur usage au cours des dernières décennies, facilitant ainsi l'anticipation des besoins probables pour les années à venir.



**Figure 2.19.** Illustration de la diversité des spécimens de collection et de la complexité que cela implique en matière de gestion des données : (a) lot d'échantillons catalogués sous le même numéro (*Petrochirus diogenes*); (b) spécimen sans numéro d'identification propre (les seules métadonnées disponibles, confondues avec le spécimen physique, sont présentes sur l'étiquette, *Vespula germanica*); (c) planche d'herbier avec différents fragments d'un même individu (*Ulmus montana*); (d) individus de la souche type de *Xanthonema bristolianum* SAG 2285 (Chromista); (e) spécimen paléontologique réunissant plusieurs individus et taxons distincts; (f) holotype controversé de *Marleyimyia xylocopae*, dont la description repose sur une photographie; (g, h) planches d'herbier de l'holotype et de l'isotype de *Pachypodium densiflorum* (même individu présent dans différentes collections); (i) spécimen de Myxomycètes composé d'une multitude d'individus (*Meridema carestiae*). Photographies: (a) S. Soubzemaigne, (b, e) A. Miralles, (c) S. Renner, (d) N. Rybalka, (f) S. Marshall, (g) Jardin Botanique Royal de Kew, (h) MNHN (i) M. Bonkowski.

Ce travail a permis dans un second temps, de dresser une liste de 14 propriétés que devrait idéalement présenter chaque banque de données taxonomiques<sup>3</sup> (i.e. correspondant aux besoins essentiels des taxonomistes et aux spécificités des données

<sup>3</sup> Exemples : Structure de la banque centrée sur le spécimen (et non le taxon) / Garantie de la pérennité du stockage (idéalement perpétuel étant donné le temps dans lequel s'inscrivent les travaux taxonomiques) / Adhésion au principe FAIR (i.e. principes directeurs pour gérer les données de la recherche et visant à les rendre faciles à trouver, accessibles, interopérables et réutilisables) / Gratuité de la soumission et de l'accès aux données / Simplicité des protocoles de soumission / Possibilité de soumettre les données de l'ensemble des spécimens étudiés (i.e. indépendamment des collections ou institutions qui les hébergent) / Options de recherches avancées et adaptées (ex. possibilité de recherche par numéro de spécimen, par taxon ou par région géographique) / Mise à jour automatique de l'indexation taxonomique des données et gestion des synonymes, etc.

qu'ils produisent). Celles-ci ont ensuite été utilisées comme critères pour évaluer une quinzaine de banques de données généralistes ou spécialisées (données moléculaires, photographiques, sonores, etc.) et fait ressortir le fait que les infrastructures existantes sont globalement inadaptées aux besoins de la communauté (seules les grandes banques de données moléculaires présentent des évaluations relativement satisfaisantes).

À l'issue de ce travail, plusieurs recommandations (inspirés des critères les plus importants) ont été formulées, comme la nécessité de restructurer les bases *autour* du spécimen, d'optimiser l'interopérabilité des bases et l'interconnexion des données qu'elles hébergent afin de garantir la cohésion des cyberspecimens, d'anticiper les besoins de stockage à venir (ex. volume estimé à plus de 2 millions d'images produites par an, en plus des quelques millions d'images issues de campagnes de numérisation des collections), ou de simplifier (et rendre gratuit) les protocoles de soumission afin d'inciter les 30 000 à 40 000 taxonomistes dans le monde (dont beaucoup ne sont pas professionnels) à participer à cet effort collectif.

Enfin, et plus concrètement, en nous inspirant du système de soumission des séquences à NCBI, un modèle de fichier de soumission des données adapté à la pratique taxonomique et compatible avec le format standard international [ABCD](#) a également été proposé dans le cadre de cette étude. Ce modèle est actuellement en phase de test en collaboration avec la [GFBio](#) (German Federation for Biological Data).

**Miralles A**, Bruy T, Wolcott K, Scherz MD, Begerow D, Beszteri B, Bonkowski M, Felden J, Gemeinholzer B, Glaw F, Glöckner FO, Hawlitschek O, Kostadinov I, Nattkemper TW, Printzen C, Renz J, Rybalka N, Stadler M, Weibulat T, Wilke T, Renner S, Vences M (2020). Repositories for Taxonomic Data: Where We Are and What is Missing. *Systematic Biology*, 69(6): 1231–1253, <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa026>

Gemeinholzer B, Vences M, Beszteri B, Bruy T, Felden J, Kostadinov I, **Miralles A**, Nattkemper TW, Printzen C, Renz J, Rybalka N, Schuster T, Weibulat T, Wilke T, Renner SS (2020). Data storage and data re-use in taxonomy - the need for improved storage and accessibility of heterogeneous data. *Organisms Diversity and Evolution*, 20(1): 1-8. <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00428-w>

### 3. PERSPECTIVES

Dans les années à venir, je projette d'approfondir chacun des trois axes de recherche évoqués dans le premier volume. Divers projets à moyen terme sont d'ores et déjà initiés. Ils ne concernent pas que des questions pratiques et méthodologiques en taxonomie, mais traitent également des radiations adaptatives de squamates fouisseurs et de la perception humaine de la biodiversité.

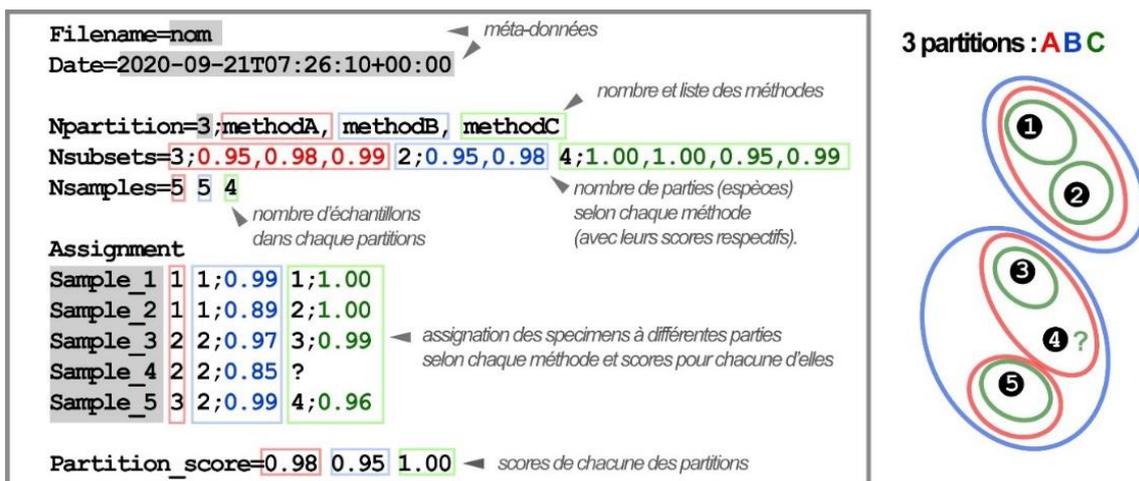
#### 3.1. Faciliter le dialogue entre outils numériques taxonomiques

La conception de LIMES a révélé le besoin d'un format standardisé de partition d'espèce, encore inexistant à ce jour. Aucun des logiciels de délimitation disponibles ne présente ses partitions sous la même forme. L'absence d'un tel standard, comme il en existe par exemple en phylogénétique (*.fasta*, *.nexus*, *.phy* pour les alignements ou *.nwk* pour les topologies) est en un sens révélateur du manque d'intérêt méthodologique porté à la taxonomie contemporaine. Sans format standard permettant une combinaison instantanée des données, la discipline éprouve des difficultés à se hisser vers l'idéal « intégratif » qu'elle promet. Les différents logiciels de délimitations ne peuvent pas communiquer simplement entre eux et échanger directement les hypothèses de partition qu'ils infèrent. Le dialogue entre approches, au cœur même de la notion d'intégration, est bien évidemment toujours possible, mais au prix de manipulations lourdes et malaisées des fichiers de partitions : Les jeux de données comprenant plusieurs centaines ou milliers de spécimens et plusieurs méthodes de délimitation se banalisant (ex. Renner et al. 2017, Garcià-Melo et al. 2019, Hoffmann et al. 2019, Solihah et al. 2020, Christodoulou et al. 2020), les multiples étapes de transformations manuelles ou semi-manuelles des fichiers peuvent prendre un temps considérable et générer des erreurs.

Pour ces raisons, le développement d'un format de partition standardisé représenterait un pas en avant décisif vers une taxonomie pleinement intégrative, en permettant un dialogue fluide et direct entre les différents outils numériques produisant, comparant ou utilisant des partitions/assignations d'espèces. Un tel format, par exemple, pourrait faciliter (1) la comparaison statistique de différentes partitions alternatives (ex. congruence globale, similarité ou pouvoir de résolution, identification des sous-

ensembles qui sont délimités de manière congruente, etc. ), (2) le test statistique, avec un programme de délimitation donné, d'une partition déduite par une autre approche, (3) l'exploration préliminaire d'autres types de données, sous différentes hypothèses de délimitation (par exemple, en reportant des partitions alternatives sur un arbre phylogénétique, un plot multifactoriel morphométrique (ACP) ou une carte de répartition géographique ; ou en explorant un large éventail de photographies de spécimens afin de rechercher visuellement de subtiles différences morphologiques entre espèces ; ou encore pour effectuer une série d'analyses d'arbres d'espèces (species tree) avec divers à priori d'affectation des spécimens à des espèces), (4) l'extraction automatisée des caractéristiques spécifiques de chaque sous-ensemble, selon différentes hypothèses de partitionnement (par exemple listes de traits diagnostiques moléculaires et morphologiques, ou statistiques descriptives caractérisant chacune des espèces délimitées, ou encore leurs spécificités écologiques ou distributionnelles) ou (5) la réaffectation taxonomique automatisée des spécimens dans une base de données, consécutivement à une analyse de délimitation ou à une (re)identification automatisée des spécimens. En fait, les applications d'un tel fichier ne peuvent pas être énumérées ici de manière exhaustive, celui-ci pouvant potentiellement faciliter toute situation (analyses ou mises à jour de la base de données) impliquant un ensemble multi-spécifique de spécimens dont l'assignation des spécimens à une espèce est d'une importance cruciale, mais pas encore définitivement fixée.

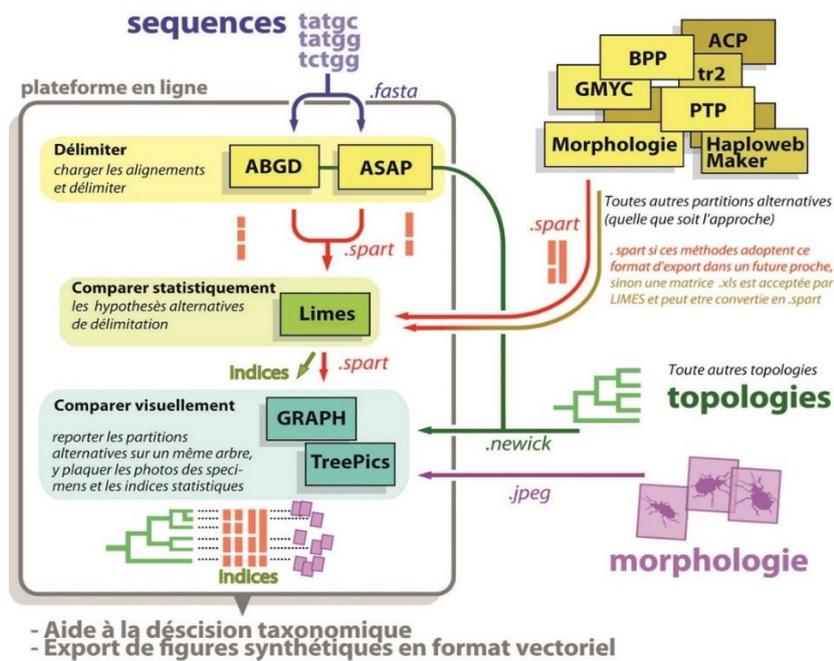
Le fichier *.spart* (**s**pecies **p**artition), actuellement en cours de développement, devrait contribuer à combler ces lacunes en réunissant dans un même fichier l'ensemble des informations décrivant une (ou plusieurs) partition d'espèce (Figs 3.1 et 3.2).



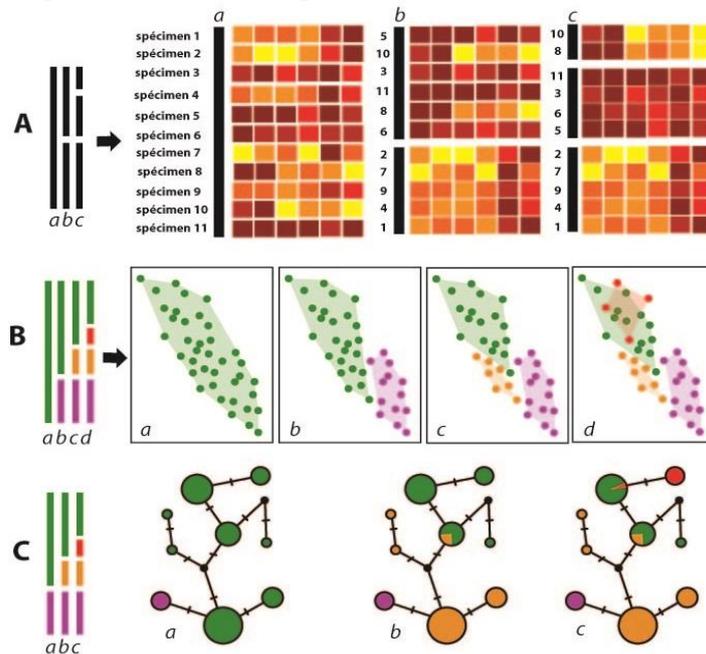
**Figure 3.1.** Le format *.spart* (exemple, format temporaire susceptible d'évoluer dans les mois à venir) réunira l'ensemble des informations relatives aux résultats d'une ou plusieurs analyses de délimitation d'espèces (c'est-à-dire une partition d'espèces, exemple correspondant schématisé à droite): nombre d'échantillons et d'espèces délimités, assignation de chacun des spécimens à une espèce donnée et selon une méthode donnée, ainsi que divers scores de fiabilité envisageables (relatifs à l'assignation d'un spécimen à une espèce, au degré de confiance accordé à une espèce donnée ou à une partition dans son ensemble).

Un projet de plateforme en cours de développement et en collaboration avec Nicolas Puillandre, Guillaume Achaz et Sophie Brouillet (MNHN) permettra d'illustrer concrètement les potentialités offertes par le format *.spart*. Divers outils de taxonomie numérique ont déjà été mis au point par les membres de ce collectif, tels que les logiciels [ABGD](#) et [ASAP](#) (délimitation moléculaire, Puillandre et al. 2012, 2020), [TREEPICS](#) (explorateur de photographies de spécimens les connectant aux branches d'un arbre, Puillandre et al. 2017), « Graph » (une interface partition/topologie non publiée) ou [LIMES](#) (comparateur de partitions précédemment mentionné). Ces différents outils offrent des fonctionnalités inédites et un gain de temps précieux pour les taxonomistes, mais ils ne sont ni interopérables, ni même accessibles sur un même site web.

Le projet de plateforme consistera à connecter ces outils via un site accessible en ligne et gratuit. Celui-ci offrira la possibilité aux utilisateurs de se laisser guider par un flux opérationnel pragmatique, simple d'utilisation, les menant « click après click » de la délimitation d'espèce jusqu'à l'export de représentations graphiques synthétiques des résultats (Fig. 3.2).



**Figure 3.2.** La plateforme de délimitation taxonomique devrait permettre un workflow simple, fluide et accessible à tous en ligne. En important des alignements et des photographies, il sera par exemple possible de délimiter puis de visualiser les différentes hypothèses résultantes en les reportant sur un arbre, mais aussi de comparer les photographies des spécimens correspondantes (reportés sur chaque bout de branches). Il sera aussi possible d'importer d'autres hypothèses de délimitations (partitions), tout en pouvant prendre en compte différents indices (projet en cours).



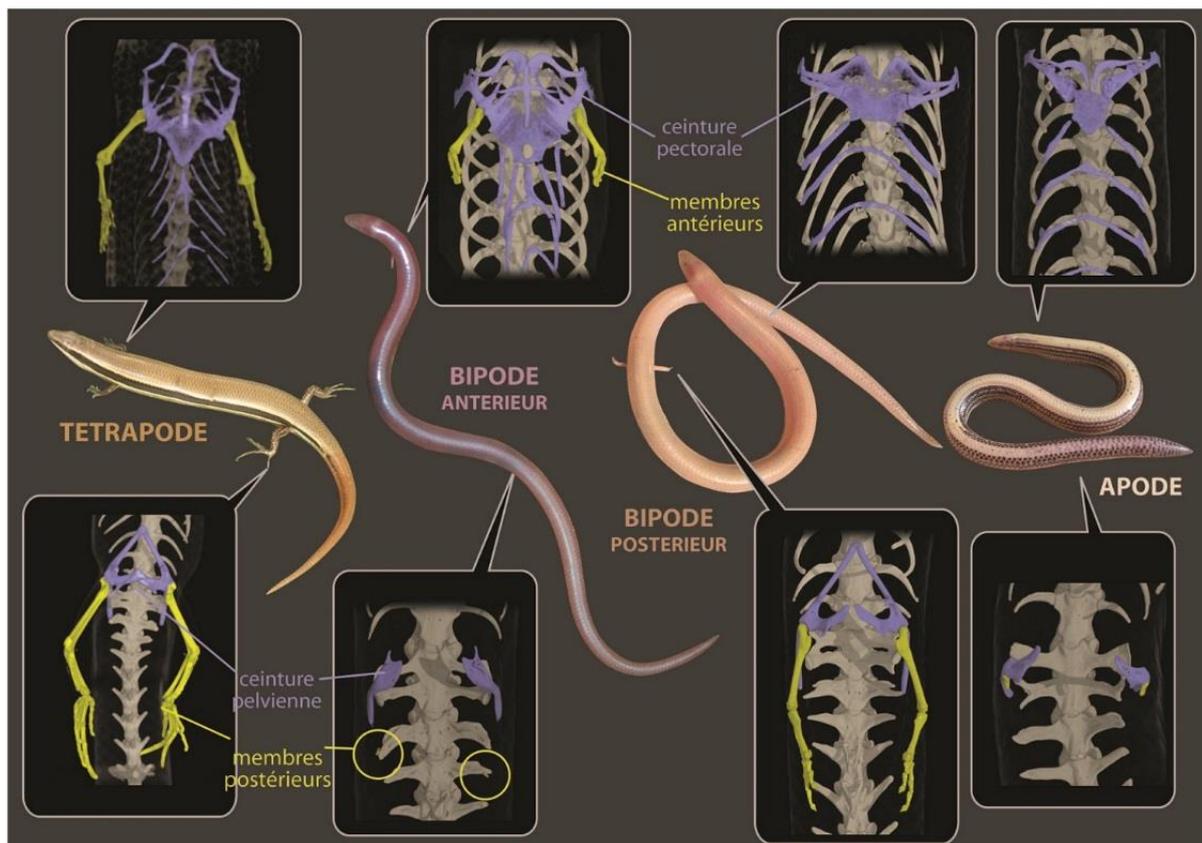
**Figure 3.3.** Il existe de nombreux autres outils permettant de délimiter, d'analyser ou de visualiser diverses données  $\alpha$ -taxonomiques (c'est-à-dire basées sur des spécimens)... mais aucun langage commun leur permettant de communiquer de façon simple et fluide. A plus long terme, un format standard de partition tel que *.spart* permettra théoriquement de les croiser toutes « en quelques clicks ». À titre d'exemple, différents programmes d'analyse de données morphologiques pourraient tirer bénéfice de ce format afin d'explorer et d'interpréter bien plus facilement leurs données, en faisant par exemple défiler les différentes hypothèses de délimitation précédemment inférées par des données moléculaires : (A) Heat-map de données morphologiques triées selon des partitions concurrentes, (B) ACP dont les points sont colorés selon diverses partitions, (C) réseau d'haplotypes.

À terme, le format de partitions .spart pourra théoriquement être utilisé par toutes les applications bio-informatiques souhaitant échanger, confronter ou combiner différentes partitions, et ce quelle que soit la méthode de délimitation utilisée et quelle que soit la nature des données dont elles sont issues, qu'il s'agisse d'effectuer des analyses statistiques ou de réaliser diverses visualisations graphiques (voir par ex. Fig 3.3).

### **3.2. Convergences et adaptations chez les squamates fouisseurs.**

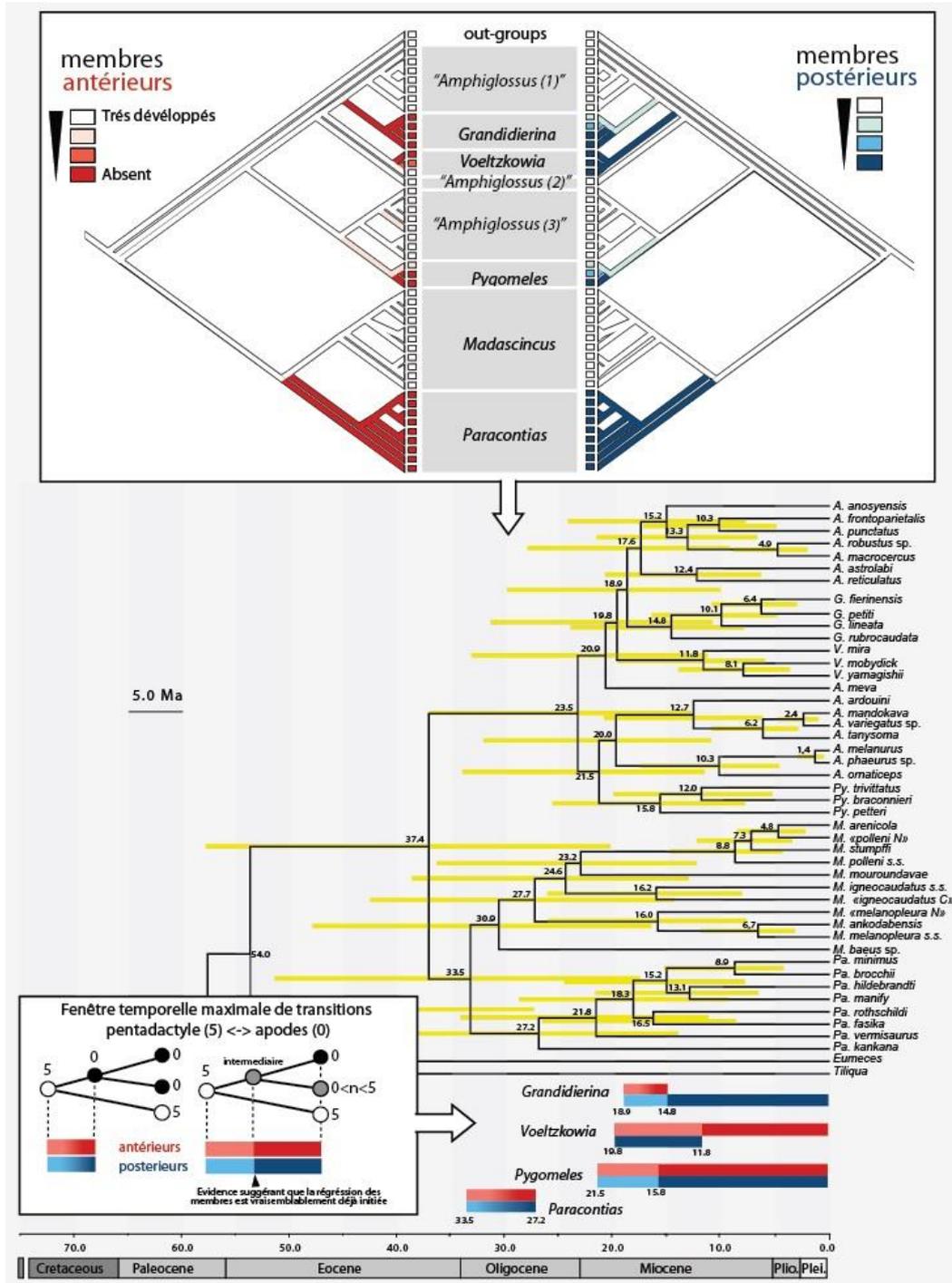
Les divers travaux méthodologiques mentionnés ci-dessus correspondent tous à des tentatives de résolution de problèmes concrets précédemment rencontrés au cours de recherches appliquées. Ces deux approches, méthodologiques et appliquées, me semblent indissociables l'une de l'autre, raison pour laquelle je compte poursuivre mes travaux de révision appliqués aux squamates, et plus particulièrement aux scinques fouisseurs de Madagascar. De nombreux complexes d'espèces restent à clarifier, et régulièrement, des collègues font appel à mon expertise pour étudier des spécimens nouvellement collectés et nécessitant vraisemblablement la création de nouveaux taxons. La taxonomie de nombres de ces espèces fouisseuses (ex. Genres *Paracontias*, *Voeltkowia* ou *Grandidierina*) est encore très mal résolue. Peu d'herpétologues se consacrent véritablement à l'étude ou à la collecte de ces organismes, en raison notamment de leurs petites tailles (ultraminiaturisation), de leurs mœurs fouisseuses (technique de prospection et de collecte spécifiques, complexe à mettre en œuvre et généralement moins fructueuses que celles employées pour les lézards vivants en surface), de leurs répartitions fréquemment micro-endémiques (probablement dues à leurs faibles capacités dispersives) et de leur morphologie très conservée (probablement en raison de fortes contraintes morpho-fonctionnelles liées à leur mode de vie fouisseur).

De ce fait, les collections d'histoire naturelle et les données morphologiques, anatomiques et moléculaires recueillies par les taxonomistes constituent bien souvent les seules opportunités pouvant être exploitées afin d'aborder des questions relatives à l'évolution de ces discrètes lignées de squamates.



**Figure 3.4.** Quatre représentants de la même lignée évolutive des scincinés malgaches, illustrant l'extrême diversité anatomique au sein de ce groupe, allant de formes « classiques » (tétrapodes et pentadactyles) à des formes totalement apodes, aveugles et miniaturisées, en passant par de nombreuses formes intermédiaires (de gauche à droite, représentants des genres *Madascincus*, *Voeltkowiea* et *Grandidierina* (x2)).

Les questions relatives aux multiples transitions convergentes d'une forme plésiomorphe aérienne, tétrapode et tétradactyle vers un type fouisseur, serpentiforme, apode et aveugle figurent certainement parmi les plus attrayantes pour ces groupes. Leur récurrence (particulièrement remarquable au sein de la lignée malgache, Erens et al. 2017) et l'existence de multiples formes intermédiaires (large spectre de variations et de mosaïques de caractères, figs. 3.4, 3.5) permet de les aborder avec une approche comparative et généraliste. L'intérêt de ces multiples lignées convergentes réside notamment dans le fait qu'elles peuvent être considérées comme autant de « pseudo-réplicas évolutifs » afin d'en tirer des conclusions statistiquement validées sur les grandes tendances adaptatives et les contraintes affectant l'évolution des traits anatomiques chez les squamates fouisseurs : miniaturisation extrême, régression des membres, des yeux ou de l'oreille interne, perte de la pigmentation, démultiplication/homogénéisation des vertèbres...



**Figure 3.5.** Approches intégratives combinant reconstructions d'arbres phylogénétiques, anatomie comparée (micro-tomographie), reconstruction des états ancestraux et datation moléculaire afin de retracer les différents événements de régression des membres chez les Scincinés malgaches. Ces travaux s'attachant à décrire les patrons évolutifs peuvent par la suite conduire à d'autres approches (ex. histologie, biologie du développement ou anatomie fonctionnelle) afin de se pencher sur des questions relatives aux processus qui en sont à l'origine. Notons que le pouvoir résolutif de ces approches phylogénétiques (reconstructions des états ancestraux, taux d'extinctions/ou de spéciation) est directement lié à la richesse de l'échantillonnage en espèces. Disposer au préalable d'un référentiel taxonomique finement résolu est donc un prérequis essentiel pour étudier l'évolution anatomique de ces groupes encore très mal connus (extrait de Miralles et al. 2015).

C'est la raison pour laquelle je souhaiterais approfondir cette thématique de recherche sur le long terme, afin notamment d'aborder plusieurs questions relatives à l'évolution convergente de ces traits, en combinant anatomie comparée fine (CTscan), morphologie fonctionnelle et analyses phylogénétiques robustes (des approches evo-devo complémentaires pourraient également être envisagées, mais il est important de noter qu'à l'heure actuelle, leur mise en œuvre pratique sur de tels organismes constituent un défi technique à relever).

Les Scincidae (multiples cas de transitions convergentes vers un type serpentiforme) et les Scolécophidiens (lignées de serpents les plus «basales») constituent deux groupes modèles de choix. Je dispose déjà d'une centaine de CTscans de crâne (précédent postdoctorat avec A. Herrel et N. Vidal, MNHN). Encore très partiellement exploités, ils pourront faire l'objet de quelques sujets de Master et contribuer significativement à un moins un projet de thèse dans les années à venir.

**Le Guilloux M, Miralles A**, Measey J, Vanhooydonck B, O'Reilly J, Fabre A-C & Herrel A (2020). Trade-offs between burrowing and biting fossorial scincid lizards? *Biological Journal of the Linnean Society*. 130(2) : 310-319. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa031>

**Miralles A**, Marin J, **Markus D**, Herrel A, Hedges SB, Vidal N. (2018). Molecular evidence for the paraphyly of Scolecophidia and its evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology* 31(12):1782-1793. <https://doi.org/10.1111/jeb.13373>

**Miralles A**, Jono T, Mori A, Gandola R, Erens J, Köhler J, Glaw F, Vences M (2016). A new perspective on the reduction of cephalic scales in fossorial legless skinks (Squamata, Scincidae). *Zoologica Scripta*. <https://doi.org/10.1111/zsc.12164>

**Miralles A**, Hipsley CA, Erens J, Gehara M, **Rakotoarison A**, Glaw F, Müller J & Vences M (2015). Distinct patterns of desynchronized limb regression in Malagasy scincine lizards (Squamata, Scincidae). *PlosONE* 10 (6): e0126074. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126074>

**Miralles A**, Anjeriniana M, Hipsley CA, Mueller J, Glaw F & Vences M. (2012). Variations on a bodyplan: description of a new Malagasy "mermaid skink" with flipper-like forelimbs only (Scincidae: *Sirenoscincus*). *Zoosystema*. 34(4): 701–710. <https://doi.org/10.5252/z2012n4a3>

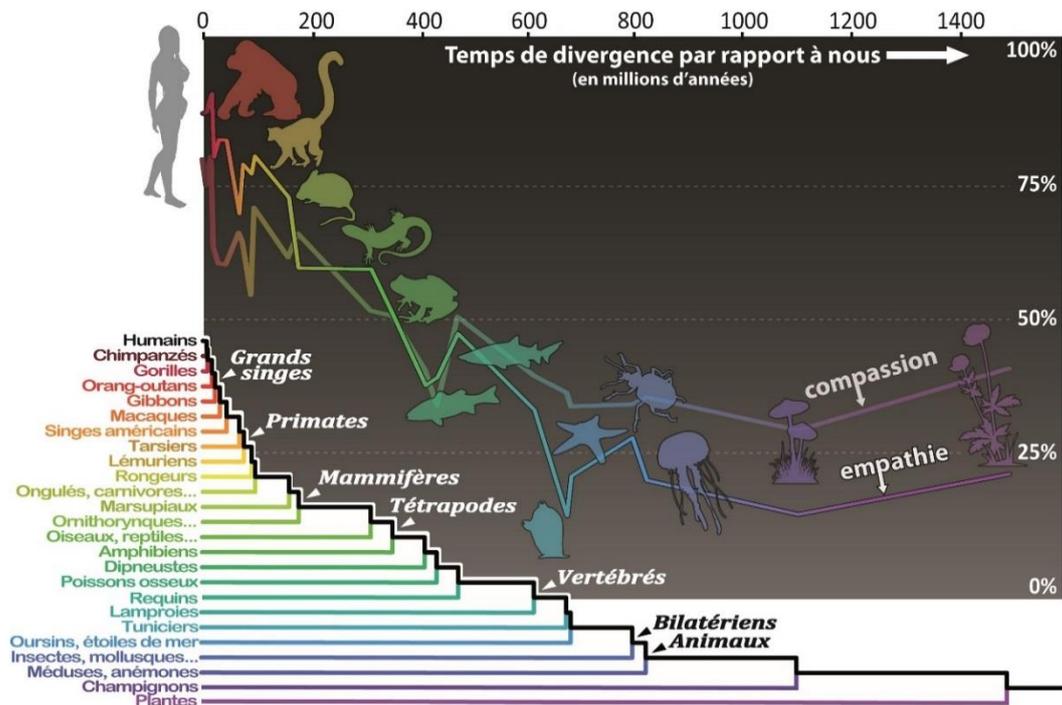
**Miralles A**, Köhler J, Vieites DR, Glaw F & Vences M (2011). Hypotheses on rostral shield evolution in fossorial lizards derived from the phylogenetic position of a new species of the *Paracontias* (Scincidae). *Organisms Diversity and Evolution*, 11: 135–150. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0042-6>

### **3.3. Etudes de la perception humaine de la biodiversité**

Enfin, c'est aux antipodes de ces deux axes de recherche précédemment mentionnés que se situe le troisième et le plus récent d'entre eux, à savoir l'étude comparative des perceptions émotionnelles humaines à l'égard des autres espèces.

Notre relation avec la nature a de multiples dimensions : utilitaire, culturelle, imaginaire, scientifique... et émotionnelle. Cette composante émotionnelle dans notre relation à la diversité du Vivant est bien souvent négligée par les scientifiques de la biodiversité. Pourtant, nos préférences émotionnelles et perceptives envers certains taxons conditionnent nos interactions avec le reste du monde vivant, canalisent l'opinion publique et représentent une source importante de biais au sein même des communautés scientifiques et des acteurs de la conservation (Troudet et al. 2017, Callen et al. 2020). En dépit du fait que le psychisme humain constitue l'objet central de ce thème de recherche, la contribution des experts en biodiversité demeure cruciale, car ils maîtrisent les grilles d'interprétation (expertise, stratégie d'échantillonnage taxonomique, concepts, outils d'analyse) indispensables pour caractériser objectivement (1) les organismes (phénotypes, comportements...) et (2) la structure de la biodiversité (relations évolutives, écosystèmes...).

C'est suite à un article de diffusion présentant les principes de la collecte scientifique (notamment pour justifier et défendre le recours à la collecte – et donc au sacrifice – d'animaux sauvages) et des réactions que cet article put susciter sur les réseaux sociaux (cf. Miralles 2017) que j'ai commencé à envisager cette question avec une perspective scientifique. Une première étude publiée en 2019 a permis d'établir la première cartographie du monde vivant à travers le prisme de nos affects (Miralles et al. 2019), en s'intéressant plus particulièrement à la fluctuation de notre empathie et de notre compassion à l'égard de différents taxons allant des plantes à l'être humain. Ce travail s'est appuyé sur plus de 3500 participations à un questionnaire photographique en ligne présentant une cinquantaine de taxons différents. Les résultats obtenus ont mis en évidence la composante évolutive de nos réactions empathiques et l'influence de puissants mécanismes anthropomorphiques dans notre relation affective avec les autres formes vivantes (Fig. 3.6).



**Figure 3.6.** Notre empathie\* et notre compassion\* envers les autres organismes diminuent avec le temps de divergence phylogénétique qui nous en sépare. Ce phénomène repose vraisemblablement sur le fait que plus une espèce est phylogénétiquement proche de nous, plus nous partageons avec elle de caractéristiques progressivement acquises au cours de notre trajectoire évolutive commune. Grâce à l'accumulation de ces "stimuli anthropomorphiques", nous pourrions ainsi plus facilement percevoir en elle un alter ego, être en empathie avec, et adopter à son égard les mêmes comportements pro-sociaux que ceux nous permettant d'entretenir des relations réciproquement bénéfiques avec nos semblables (par exemple, la compassion, l'altruisme, l'attachement).

\*L'empathie fait ici référence à notre capacité à percevoir intuitivement les émotions et les états mentaux des autres, tandis que la compassion fait référence à un sentiment induit par la souffrance d'autrui, associé à la volonté désintéressée d'y remédier. Chez les humains, ces deux états mentaux sont à la base de la communication émotionnelle et des comportements prosociaux.

Parmi les nombreuses questions soulevées par cette étude, se pose celle de l'universalité de la gradation de nos perceptions empathiques et de nos impulsions compassionnelles envers la diversité de la vie : les propriétés perceptives et neurocognitives de l'espèce humaine résultent essentiellement de l'évolution biologique, et nos prédispositions à l'empathie sont en partie déterminées par nos gènes (Decety & Svetlova 2012, Warrier et al. 2018). Nos interactions avec le monde naturel sont donc largement conditionnées par ces propriétés biologiques et ne se limitent pas à des facteurs strictement culturels. Dans notre étude de 2019, aucun facteur culturel (par exemple le régime alimentaire, les inclinaisons éthiques, les croyances) n'est par exemple en mesure d'expliquer la corrélation très significative entre nos perceptions empathiques et le temps de divergence phylogénétique qui nous sépare des autres espèces. Cependant, le fait que cette étude ait été limitée à une population occidentale (France) ne permet pas de généraliser ses résultats à l'ensemble de l'humanité.

Je souhaiterais prolonger cette question dans les quelques années à venir, et notamment tester cette hypothèse d'universalité de nos préférences empathiques et compassionnelles à l'égard du Vivant. À la différence de nombreuses études portant sur nos représentations (c'est-à-dire les spécificités propres à chaque culture), ce travail vise à rechercher ce qui nous unit, en tant qu'espèce, dans notre rapport à la nature. Pour ce faire, j'envisage deux approches antagonistes mais complémentaires, l'une pour étudier l'influence de nos *représentations culturelles*, et l'autre pour étudier l'influence de nos *prédispositions neurodéveloppementales* à l'empathie :

**(1) Une approche ethnologique** destinée à tester et à quantifier l'influence des *différentes représentations culturelles* sur notre modèle de réponse empathique spontanée. Cette approche pourrait consister à refaire les tests de perception de 2019 auprès de populations très différentes les unes des autres (ex. populations de chasseurs-cueilleurs ou pratiquant le pastoralisme), afin de maximiser la diversité des cultures et de leurs environnements (écosystèmes contrastés, différents systèmes de représentation, etc.).

**(2) Une approche cognitive** destinée à tester l'influence de nos *prédispositions neurodéveloppementales à l'empathie*. Celle-ci pourrait notamment consister à réaliser ces mêmes tests auprès de personnes souffrant de troubles du spectre autistique. Ces troubles neurodéveloppementaux ont une forte base génétique (Vorstman et al. 2017) et sont caractérisés par un déficit persistant de la communication socio-émotionnelle et de la réciprocité, et par une sensorialité atypique (regard, audition, toucher, etc.) (American Psychiatric Association, 2013). Cependant, plusieurs études montrent une nette capacité des personnes atteintes de TSA à établir des liens forts avec les animaux de compagnie, une propriété qui est même exploitée à des fins thérapeutiques (O'Haire 2013). Leur attention visuelle est plus forte (et plus adaptée à la recherche d'indices émotionnels) sur les visages d'animaux que sur les visages humains (Grandgeorge et al, 2016, Valiyamattam et al. 2020), et leur traitement cognitif des informations provenant des animaux semble plutôt préservé, contrairement à celui des autres êtres humains (Atherton & Cross 2019).

Plus généralement, les échanges menés avec divers collègues issus d'autres disciplines m'ont fait prendre conscience que pour explorer ce champ de recherche émergent, un

effort important de décloisonnement des différentes disciplines impliquées était nécessaire. Un processus de réflexion transdisciplinaire doit être mené en amont dans le but de définir un socle méthodologique commun et approprié, mais encore inexistant. C'est pourquoi je compte également organiser au premier semestre 2021 un workshop de quelques jours au MNHN, afin de réunir des experts de disciplines aussi diverses que la systématique, les sciences cognitives, l'écologie, l'ethnologie, la sociologie, la psychologie comportementale ou l'intelligence artificielle. L'enjeu de cet atelier consistera à jeter les bases d'un pont transdisciplinaire durable, (1) en s'accordant sur un glossaire commun (= se comprendre), (2) en clarifiant les enjeux spécifiques de chaque discipline (= comprendre les intérêts et les attentes des uns et des autres) et (3) en permettant le transfert réciproque des notions fondamentales et des bonnes pratiques méthodologiques propres à chaque discipline (= ne pas négliger la complexité et les exigences élémentaires des autres disciplines).

**Miralles A**, Raymond M, Lecoindre G (2019). Empathy and compassion toward other species decrease with evolutionary divergence time. *Scientific Reports*, 9: 19555. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56006-9>

#### 4. BIBLIOGRAPHIE

- Ahrens D, Fujisawa T, Krammer H-J, Eberle J, Fabrizi S, Vogler AP. 2016.** Rarity and Incomplete Sampling in DNA-Based Species Delimitation, *Systematic Biology*, 65(3): 478–494
- American Psychiatric Association. 2013.** *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders: Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders, Fifth Edition*. Arlington, VA: American Psychiatric Association, 2013.
- Atherton G, Cross L. 2019.** Animal Faux Pas: Two Legs Good Four Legs Bad for Theory of Mind, but Not in the Broad Autism Spectrum. *The Journal of Genetic Psychology*, 180 (2,3): 81–95.
- Brooke M. de L. 2000.** Why museums matter. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 136–137
- Cain AJ. 2020.** Taxonomy. Encyclopaedia Britannica, [www.britanica.com](http://www.britanica.com) . Consulté le 01 octobre 2020.
- Callen A, Hayward MW, Klop-Toker K, Allen BL, Ballard G et al. 2020.** Envisioning the future with ‘compassionate conservation’: An ominous projection for native wildlife and biodiversity. *Biological Conservation*, 241: 108365.
- Camargo A, Sites J. 2013.** Species delimitation: A decade after the renaissance. In: Pavlinov I (ed) *The Species Problem -Ongoing Issues*. InTech, Rijeka, pp 225–247
- Campillo LC, Barley AB, Thomson RC. 2020.** Model-Based Species Delimitation: Are Coalescent Species Reproductively Isolated? *Systematic Biology*, 69(4): 708–721
- Chan KO, Hutter CR, Wood PL Jr, Grismer LL, Das I, Brown RM 2020.** Gene flow creates a mirage of cryptic species in a Southeast Asian spotted stream frog complex. *Molecular Ecology*, 29(20): 3970–3987
- Christodoulou M, O'Hara T, Hugall AF, Khodami S, Rodrigues CF, Hilario A, Vink A, Martinez Arbizu, P. 2020.** Unexpected high abyssal ophiuroid diversity in polymetallic nodule fields of the northeast Pacific Ocean and implications for conservation. *Biogeosciences*, 17: 1845–1876
- Costello MJ 2020.** A better way to manage species names in IUCN. *SSC Quaterly report (IUCN)*, 3: 13-16
- Costello MJ, May RM, Stork NE. 2013a.** Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339(6118): 413–416.
- Costello MJ, Wilson S., Houlding B. 2013b.** More taxonomists describing significantly fewer species per unit effort may indicate that most species have been discovered. *Systematic Biology*, 62: 616–624
- Darwin CR. 1859.** *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. [1st edition]
- Darwin Correspondence Project, “Letter no. 2022,”** [www.darwinproject.ac.uk](http://www.darwinproject.ac.uk). Consulté le 30 Juillet 2020.

- Dayrat B. 2005.** Toward integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 407–415
- Derkarabetian S, Hedin M. 2014.** Integrative taxonomy and species delimitation in harvestmen: a revision of the western North American genus *Sclerobunus* (Opiliones: Laniatores: Travunioidea). *PLoS One*, 9: e104982
- Decety J, Svetlova M. 2012.** Putting together phylogenetic and ontogenetic perspectives on empathy. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 2(1): 1-24
- DeSalle R, Egan MG, Mark S. 2005.** The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 1905–1916
- Dobzhansky T. 1937.** *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York. (2nd ed., 1941; 3rd ed., 1951).
- Ducasse J, Ung V, Lecointre G, Miralles A. 2020.** LIMES, a tool for comparing species partition. *Bioinformatics*, 36(7): 2282-2283.
- Ence DD, Carstens BC. 2011.** SpedeSTEM: A rapid and accurate method for species delimitation. *Molecular Ecology Resources*, 11: 473–480.
- Erens J, Miralles A, Glaw F, Chatrou L, Vences M. 2017.** Extended molecular phylogenetics and revised systematics of Malagasy scincine lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 466–472
- Fitzpatrick BM. 2002.** Molecular correlates of reproductive isolation. *Evolution*, 56: 191–198
- Flot J-F, Couloux A, Tillier S. 2010.** Haplowebs as a graphical tool for delimiting species: a revival of Doyle's "field for recombination" approach and its application to the coral genus *Pocillopora* in Clipperton. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 372.
- Fontaine B, van Achterberg K, Alonso-Zarazaga MA, Araujo R, Asche M, Aspöck H, Aspöck U, Audisio P, Aukema B, Bailly N, Balsamo M, Bank RA, Belfiore C, Bogdanowicz W., Boxshall G, Burckhardt D, Chylarecki P, Deharveng L, Dubois A, Enghoff H, Fochetti R, Fontaine C, Gargominy O, Gomez Lopez MS, Goujet D, Harvey MS, Heller KG, van Helsdingen P, Hoch H, De Jong Y, Karsholt O, Los W, Magowski W, Massard JA, McInnes SJ, Mendes LF, Mey E, Michelsen V, Minelli A, Nieto Nafria JM, van Nieukerken EJ, Pape T, De Prins W, Ramos M, Ricci C, Roselaar C, Rota E, Segers H, Timm T, van Tol J, Bouchet P. 2012.** New species in the Old World: Europe as a frontier in biodiversity exploration, a test bed for 21st century taxonomy. *PLoS One*, 7: e36881
- Fontaneto D, Herniou E., Boschetti C, Caprioli M, Melone G, Ricci C, Barraclough TG. 2007.** Independently evolving species in asexual bdelloid rotifers. *PLoS Biology*, 5: e87
- Fouquet A, Gilles A, Vences M, Marty C, Blanc M, Gemmell NJ. 2007.** Underestimation of Species Richness in Neotropical Frogs Revealed by mtDNA Analyses. *PLoS ONE*, 2(10): e1109.
- Fujisawa T, Aswad A, Barraclough TG. 2016.** A Rapid and Scalable Method for Multilocus Species Delimitation Using Bayesian Model Comparison and Rooted Triplets. *Systematic Biology*, 65 (5): 759–771
- García-Melo JE, Oliveira C, Da Costa Silva GJ, Ochoa-Orrego LE, Garcia Pereira LH, Maldonado-Ocampo JA. 2019.** Species delimitation of neotropical Characins

- (Stevardiinae): Implications for taxonomy of complex groups. *Plos One*, 14(6): e0216786.
- Garnett ST, Christidis L. 2017.** Taxonomy anarchy hampers conservation. *Nature*, 546 (7656): 25–27
- Garnett ST, Christidis L, Conix S, Costello MJ, Zachos FE, Bánki OS, Bao Y, Barik SK, Buckeridge JS, Hobern D, Lien A, Montgomery N, Nikolaeva S, Pyle RL, Thomson SA, van Dijk PP, Whalen A, Zhang ZQ, Thiele KR. 2020.** Principles for creating a single authoritative list of the world's species. *PLoS Biology*, 18(7): e3000736
- Gewin, V. 2002.** All living things, online. *Nature*, 418: 362–363
- Good DA, Wake DB. 1992.** Geographic variation and speciation in the torrent salamanders of the genus *Rhyacotriton* (Caudata: Rhyacotritonidae). *University of California Publications in Zoology*, 126: 1–91
- Grandgeorge M, Degrez C, Alavi Z., Lemmonier E. 2016.** Face Processing of Animal and Human Static Stimuli by Children with Autism Spectrum Disorder: A Pilot Study. *Human-Animal Interaction Bulletin*, 4 (1): 39–53
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR. 2003.** Biological identifications through DNA barcodes », *Proceedings of the Royal Society of London*, 270 (1512): 313–321
- Hennig W. 1950.** *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Berlin: Deutscher Zentralverlag. (non lu)
- Hennig W. 1975.** "Cladistic Analysis or Cladistic Classification? A reply to Ernst Mayr," *Systematic Zoology*, 24: 244–256
- Hofmann EP, Nicholson KE, Luque-Montes IR, Köhler G, Cerrato-Mendoza CA, Medina-Flores M, Wilson LD and Townsend JH. 2019.** Cryptic Diversity, but to What Extent? Discordance Between Single-Locus Species Delimitation Methods Within Mainland Anoles (Squamata: Dactyloidae) of Northern Central America. *Frontiers in Genetics*, 10:11
- ICZN. 1999.** International Code of Zoological Nomenclature. Quatrième édition. London, U.K. [www.iczn.org/iczn/index.jsp](http://www.iczn.org/iczn/index.jsp)
- Isaac NJB, Mallet J, Mace GM. 2004.** Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9): 464–469
- IUCN. 2020.** *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2.* <https://www.iucnredlist.org>. Consulté le 23 septembre 2020.
- Jones G. 2017.** Algorithmic improvements to species delimitation and phylogeny estimation under the multispecies coalescent. *Journal of Mathematical Biology*, 74: 447
- Jones G, Aydin Z, Oxelman B. 2014.** DISSECT: An assignment-free Bayesian discovery method for species delimitation under the multispecies coalescent. *Bioinformatics*, 31: 991–998
- Kapli P, Lutteropp S, Zhang J, Kobert K, Pavlidis P, Stamatakis A, Flouri T. 2016.** Multi-rate Poisson Tree Processes for single-locus species delimitation under Maximum Likelihood and Markov Chain Monte Carlo. *Bioinformatics*, 33 : 1630–1638
- Lacepède (De), B. G. E. 1788.** Histoire Naturelle des Quadrupèdes Ovipares et des Serpens. Tome Premier. Hôtel de Thou, Paris, France.

- Larsen BB, Miller EC, Rhodes MK, Wiens JJ. 2017.** Inordinate fondness multiplied and redistributed: the number of species on Earth and the new pie of life. *Quarterly Review of Biology*, 92: 229–265
- Linnæus, C. 1758.** Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. - pp. [1-4], 1-824. Holmiæ. (Salvius).
- Locey KJ, Lennon JT. 2016.** Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113(21): 5970–5975
- Locey KJ, Lennon JT. 2016.** Scaling laws predict global microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113 (21): 5970–5975
- Luo A, Ling C, Ho SYW, Zhu C-D. 2018.** Comparison of Methods for Molecular Species Delimitation Across a Range of Speciation Scenarios, *Systematic Biology*, 67 (5): 830–846
- Mallet J. 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 363: 2971–2986
- Mallet J, Willmott K. 2003.** Taxonomy: renaissance or Tower of Babel? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 57–59
- Mason NA, Fletcher NK, Gill BA, Funk C, Zamudio KR. 2020.** Coalescent-based species delimitation is sensitive to geographic sampling and isolation by distance. *Systematics and Biodiversity*, 18(3):269–280
- Masters BC, Fan V, Ross HA. 2011.** Species Delimitation - a Geneious plugin for the exploration of species boundaries. *Molecular Ecology Resources*, 11: 154–157
- May RR, Harvey PH. 2009.** Species uncertainties. *Science*, 323: 687.
- Mayr E. 1942.** Systematics and the Origin of Species, from the viewpoint of a zoologist. New York, Columbia University Press, 334 p.
- Mayr E. 1963.** Animal Species and Evolution, Cambridge, Harvard University Press, 779 p.
- Mayr E. 1970.** Populations, Species and Evolution, Cambridge, Harvard University Press, 453 p.
- Mayr E, Ashlock PD. 1991.** *Principles of Systematic Zoology*. Seconde edition. McGraw-Hill, New York, 475 p.
- Meiri S, Mace GM. 2007.** New Taxonomy and the Origin of Species. *PLoS Biology*, 5: e194
- Melville J, Chaplin K, Hipsley CA, Sarre DS, Sumner J, Hutchinson M. 2019.** Integrating phylogeography and high-resolution X-ray CT reveals five new cryptic species and multiple hybrid zones among Australian earless dragons. *Royal Society Open Science*, 6: 191166
- Miller SE. 2007.** DNA barcoding and the renaissance of taxonomy. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104(12): 4775–4776
- Miralles A. 2017.** Pourquoi les scientifiques collectent-ils des animaux sauvages? *The Conversation (webmedia: [lien](#))*.

- Miralles A. 2018.** Qu'est-ce qu'une nouvelle espèce ? *Espèces*, 28: 50-55
- Miralles A, Bruy T, Wolcott K, Scherz MD, Begerow D, Beszteri B, Bonkowski M, Felden J, Gemeinholzer B, Glaw F, Glöckner FO, Hawlitschek O, Kostadinov I, Nattkemper TW, Printzen C, Renz J, Rybalka N, Stadler M, Weibulat T, Wilke T, Renner SS, Vences M. 2020.** Repositories for taxonomic data: Where we are and what is missing. *Systematic Biology*, 69(6): 1231–1253
- Miralles A, Vences M. 2013.** New Metrics for Comparison of Taxonomies Reveal Striking Discrepancies among Species Delimitation Methods in *Madascincus* Lizards. *PlosONE*, 8: e68242
- Monaghan MT, Wild R, Elliot M, Fujisawa T, Balke M, Inward DJ, Lees DC, Ranaivosolo R, Eggleton P, Barraclough TG, Vogler AP. 2009.** Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation. *Systematic Biology*, 58: 298–311
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B. 2011.** How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9: e1001127
- Nosil P, Harmon LJ, Seehausen O. 2009.** Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 24:145–156
- O’Haire ME. 2013.** Animal-Assisted Intervention for Autism Spectrum Disorder: A Systematic Literature Review. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 43: 1606–1622
- Padial JM, Castroviejo-Fisher S, Köhler J, Vilà C, Chaparro JC, De la Riva I 2009.** Deciphering the products of evolution at the species level: the need for an integrative taxonomy. *Zoologica Scripta*, 38: 431–447
- Padial JM., De la Riva I. 2006.** Taxonomic inflation and the stability of species lists: the perils of ostrich’s behavior. *Systematic Biology* 55:859–867
- Padial JM, Miralles A, De la Riva I, Vences M. 2010.** The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:16
- Pante E, Puillandre N, Viricel A, Arnaud-Haond S, Aurelle D, Castelin M, Chenuil A, Destombe C, Forcioli D, Valero M, Viard F, Samadi S. 2015a.** Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, 24: 525–544
- Pante E, Schoelinck C, Puillandre N. 2015b.** From Integrative Taxonomy to Species Description: One Step Beyond. *Systematic Biology*, 64(1): 152–160
- Parker CT, Tindall BJ, Garrity GM, eds. 2019.** International Code of Nomenclature of Prokaryotes. Prokaryotic Code (2008 Revision). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 69(1A): S1–S111.
- Pons J, Barraclough TG, Gomez-Zurita J, Cardoso A, Duran DP, Hazell S, Kamoun S, Sumlin WD, Vogler AP. 2006.** Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology*, 55: 595–609
- Presgraves DC. 2010.** The molecular basis of species formation. *Nature Reviews Genetics* 11(3): 175–180
- Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz G. 2012.** ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation, *Molecular Ecology*, 21: 1864–1877

- Puillandre N, Brisset J, Chagnoux S, Cavillier E. 2017.** TreePics: visualizing trees with pictures. *European Journal of Taxonomy*, 353: 1–7
- Puillandre N, Brouillet S, Achaz G. 2020.** ASAP: Assemble Species by Automatic Partitioning. *Molecular Ecology Resources*. (prépublication)
- Queiroz K. (de) 1998.** The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. In: D.J. Howard & S.H. Berlocher, S.H. (Eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*. (pp. 57–75). New York: Oxford University Press.
- Queiroz K. (de) 2007.** Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879–886
- Ratnasingham S, Hebert PDN. 2013.** A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. *PLoS ONE*, 8: e66213
- Renner MA, Heslewood MM, Patzak SD, Schäfer-Verwimp A, Heinrichs J. 2017.** By how much do we underestimate species diversity of liverworts using morphological evidence? An example from Australasian *Plagiochila* (Plagiochilaceae: Jungermanniopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 107: 576–593
- Rissler LJ, Apodaca JJ. 2007.** Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the Black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology*, 56: 924–942
- Roskov Y, Ower G, Orrell T, Nicolson D, Bailly N, Kirk PM, Bourgoin T, DeWalt RE, Decock W, Nieukerken E van, Zarucchi J., Penev L., eds. 2019.** Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 26th February 2019. Digital resource at [www.catalogueoflife.org/col](http://www.catalogueoflife.org/col). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.
- Rueffler C, Van Dooren TJM, Leimar O, Abrams PA. 2006.** Disruptive selection and then what? *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 238–245
- Schluter D. 2009.** Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, 323: 737–741
- Seehausen O, Terai Y, Magalhaes IS, Carleton KL, Mrosso HDJ, Miyagi R, Sluijs I (van der), Schneider MV, Maan ME, Tachida H, Imai H, Okada N. 2008.** Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455: 620–626
- Seifert B. 2020.** The Gene and Gene Expression (GAGE) Species Concept: An Universal Approach for All Eukaryotic Organisms, *Systematic Biology*, 69 (5): 1033–1038
- Sholihah A, Delrieu-Trottin E, Sukmono T, Dahruddin H, Risdawati R, Elvira R, Wibowo A, Kusno K, Busson F, Sauri S, Nurhaman U, Zein MSA, Fitriana Y, Utama I, Muchlisin ZA, Agnèsè JF, Hanner R, Wowor D, Steinke D, Keith P, Rüber L, Hubert N. 2020.** Disentangling the taxonomy of the subfamily Rasborinae (Cypriniformes, Danionidae) in Sundaland through DNA barcodes. *Scientific reports*, 10:2818
- Sites JW Jr., Marshall JC. 2003.** Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 462–420
- Sites JW Jr., Marshall JC. 2004.** Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 199–227
- Solís-Lemus C, Knowles LL, Ané C. 2015.** Bayesian species delimitation combining multiple genes and traits in a unified framework. *Evolution*, 69: 492–507

- Spöri Y, Flot J-F. 2020.** HaplowebMaker and CoMa: two web tools to delimit species using haplowebs and conspecificity matrices. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(11): 1434-1438
- Stork, N.E. 1993.** How many species are there? *Biodiversity and Conservation*, 2: 215–232
- Streelman JT, Danley PD. 2003.** The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 126–131
- Sukumaran J, Knowles L. 2017.** Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 114 (7): 1607–1612
- Sukumaran, J., Holder, T.M., Knowles, L.L., 2020.** Incorporating the speciation process into species delimitation. <https://github.com/jeetsukumaran/delineate>.
- Tancoigne, E., Bole, C., Sigogneau, A., Dubois A. 2011.** Insights from *Zootaxa* on potential trends in zoological taxonomic activity. *Frontiers in Zoology*, 8: 5
- Thomson SA, Pyle RL, Ah Yong ST, Alonso-Zarazaga M, Ammirati J, et al. 2018.** Taxonomy based on science is necessary for global conservation. *PLoS Biology*, 16(3): e2005075. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005075>
- Troutet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R, Legendre, F. 2017.** Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, 7: 9132
- Turland NJ, Wiersema JH, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS., Knapp S, Kusber W-H, Li D-Z, Marhold K, May TW, McNeill J, Monro AM, Prado J, Price MJ & Smith GF, eds. 2018.** *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. DOI <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Uy JA, Moyle RG, Filardi CE, Cheviron ZA. 2009.** Difference in plumage color used in species recognition between incipient species is linked to a single amino acid substitution in the melanocortin-1 receptor. *Am Nat.* 174: 244–254.
- Vieites, D. R., K. C. Wollenberg, F. Andreone, J. Köhler, F. Glaw, M. Vences. 2009.** Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 8267–8272
- Valdecasas AG, Williams D, Wheeler QD. 2008.** "Integrative taxonomy" then and now: a response to Dayrat (2005). *Biological Journal of the Linnean Society*, 93:211–216
- Valiyamattam GJ, Katti H, Chaganti VK, O'Haire ME, Sachdeva V. 2020.** Do Animals Engage Greater Social Attention in Autism? An Eye Tracking Analysis. *Frontiers in Psychology*, 11: 727.
- Vences M, Guayasamin JM, Miralles A, De la Riva, I. 2013.** To name or not to name: Criteria to promote economy of change in supraspecific Linnaean classification schemes. *Zootaxa*, 3636(2): 201–244
- Vieites DR, Wollenberg KC, Andreone F, Köhler J, Glaw F, Vences M. 2009.** Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(20): 8267–8272
- Vitecek S, Kučinić M, Previšić A, Živić I, Stojanović K, Keresztes L, Bálint M, Hoppeler F, Waringer J, Graf W, Pauls SU. 2017.** Integrative taxonomy by molecular species

- delimitation: multi-locus data corroborate a new species of Balkan Drusinae micro-endemics. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 129.
- Vogler AP, Monaghan MT. 2006.** Recent advances in DNA taxonomy. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45: 1–10
- Vorstman J, Parr J, Moreno-De-Luca D, Anney R JL, Nurnberger JI Jr., Hallmayer JF. 2017.** Autism genetics: opportunities and challenges for clinical translation. *Nature Reviews Genetics* 18, 362–376
- Warrier V, Toro R, Chakrabarti B, the iPSYCH-Broad autism group, Børglum AD, Grove J, the 23andMe research team, Hinds DA, Bourgeon T, Baron-Cohen S. 2018.** Genome-wide analyses of self-reported empathy: correlations with autism, schizophrenia, and anorexia nervosa. *Translational Psychiatry*, 8: 35
- Weisrock DW, Rasoloarison RM, Fiorentino I, Ralison JM, Goodman SM, Kappeler PM, Yoder AD. 2010.** Delimiting species without nuclear monophyly in Madagascar's mouse lemurs. *PLoS ONE*, 5: e9883.
- Wheeler QD. 2004.** Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359: 571–583
- Wheeler QD, Raven PH, Wilson EO. 2004.** Taxonomy: Impediment or expedient? *Science*, 303: 285
- Wheeler QD. 2007.** Invertebrate systematics or spineless taxonomy? *Zootaxa*, 1668: 11–18
- Wiens JJ. 2007.** Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56: 875–878.
- Wiens JJ, Penkrot TA. 2002.** Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, 51: 69–91
- Wiens JJ, Servedio MR. 2000.** Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 267: 631–636.
- Will KW, Mishler BD, Wheeler QD. 2005.** The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 844–851
- Wilson EO. 2002.** The encyclopedia of life. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 77–80
- Wilson EO. 2004.** Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 359: 739
- Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg LH. 2009.** The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 13875–13879
- Yang Z., Rannala B. 2010.** Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107: 9264–9269
- Yang Z., Rannala B. 2014.** Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 3125–3135
- Zhang C, Zhang DX, Zhu T, Yang Z. 2011.** Evaluation of bayesian coalescent method of species delimitation. *Systematic Biology*, 60(6): 747–761

**Zhang J, Kapli P, Pavlidis P, Stamatakis A. 2013.** A General Species Delimitation Method with Applications to Phylogenetic Placements. *Bioinformatics*, 29: 2869–2876