

université
PARIS-SACLAY

FACULTÉ
DES SCIENCES
D'ORSAY

L'espèce dans la classification

Marc Girondot

1

J.O n° 191 du 17 août 1991

TEXTES GENERAUX

Arrêté du 17 juillet 1991 fixant la liste des tortues marines protégées dans le département de la Guyane

NOR: ENVN9161226A

Le ministre de l'environnement et le secrétaire d'Etat à la mer,

Vu le livre II du code rural relatif à la protection de la nature, et notamment ses articles L. 211-1, L. 211-2 et R. 211-5;

Vu l'avis du Conseil national de la protection de la nature,

Arrêtent:

Art 1er. - Sont interdits dans le département de la Guyane et en tout temps la destruction ou l'enlèvement des oeufs et des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la naturalisation ou, qu'ils soient vivants ou morts, le transport, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de spécimens des espèces de tortues marines suivantes:

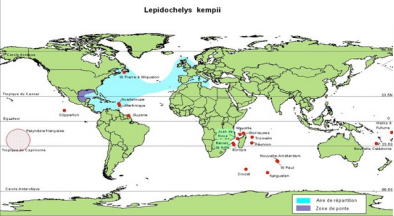
Tortue luth (*Dermochelys coriacea*);
Tortue caouanne (*Caretta caretta*);
Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*);
Tortue de Riddley (*Lepidochelys kempi*);
Tortue à écailles (*Eretmochelys imbricata*);
Tortue verte (*Chelonia mydas*).

Art 2. - Le directeur de la protection de la nature et le directeur des pêches maritimes et des cultures marines sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l'exécution du présent arrêté, qui sera publié au Journal officiel de la République française.

Fait à Paris, le 17 juillet 1991.

Le ministre de l'environnement,
Pour le ministre et par délégation:
Le directeur de la protection de la nature,
F. LETOURNEUX

Le secrétaire d'Etat à la mer,
Pour le secrétaire d'Etat et par délégation:
Le directeur des pêches maritimes et des cultures marines,
C. BERNET



2

J.O n° 191 du 17 août 1991

TEXTES GENERAUX

Noms vernaculaires :
Tortue de Kemp, Ridley de Kemp ou Tortue bâtarde
Kemp's ridley sea turtle, Atlantic ridley sea turtle,
Kemp's ridley turtle, Kemp's ridley
Atlantik-Bastardschildkröte, Karibische
Bastardschildkröte
tortuga lora, lora, tortuga cotorra, tortuga bastarda

Pourquoi Tortue bâtarde ?
In French, the vernacular name for the turtles of the genus *Lepidochelys* was "Tortue Bâtarde" (bastard turtle), as it was thought that these turtles were hybrids between green turtles (*Chelonia mydas*) and loggerheads (*Caretta caretta*).

Nom nomenclature binominale (ou binomiale):
Lepidochelys kempi (Garman, 1880)

Quand le nom est entre parenthèses: le nom choisi à l'origine par Garman en 1880 a été recombinaison par la suite dans un genre différent.
Thalassochelys kempi Garman, 1880 n'est plus valide.

Notez que le nom en « réputé latin » est en italique en caractères romains et souligné en cursif.

Arrêté du 17 juillet 1991 fixant la liste des tortues marines protégées dans le département de la Guyane

NOR: ENVN9161226A

Le ministre de l'environnement et le secrétaire d'Etat à la mer,

Vu le livre II du code rural relatif à la protection de la nature, et notamment ses articles L. 211-1, L. 211-2 et R. 211-5;

Vu l'avis du Conseil national de la protection de la nature,

Arrêtent:

Art 1er. - Sont interdits dans le département de la Guyane et en tout temps la destruction ou l'enlèvement des oeufs et des nids, la mutilation, la destruction, la capture ou l'enlèvement, la naturalisation ou, qu'ils soient vivants ou morts, le transport, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de spécimens des espèces de tortues marines suivantes:

Tortue luth (*Dermochelys coriacea*);
Tortue caouanne (*Caretta caretta*);
Tortue olivâtre (*Lepidochelys olivacea*);
Tortue de Riddley (*Lepidochelys kempi*);
Tortue à écailles (*Eretmochelys imbricata*);
Tortue verte (*Chelonia mydas*).

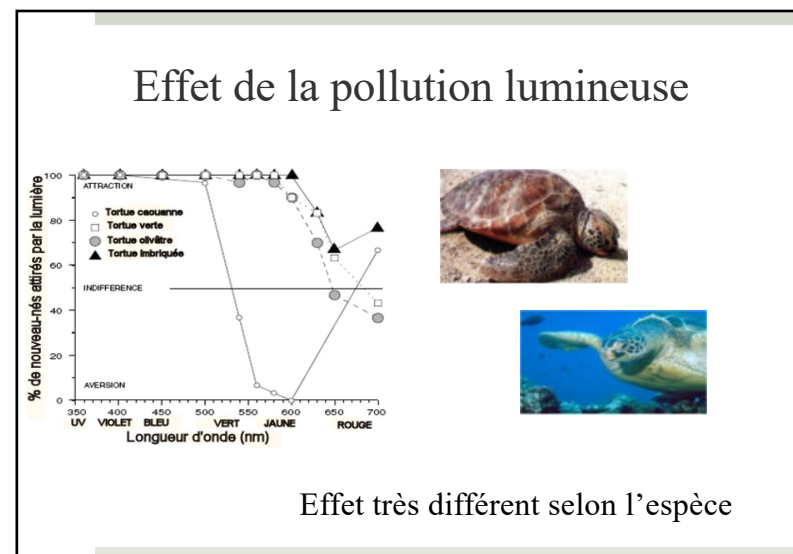
Art 2. - Le directeur de la protection de la nature et le directeur des pêches maritimes et des cultures marines sont chargés, chacun en ce qui le concerne, de l'exécution du présent arrêté, qui sera publié au Journal officiel de la République française.

Fait à Paris, le 17 juillet 1991.

Le ministre de l'environnement,
Pour le ministre et par délégation:
Le directeur de la protection de la nature,
F. LETOURNEUX

Le secrétaire d'Etat à la mer,
Pour le secrétaire d'Etat et par délégation:
Le directeur des pêches maritimes et des cultures marines,
C. BERNET

3



4

Le type...

- Glossaire de l'édition 1985 du code international de nomenclature zoologique:
- holotype: Un spécimen unique désigné comme le type portant le nom d'une espèce ou d'une sous-espèce quand elle a été décrite, ou bien le spécimen unique utilisé comme type lorsque aucun type n'avait été spécifié.

5

Les problèmes de la définition typologique: dimorphisme sexuel



Dimorphisme sexuel
chez le canard colvert

6

Les problèmes de la définition typologique: Polymorphisme intra-spécifique



7

Polymorphisme intra-spécifique



8

Polymorphisme intra-spécifique



9

Les problèmes de la définition typologique: Les espèces jumelles

Exemple d'*Heliconius charithonia* et *Heliconius peruvianus*



L'œuf de cet insecte contient du cyanure et d'autres éléments toxiques provenant des plantes que les adultes ont mangées.

10

JIGGINS C. D., N. DAVIES 2008. Genetic evidence for a sibling species of *Heliconius charithonia* (Lepidoptera; Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* **64** (1): 57-67.

L'identification génétique

	<i>charithonia</i>	<i>peruvianus</i>
	Caribbean	Ecuador
<i>La-f</i>		
(N)	7	28
100	1.000	—
90	—	1.000

L'enzyme La-fast (Leucine-Alanine peptidase) est sous deux formes différentes appelées 90 et 100 (formes alléliques).
Les *Heliconius charithonia* ont tous la forme 100 et les *Heliconius peruvianus* ont tous la forme 90.
N est le nombre d'individus testés.

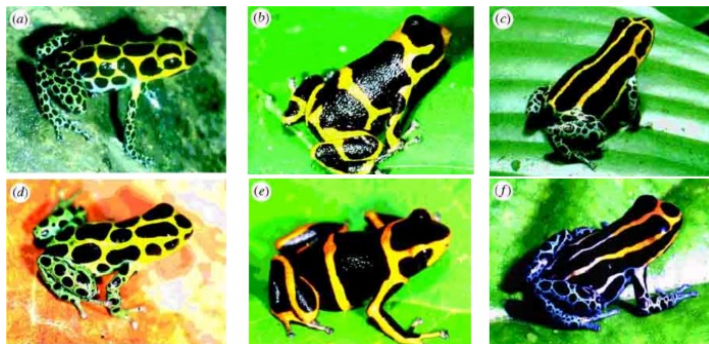
11

Les problèmes de la définition typologique: Le mimétisme

- Une espèce a la forme, ou la couleur ou l'odeur d'une autre espèce qui présente une toxicité ou un danger.
- L'espèce mimétique sera alors protégée des prédateurs. C'est le mimétisme Batésien.
- Si l'espèce mimétique est elle-même toxique, c'est un mimétisme Müllérien.
- Si c'est l'espèce qui présente un danger qui imite l'espèce inoffensive c'est un mimétisme Mertensien.

12

Exemple d'un mimétisme Müllerien



(a - c) Différents morphes de la même espèce de grenouille arboricole amazonienne, *Dendrobates imitator*. Ces morphes correspondent à différentes populations. Chacun de ces morphes est sympatrique avec une autre espèce de *Dendrobates* qui est montrée directement sous le morphe [de d à f : *Dendrobates variabilis* (Tarapoto), *Dendrobates fantasticus* (Huallaga Canyon) et *Dendrobates ventrimaculatus* (Yurimaguas)].

13

Exemple d'un mimétisme Mertensien



Micrurus tener
(Elapidae) – Mexique
et sud des USA



Lampropeltis triangulum annulata
(Colubridae) – Endémique du
Mexique

Pour distinguer un mimétisme Mertensien d'un mimétisme Batésien, il est nécessaire de connaître le caractère plésiomorphe.

14

Exemple d'un mimétisme Mertensien



15

Concept biologique de l'espèce

- John Ray, 1627- 1705, est le premier à définir l'espèce sur la base de la reproduction.
- Dans son *Historia plantarum*, 1686-1704, Ray indique ainsi que les plantes ne peuvent pas transmettre à leurs descendances des caractéristiques accidentelles acquises.
- Il précise que les individus appartenant à une espèce donnée engendrent des individus identiques à eux. Il souligne également l'absence de descendance fertile à un croisement entre deux individus d'espèces différentes.



16

Un peu plus tard...

- « On doit regarder comme la même espèce celle qui, au moyen de la copulation, se perpétue et conserve la similitude de cette espèce, et comme des espèces différentes celles qui, par les mêmes moyens, ne peuvent rien produire ensemble. »

Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon, plus connu sous le nom simple de Buffon, né à Montbard le 7 septembre 1707 et mort à Paris le 15 avril 1788

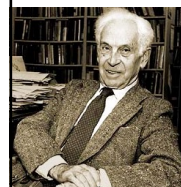


17

Concept biologique de l'espèce

- Les espèces sont des groupes de populations naturelles, effectivement ou potentiellement interfécondes, qui sont génétiquement isolées d'autres groupes similaires. Cette espèce doit pouvoir engendrer une progéniture viable et féconde.

Ernst Mayr, 1942 et après



Ernst Mayr
1904-2004

18

Le concept biologique de l'espèce

- L'espèce est la « catégorie naturelle » de la classification. C'est le seul niveau taxonomique qui possède une définition.
- L'interfécondité est donc le critère qui permet de définir si deux individus appartiennent à la même espèce ou non. Interfécondité signifie avoir des descendants ensemble et par le jeu des gamètes haploïdes qui se recombinent pour donner un individu diploïde, cela conduit à des échanges génétiques.
- La définition typologique n'est qu'un reflet de la définition basée sur l'interfécondité puisque si deux individus peuvent engendrer une descendance, ils auront plus de ressemblance génétique qu'avec un individu qui est séparé génétiquement.

19

Les fossiles

- Cette définition ne peut s'appliquer aux fossiles, on utilisera alors le concept typologique de l'espèce.**
- On regroupera au sein de la même espèce un individu qui présentera de très fortes ressemblances avec le « type » de l'espèce déposé dans un musée.



Squelettes entremêlés d'un dinosaure, le *Psittacosaurus*, et d'un mammifère, le *Repenomamus*. La barre d'échelle équivaut à 10 cm. 125 millions d'années

20

Les problèmes de la définition typologique: Les espèces jumelles

Exemple d'*Heliconius charithonia* et *Heliconius peruvianus*



L'œuf de cet insecte contient du cyanure et d'autres éléments toxiques provenant des plantes que les adultes ont mangées.

21

JIGGINS C. D., N. DAVIES 2008. Genetic evidence for a sibling species of *Heliconius charithonia* (Lepidoptera; Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* **64** (1): 57-67.

L'identification génétique

	<i>charithonia</i>	<i>peruvianus</i>
	Caribbean	Ecuador
<i>La-f</i>		
(N)	7	28
100	1.000	—
90	—	1.000

L'enzyme La-fast (Leucine-Alanine peptidase) est sous deux formes différentes appelées 90 et 100 (formes alléliques).
Les *Heliconius charithonia* ont tous la forme 100 et les *Heliconius peruvianus* ont tous la forme 90.
N est le nombre d'individus testés.

22

JIGGINS C. D., N. DAVIES 2008. Genetic evidence for a sibling species of *Heliconius charithonia* (Lepidoptera; Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* **64** (1): 57-67.

L'identification génétique

	<i>charithonia</i>		<i>peruvianus</i>
	Ecuador	Caribbean	Ecuador
<i>La-f</i>	<i>Leu-Ala peptidase</i>		
(N)	21	7	28
100	0.976	1.000	—
90	0.024	—	1.000
<i>La-s</i>	<i>Leu-Ala peptidase</i>		
(N)	21	7	28
110	0.024	—	—
105	0.071	—	0.036
100	0.905	1.000	0.911
90	—	—	0.054

Trace d'une hybridation interspécifique ?

23

L'hybridation interspécifique

- L'hybridation interspécifique va à l'encontre de la définition biologique de l'espèce basée sur l'interfécondité.
- Le ligre : quand un lion mâle rencontre une femelle tigre
 - Fertile
- Le tigrion : quand un tigre mâle rencontre une lionne
 - Problèmes de développement

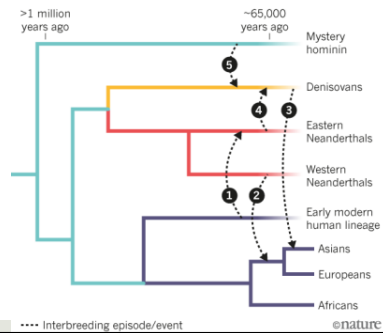


24

Et vous ?

A HISTORY OF INTERBREEDING

Early modern humans, Denisovans, and Neanderthals all interbred with each other on multiple occasions in the past 100,000 years.



25

Le concept biologique de l'espèce

- L'interfécondité est une plésiomorphie du groupe, il est donc normal qu'une espèce définie sur ce critère puisse être paraphylétique.
- L'espèce basée sur l'interfécondité ne devrait donc pas être une catégorie systématique dans la systématique phylogénétique.

26

Le problème de l'espèce...



Dermochelys coriacea



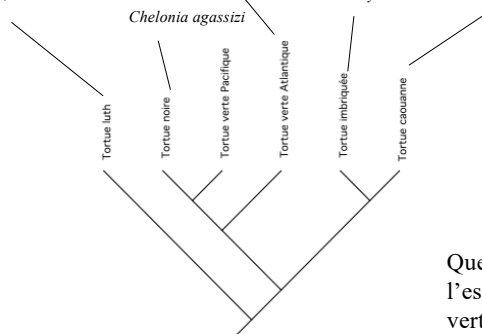
Chelonia mydas
Chelonia agassizi



Eretmochelys imbricata



Caretta caretta



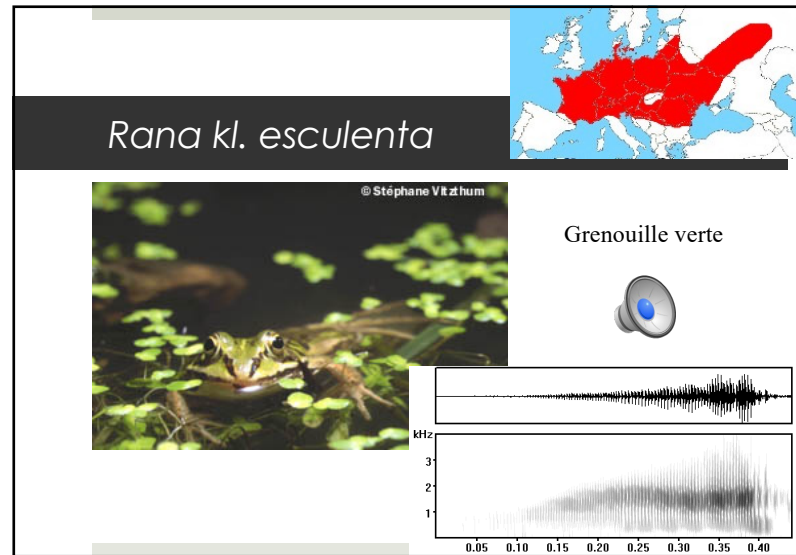
Que penser de l'espèce Tortue verte, *Chelonia mydas* ?

27

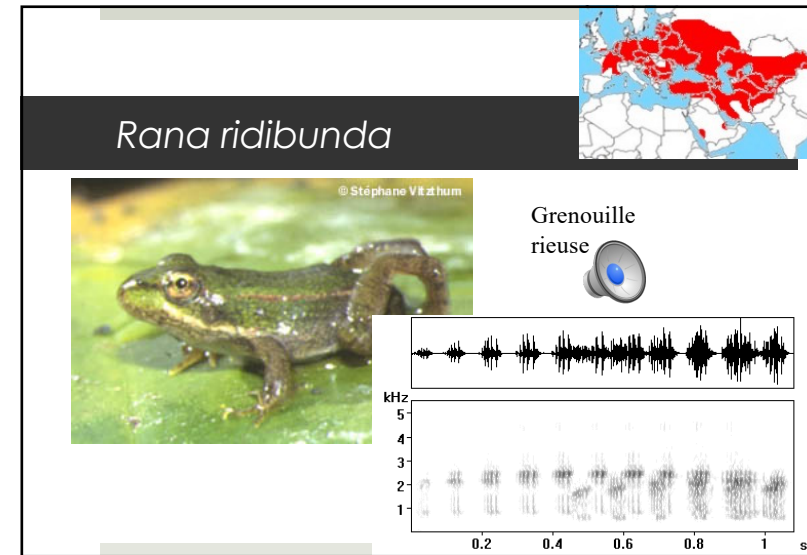
Le klepton *Rana kl. esculenta*



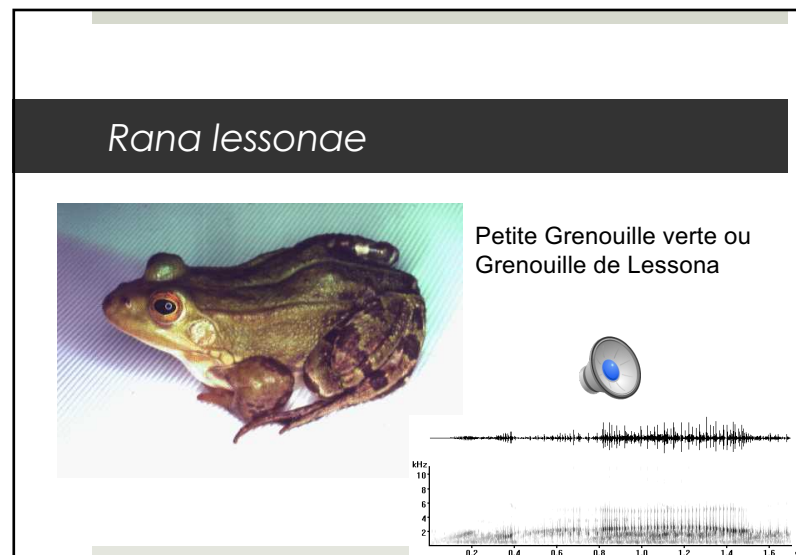
28



29



30



31

L'origine hybridogénétique de *Rana esculenta*

La grenouille hémiclonale *Rana esculenta* (génotype RL), un hybride entre *R. ridibunda* (RR) et *R. lessonae* (LL), élimine le L génome de sa lignée germinale et transmet de façon clonale le génome R (phénomène appelé hybridogénèse).

$$\begin{aligned}
 &RL \times RR \rightarrow RR \\
 &RL \times LL \rightarrow RL \\
 &RL \times RL \rightarrow RR \dagger
 \end{aligned}$$

Les mâles RL (XY) sont en général peu fertiles, le croisement s'effectue donc principalement par les femelles RL.

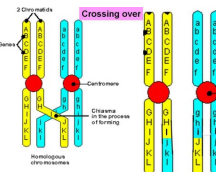
32

Conséquence

Le génome R d'*esculenta* ne subit jamais de crossing-over alors que son génome L provient de *lessonae* où il subit bien des crossing-overs.

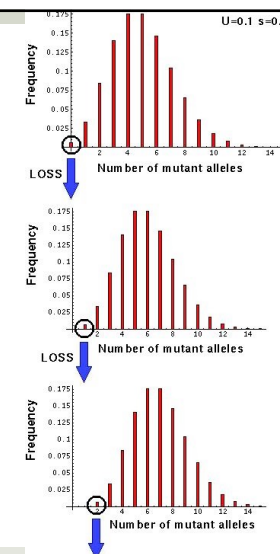
Un chromosome qui possède deux mutations létales récessives et qui subit un CO peut revenir à un état à une seule mutation.

Au contraire, s'il ne subit jamais de CO, il ne peut revenir à un nombre moindre de mutations. On aura alors accumulation de mutations létales récessives sur les chromosomes R d'*esculenta*.



33

Accumulation de mutations par le cliquet de Müller

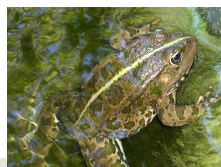


34

Variation autour de ce modèle

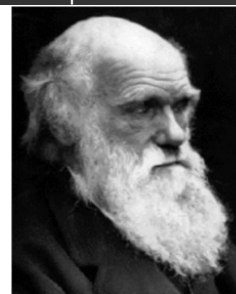
- D'autres couples d'espèces existent;
- par exemple le système L-E (*Rana lessonae* et de l'hybridogène *Rana esculenta* (*Rana lessonae* x *Rana ridibunda*)), le système P-G (*Rana perezi* et l'hybridogène *Rana grafi* (*Rana perezi* x *Rana ridibunda*))

Rana grafi



35

Apparition de nouvelles espèces: La spéciation



1809 -1882

- Il existe plusieurs modèles de spéciation, le plus couramment admis est la spéciation allopatrique proposée originellement par Charles Darwin et Alfred Russel Wallace



1823 -1913

36

La spéciation allopatrique

Le voyage du Beagle 1831-1836



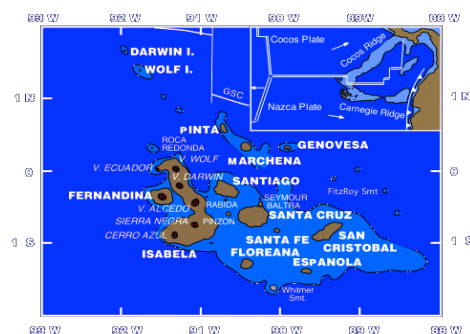
37

Les pinsons des Galapagos



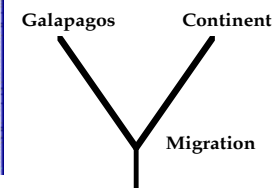
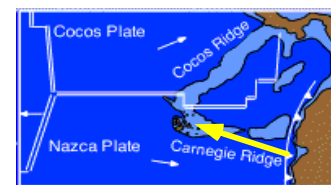
38

Les Galapagos



39

Spéciation allopatrique



40

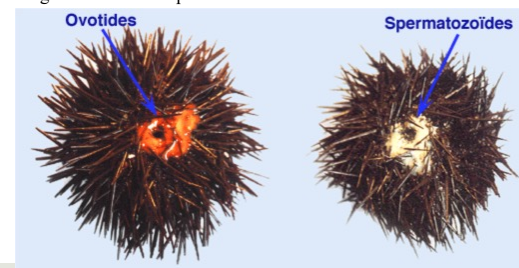
Mise en place de barrières reproductives

- Suite à la séparation en deux ensembles, chacune des formes évoluera séparément de l'autre. Des différences apparaîtront alors simplement par le jeu des mutations retenues au cours de l'évolution.
- Si les différences acquises interviennent dans le choix du partenaire sexuel, alors les deux formes ne se reconnaîtront plus comme partenaire potentiel.
- On parlera de barrières pré-zygotique.
- Il peut s'agir aussi de problème purement de taille (exemple Chihuahua et Saint-Bernard).

45

Exemple de barrière pré-zygotique

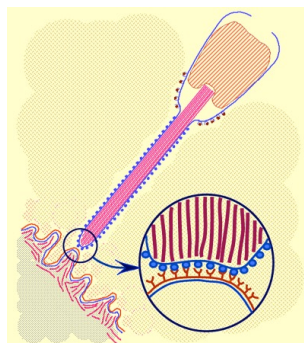
- Chez les oursins, il n'y a ni accouplement ni amplexus. La fécondation est externe.
- Les ovotides et les spermatozoïdes sont libérés dans l'eau de mer au moment du frai, par 5 pores génitaux situés au pôle aboral de l'animal.



46

Les différents niveaux permettant d'empêcher la formation d'hybride chez les oursins

- 1/ L'ovotide attire le spermatozoïde par un peptide présentant une spécificité d'espèce.
- 2/ La bindine est une protéine stockée dans la vésicule acrosomiale est reconnue par un récepteur spécifique au niveau de l'ovotide.

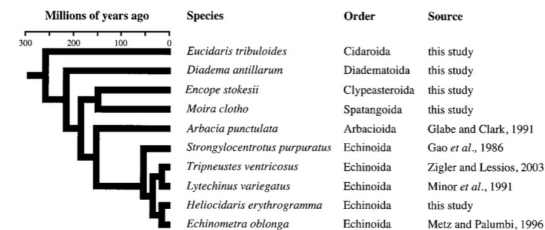


47

ZIGLER K. S., H. A. LESSIOS 2003. 250 million years of bindin evolution. — *Biology Bulletin* 205 (1): 8-15.

Evolution de la bindin

- L'étude de la bindine a été pratiquée chez des espèces de 6 ordres d'oursins représentant 250 millions d'années d'évolution.



48

Retour au code génétique...

Le code génétique										
Deuxième nucléotide										
		U		C		A		G		
Premier nucléotide	U	UUU	phényl-alanine	UCU	sérine	UAU	tyrosine	UGU	cystéine	U C A G
		UUC		UCC			UGC			
		UUA	leucine	UCA		UAA	STOP	UGA	STOP	
		UUG		UCG		UAG	UGG	tryptophane		
	C	CUU	leucine	CCU	proline	CAU	histidine	CGU	U C A G	
		CUC		CCC		CAC	CGC			
		CUA		CCA		CAG	CGA			
		CUG		CCG		CAG	CGG			
	A	AUU	isoleucine	ACU	thréonine	AAU	asparagine	AGU	U C A G	
		AUC		ACC		AAG	lysine	AGA		
		AUA		ACA		AAA		AGG		
		AUG	méthionine	ACG		AAG		AGG		
	G	GUU	valine	GCU	alanine	GAU	acide aspartique	GGU	U C A G	
		GUC		GAC		GAA	acide glutamique	GGC		
		GUA		GCA		GAG		GGA		
		GUG		GCG		GAU		GGG		

Troisième nucléotide

53

Les mutations dans les codons

- On peut classer les positions des codons en diverses catégories:
 - Celles qui quand elles sont mutées, ne changent pas l'acide aminé; par exemple la position 3 d'UCU, quelque soit le changement, donnera toujours une sérine
 - Celles qui quand elles sont mutées, changent l'acide aminé dans deux cas sur 3; par exemple la troisième position de AAU restera de l'asparagine si elle est changée en C mais deviendra de la lysine sinon
 - Celles qui quand elles sont mutées, changent l'acide aminé à tous les coups; par exemple tous les secondes positions.

54

Dénombrement des mutations

- On peut donc classer les mutations :
 - selon qu'elles touchent un site dit-synonyme, c'est à dire qu'à ce site on sait que l'acide aminé ne changera pas; on appelle Ks ce taux de mutations
 - selon qu'elles touchent un site dit-non synonyme, c'est à dire qu'à ce site on sait que l'acide aminé changera; on appelle Ka ce taux de mutations
- Le ratio Ka/Ks nous donne une information sur le type de sélection.

55

Dénombrement des mutations

- COMERON J. M. 1995. A method for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous substitutions per site. — *Journal of Molecular Evolution* **41**: 1152-1159.
- INA Y. 1995. New methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous substitutions. — *Journal of Molecular Evolution* **40**: 190-226.
- LI W.-H. 1993. Unbiased estimation of the rates of synonymous and nonsynonymous substitution. — *Journal of Molecular Evolution* **36**: 96-99.
- LI W.-H., C.-I. WU AND C.-C. LUO 1985. A new method for estimating synonymous and nonsynonymous rates of nucleotide substitution considering the relative likelihood of nucleotide and codon changes. — *Molecular Biology and Evolution* **2** (2): 150-174.
- MIYATA T., T. YASUNAGA 1980. Molecular evolution of mRNA: a method for estimating evolutionary rates of synonymous and amino acid substitution from homologous nucleotide sequences and its application. — *Journal of Molecular Evolution* **16**: 23-26.
- NEI M., T. GOJOBORI 1986. Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions. — *Molecular Biology and Evolution* **3**: 418-426.
- YANG Z., R. NIELSEN 1998. Synonymous and nonsynonymous rate variation in nuclear genes of mammals. — *Journal of Molecular Evolution* **46** (4): 409-418.

56

Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)

- **Ka/Ks=1**: Le taux de substitutions sur les sites non-synonymes est le même que le taux de mutations sur les sites synonymes. Donc les mutations se fixent indépendamment du fait que la séquence protéique (donc par extension la fonction) est changée ou non.
 - Il s'agit d'une évolution neutre
- **Ka/Ks<1**: Le taux de substitutions sur les sites synonymes est plus important que sur les sites non-synonymes
 - Il s'agit d'une évolution darwinienne négative

57

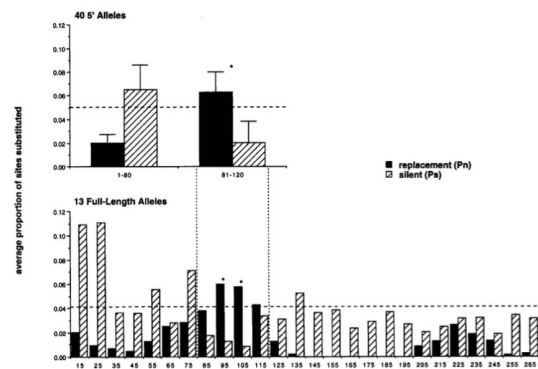
Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)

- **Ka/Ks>1**: Le taux de substitutions sur les sites non-synonymes est plus important que le taux de substitutions sur les sites synonymes. Donc les mutations qui se sont fixées sont préférentiellement celles qui changent la séquence protéique (donc par extension la fonction).
 - Il s'agit d'une évolution darwinienne positive diversifiante

58

METZ E. C., S. R. PALUMBI 1996. Positive selection and sequence rearrangements generate extensive polymorphism in the gamete recognition protein bindin. — *Molecular Biology and Evolution* **13** (2): 397-406.

Ratio Ka/Ks (ou dn/ds ou Pn/Ps)

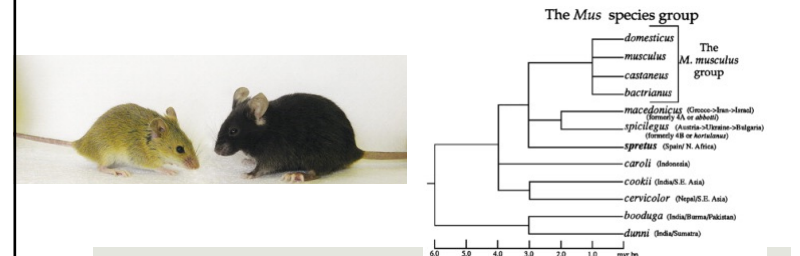


59

BHATTACHARYYA T., S. GREGOROVA, O. MIHOLA, M. ANGER, J. SEBESTOVA, P. DENNY, P. SIMECEK AND J. FOREJT 2013. Mechanistic basis of infertility of mouse intersubspecific hybrids. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110** (6): E468-477.

Barrière post-zygotique

- La fécondation se fait, mais le développement avorte plus ou moins tôt et l'hybride est stérile, souvent chez un seul sexe.
- Exemple: *Mus musculus* et *Mus spretus* (1 MA de divergence)



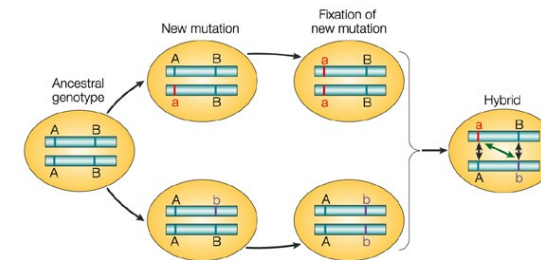
60

Origine génétique de l'interstérilité

- La stérilité des hybrides (HS) est un mécanisme d'isolement reproductif postzygotique contribuant à la genèse de nouvelles espèces. Il se produit lorsque deux formes parentales, chacune fertile, produisent un hybride stérile.
- La généralité de HS chez les espèces animales et végétales a intrigué les biologistes évolutionnistes jusqu'à ce que Theodosius Dobzhansky et plus tard Herman Müller aient conçu un modèle à deux gènes maintenant appelé "l'incompatibilité de Dobzhansky-Müller (D-M)". Le modèle postule l'incompatibilité fonctionnelle d'un minimum de deux gènes en interaction qui, après une évolution indépendante chez deux taxons apparentés, perdent leur capacité à coopérer lorsqu'ils sont combinés dans un hybride.

61

Dobzhansky-Müller incompatibility



Nature Reviews | Genetics

Explique les anomalies de développement et la mortalité embryonnaire

62

John Burdon Sanderson
Haldane (1892-1964)

Règle d'Haldane

- La règle d'Haldane est une observation qui concerne les premiers stades de la spéciation. Elle a été formulée en 1922 par le biologiste évolutionniste britannique J.B.S. Haldane.
- La Règle d'Haldane stipule que dans une espèce hybride, si un seul sexe est inviable ou stérile, cela affectera plus probablement le sexe hétérogamétique, c'est-à-dire le sexe qui a deux chromosomes sexuels différents (par exemple chez les mammifères, ce serait le mâle, puisque les mâles ont des chromosomes sexuels XY, les femelles étant XX).



63

John Burdon Sanderson
Haldane (1892-1964)

Règle d'Haldane L'hypothèse de dominance

- Les hybrides hétérogamétiques, qui ne portent qu'une seule copie d'un gène lié à l'X, seront affectés par des mutations, indépendamment de la dominance (*i.e.* qu'ils soient récessifs ou dominants). Par contre, les hybrides homogamétiques ne sont affectés que par les allèles dominants liés à l'X délétères.
- Ainsi, une incompatibilité liée à l'X entre des populations divergentes est plus susceptible d'être exprimée dans le sexe hétérogamétique que dans le sexe homogamétique.



64

Spéciation sympatrique



■ Sélection disruptive

- Acquisition d'une résistance à un polluant chez une plante (exemple, synthèse d'une protéine détoxifiante) mais poussant moins bien sur sol non pollué car la synthèse de la nouvelle protéine a un coût.
- Les hybrides, étant intermédiaires entre les parents, sont supplantés par ceux-ci sur milieu pollué (détoxification moins efficace) et sur milieu non-pollué (coût de la production de la protéine détoxifiante inutile dans ce milieu).
- Cette situation sélectionne rapidement un mécanisme empêchant la formation d'hybrides (pollen non-reconnu).