

## Aller à l'espèce : un rêve ?

par Patrick BLANDIN

Muséum national d'Histoire naturelle, département "Hommes-Natures-Sociétés", UMR CNRS/MNHN 7206  
Eco-anthropologie et Ethnobiologie, CP 135, 57, rue Cuvier, F – 75005 Paris <blandin@mnhn.fr>

**Résumé.** Le nombre des espèces d'insectes a été estimé à plusieurs dizaines de millions. Il pourrait être encore plus élevé, avec la mise en évidence d'espèces jumelles, notamment grâce à la technique du «DNA barcoding». Même si l'on se limite à l'utilisation de critères morphologiques, l'inventaire de toutes les espèces relève sans doute de l'utopie. En outre, du fait des processus évolutifs en cours, il est des situations locales où vouloir attribuer des populations à une espèce particulière n'a pas de sens. Espérer en toute circonstance arriver à déterminer tout spécimen au niveau de l'espèce ne serait-il donc pas un rêve ? En réalité, c'est une nécessité, tant pour les inventaires de biodiversité que pour le diagnostic des écosystèmes et divers types d'expertise. L'expérience montre, heureusement, que c'est possible et efficace dans de nombreuses situations.

**Summary.** **Reaching the species rank: a Dream?** The number of insect species has been estimated to several tens of millions. It could be higher, as sibling species are revealed, notably by DNA barcoding. Therefore, even using only morphological criteria, the inventory of all species should be utopian. Moreover, as evolution is going on, there are local situations where it doesn't make sense to try to identify species. Thus, isn't it a dream to hope to give a specific name to any specimen in any situation? In reality, it remains a necessity, for biodiversity inventories, ecosystem assessment, and for various expertises. Fortunately, there is evidence that, in many situations, species determination works efficiently.

**Keywords.** – Species, morphological approach, DNA barcoding, biological definition, nomenclature, inventories, experts.

La communauté scientifique internationale se subdivise en groupes réunis chacun par un champ d'investigation délimité. Un ethnologue pourrait peut-être se risquer à une analogie avec ce qu'il est convenu d'appeler les "peuples autochtones". En effet, chaque groupe de scientifiques se distingue des autres par un vocabulaire, voire par une grammaire spécifiques, une langue, finalement. C'est ainsi que le "peuple" des zoologistes s'est doté au fil des décennies de règles strictes et de recommandations pour nommer les entités que ses membres sont amenés à distinguer au cours de leurs recherches : le *Code International de Nomenclature Zoologique*. Analysant eux-mêmes leurs pratiques, et notamment toutes celles qui se sont révélées nuisibles à une bonne communication, les zoologistes n'ont pas hésité à faire évoluer règles et recommandations en fonction des difficultés rencontrées. Avec un objectif clair : garantir que tout taxon distingué – espèce ou sous-espèce notamment – n'ait qu'un nom collectivement admis et utilisé. Que ces taxons aient été distingués à tort ou à raison : si le *Code* règle la façon de nommer, il ne dit rien de la manière « d'aller à l'espèce ».

L'expression évoque la situation du naturaliste qui, confronté à des organismes individuels observés sur le terrain ou au laboratoire, va tenter de les rattacher à un collectif d'individus formant un ensemble appelé "espèce" et pour lequel un nom est déjà disponible. Le naturaliste peut évidemment être amené à se demander si les individus observés représentent un collectif non encore été repéré, qu'il conviendrait alors de caractériser et de nommer comme "espèce nouvelle". Cette situation, on le sait, est source de jubilation pour beaucoup de naturalistes, au point que certains se laissent aller à décrire des espèces nouvelles sur la base de critères distinctifs jugés insuffisants par d'autres. "Reconnaître", en repérant des caractères déjà répertoriés, ou "découvrir", en détectant des caractères jamais observés, "nommer" : tel est le travail ordinaire du naturaliste. Mais l'on ne peut éviter un questionnement radical : est-il vraiment indispensable d'attribuer à une espèce précise tout organisme rencontré dans la

nature et, d'ailleurs, cela est-il seulement possible ? Si tel n'était pas le cas, quelle serait la finalité du "travail ordinaire" du naturaliste ? Ne serait-il pas vain ? En outre, sait-on ce qu'est réellement ce que l'on nomme ? Certaines "espèces" décrites devaient-elles l'être ? Des "espèces valables" restent-elles méconnues ? Ne risque-t-on pas de se tromper en nommant un être vivant ? Et même si l'on ne se trompe pas, cela sert-il à quelque chose ? « *Aller à l'espèce* », est-ce donc inutile, illusoire ou indispensable ?

### 1. Aller à toutes les espèces : l'inventaire impossible ?

Terry Erwin, un spécialiste de Coléoptères tropicaux, a tenté une estimation du nombre d'espèces d'Insectes pouvant exister dans les forêts tropicales humides (DOBSON, 1996). De quoi donner le vertige aux entomologistes : 30 millions d'espèces. Certes, l'estimation s'appuyait sur un processus d'extrapolation que l'on peut critiquer, mais qui ne manquait pas de pertinence. Erwin avait échantillonné les Coléoptères associés à différentes essences d'arbres de forêts tropicales humides, et avait comptabilisé les "espèces", en les distinguant évidemment à l'aide de caractères morphologiques. Prenant en compte les espèces de Coléoptères inféodées à une seule essence, et admettant que les Coléoptères représentaient 40 % des espèces d'Insectes propres à cette essence, il avait extrapolé les résultats au nombre total d'essences répertoriées dans les forêts tropicales humides du monde. De là viennent les estimations hautes du nombre total des espèces vivantes de la planète : on lit ici ou là des estimations de l'ordre de 80, voire 100 millions. Des auteurs se voulant raisonnables limitent certes ce nombre à une dizaine de millions. Quoi qu'il en soit, sachant que depuis 250 ans ce sont seulement quelque 1 800 000 espèces – toutes catégories confondues – qui ont été nommées, on mesure le travail qui reste à faire... Or il pourrait être bien plus gigantesque encore.

En 2004, Paul HEBERT et différents collaborateurs ont appliqué la méthode du "DNA barcoding" à des populations d'un Lépidoptère Hesperiidae (*Astraptes fulgerator*) à vaste répartition néotropicale : dans une seule région du Costa Rica, de longue date étudiée par Daniel Janzen (<http://janzen.sas.upenn.edu>), ils ont détecté 10 espèces, confirmées par des données sur la biologie et la morphologie des larves. Il s'agit de fait de la mise en évidence d'un ensemble d'espèces "jumelles", au sens rappelé par PIERRE (2002). Ultérieurement, le même groupe de chercheurs a affirmé que le "DNA barcoding" permet de distinguer les espèces de Lépidoptères tropicaux avec un risque d'erreur de moins de 3% (HAJIBABAEI *et al.*, 2006). Les auteurs concluaient : « *This study has altered our view of a "species" that has been known to science for more than 2 centuries. Its transformation from a single, common, variable, and wide-ranging taxon to a complex of  $\geq 10$  food plant specialists, with differing ecological attributes reveals a layer of biological complexity that needs exploration. How often are widespread "species", such as *A. fulgerator*, really an amalgam of specialized, reproductively isolated lineages? The answer to this question is crucial to refining estimates of species diversity in the animal kingdom because the level of food plant specialization in tropical arthropods is a critical modulator of these values.* »

On peut reprocher au raisonnement de "l'école de Hebert et Janzen" d'être circulaire : le seuil de divergence génétique admis pour distinguer des espèces à partir des barcodes est déduit du niveau de divergence trouvé chez des "bonnes espèces" ; les espèces distinguées par le barcoding sont ensuite justifiées, si possible, par des caractères morphologiques que l'on n'avait pas su reconnaître auparavant. Néanmoins, les différences écologiques trouvées entre espèces jumelles peuvent être nettes ; en outre, des adultes très difficiles, voire impossibles à distinguer morphologiquement peuvent être issus de larves clairement différentes. On ne peut donc rejeter en bloc cette approche, nouvelle en ce sens que c'est l'établissement des

"barcodes" qui attire l'attention sur une situation complexe qu'en fait des études biologiques et écologiques auraient permis de déceler. Quoi qu'il en soit, si l'on reste dans le champ des extrapolations, on pourrait imaginer que le nombre des espèces "morphologiques" avancé par Erwin pourrait être multiplié par un facteur assez important : la richesse spécifique de la planète pourrait alors être de bien plus de 100 millions d'"espèces". Imaginer que son inventaire puisse être un jour achevé n'aurait alors plus guère de sens.

## 2. L'espèce, entre pratique et théorie

Pour nommer une espèce, il faut auparavant l'avoir repérée parmi les autres. Or, si l'acte de nommer est réglementé, il n'en est rien pour l'acte de distinguer. PIERRE (2002) rappelle que dans toutes les sociétés, de nombreuses espèces sont empiriquement connues et désignées sans aucune ambiguïté : dans toutes les cultures, l'espèce est une réalité ordinaire. Au sein du "peuple" entomologique, il en est de même ; nul ne met en doute la réalité d'espèces morphologiquement, biologiquement et écologiquement bien définies. Après tout, en général, les mâles et les femelles d'une même espèce se reconnaissent et font la différence avec des individus d'autres espèces, observation qui fonde par exemple le « *recognition concept of species* » (PATERSON, 1993). Pourtant, PIERRE (2002) le rappelle, certains biologistes en sont venus à poser la question "l'espèce existe-t-elle ?" (DELSOL, 1995). La question est légitime ; en revanche, y répondre en considérant que l'espèce ne serait qu'une catégorie arbitraire au prétexte que l'évolution, c'est le changement permanent, est sans doute excessif. Le peuple des zoologistes est en tout cas obligé de reconnaître que le concept d'espèce ne va pas de soi : on se souvient de fait que la *Société Zoologique de France*, de 1976 à 1980, a consacré pas moins de 3 volumes aux « *problèmes de l'espèce dans le règne animal* » (BOCQUET, GÉNERMONT et LAMOTTE, dir., 1976, 1977, 1980).

Lorsqu'il était convenu que chaque espèce animale avait été créée une bonne fois pour toutes, dotée de tous ses attributs personnels, la tâche des zoologistes s'annonçait facile. Une espèce ne se définissait pas par convention : elle était une création s'imposant à tous. Avec de la méthode, toutes les espèces pourraient donc être identifiées – c'est-à-dire *reconnues* dans leurs particularités – et nommées. Avec suffisamment de temps, l'inventaire du règne animal pourrait être achevé. Mais Lamarck et Darwin ont radicalement modifié la donne : grâce à eux, nous savons que les "espèces" sont susceptibles de se transformer au cours du temps.

Pour tenter de mieux cerner les difficultés, revenons au travail ordinaire de l'entomologiste systématicien, travaillant pour l'essentiel sur des spécimens réunis en collections. Que distingue-t-il, en vérité ?

Concrètement, lorsque le systématicien crée un nom "d'espèce", il le donne à un seul individu, l'holotype "porte-nom". Par définition, c'est le seul spécimen qui puisse être appelé par ce nom sans risque d'erreur. La description initiale met en relief certains attributs – des caractères – que l'auteur juge suffisamment originaux pour justifier un nouveau nom. Il y a un lien définitif, irrévocable, entre cet individu, ces attributs et ce nom. Le lien est de même définitif pour tous les autres attributs du spécimen, y compris ceux qui seront découverts plus tard, grâce à de nouvelles techniques, notamment les analyses au niveau moléculaire. Lorsque le nom est attribué à d'autres individus, soit synchroniquement par incorporation dans la description initiale (les paratypes), soit ultérieurement par détermination, on admet que ces individus partagent avec le porte-nom suffisamment d'attributs significatifs pour appartenir à la "même espèce".

Dans la pratique, on ne nomme donc pas une espèce, mais un lot d'individus référencés qui sont supposés constituer un sous-ensemble d'un ensemble d'individus ayant existé, existant et qui existeront, tous ayant en commun des attributs précis. Cet ensemble est considéré

comme la concrétisation spatio-temporelle d'une "espèce" particulière, que l'on a décidé de désigner par le nom attribué à l'individu porte-nom. Toutefois, il n'est pas rare que certains individus associés à ce dernier en soient un jour séparés par des spécialistes, parce qu'ils possèdent des attributs jugés trop particuliers : il n'est jamais garanti que les individus momentanément regroupés sous un même nom soient membres d'une seule "espèce". Dire cela, c'est évidemment admettre que l'on soit capable de dire ce qu'est une espèce animale (ou végétale).

Mais si les individus vivants ne sont que des particules transitoires emportées dans une dynamique de changement plus ou moins rapide, qu'est-ce que les zoologistes vont pouvoir appeler "espèce" ? Par ce terme, chercheraient-ils à désigner des réalités "concrètes", certes temporaires, mais "objectives", des "grains d'évolution", tout en risquant d'être confrontés à des situations non congruentes ? Sinon, se contenteraient-ils, pragmatiquement, d'appliquer le concept d'espèce à des ensembles d'individus rassemblés par eux selon des critères convenus, c'est-à-dire admis par consensus ? Auquel cas l'espèce, réduite à une catégorie arbitraire, ne serait plus qu'une illusion ontologique.

Pourtant, nous disposons de la "*définition biologique de l'espèce*". Elle n'est pas d'application universelle, puisqu'elle ne vaut, en toute rigueur, que pour des organismes à reproduction sexuée obligatoire. Sans ignorer les autres situations, qui obligent à concevoir des catégories d'espèces différentes, acceptons ici de nous limiter à ce cas, heureusement largement répandu. Qu'implique alors la définition biologique ? Elle signifie qu'à un instant  $t$ , forment une espèce un nombre fini d'individus porteurs d'allèles en nombre fini, lesquels constituent un "pool génique" dont aucun élément ne peut être transmis à un autre pool et qui, symétriquement, ne peut recevoir aucun élément extérieur. Ceci parce que le croisement d'individus d'espèces différentes est par définition sinon impossible, du moins inefficace : il y a "isolement reproductif". On connaît toutefois des situations qui ne sont pas aussi tranchées, où les flux d'allèles entre pools géniques distincts sont cependant trop faibles pour provoquer un brassage homogénéisant. Il arrive même que l'on découvre dans la nature des hybrides entre des espèces différenciées depuis longtemps, ce qui suggère « *that gene flow across species boundaries can take place long after speciation* » (DASMAHAPATRA *et al.*, 2007).

Ceci dit, les croisements efficaces, sans être impossibles, sont en réalité peu probables, parce que des mécanismes de nature variée "protègent" chaque pool génique de l'invasion d'allèles étrangers. De façon générale, on peut donc dire qu'une espèce correspond à un "Pool Génique Protégé" (PGP dans la suite du texte), voire à un pool génique strictement isolé.

Le nombre des individus ayant appartenu à un PGP au cours de son histoire n'est pas infini. Chacun a eu ni plus ni moins de consistance ontologique que chacun des humains, eux-mêmes membres d'un PGP. Pour autant, l'ensemble qu'ils constituent dans l'espace-temps a-t-il en lui-même une consistance ontologique ? N'est-ce pas un faux problème ? Considérons une zone d'hybridation entre deux PGP A et B marginalement sympatriques : des individus hybrides, ontologiquement consistants, ne peuvent être attribués ni à l'un ni à l'autre, ou peut-être un peu plus à l'un qu'à l'autre, en fonction de l'importance relative des flux de gènes de A vers B et de B vers A. Dans de telles circonstances, il est impossible de fixer une limite "concrète" aux PGP, ni en contenu (il y a des individus qui ne sont ni A ni B), ni en extension géographique.

Dans ce contexte, "aller à l'espèce" a pour objectif fondamental la caractérisation de situations de terrain en termes de dynamique évolutive, à partir d'individus constituant des échantillons de populations localisées. Il s'agit en particulier de savoir s'il existe des PGP clairement circonscrits, ou au contraire des pools géniques ouverts, entre lesquels circulent des allèles de façon plus ou moins intense. Dans ce dernier cas, il peut s'avérer difficile de

nommer "linnéennement" les individus, mais l'essentiel n'est pas là. En revanche, si des PGP sont mis en évidence, il est possible – et indispensable ! – de les nommer par référence à des porte-nom précis.

Positionner une situation de terrain par rapport aux modèles disponibles de processus évolutifs est donc un travail lourd. On ne peut espérer que toute "espèce supposée" soit ainsi évaluée. Au quotidien, le peuple des zoologistes admet de fait que la grande majorité des espèces qu'il décrit, soit sur des bases morphologiques, soit par "DNA barcoding", correspondent à des PGP stabilisés. Ce postulat permet d'affirmer qu'un individu associé par détermination au porte-nom icône d'un PGP possède tous les attributs supposés communs aux membres de ce PGP. C'est ce postulat qui légitime toutes les expertises effectuées par des zoologistes dans les domaines les plus divers, comme l'entomologie agricole ou l'entomologie médicale, ou encore l'évaluation de l'état d'un écosystème à l'aide de bioindicateurs.

### 3. Déterminer, nommer : l'expert, tout-puissant et fragile

A quelles conditions une détermination est-elle fiable ? En pratique, une détermination est admise comme fiable par le peuple autochtone des zoologistes lorsqu'elle est effectuée par un de ses membres honorablement connu. L'honorabilité s'acquiert plus ou moins rapidement, le peuple reconnaissant que tel membre partage avec ses collègues de "bonnes pratiques", alors que tel autre fait l'objet de sérieuses critiques quant à ses procédures de travail. La reconnaissance est formelle, lorsqu'elle se traduit par l'acceptation de travaux de systématique dans des revues pratiquant l'évaluation par des pairs. Mais nombres de tels travaux paraissent dans des revues qui n'offrent pas cette garantie : c'est alors la "réputation", si elle est bonne, qui fonde l'honorabilité. Le spécialiste-expert reconnu est alors "incontournable" : ses déterminations sont réputées exactes, ses nouveaux taxons sont réputés valables, tant qu'un autre spécialiste n'aura pas fait admettre qu'il a commis des erreurs "objectives".

Par ailleurs, nul n'est interdit de description de nouveaux taxons. En outre, toute création de nom d'espèce ou de sous-espèce, pourvu qu'elle respecte les règles, est valide, même si l'argumentation soutenant la nouveauté du taxon est fragile, voire mauvaise. Il y a ainsi un fonctionnement particulièrement subtil du peuple des zoologistes. Chacun de ses membres dispose d'une grande liberté, d'autant plus grande qu'il y a moins de spécialistes du même domaine que lui. Mais ses travaux ne sont "reconnus", "acceptés", que s'ils sont réputés être menés selon les mœurs en vigueur. On imagine les conséquences de cette liberté par exemple en matière d'inventaire, en particulier au plan quantitatif. Un spécialiste ayant tendance à créer beaucoup d'espèces nouvelles accroît peut-être inutilement la biodiversité, si l'on évalue celle-ci par la richesse scientifique. Un autre, ayant au contraire propension à mettre en synonymie trop facilement, diminue la biodiversité ! Pour ne citer qu'un exemple qui m'est familier, le genre *Morpho* (Lépidoptères Nymphalidae), qui comprend les grands papillons bleus emblématiques de l'Amazonie, avait été divisé en 80 espèces par LE MOULT & RÉAL (1962-1963) ; dans une récente liste, LAMAS (2004) réduit ce nombre à 29 ; trois ans plus tard, j'en distingue également 29... mais pas exactement les mêmes (BLANQUIN, 2007) ! Dans des régions où la faune est bien connue, répertoriée depuis longtemps par une communauté entomologique solide, ce type de situation est improbable. Mais dans les régions moins prospectées, ce qui est évidemment le cas des zones tropicales à très grande biodiversité, les évaluations quantitatives de celle-ci peuvent fluctuer grandement selon l'expert sollicité.

Les expertises pour lesquelles des zoologistes sont requis impliquent le plus souvent l'identification d'individus considérés comme échantillons de populations posant un problème à la société : risque sanitaire, risque agricole, risque de perturbation d'écosystèmes, etc. L'identification permet d'affirmer des attributs, d'évaluer les risques, bref d'aider à des prises de décision. Le zoologiste "reconnu", c'est-à-dire dont la compétence est admise par sa communauté, est

en quelque sorte tout puissant lorsqu'il est en situation d'expertise : le "dire d'expert" vaut vérité. Mais si ses identifications se trouvent inexactes, voire fausses, cela peut avoir des conséquences regrettables. On voit en même temps combien il est fragile.

### Conclusion

L'évolution en marche fait que des situations concrètes ne correspondent pas à des pools géniques isolés et stabilisés. Mais vouloir "aller à l'espèce" n'est pas un projet dénué de sens, dans la mesure où n'est pas trop souvent mis en défaut le postulat selon lequel il existe dans la nature des collectifs d'individus formant des Pools Géniques Protégés. De fait, l'expérience accumulée des zoologistes rend ce postulat fort vraisemblable : beaucoup n'hésiteraient pas à dire : « *les espèces existent, j'en ai rencontré* ». Le plus souvent, attribuer des individus, sur la base de critères non moléculaires, à des espèces conçues comme des ensembles ayant des caractéristiques communes et désignées dans le respect des règles de la nomenclature se révèle efficace : les expertises des zoologistes fournissent à la société des informations qui permettent les prises de décision dans des conditions satisfaisantes. Bien entendu, l'expert risque toujours de distinguer ce qui n'aurait pas dû l'être, ou de confondre ce qui aurait dû être distingué. Le bon expert est celui qui évite au mieux ce risque, dans l'état des connaissances disponibles. Dans ce contexte, "aller à l'espèce", ce n'est pas inutile, c'est indispensable.

Alors que l'usage classique des critères morphologiques domine encore, le développement du *DNA barcoding* est susceptible de modifier profondément la façon "d'aller à l'espèce". Dès 1980, Georges PASTEUR et Nicole PASTEUR n'hésitaient pas à écrire : « (...) *l'avenir appartient à la "nucleic acid research" : non pas hybridation des acides nucléiques ou simple dosage des grandes catégories qui en sont présentes dans la cellule, opérations au rendement informatif dérisoire par rapport à tout ce qu'elles requièrent, mais séquençement et synthèse – tant synthèse hétérocatalytique qu'autocatalytique* ». Ces auteurs estimaient même que ces techniques régneraient seules à la fin du 20<sup>e</sup> siècle. Cela n'a pas été aussi vite, mais des questions sont d'ores et déjà soulevées qu'il va falloir affronter. Elles sont de deux ordres.

Tout d'abord, si l'existence d'espèces jumelles se révélait bien plus courante qu'on ne l'imagine, les procédures habituelles de détermination perdraient en crédibilité. En effet, rien ne permet d'affirmer que des espèces jumelles ont les mêmes attributs biologiques et écologiques, en dépit de l'uniformité de leurs attributs morphologiques ; le contraire est sans doute plus souvent la règle. Les confondre pourrait donc conduire à des conclusions erronées, ce qui pourrait avoir des conséquences dommageables dans certaines situations. Il faudrait donc généraliser les déterminations par *barcoding*, ce qui devrait devenir de plus en plus facile techniquement et économiquement.

De ceci découle ensuite une sérieuse difficulté. Supposons que l'analyse moléculaire mette en évidence plusieurs Pools Géniques Protégés au sein d'un taxon morphologiquement établi, rattaché à un spécimen porte-nom à localité moyennement précise et dont l'état de conservation ne permet pas l'analyse au niveau moléculaire. Surviennent alors des questions incontournables : comment nommer les différents pools géniques ? Auquel doit-on appliquer le nom disponible le plus ancien ? Comment savoir si un nom synonyme lié à un autre spécimen porte-nom correspond ou non à l'un des pools mis en évidence ? Si l'on a affaire à des syntypes, appartiennent-ils au même pool ou à des pools différents ? Il est vraisemblable que les noms disponibles dans le cadre de la systématique classique soient inutilisables dans cette nouvelle situation, ce qui risquerait de provoquer le développement d'une nomenclature indépendante.

Vouloir "aller à l'espèce" dans un monde d' "espèces" définies par un barcode ne sera ni plus ni moins utopique que dans un monde d' "espèces" définies par une combinaison de caractères morphologiques (un barcode n'est jamais qu'une morphologie moléculaire...).

Mais en choisissant un monde plutôt que l'autre, on fera un choix irréversible de vocabulaire et de grammaire. Le peuple autochtone des zoologistes serait-il engagé dans un processus de spéciation ?

Il ne le faut pas. Comment alors organiser l'articulation entre deux systèmes incompatibles et qui risqueraient de coexister pendant longtemps ? Souhaitons que ceux qui assument la responsabilité de faire évoluer le *Code International de Nomenclature Zoologique* imaginent des solutions pour que les zoologistes continuent de parler une seule langue... et poursuivent les études biologiques et écologiques qui, soit consolident la caractérisation d'espèces avérées, soit permettent la découverte de situations passionnantes témoignant de l'évolution en marche.

REMERCIEMENTS. – Je remercie vivement Jacques Pierre pour de stimulantes discussions, provoquées par sa lecture critique d'une première version de cet article.

#### AUTEURS CITÉS

- BLANDIN P., 2007. – *The Systematics of the Genus Morpho, Fabricius, 1807*. Canterbury: Hillside Books, 277 p.
- BOCQUET C., GÉNÉRMONT J. & LAMOTTE M. (dir.), 1976, 1977, 1980. – *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Tomes I, II et III. *Mémoires de la Société Zoologique de France*, n° 38, 39 et 40: 407, 381 et 452 p.
- DASMAHAPATRA K. K., SILVA-VÁSQUEZ A., CHUNG J.-W. & MALLET, J., 2007. – Genetic analysis of a wild-caught hybrid between non-sister *Heliconius* butterfly species. *Biology letters*, doi:10.1098/rsbl.2007.0401.
- DOBSON A. P., 1996. – *Conservation and Biology*. New York: Scientific American Library, 264 p.
- DELSOL M. 1995. – *L'origine des espèces aujourd'hui. L'espèce existe-t-elle ? L'impasse ponctualiste*. Paris: Editions Boubée, et Lyon: Association A.A.A., 361 p.
- HAJIBABAEI M., JANZEN D. H., BURNS J. M., HALLWACHS W. & HEBERT P. D. N., 2006. – DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103** (4): 968-971.
- HEBERT P. D. N., PENTON E. H., BURNS J. M., JANZEN D. H. & HALLWACHS W., 2004. – Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101** (41): 14812-14817.
- LAMAS G., 2004. – Nymphalidae. Morphinae. Tribe Morphini. In: Lamas G. (Ed.), *Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea*. In: Heppner J.B. (Ed.), *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Volume 5A. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera; Scientific Publishers: 192-201.
- LE MOULT E. & RÉAL P., 1962-1963. *Les Morpho d'Amérique du Sud et Centrale*. Paris: Editions du Cabinet Entomologique E. Le Mout. 1: xiv + 296 p; 2: [16 p.], 92 planches.
- PASTEUR G. & PASTEUR N., 1980. – Les critères biochimiques de l'espèce animale. In: Bocquet C., Générmont J. & Lamotte M., (dir.), *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*, tome III. *Mémoire de la Société Zoologique de France*, n° 40: 99-150.
- PATERSON H. E. H., 1993. – *Evolution and the Recognition Concept of Species*. Collected Writings. Edited by S. F. McEvey. Baltimore: The John Hopkins University Press, 234 p.
- PIERRE J., 2002. – Notions d'espèce et de genre. *Mémoires de la Société entomologique de France*, n°6: 9-19.

PUBLICATIONS DE LA SEF ET *MÉMOIRES DE LA SEF*

- Bulletin de la Société entomologique de France*, 1994, t. 99, FASC. NUMÉRO SPÉCIAL, "**Journée d'étude sur la Conservation de la Biodiversité entomologique**" 107 p. Prix : 23 € (15 € aux membres de la SEF).
- Bulletin de la Société entomologique de France*, 1995, t. 100, FASC. HORS-SÉRIE, "**Hymenoptera Apoidea Gallica**" par Pierre RASMONT, P. Andreas EBMER, Józef BANASZAK & Gijs VAN DER ZANDEN, 98 p. Prix : 23 € (15 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 1, 1997, "**Catalogue des Carabini et Cychrini de Chine**" de Thierry DEUVE, 236 p., 236 fig., 2 pl. couleurs. Prix : 49 € (40 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 2, 1998, "**Ctenostoma (Coleoptera, Cicindelidae). Révision du genre et descriptions de nouveaux taxons**" de Roger NAVIAUX, 186 p., 24 pl. au trait, et 3 pl. couleurs. Prix : 46 € (38 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 3, 1999, "**Répertoire des Tenthredinidae ouest-paléarctiques (Hymenoptera, Symphyta)**" de Jean LACOURT, 432 p., 1217 espèces, 1830 réf. bibliogr. Prix : 83 € (64 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 4, 2000, "**Catalogue des Coléoptères Leiodidae Cholevinae et Platypsyllinae**" de Michel PERREAU, 460 p., 47 fig. (photos au MEB) en 9 pl. dont 2 en couleurs, 1672 espèces, 1735 réf. bibliogr. Prix : 83 € (64 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 5, 2002, "**Tricondyllina (Coleoptera, Cicindelidae). Révision des genres *Tricondyla* et *Derocrania* et descriptions de nouveaux taxons**" de Roger NAVIAUX, 106 p., 227 fig. Prix : 40 € (34 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 6, 2002, "**Concepts et outils de la Systématique en Entomologie**" comptes rendus des "Journées d'étude de la Société entomologique de France sur la Systématique en Entomologie" (22-23.III. 2002). Prix 30 € (20 € aux membres de la SEF).
- Les *MÉMOIRES DE LA SEF*, n° 7, 2007, "**Tetracha (Coleoptera, Cicindelidae, Megacephalina). Révision du genre et descriptions de nouveaux taxons**" de Roger NAVIAUX, 197 p., 84 planches de figures+14 planches en couleurs. Prix : 60 € (45 € aux membres de la SEF).

Pour les autres publications éditées sous l'égide de la *Société entomologique de France*, voir le site de la Société : <http://www.lasef.org/>