

BL 39

les problèmes de l'espèce dans le règne animal

tome II

extrait

sous la direction de
charles bocquet
jean générmont
maxime lamotte

france • société zoologique de france • société zoolo

CHAPITRE I

LE PROBLÈME DE L'ESPÈCE CHEZ LES ARAIGNÉES

par Patrick Blandin

Les Araignées ont tôt fait l'objet d'études systématiques et si la nomenclature zoologique est officiellement née en 1758, celle des Araignées a vu le jour un an auparavant avec les « *Aranei Suecici* » de Clerk; la priorité des noms de Clerck sur ceux de la dixième édition du « *Systema Naturae* » de Linné a été reconnue par le Congrès International de Zoologie tenu à Paris en 1948, grâce à l'action entreprise par P. Bonnet (1947, 1950).

La systématique des Araignées a atteint sa pleine maturité avec l'ouvrage d'E. Simon, l'Histoire Naturelle des Araignées (1892-1903). Aujourd'hui encore, nul aranéologue ne peut se prétendre systématicien s'il n'est un familier de cette œuvre magistrale. E. Simon y a développé avec génie une systématique fondée sur une profonde connaissance de la morphologie de milliers d'araignées collectées dans le monde entier.

De nos jours la systématique des Araignées en est encore très largement au stade de l'inventaire des espèces, conçues comme des entités « morphologiques ». Il convient donc de voir quels caractères sont utilisés pour définir ces espèces, comment ils le sont et dans quelle mesure une analyse critique en est faite.

Dans les régions faunistiquement les mieux connues, l'analyse de la distribution géographique des espèces est parfois entreprise. Le dernier volume des « *British Spiders* », récemment paru, fournit les cartes de distribution des espèces de la faune anglaise (Locket, Millidge et Merrett, 1974); les Araignées de Finlande font l'objet d'études du même type (Palmgren, 1939-1976). Des analyses portant sur des ensembles plus limités sont également publiées, comme celle de Benoit sur les Néphiles africaines et malgaches (1964), celle d'Emerit sur les Gastéracanthes (1969), ou encore celle de Proszynski sur les Salticidae holarctiques (1976). A l'issue d'études biogéographiques précises sur des groupes d'espèces affines, certains travaux tentent parfois de définir les processus évolutifs qui ont pu aboutir aux situations observées : l'espèce n'est alors plus seulement conçue comme une entité morphologique, mais aussi comme le résultat d'une évolution que l'approche biogéographique permet de déceler.

Les recherches s'appuyant véritablement sur la conception biologique de l'espèce sont rares en ce qui concerne les Araignées (Emerit, 1976); en revanche les quelques travaux existant sont particulièrement intéressants à analyser, tant au plan des concepts mis en œuvre qu'à celui de la méthodologie.

**A. — DONNEES QUANTITATIVES
SUR LES DESCRIPTIONS D'ESPECES NOUVELLES :
LES FAITS ET LEUR SIGNIFICATION**

Depuis les 54 espèces décrites par Clerck, l'inventaire des Araignées a progressé selon un rythme étudié avec précision par Bonnet (1966). Le tableau I présente les données de cet auteur, complétées par le décompte des espèces nouvelles signalées dans le « Zoological Record » de 1963 à 1969.

TABLEAU I
Rythme de description de nouvelles espèces d'Araignées
(d'après Bonnet, 1966, complété)

Périodes	Nombre moyen d'espèces décrites par an
1758-1799	5
1800-1849	34
1850-1899	196
1900-1939	266
1940-1958	255
1959-1962	237
1963-1969	217

Le nombre moyen des espèces nouvelles décrites par an n'a cessé d'augmenter de 1758 à 1939 : les naturalistes sont de plus en plus nombreux, les expéditions sont de plus en plus fréquentes et le réseau des récolteurs s'étend. Depuis 1939 la tendance semble s'inverser, contrairement à ce que craignait Bonnet (1966). De ce point de vue il est intéressant de voir comment les 1 518 espèces décrites de 1963 à 1969 se répartissent géographiquement (Tableau II).

Ainsi moins de 10 % des espèces nouvelles décrites de 1963 à 1969 sont européennes, et encore s'agit-il surtout d'espèces d'Europe orientale. Au contraire plus de 30 % des espèces décrites ont été récoltées sur le continent américain, essentiellement dans les régions tropicales. Au vu de ces quelques nombres, il est clair que des espèces nouvelles pourront être découvertes sans doute en abondance dans les nombreuses régions qui n'ont

TABLEAU II

Répartition géographique des espèces d'Araignées décrites de 1963 à 1969
(données tirées du « Zoological Record »)

Région	Nombre d'espèces décrites	% par rapport au nombre total d'espèces décrites
Europe occidentale et URSS	115	7,6
Amériques et Indes occidentales	510	33,6
Afrique et Iles Atlantiques	278	18,3
Asie continentale et Japon	407	26,8
Autres régions (région australienne et îles du Pacifique essentiellement)	208	13,7

pas été prospectées jusqu'à présent ou qui ont fait l'objet de recherches insuffisantes. En ce sens, l'inquiétude de Bonnet devant l'accroissement continu du nombre des espèces nouvelles ne paraît pas justifiée. Elle l'est davantage, toutefois, pour d'autres raisons. Bonnet, en effet, a compté le nombre de fois où les espèces décrites depuis Clerck jusqu'en 1939 avaient fait l'objet d'une récolte signalée dans la bibliographie (Bonnet, 1961); le tableau III présente ses résultats.

TABLEAU III

Effectifs des espèces d'Araignées classées en fonction de la période où elles ont été décrites et du nombre de fois où elles ont été recueillies (d'après Bonnet, 1961)

Nombre de récoltes signalées dans la bibliographie	Périodes de description				Total
	1758-1799	1800-1849	1850-1899	1900-1939	
1	74	751	5 407	9 328	15 560
2 à 5	5	204	2 628	1 204	4 041
6 à 20	10	249	1 250	120	1 632
21 à 50	7	189	352	13	561
51 à 100	11	131	126	0	268
plus de 100	111	182	43	0	336
Nombre d'espèces décrites par période	218	1 706	9 806	10 668	22 398

6 232 espèces, soit plus du quart de celles qui ont été décrites entre 1758 et 1939, n'ont pas été revues depuis plus de 50 ou 100 ans. Selon Bonnet « on ne les retrouve pas, parce qu'on ignore qu'elles ont été déjà décrites ou que l'on ne sait pas les reconnaître d'après la description donnée », de sorte que nombre d'entre elles ont pu être redécrites sous d'autres noms.

Il arrive pourtant que certaines espèces soient redécouvertes longtemps après leur description : pour ne prendre qu'un exemple dans la faune européenne, c'est le cas de *Pardosa occidentalis*, décrite par Simon en 1881 d'après une unique femelle du Portugal et retrouvée en France dans l'Hérault, le Gard et le Vaucluse, par Ledoux (1973). Néanmoins, bien des espèces resteront *incertae sedis* parce que décrites à partir d'exemplaires en mauvais état ou juvéniles ou parce que les types sont introuvables et les descriptions insuffisantes. C'est ce qu'illustre clairement le tableau IV, établi d'après les premiers résultats de la révision des Pisauridae africaines entreprise récemment (Blandin, 1975 a; 1976 a, b, c).

TABLEAU IV

Etat des types de diverses Pisauridae africaines appartenant à 7 genres différents

Nombre d'espèces	Types existant			Types détruits ou introuvables
	adultes	juvéniles	mauvais état	
39	24	5	3	7

Dans ce cas, plus du tiers des espèces décrites ne peuvent être reconnues avec une certitude absolue. Ce résultat n'est sans doute pas transposable sans précautions aux 6 232 espèces considérées par Bonnet. Il n'en est pas moins inquiétant : il montre en effet que la taxinomie des Araignées est parfois dans un état tel qu'on ne puisse espérer de rapides progrès dans les domaines très liés de la Biogéographie et de la Systématique évolutive.

Une autre observation est particulièrement significative. Compte tenu des synonymies déjà établies par différents auteurs, Bonnet a répertorié 22 398 espèces décrites depuis Clerck jusqu'en 1939, espèces dont la validité est acceptable sauf autres mises en synonymies faisant suite à de nouvelles recherches (Bonnet, 1961). Dans le même temps seules 743 sous-espèces ou variétés avaient été décrites. Un décompte fait dans le « Zoological Record » pour les années 1963 à 1969 montre que pendant cette période 1 518 espèces nouvelles ont été décrites, tandis que les arachnologues n'ont accordé le statut de sous-espèce, de variété ou de forme qu'à 39 taxons seulement.

Cette situation évoque, en plus schématique encore, celle qu'ont décrite Guillaumin et Descimon dans le premier tome de cet ouvrage, à propos des Hétérocères comparés aux Rhopalocères (tome I, p. 187). Des questions du même type se posent en effet. Les arachnologues en seraient-ils restés à une conception purement typologique de l'espèce ? Ou bien l'extrême rareté des cas

de polytypisme chez les Araignées tiendrait-elle à certaines particularités biologiques de ces animaux ?

Tout ce qui précède devrait faire pencher pour la première hypothèse. L'immense majorité des travaux récents concernant les Araignées utilisent de fait une conception de l'espèce uniquement typologique. Il ne peut d'ailleurs en être autrement lorsqu'il s'agit d'étudier les faunes de régions peu connues, pour lesquelles on rencontre des situations taxinomiques analogues à celle qu'illustre le tableau IV.

Cependant, la faune de l'Europe occidentale, qui est sans nul doute la mieux connue avec celle de la Région Néarctique, ne montre que bien peu de cas de polytypisme dûment recensés. Son uniformité est grande, si l'on en juge d'après les peuplements qui ont été inventoriés dans divers pays; nombre d'espèces ont de vastes répartitions et l'on n'y a pas encore repéré de notables différences entre populations, même très éloignées. De telles situations pourraient témoigner d'un brassage génétique important réalisé grâce aux moyens de dispersion passive des Araignées. On connaît en particulier l'ampleur que peuvent prendre les « vols aéronautiques » des jeunes araignées qui s'en vont au gré des vents, portées par un long fil de soie. Les données sûres manquent cependant, qui permettraient d'apprécier l'importance de ce phénomène dans le brassage des populations.

De nombreuses espèces ne pratiquent toutefois pas ce mode de dispersion : c'est le cas par exemple des Mygales terricoles. On pourrait alors s'attendre à rencontrer plus fréquemment des espèces polytypiques lorsqu'il s'agit d'animaux aux mœurs sédentaires. Pourtant la Mygale européenne *Atypus affinis* Eichwald, 1830 se rencontre identique à elle-même aussi bien en Espagne que dans le Sud de l'Angleterre; de même la Mygale africaine *Cyphonisia obesa* Simon, 1889 se retrouve sans changement depuis le Zaïre jusqu'en Côte d'Ivoire.

Les Araignées paraissent donc présenter dans l'immense majorité des cas une remarquable stabilité des caractères spécifiques : l'application d'une conception purement typologique de l'espèce trouverait là une évidente justification.

Sans pour autant nier l'existence possible d'une réelle stabilité morphologique chez de nombreuses espèces, il faut reconnaître que certaines ont été bien souvent décrites comme différentes sur la base de critères extrêmement subtils; quand il s'agit d'espèces découvertes au milieu d'une faune par ailleurs bien connue, on peut penser que l'on a par exemple réussi à déceler des espèces jumelles. Quand il s'agit au contraire d'espèces décrites à partir d'individus isolés, provenant de régions très insuffisamment explorées, rien ne permet d'affirmer que les critères distinctifs retenus rendent compte de l'existence d'espèces biologiquement séparées. Dans des cas de ce genre, la création d'espèces nouvelles ne se justifie que dans la mesure où il vaut mieux attirer l'attention sur des différences que de confondre *a priori* sous un même nom des espèces qui pourraient être réellement distinctes.

B. — LES CARACTERES A UTILISATION DIAGNOSTIQUE

1. Forme et ornementation.

La morphologie générale est peu utilisée pour séparer les espèces : les genres sont en effet le plus souvent définis de façon à constituer des groupes morphologiquement aussi homogènes que possible. Néanmoins certains auteurs accordent beaucoup d'importance à la morphologie générale dans leurs descriptions; la taille est bien entendu retenue comme critère descriptif, sinon comme critère réellement distinctif.

En revanche l'ornementation a toujours été utilisée pour caractériser les espèces. Elle combine souvent une pigmentation tégumentaire ou sous-tégumentaire et des dessins formés par la pilosité. Lorsque celle-ci est très développée, sa fragilité entraîne fréquemment des difficultés : des exemplaires récoltés et manipulés avec trop peu de précautions peuvent la perdre au moins en partie; il en résulte des descriptions inexactes.

Quoi qu'il en soit, l'ornementation peut fournir de bons critères de distinction des espèces, mais les situations sont en fait très différentes d'un genre à l'autre : les uns sont très homogènes tandis que d'autres montrent des variations interspécifiques remarquables. Les *Dolomedes* d'Amérique du Nord offrent un bel exemple de telles variations, comme l'a montré Carico (1973). La comparaison des diverses espèces a conduit cet auteur à définir une ornementation « standard » du genre *Dolomedes*, à partir de laquelle il peut caractériser avec précision les modifications observées d'une espèce à l'autre (fig. 1).

La distinction des espèces sur la base des caractéristiques de l'ornementation exige quelques précautions, car il faut tenir compte de l'existence d'un possible polymorphisme. Ce phénomène est connu en effet chez certaines espèces d'araignées. Dans une même population de *Afropisaura valida* (Simon, 1885) (Pisauridae) on trouve des variations de la livrée assez prononcées dans les deux sexes; elles concernent en particulier le folium abdominal, qui peut être entièrement sombre ou traversé par une bande blanche (fig. 2); des individus intermédiaires existent (Blandin, 1976 c). Un polymorphisme particulièrement prononcé a été observé chez une espèce du genre *Rothus* (Pisauridae), ce qui a permis la mise en synonymie de sept espèces antérieurement décrites, notamment par Roewer (1954) (Blandin, sous presse).

Emerit a analysé le polymorphisme chez les Gastéracanthes malgaches, en particulier chez *Gasteracantha versicolor* (1969). Les variations portent sur l'extension des zones mélanisées de l'abdomen; le phénomène est compliqué par le fait que les proportions des individus entièrement mélanisés et des individus à livrée claire sont différentes dans les populations habitant des biotopes différents.

Le recours à l'élevage lorsqu'il est possible, permet de résoudre les problèmes taxinomiques liés au polymorphisme. C'est ainsi que le statut in-

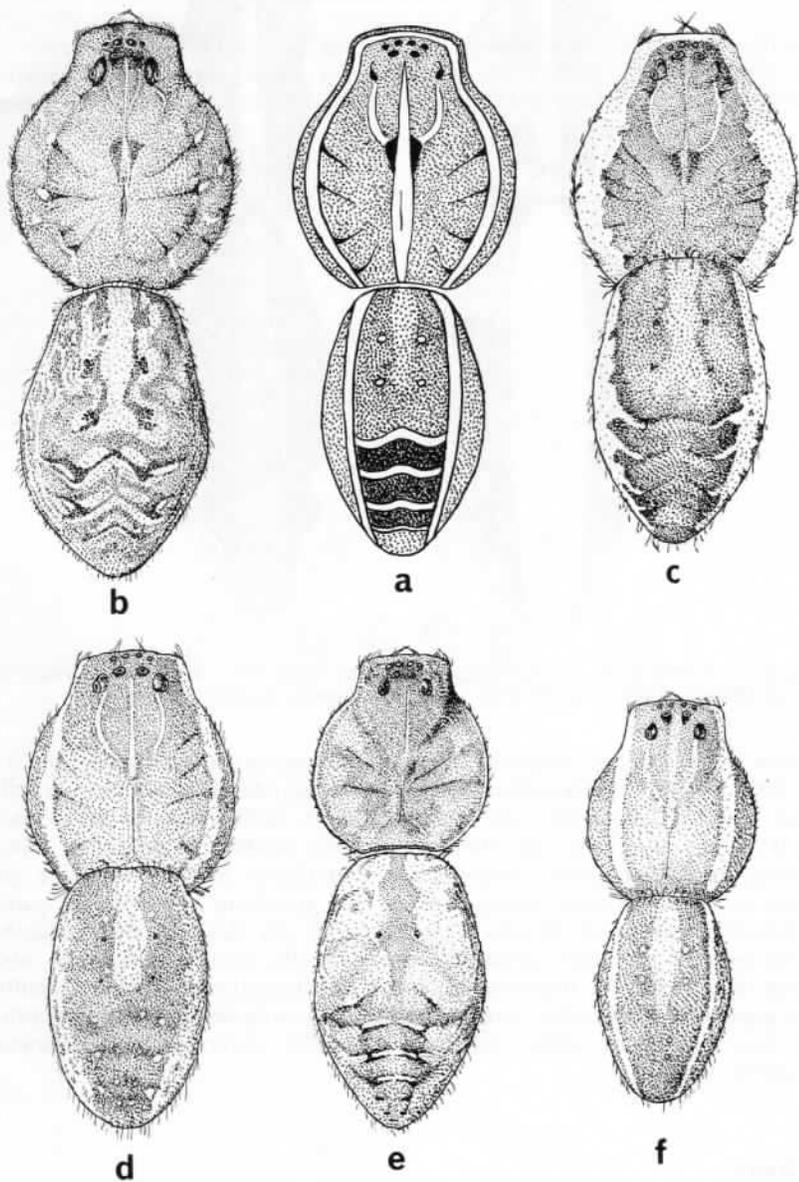


Fig. 1. — Utilisation de l'ornementation pour distinguer les espèces nord-américaines du genre *Dolomedes*: a) ornementation « standard »; b) *D. tenebrosus* Hentz ♀; c) *D. holti* Carico ♀; d) *D. triton* (Walkenaer) ♀; e) *D. albineus* Hentz ♀; f) *D. striatus* Giebel ♀. Chaque espèce montre des modifications précises par rapport à l'ornementation standard (d'après Carico, 1973, modifié).

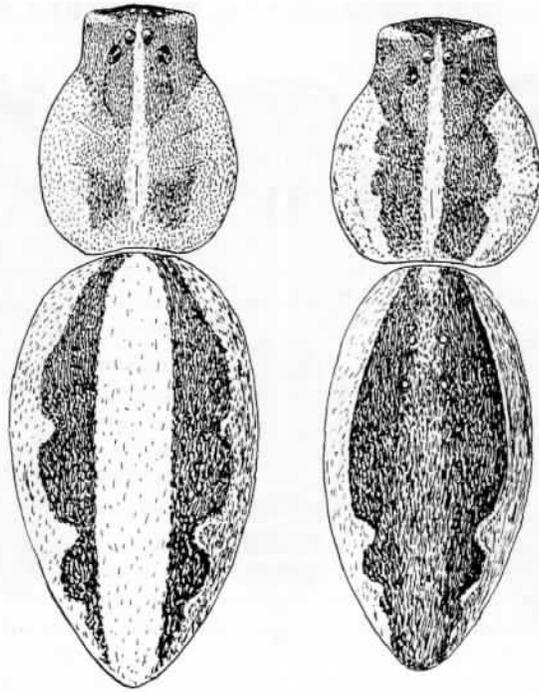


Fig. 2. — Exemple de polymorphisme chez les Araignées : le cas de *Afropisaura valida* (Simon, 1885), une Pissare africaine (d'après Blandin, 1976 c).

certain de la Néphile malgache *Nephila madagascariensis* (Vinson, 1863) a pu être précisé. Les femelles adultes de la grande île montrent en effet deux types de coloration, l'un correspondant à l'espèce décrite par Vinson, l'autre à une espèce de l'île Maurice, *Nephila inaurata* (Walckenaer, 1841); celle-ci, cependant, diffère toujours des exemplaires malgaches par la présence constante de soies denses formant des manchons sur certaines pattes. L'élevage a permis de prouver l'interfécondité des deux formes malgaches et de montrer que leurs immatures possèdent des manchons de soies identiques à ceux de *N. inaurata*, mais qui ici disparaissent chez les adultes. Les populations malgaches sont en conséquence considérées comme constituant une sous-espèce particulière polymorphe, *N. inaurata madagascariensis* (Canard, 1973).

2. Yeux.

La disposition des yeux est très utilisée pour établir des coupures systématiques. Elle suffit fréquemment à caractériser des familles, ou en tout cas des genres : c'est dire combien elle peut être uniforme au sein

d'ensembles taxinomiques parfois très vastes. Cependant les yeux peuvent fournir de bons critères spécifiques à condition de s'appuyer sur des descriptions très précises.

Chez les Pisauridae par exemple, la disposition générale du groupe oculaire est le plus souvent caractéristique des genres. Ainsi, toutes les espèces du genre *Tetragonophthalma* montrent la disposition illustrée par les

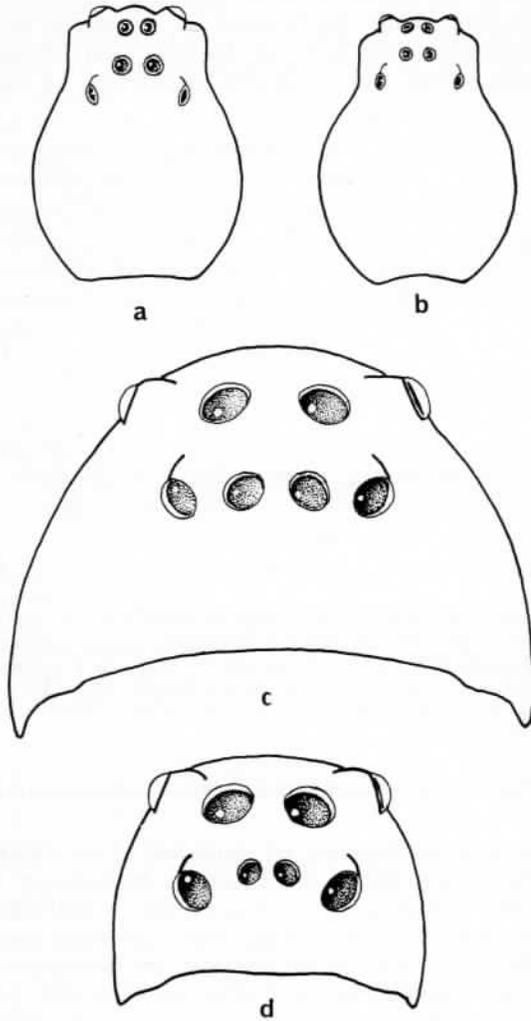


Fig. 3. — Utilisation des caractères du groupe oculaire pour distinguer des espèces : *Tetragonophthalma balsaci* Blandin, 1976 (figure 3 a) a un groupe oculaire proportionnellement plus important que les autres espèces du genre (fig. 3 b) (d'après Blandin, 1976 b). *Afropisaura valida* (Simon, 1885) et *Afropisaura rothiformis* (Strand, 1908) ont des yeux disposés selon le même plan général, mais montrant de grandes différences dans leurs tailles relatives (d'après Blandin, 1976 c).

figures 3 a et 3 b; cependant *Tetragonophthalma balsaci* Blandin, 1976 se reconnaît au fait que les yeux sont proportionnellement plus gros et prennent une place plus grande que chez les autres espèces du genre. De même, *Afropisaura valida* (Simon, 1885) et *Afropisaura rothiformis* (Strand, 1908) s'opposent, entre autres caractères, par les proportions différentes de leurs yeux (fig. 3 c et 3 d).

Les caractères du groupe oculaire sont tout particulièrement utilisés chez les Orthognathes, dont les femelles ne présentent pas de genitalia externes : les différences dans la forme des yeux, leurs dimensions et leurs positions relatives servent alors à définir les espèces. La figure 4 illustre

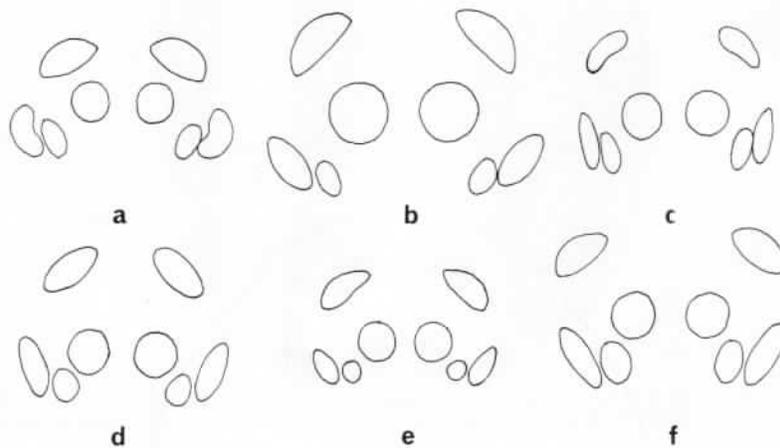


Fig. 4. — Utilisation des caractères du groupe oculaire pour distinguer des espèces : le cas des Mygales africaines du genre *Cyphonisia* : a) *C. nesioties* Simon, 1907; b) *C. manicata* Simon, 1907; c) *C. obesa* Simon, 1889; d) *C. straba* Benoit, 1966; e) *C. annulata* Benoit, 1966; f) *C. itombwensis* Benoit, 1966. La forme des yeux, leurs positions et leurs dimensions relatives sont utilisées comme caractères spécifiques (d'après Benoit, 1966).

l'utilisation de tels critères dans le cas du genre *Cyphonisia* révisé par Benoit (1966).

Lorsque du matériel abondant est disponible, il est souhaitable que les groupes oculaires fassent l'objet d'une analyse biométrique. Trop souvent en effet les auteurs se sont contentés d'appréciations qualitatives où fleurissent les « un peu plus » et autres « à peu près » qui ôtent toute fiabilité aux descriptions. Chez les *Pisauridae* par exemple, les descripteurs ont accordé de l'importance aux proportions du trapèze que dessinent les quatre yeux médians, et en particulier à sa hauteur comparée à sa grande base. Une analyse biométrique portant sur de nombreux spécimens du genre *Euprosthenops* a permis de montrer que le rapport de ces deux dimensions est inutilisable pour séparer les espèces, tandis que le rapport de la petite base à la grande base, négligé par les auteurs, permet de classer les espèces en deux groupes bien distincts (Blandin, 1974 b).

3. Epines et trichobothries.

La spinulation des pattes est parfois fixe à l'intérieur d'un genre, mais dans de plus nombreux cas elle varie d'une espèce à l'autre et peut ainsi fournir de bons critères de reconnaissance. Son utilisation sans discernement est néanmoins dangereuse, car il y a parfois une certaine variabilité intraspécifique. Le tableau V, établi d'après les données de Hollander (1970), illustre bien ce problème. Des trois espèces de *Pardosa* étudiées, l'une se sépare nettement des deux autres en ce qui concerne la spinulation; il existe toutefois une certaine variabilité telle que quelques individus, considérés isolément, ne pourraient être déterminés avec certitude. Ici encore, ces variations interspécifiques ne peuvent être interprétées correctement que lorsque la variabilité intraspécifique est connue.

La répartition des trichobothries sur les appendices, ou trichobothriotaxie, a été utilisée en systématique, mais à un niveau supraspécifique; une étude d'ensemble a été faite chez les *Gastérocantbes* qui montre la remarquable constance de la distribution topographique de ces mécanorécepteurs dans l'ensemble du groupe (Emerit, 1969).

TABLEAU V

Répartition des individus de trois espèces de *Pardosa* capturés dans diverses localités de Hollande en fonction de la spinulation rétro-latérale du tibia et du métatarse de la première paire de patte
(d'après Hollander, 1970)

Nombre d'épines rétro-latérales		<i>Pardosa prativaga</i>				<i>Pardosa pullata</i>				<i>Pardosa sphagnicola</i>	
tibia	métatarse	Localité 1		Localité 2		Localité 2		Localité 3		Localité 4	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
0	0	0	0	0	0	16	35	10	18	1	0
0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1	1	0	0	3	0	1	0	0	0	6	2
2	1	18	11	7	12	0	0	0	0	12	22
2	2	1	9	0	7	0	0	0	0	0	5
2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1

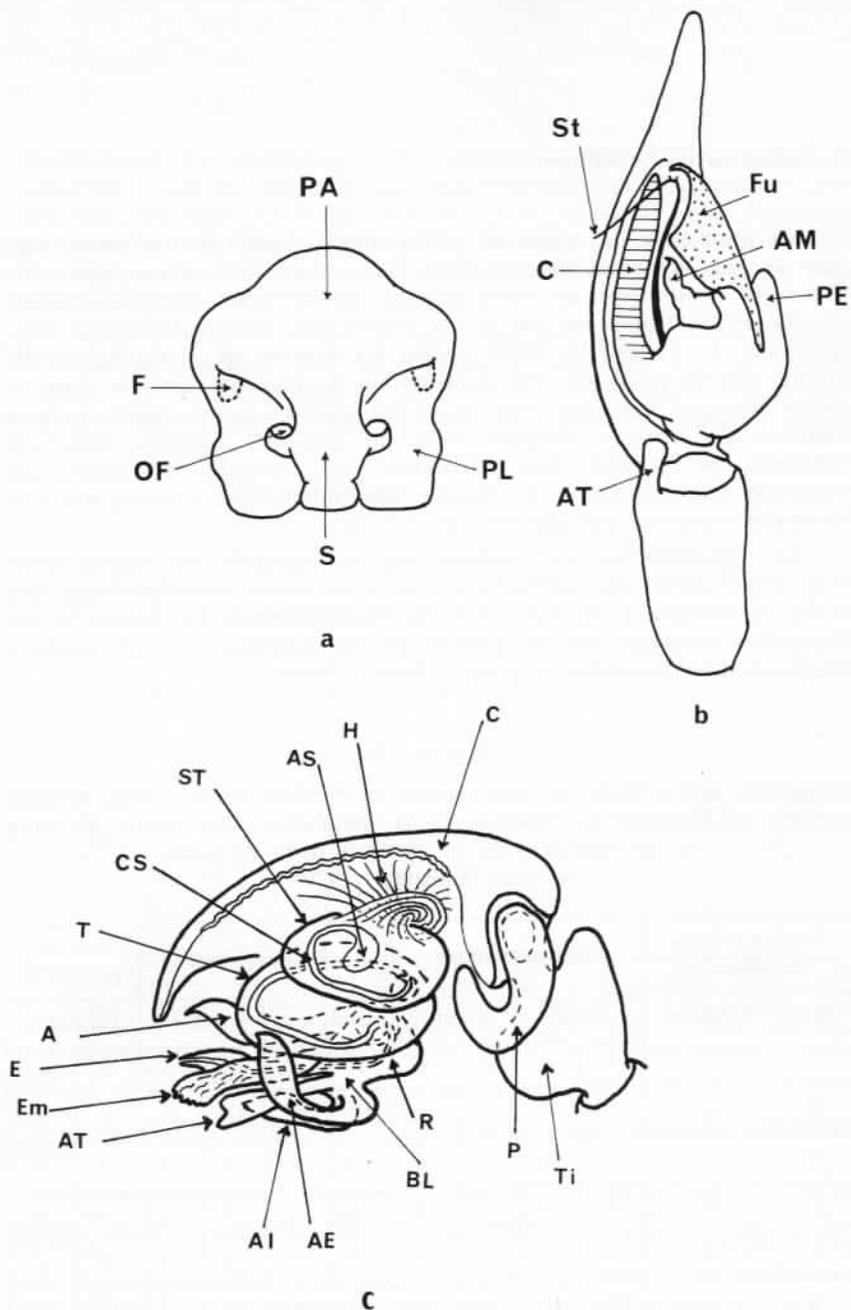


Fig. 5. — Les genitalia et leur complexité structurale. a) Structure de l'épigyne dans le genre *Euprostenops* (Pisauridae): F, fossette latérale; OF, orifice de fécondation; PA, plage antérieure; PL, plage latérale; b) pédipalpe et bulbe copulateur dans le genre *Euprostenops*: AM, apophyse médiane; AT, apophyse tibiale; C, conducteur; Fu, fulcrum; PE, protubérance externe; ST, style (d'après Blandin, 1974 b); c) pédipalpe et bulbe copulateur chez les Linyphiidae: A, apophyse médiane; AI, aile interne de la Lamella Characteristica; AE, aile externe de la Lamella Characteristica; AS: ampoule spermatique; AT, apophyse terminale de la Lamella Characteristica; BL, base de la Lamella Characteristica; C, cymbium; CS, canal spermatique; E, embolus; Em, membrane de l'embolus; H, haematodoche; P, paracymbium; R, radix; ST, subtegulum; T, tegulum; Ti, tibia (d'après Palmgren, 1975).

4. Genitalia.

Chez un très grand nombre d'araignées, l'appareil génital externe femelle comprend une pièce sclérifiée plus ou moins complexe, l'épigyne. Cette formation n'existe ni chez les Orthognathes, ni chez les Haplogynes et man-

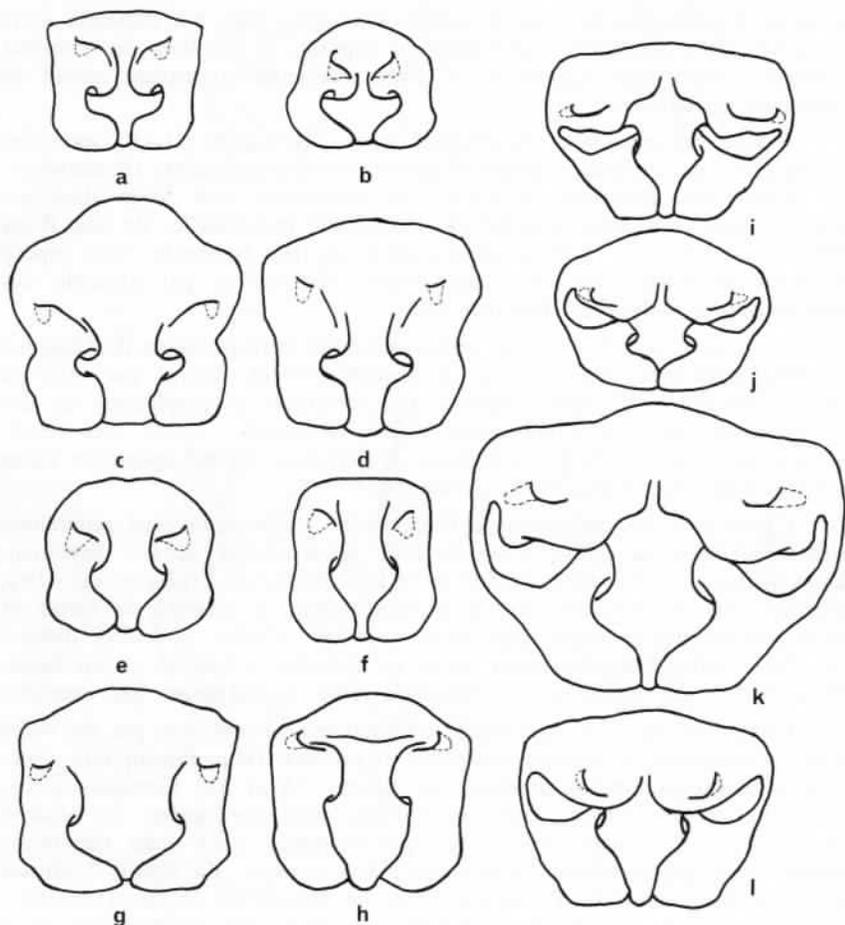


Fig. 6. — Utilisation des caractères de l'épigyne pour distinguer les espèces : les cas des genres *Euprostenops* Pocock, 1897 et *Tetragnophthalma* Karsch, 1878 (Pisauridae). Dans le premier genre, les différences entre espèces sont très prononcées, tandis qu'elles sont beaucoup plus délicates à apprécier dans le second. a) *E. bayaonianus* (Capello, 1866); b) *E. pavesii* Lessert, 1928; c) *E. australis* Simon, 1898; d) *E. schenkeli* (Roewer, 1954); e) *E. proximus* Lessert, 1916; f) *E. benoiti* Blandin, 1976; g) *E. biguttatus* Roewer, 1954; h) *E. ellioti* (Pickard-cambridge. O., 1877); i) *T. guentheri* Roewer, 1954; j) *T. balsaci* Blandin, 1976; k) *T. crassa* (Thorell, 1899); l) *T. lecordieri* Blandin, 1976 (Fig. 6 a - g, d'après Blandin, 1976 a; Fig. 6 h d'après Blandin, 1975 b; Fig. 6 i - l d'après Blandin, 1976 b).

que également chez diverses Cribellates. Ailleurs, cette pièce présente des dispositions très variées qui sont fréquemment spécifiques, à tel point que nombre de créations d'espèces nouvelles sont fondées essentiellement sur les caractères de l'épigyne; celui-ci est souvent seul représenté dans les descriptions originales.

La figure 5 a représente la structure de l'épigyne observée dans le genre *Euprosthops* (Pisauridae). Une nomenclature précise permet de désigner les éléments de cette structure; les figures 6 a - 6 h illustrent leurs variations interspécifiques: la forme du septum, la position des fossettes latérales, l'importance relative de la plage antérieure constituent autant de caractères spécifiques.

Il n'en est cependant pas toujours ainsi: les figures 6 i - 6 l montrent les épigynes de quelques espèces du genre *Tetragonophthalma* (Pisauridae): en dehors des variations de taille, les différences sont assez discrètes, d'autant plus qu'il existe une certaine variabilité individuelle. En fait il est des genres entiers où la forme de l'épigyne est trop constante d'une espèce à l'autre pour être utile en systématique; c'est le cas par exemple des *Gasteracantha* malgaches (Emerit, 1969).

A l'inverse, il existe des cas où la variabilité intraspécifique de l'épigyne est très prononcée. Un exemple remarquable en est fourni par *Argiope lobata* (Pallas, 1772) qui combine des variations géographiques et des variations à l'intérieur d'une même région (Kolosváry, 1938). Des observations sur la variabilité intraspécifique de l'épigyne ont été également faites sur des Lycosidae (Guy, 1966; Kronstedt, 1975).

L'utilisation des caractères de l'épigyne en systématique s'est généralisée très rapidement car l'observation de cette pièce n'exige aucune dissection. Dans quelques cas toutefois, l'étude de la face interne de l'épigyne, ou *vulva*, s'impose: le parcours des canaux de fécondation, le nombre, la forme et la disposition des spermathèques peuvent fournir d'utiles caractères distinctifs. Des spermathèques existent même en l'absence d'épigyne et ont également parfois un intérêt en systématique, chez les Mygales par exemple.

L'appareil copulateur des mâles est fondamentalement constitué par un bulbe porté à l'extrémité de chaque pédipalpe. Il présente fréquemment une structure complexe comme le montrent les figures 5 b et 5 c. Certaines pièces du bulbe proprement dit sont très utilisées pour caractériser les espèces (le *fulcrum*, la *lamella characteristic* par exemple), mais aussi l'apophyse tibiale ou le paracymbium lorsque ces pièces existent. La figure 7 illustre le cas de deux genres de Pisauridae: chez les *Maypaci*, la forme du style, celle du fulcrum et celle de l'apophyse tibiale varient notablement d'une espèce à l'autre; chez les *Euprosthops* au contraire, toutes les espèces africaines montrent une grande homogénéité de l'appareil copulateur et il faut aller chercher une espèce des Indes pour trouver des différences remarquables.

Chez les Orthognathes et les Haplogynes, le bulbe copulateur est bien plus simple que chez les autres araignées et seules des différences dans la forme générale peuvent être parfois utilisées pour distinguer des espèces (fig. 8).

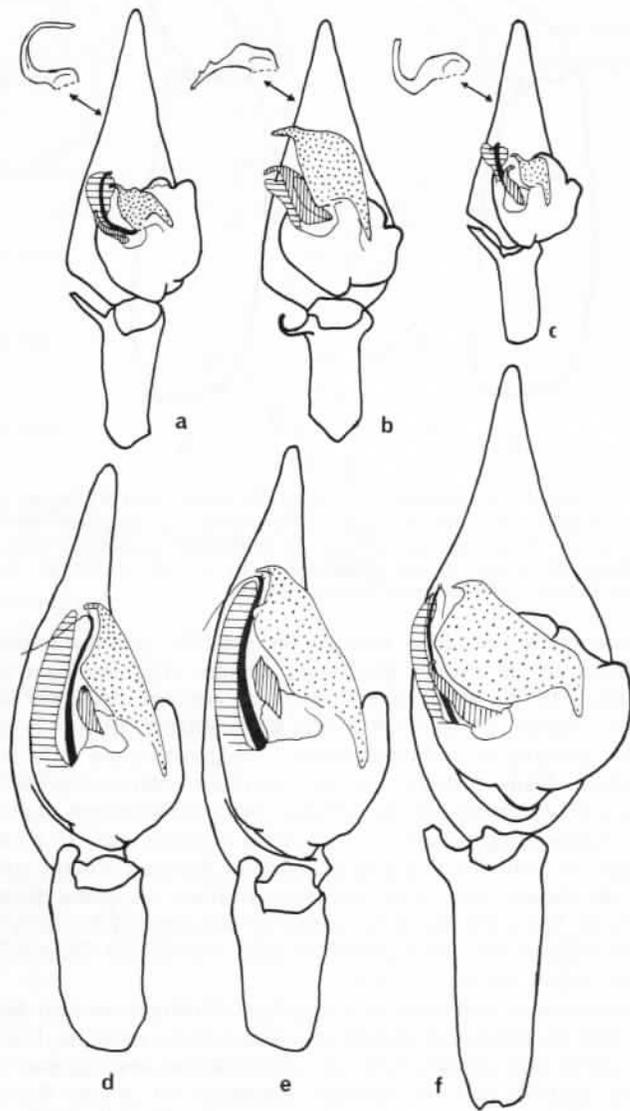


Fig. 7. — Utilisation des caractères des genitalia mâles pour distinguer les espèces : les cas des genres *Maypacijs* Simon, 1898 et *Euprosthensops* Pocock, 1897 (Pisauridae). Dans le premier genre apophyse tibiale, fulcrum et style fournissent de bons critères distinctifs, dans le second ces pièces sont très peu variables chez les espèces africaines, mais assez différentes chez l'espèce indienne *E. ellioti* : a) *M. kastneri* Roewer, 1954; b) *M. curiosus* Blandin, 1975; c) *M. roeweri* Blandin, 1975; d) *E. bayaonianus* (Capello, 1866); e) *E. proximus* Lessert, 1916; f) *E. ellioti* (Pickard-Cambridge, O., 1877) Fig. 7 a - c d'après Blandin, 1975 a; fig. 7 d - e d'après Blandin, 1976 a; fig. 7 f d'après Blandin, 1975 b).

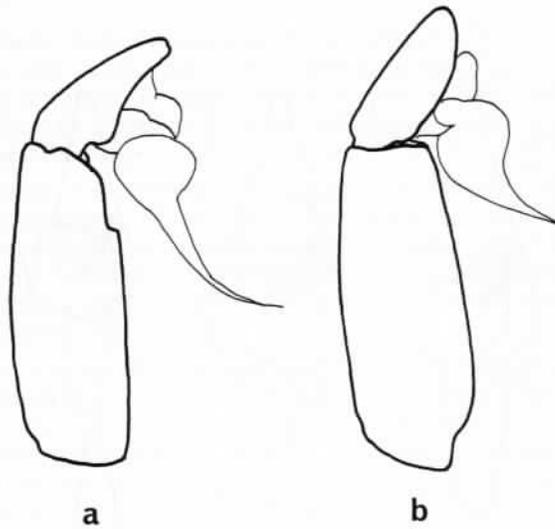


Fig. 8. — Utilisation des caractères des genitalia mâles pour distinguer les espèces : le cas des Mygales africaines du genre *Cyphonisia*. La simplicité de ces organes chez les Mygales ne permet pas d'avoir de nombreux caractères utilisables, sinon des caractères de forme et de proportion : a) *C. obesa* Simon, 1889; b) *C. itombwensis* Benoit, 1966 (d'après Benoit, 1966).

A l'intérieur de certaines familles les genitalia peuvent fournir de bons critères distinctifs au niveau générique, comme chez les Pisauridae Pisaurinae (Blandin, 1974 a et b), ou au niveau de groupes d'espèces, par exemple chez les Lycosidae du genre *Pardosa* (Kronestedt, 1975). Il s'agit alors d'ensembles spécifiques particulièrement homogènes quant à la structure de leurs genitalia. Dans certains cas les variations interspécifiques autour du type structural du genre ou du groupe sont suffisamment marquées pour avoir une valeur diagnostique, et non dans d'autres cas. Il n'est d'ailleurs pas rare que les genitalia d'un sexe fournissent de bons critères spécifiques et non ceux de l'autre sexe. Les espèces africaines du genre *Euprosthops* constituent un bon exemple de ce genre de situations, difficile à débrouiller lorsque des espèces ont été décrites les unes d'après des femelles, les autres d'après des mâles (Blandin, 1976 a).

Le recours à la biométrie et à l'analyse statistique devient indispensable lorsqu'il s'agit de groupes d'espèces très homogènes, mais les travaux menés dans cet esprit sont encore rares en systématique des araignées. Les plus significatifs portent sur des groupes d'espèces du genre *Pardosa*. Vogel (1970 a) a étudié le complexe de *Pardosa sternalis* (Thorell, 1877) dans l'ouest des Etats-Unis : *P. sternalis* et *P. altamontis* Chamberlin et Ivie, 1946, qui sont partiellement sympatriques, se distinguent de façon statistique par la largeur du septum de l'épigyne, dont la moyenne, suivant les populations, varie de 0,049 mm à 0,070 mm chez la première espèce et de 0,080 mm à 0,100 mm chez la seconde; il y a cependant recouvrement des distributions. La représentation de la longueur de l'épigyne et fonction de la longueur du septum révèle aussi des différences entre les deux espèces (fig. 9).

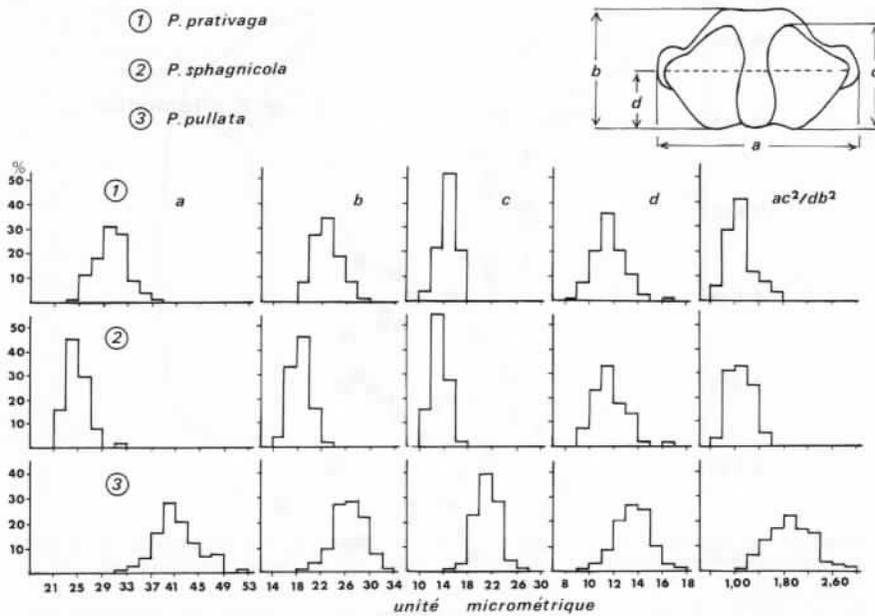


Fig. 10. — Caractères biométriques de l'épigyne chez trois *Pardosa* européennes très voisines (en haut à droite, dimensions mesurées; en dessous variations de chaque dimension et du rapport ac^2/db^2 chez chaque espèce). Dans quelques cas les espèces se distinguent statistiquement (d'après Hollander, 1970).

5. Discussion.

Ce qui précède illustre la diversité des situations auxquelles le systématique peut se trouver confronté. L'application du « concept typologique de l'espèce » rencontre des difficultés de trois ordres.

Les recherches des systématiciens ont été et sont encore essentiellement des travaux de Musée : le matériel utilisé provient de récoltes souvent anciennes, comprenant des individus souvent capturés isolément et pas toujours accompagnés de données géographiques et écologiques précises. La prise en compte de la variabilité individuelle et du polymorphisme, s'il y en a, s'avère ainsi pratiquement impossible. La description d'espèces nouvelles dépend alors essentiellement du tempérament plus ou moins diviseur ou plus ou moins rassembleur des systématiciens.

Les caractères utilisables doivent presque tous être observés sur des animaux adultes : les genitalia, mais aussi l'ornementation et certains caractères biométriques. Certaines proportions peuvent en effet changer au cours de la croissance; E. Simon n'a-t-il pas proposé une famille spéciale (*Perissolemmatidae*) pour des animaux dont il s'est ensuite rendu compte qu'ils n'étaient que des jeunes du genre *Trechalea* (*Pisauridae*), les positions relatives des yeux se modifiant profondément avec l'âge !

Le nombre des dents portées par les marges des chélicères est parfois utilisé pour distinguer des espèces. Ce caractère doit être utilisé avec précaution, car il est susceptible de variations individuelles et peut aussi changer avec l'âge, en particulier lorsqu'il est assez élevé : un exemple remarquable en est donné par *Macrargus rufus* (Wieder, 1834) (Linyphiidae) dont le nombre des dents augmente d'une unité à chaque mue, pour atteindre 5 au stade adulte (Christophe, 1973).

Au cas où la trichobothriotaxie s'avèrerait utilisable pour distinguer certaines espèces, il serait indispensable de comparer des individus de même stade : des études détaillées ont en effet montré sa modification au cours de la croissance (Emerit, 1969; Emerit et Bonaric, 1975 a et b).

Les bulbes copulateurs des mâles ne sont formés qu'à la mue imaginale, les tarsi des pédipalpes étant simplement gonflés au stade précédent : ils ne montrent à ce moment aucune structure particulière susceptible d'être mal interprétée. Il n'en est pas de même chez les femelles de nombreuses espèces entélégyne : une ébauche de l'épigyne peut souvent être observée un ou deux stades avant l'état adulte. Dans quelques cas il existe ainsi un « préépigyne » qu'une observation superficielle peut faire prendre pour une plaque génitale complètement formée. Ce phénomène a été par exemple signalé chez des Thomisidae (Jézéquel, 1964; Blandin, 1972). Les différences entre préépigyne et épigyne adulte peuvent être importantes et faire croire à des espèces différentes.

Un dernier type de problème est lié à l'association convenable des mâles et des femelles. Le plus souvent le dimorphisme sexuel n'est pas très prononcé chez les Araignées : les mâles sont en général un peu plus petits que les femelles, leurs pattes sont proportionnellement plus grandes, le corps un peu plus élancé, la coloration davantage contrastée. Une telle situation peut néanmoins rendre malaisée la tâche du systématicien dans un genre plurispécifique très homogène, s'il ne dispose que d'exemplaires isolés de provenances diverses. Même si les mâles d'un côté et les femelles de l'autre sont faciles à distinguer grâce à leurs genitalia, il peut arriver que rien ne permette d'attribuer « le bon mâle à la bonne femelle ».

Dans certains cas le dimorphisme sexuel est très accentué. Le fait est bien connu chez les Salticidae, dont les mâles possèdent souvent des livrées bien plus brillantes que les femelles ou encore chez les Néphiles, dont les mâles sont 1 000 à 1 500 fois plus petits que les femelles. La figure 11 illustre le cas moins connu mais également spectaculaire des Mygales du genre *Calommata* (Atypidae).

Sauf observations sur le terrain, il peut alors être extrêmement difficile de savoir si tel mâle et telle femelle appartiennent à la même espèce. Des arguments biogéographiques peuvent parfois être utilisés, faute de mieux, comme cela a été fait pour la désignation des néallotypes mâles de *Gasteracantha versicolor* (Walckenaer, 1841) *Gasteracantha sanguinolenta* (Koch C.L., 1845) et *Gasteracantha curvispina* (Guérin, 1838) (Benoit et Emerit, 1975).

Le genre *Calommata* illustre une situation extrême due à la rareté de ces Mygales terricoles en Afrique. Au vu des femelles connues et de l'unique mâle alors disponible, Benoit a admis l'existence de la seule

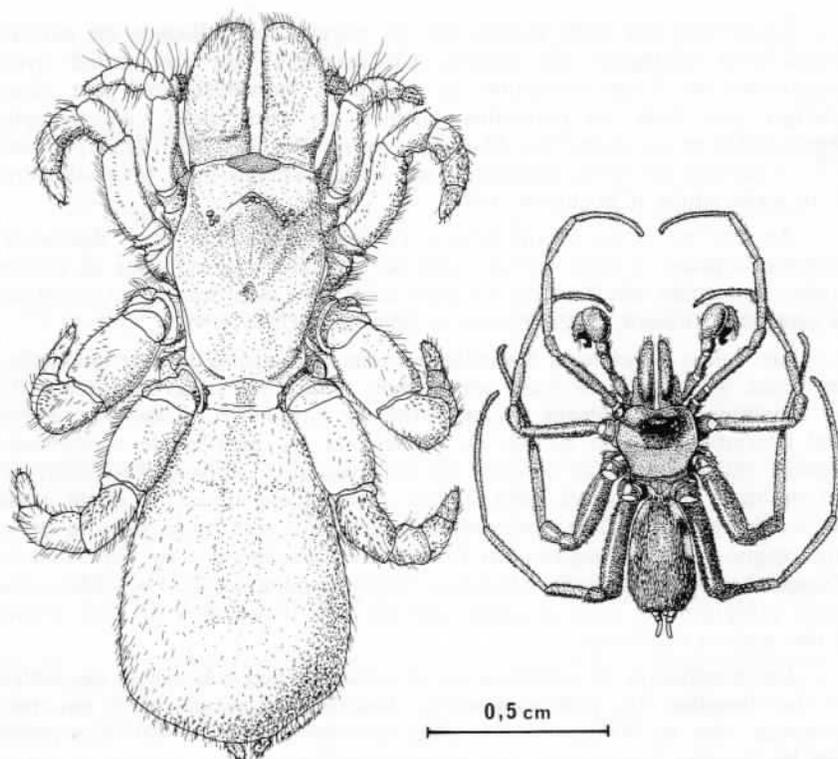


Fig. 11. — Un cas remarquable de dimorphisme sexuel : la Mygale terricole africaine *Calommata simoni* Pocock, 1903 (à gauche la femelle, à droite le mâle).

espèce *Calommata simoni* Pocock, 1903 en Afrique (Benoit, 1967). Une femelle trouvée en Côte d'Ivoire a donc été classée sous ce nom (Blandin, 1971), mais un mâle trouvé depuis dans la même localité diffère par son bulbe copulateur du mâle antérieurement décrit : il est impossible de dire s'il s'agit d'une différence relevant de la variabilité individuelle ou si les spécimens ivoiriens représentent une sous-espèce particulière, ou même une espèce différente de celle que décrivit Pocock.

Le systématicien doit avoir une claire conscience de ces diverses difficultés; ses actes — déterminations, créations d'espèces nouvelles, mises en synonymie — ne doivent être accomplis qu'à l'issue d'une réflexion critique rendant acceptables des décisions toujours entachées d'une certaine subjectivité.

C. — LES DONNEES BIOGEOGRAPHIQUES : ANALYSE DE QUELQUES EXEMPLES

Les arachnologues se sont encore peu servi des observations de type biogéographique à des fins taxinomiques. Un travail d'ensemble tel que celui de Proszynski sur les Salticidae paléartiques et néartiques (1976) se borne à poser le problème des relations entre « faune froide » et « faune chaude » en s'appuyant sur les distributions des espèces les mieux connues; il n'aborde pas directement le problème des relations géographiques entre formes voisines. D'autres travaux, concernant des ensembles systématiques plus limitées — genres ou groupes d'espèces — illustrent davantage la façon dont les données biogéographiques permettent de mieux poser certains problèmes systématiques difficiles.

1. Les Néphiles africaines.

Le travail de Benoit (1964) est une étude descriptive de la distribution d'espèces préalablement bien définies. Son intérêt réside dans l'illustration assez précise de différents types de situations. La figure 12 montre ainsi

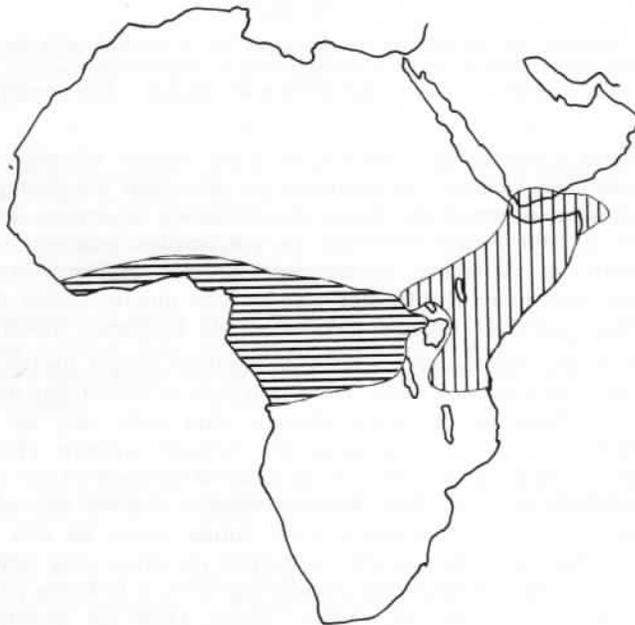


Fig. 12. — Aires de distribution d'une Néphile forestière, *N. constricta* Karsch, 1879 (hachures horizontales) et d'une Néphile de région aride *N. sumptuosa* Gerstaecker, 1873 (hachures verticales) dans la Région Ethiopienne (d'après Benoit, 1964, modifié).

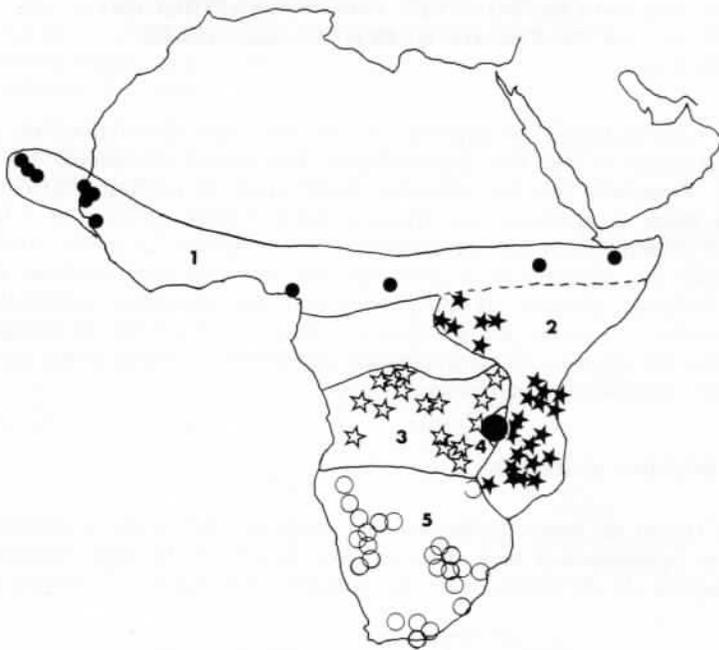


Fig. 13. — Aires de distribution des sous-espèces de la Néphile africaine *N. senegalensis* (Walckenaer, 1841) : 1. *N. s. senegalensis*; 2. *N. s. keyserlingi*; 3. *N. s. braggantina*; 4. *N. s. nyikae*; 5. *N. s. annulata* (d'après Benoit, 1964, modifié).

les répartitions d'une espèce forestière et d'une espèce xérophile : biogéographie et écologie viennent ici confirmer la séparation morphologique. La figure 13 présente le cas d'une espèce non forestière largement répartie sur le continent africain et qui manifeste un polytypisme prononcé. Les articulations entre les différentes sous-espèces ne sont malheureusement pas connues avec précision : le regroupement en une unique espèce des différentes formes reconnues découle uniquement de l'évidence morphologique.

Le cas le plus intéressant est celui de *Nephila turneri* Blackwall. Cette espèce n'était pratiquement connue avant le travail de Benoit que des régions forestières de l'Ouest et du Centre africain; dans cette aire, les individus ont des fémurs noirs annelés de jaune. En Afrique orientale (Tanganyika, Kenya, Uganda, Rwanda) et dans l'est du Zaïre se rencontrent des spécimens à pattes entièrement noires que Benoit considère comme une sous-espèce de *N. turneri*; il la nomme *orientalis*. Cette forme peuple les îlots forestiers en savane. L'abondance des récoltes a permis de situer avec précision la zone de contact entre les deux sous-espèces (fig. 14) : à la limite entre forêts et savanes se trouvent des populations mixtes. Dans ces populations les exemplaires de la forme typique peuvent être nombreux, mais ils montrent très souvent une régression marquée de leurs anneaux jaunes. Ce fait traduit probablement l'existence d'une hybridation régulière. L'étroitesse de la zone où des individus hybrides sont rencontrés permet de penser que les

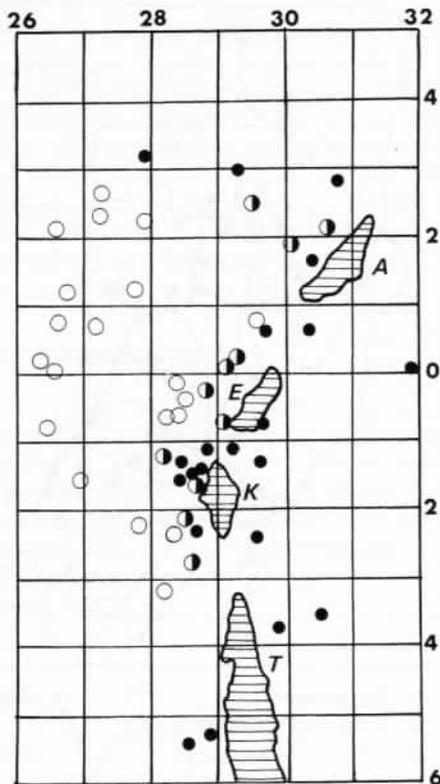


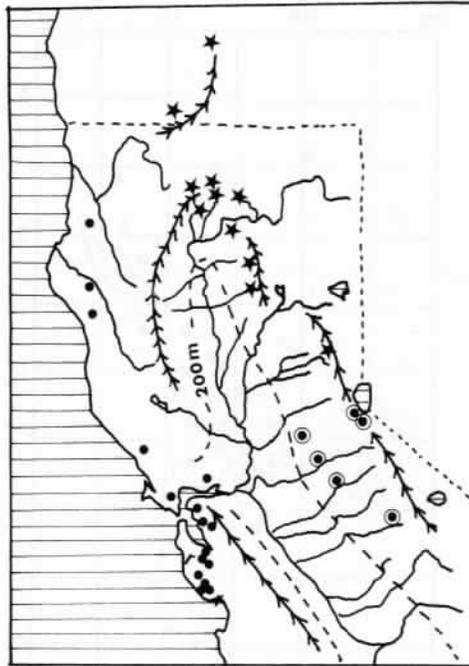
Fig. 14. — Zone de contact entre *Nephila turneri turneri* Blackwall, 1833 (cercles) et *Nephila turneri orientalis* Benoit, 1864 (points). Les localités présentant des populations mixtes sont signalées par des cercles à moitié noirs. A : Lac Albert; E : Lac Edouard; K : Lac Kivu; T : Lac Tanganyika (d'après Benoit, 1964, modifié).

échanges génétiques entre *N. turneri turneri* et *N. turneri orientalis* sont faibles : on pourrait donc interpréter cette situation non pas comme celle d'une espèce polytypique, mais aussi bien comme celle du contact entre deux semi-species.

2. Les Mygales terricoles nord-américaines du genre *Atypoides*.

L'étude de Coyle (1968) illustre bien les problèmes du systématicien confronté à un exemple de formes extrêmement voisines mais présentant des distributions allopatriques.

Coyle distingue trois taxons qu'il traite comme des espèces différentes : *A. riversi* O.P. Cambridge 1883 et *A. gertschi* Coyle, 1968 du sud de l'Oregon et du nord de la Californie (fig. 15); *A. hadros* Coyle, 1968 de



- ★ *A. gertschi*
 ● *A. riversi* (côte)
 ⊙ " " (Sierra) ↗ ligne de crête

Fig. 15. — Distribution des mygales terricoles du genre *Atypoides* en Californie (d'après Coyle, 1968, modifié).

l'Illinois et du Missouri. Cette dernière forme est séparée des deux autres par une distance considérable de sorte que, dans ces conditions, son statut taxinomique relève d'une décision arbitraire.

Le cas des deux autres formes est davantage révélateur de certaines difficultés. En effet il existe en réalité trois ensembles allopatriques (fig. 15). Le premier comprend les populations « côtières » de *A. riversi*, le second les populations de cette espèce habitant la Sierra Nevada et enfin, au nord de ces dernières, les populations de *A. gertschi*.

Coyle met en évidence des différences quantitatives entre les deux groupes de *A. riversi* et les considère comme suffisamment importantes pour affirmer que le flux génique doit être très restreint entre ces deux groupes; il évoque d'ailleurs le rôle de barrière que joue peut-être la Central Valley qui les sépare. Considérant toutefois qu'il manque d'information, il n'ose pas décrire les populations de la Sierra comme une « bonne espèce ». Il n'hésite pas à le faire, en revanche, pour *A. gertschi*, jugeant cette fois les différences morphologiques suffisantes; cependant cette forme prolonge géographiquement les *riversi* de la Sierra Nevada sans en être séparée par une barrière aussi manifeste que la Central Valley.

Coyle a mesuré 17 dimensions différentes chez 49 femelles et 19 chez 60 mâles, et il a établi des « rapports diagnostiques » au nombre de 9 chez les premières et de 12 chez les seconds. Tous les résultats obtenus ont été traités statistiquement sur ordinateur. Pourtant ces éléments « objectifs » qui devraient guider efficacement le systématicien restent ambigus : en dernier ressort c'est de façon subjective que le chercheur établit le statut des formes que l'analyse morphologique lui a permis de distinguer, ceci tant que la biogéographie, l'écologie et l'expérimentation ne lui permettent pas de tester l'interfécondité de ces formes.

3. Les *Dolomedes* nord-américaines.

Ces Pisauridae étroitement liées aux milieux aquatiques ont été révisées par Carico (1973). Par la morphologie, cet auteur met en évidence trois paires d'espèces : *D. scriptus* et *D. gertschi*, *D. vittatus* et *D. holti*, *D. tenebrosus* et *D. okefinokensis*. *D. gertschi* et *D. holti* sont nettement allopatriques par rapport aux espèces correspondantes, tandis que *D. tenebrosus* et *D. okefinokensis* pourraient être parapatriques (fig. 16).

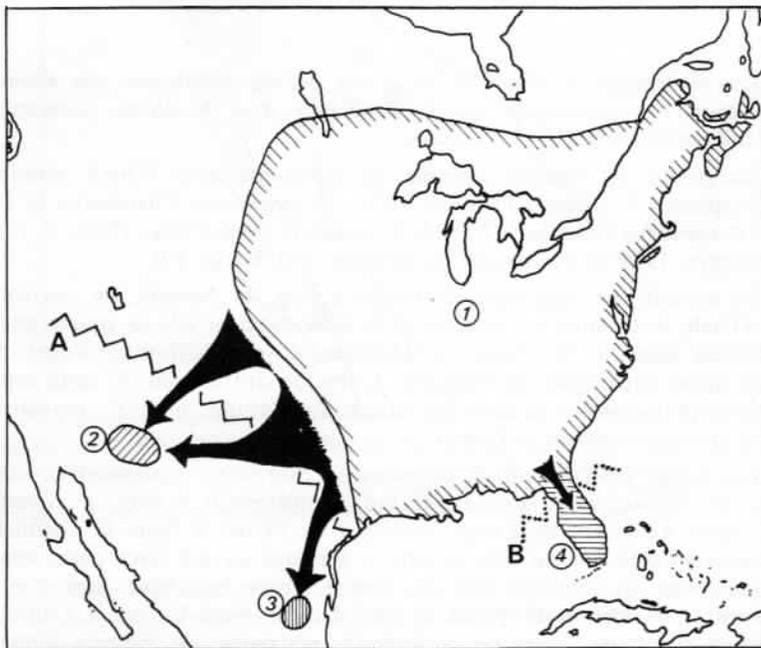


Fig. 16. — Interprétation de la distribution de quelques *Dolomedes* nord-américaines. (1) aires de *D. scriptus*, *D. vittatus* et *D. tenebrosus*. *D. gertschi* (2) et *D. holti* (3), se sont différenciées après isolement par une barrière xérique (A), tandis que *D. okefinokensis* (4) s'est formée après isolement par un bras de mer (B) (d'après Carico, 1973, modifié).

D. gertschi et *D. holti* sont séparées des espèces orientales par une large « barrière xérique » établie probablement depuis le Pléistocène. Les moyens de dispersion des *Dolomedes* étant assez réduits selon l'auteur, l'isolement géographique de ces populations occidentales a été suffisant pour permettre une différenciation morphologique que Carico considère de niveau spécifique.

Le cas de *D. okefinokensis* est également interprété par l'action d'une barrière géographique maintenant disparue : la Floride a été découpée en îles à diverses périodes au Pléistocène et les populations ainsi isolées ont pu diverger suffisamment pour former les espèces différentes. Celles-ci ont pu s'étendre ensuite vers le nord après le rétablissement de la continuité territoriale.

Ainsi, l'analyse biogéographique débouche ici sur une interprétation, l'auteur utilisant les données disponibles sur l'histoire géologique de la région concernée. Il s'appuie d'ailleurs aussi sur des travaux analogues allant dans le même sens, en particulier celui de Mc Crone (1963) sur la spéciation des *Geolycosa* dans les îles pleistocènes de la Floride.

4. Le groupe de *Pardosa sternalis* dans l'Ouest américain.

Les recherches de Vogel (1970 a) ont permis de déceler une situation biogéographique compliquée qui s'accompagne d'un problème taxinomique particulièrement difficile.

Le groupe de *Pardosa sternalis* est représenté dans l'Ouest américain par 6 espèces : *P. sternalis* (Thorell, 1877), *P. altamontis* Chamberlin et Ivie, 1946, *P. orthodox* Chamberlin, 1924, *P. ramulosa* (Mac Cook, 1894), *P. tuoba* Chamberlin, 1919 et *P. vancouveri* Emerton, 1917 (fig. 17).

P. sternalis est largement distribuée à l'est du Nevada, en particulier dans l'Utah, le Colorado, l'Arizona et le New Mexico; elle se trouve encore représentée dans le Wyoming, le Montana et en Californie; Vogel n'en signale qu'un exemplaire de l'Oregon. L'aire de distribution de cette espèce fait donc pratiquement le tour du bassin du Nevada, mais *P. sternalis* se raréfie considérablement à l'Ouest.

Les autres espèces sauf *P. orthodox* se distribuent également en cercle autour du Nevada, mais aucune n'en fait complètement le tour : *P. ramulosa* et *P. tuoba* s'étendent de l'angle sud-ouest de l'Utah à toute la Californie. *P. ramulosa* s'étendent par ailleurs vers le Mexique au sud (avec curieusement 2 populations en discontinuité) et dans l'Oregon au nord (une capture seulement !); *P. altamontis* prend le relai dans le Nord-Est de la Californie et s'étend sur toute la moitié nord de la périphérie du Nevada (Oregon, Montana, Wyoming, Utah); *P. vancouveri* prolonge *P. altamontis* dans l'Ouest de l'Oregon, dans l'Etat de Washington et au Canada vers le Nord.

P. orthodox s'insère entre *P. sternalis* et *P. ramulosa* essentiellement dans l'Ouest de l'Arizona.

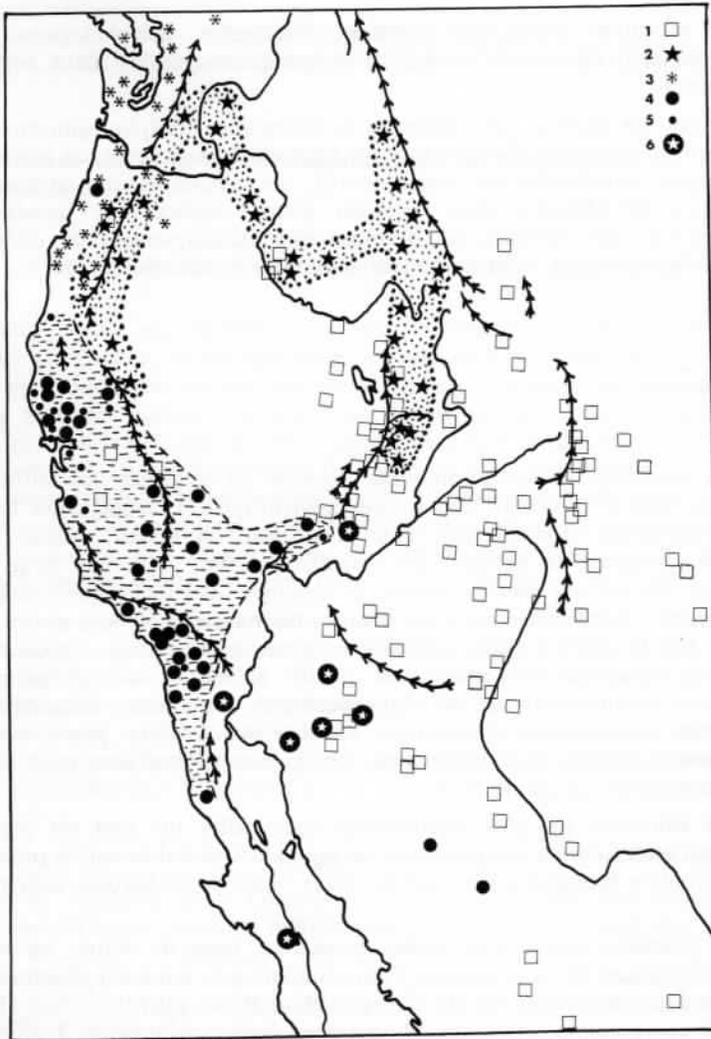


Fig. 17. — Distribution du complexe de *Pardosa sternalis* dans l'ouest du continent nord-américain. 1 : *P. sternalis*; 2 : *P. altamontis*; 3 : *P. vancouveri*; 4 : *P. ramulosa*; 5 : *P. tuoba*; 6 : *P. orthodox*. En pointillés : aire de *P. altamontis*; en tiretés : aire de *P. ramulosa* et *P. tuoba* (d'après Vogel, 1970, modifié).

P. ramulosa et *P. tuoba* sont totalement sympatriques, mais en disposition parapatrique vis-à-vis de *P. altamontis* et *P. vancouveri* (à moins que la présence de *P. ramulosa* dans l'Oregon ne soit confirmée). Vogel considère *P. vancouveri* et *P. altamontis* comme parapatriques, mais au vu de ses cartes il y a recouvrement des aires; l'auteur ne précise pas s'il y a isolement spatial à une autre échelle. *P. altamontis* est localement sympatrique de *P. sternalis* et Vogel signale des populations mixtes dans l'Utah, les deux

espèces présentant alors une certaine convergence morphologique dont l'auteur ne peut dire si elle résulte d'échanges génétiques ou d'une véritable convergence.

Toutes ces espèces sont difficiles à reconnaître morphologiquement et Vogel a dû réunir pour chacune tout un faisceau de caractères, en particulier biométriques (dimensions du céphalothorax, des chélicères, des articles des appendices, de l'épigyne) pour délimiter chaque espèce. Les femelles de *P. altamontis*, par exemple, ne diffèrent que statistiquement de celles de *P. sternalis*, les mâles étant cependant plus aisés à distinguer.

5. Discussion.

Les quelques exemples présentés mettent en évidence les difficultés classiques liées au problème des formes allopatriques. Lorsque deux formes géographiquement séparées sont considérées par un auteur comme deux « bonnes » espèces, la décision du systématicien est pour une large part subjective. Quelle que soit la finesse de l'analyse morphologique, quel que soit le degré « d'objectivisation » des données (biométrie, méthodes statistiques) c'est en fin de compte l'appréciation par le systématicien du « poids » des différences observées — mais avec quelle balance ? — qui permettra d'établir le statut spécifique ou infra-spécifique des formes comparées. Il revient au systématicien d'asseoir sa décision sur le plus grand nombre d'arguments possibles, morphologiques, écologiques, géologiques, pour entraîner la conviction de ses lecteurs.

Les situations les plus intéressantes sont celles où sont en jeu des formes parapatriques ou sympatriques : se pose alors véritablement le problème de la définition biologique des espèces. Deux voies de recherches sont possible.

La première, toujours en partie spéculative, tente de définir les mécanismes historiques de la spéciation ayant conduit à la situation observée; lui correspondent les travaux de Mc Crone (1963), Brady (1972), Carico (1973) qui font par exemple appel aux changements géographiques du Pléistocène dans la région de la Floride pour interpréter la spéciation dans divers genres d'Araignées du sud-est des Etats-Unis.

La seconde voie consiste à prendre en compte le critère mixiologique. Vogel n'a malheureusement pas abordé le problème du groupe de *P. sternalis* sous cet angle. La répartition géographique de cet ensemble d'espèces est pourtant typique d'un « cercle de formes », le bassin du Nevada constituant une barrière puissante pour des espèces liées à des milieux herbacés d'altitude moyenne ou assez élevée. Les rapports précis entre populations sympatriques ou parapatriques mériteraient une analyse approfondie, écologique d'une part et biologique de l'autre, qui permettrait de préciser la nature et la force des barrières pouvant exister entre les diverses « espèces » du groupe.

**D. — LE CRITERE MIXIOLOGIQUE
ET LA RECHERCHE DES BARRIERES INTERSPECIFIQUES**

1. Utilisation du critère mixiologique pour la comparaison de formes allopatriques.

a) Le cas de la Salticide nord-américaine *Phidippus audax* (Hentz, 1845).

Cette espèce est répandue sur tout le continent nord-américain, du Mexique au Canada, et est également connue de Cuba. Suivant les auteurs elle a été considérée comme une seule espèce, variable, ou au contraire comme plusieurs espèces distinctes : la synonymie est en effet abondante. Taylor et Peck (1975) ont abordé le problème à la fois sous l'angle morphologique et sous l'angle biologique. Ils montrent qu'il existe entre les populations septentrionales et les populations méridionales des différences concernant la taille, l'ornementation, des détails dans la structure du bulbe copulateur. L'analyse du comportement de reproduction (parade) ne montre cependant pas de différences entre forme du Sud et forme du Nord.

L'élevage, maintenu pendant trois générations, a permis de réaliser des croisements « intra-géographiques » et « inter-géographiques ». Les observations faites indiquent que la réussite des accouplements serait plus faible dans le deuxième cas, mais les données numériques ne sont pas totalement convaincantes. Tous les accouplements réussis ont fournis une descendance viable, mais nettement moins importante dans le cas des croisements « inter-géographiques » (tableau VI).

TABLEAU VI

Fertilité et fécondité chez *Phidippus audax* en fonction des croisements réalisés entre individus méridionaux (S) et septentrionaux (N).
(d'après Taylor et Peck, 1975)

Types de croisement		Nombre de femelles accouplées	Nombre moyen de cocon par femelle	Nombre moyen d'œufs par cocon	Nombre moyen de jeunes éclos par femelle
♀N	x ♂N	8	3,5	63,9	224
	x ♂S	7	2,7	41,7	113
♀S	x ♂S	8	4,1	85,5	353
	x ♂N	6	3,5	65,6	230

Quelques croisements ont été réussis avec des jeunes « hybrides » : ils ont donné une descendance encore plus réduite.

Les auteurs considèrent donc que *Phidippus audax* désigne un seul

TABLEAU VII

Fertilité et fécondité chez *Philodromus rufus* en fonction des croisements réalisés entre individus nord-américains et individus européens (d'après Dondale, 1972)

Type de croisements	Nombre d'accouplements essayés	Nombre d'accouplements réussis	Nombre d'œufs par femelle	Pourcentage d'éclosion
♀ <i>P. rufus quartus</i> (Ontario) x ♂ <i>P. rufus quartus</i>	8	8	67	60 %
♀ <i>P. rufus quartus</i> (Ontario) x ♀ <i>P. rufus rufus</i> (Suisse)	8	2	86	0 %
♀ <i>P. rufus vibrans</i> (Ontario) x ♂ <i>P. rufus vibrans</i>	7	7	58	69 %
♀ <i>P. rufus vibrans</i> (Ontario) x ♂ <i>P. rufus rufus</i> (Suisse)	6	0	0	—
♀ <i>P. rufus rufus</i> x ♂ <i>P. rufus rufus</i>	31	31	60	45 %
♀ <i>P. rufus rufus</i> x ♂ <i>P. rufus quartus</i>	2	1	61	21 %
♀ <i>P. rufus rufus</i> x ♂ <i>P. rufus vibrans</i>	6	1	34	0 %

pool génique, mais avec une légère incompatibilité entre ses extrêmes géographiques, ce qui correspond à une situation de type clinal.

b) Le cas de la Thomise *Philodromus rufus* (Walckenaer, 1826).

Ce taxon recouvre un vaste ensemble de populations réparties dans la région paléartique et la région néartique. Les populations nord-américaines constituent un ensemble polytypique (Dondale, 1967; Dondale et Redner, 1968). Dondale s'est demandé quels pouvaient être les rapports entre cet ensemble et la forme nominale décrite d'Europe occidentale. Des croisements ont été tentés entre individus européens provenant du Jura Suisse et des individus appartenant à deux formes de l'Ontario (Dondale, 1972) (tableau VII).

Dondale montre ainsi que la séparation biologique entre les formes nord-américaine et la forme européenne est presque totale, mais pas absolue puisque le croisement d'un mâle de *P. rufus quartus* avec une femelle de *P. rufus rufus* a donné une descendance, sur la viabilité de laquelle l'auteur ne peut malheureusement donner aucune précision, son élevage n'ayant pas été réussi.

2. L'analyse des barrières entre espèces sympatriques.

Différents chercheurs se sont intéressés au problème de la coexistence d'espèces taxinomiquement voisines dans une même région ou dans un même biotope. Il y a parfois un simple constat d'une telle situation ou un essai de mise en évidence de localisations spatiales ou temporelles différentes : Gardner (1965) constate ainsi le décalage des périodes de reproduction entre trois espèces de *Phidippus* nord-américaines (Salticidae) qui vivent dans le même habitat, souvent sur les mêmes buissons; Vogel (1972) met en évidence de légères différences dans la distribution spatiale de deux *Pardosa*; les nombreuses Thomisidae d'une savane ouest-africaine montrent certains décalages dans leurs périodes de reproduction (Blandin, 1974 c). Dans quelques cas une analyse microclimatique fine permet de comprendre les différences d'habitat de certaines espèces sympatriques à l'échelle géographique; les recherches de Hallander (1970) sur deux *Pardosa* en sont un bon exemple.

Ces travaux, cependant, n'abordent que très marginalement le problème des conditions de coexistence d'espèces affines. Le seul ensemble de recherches qui en constitue une approche globale concerne quelques *Pardosa* européennes.

a) Les rapports entre *Pardosa pullata* (Clerck, 1758), *P. nigriceps* (Thorell, 1851), et *P. monticola* (Clerck, 1758).

Les premiers travaux concernent les rapports spatio-temporels entre *P. pullata*, *P. nigriceps* et *P. monticola*, espèces trouvées ensemble dans les

milieux dunaires d'une île de la Frise (Vlijm et Kessler-Geschiere, 1967). Les cycles biologiques de ces trois espèces sont pratiquement synchrones, mais l'analyse des distributions spatiales révèle un certain nombre de différences (tableaux VIII à X).

Les trois espèces peuvent donc se rencontrer ensemble, mais dans des proportions qui varient suivant les caractéristiques de la végétation (tableau VIII), l'une d'entre elles se déplaçant préférentiellement à une certaine hauteur dans la végétation (tableau IX). Il s'agit de *P. nigriceps*, qui est taxinomiquement beaucoup plus proche de *P. pullata* que *P. monticola*. Là où les trois espèces coexistent, *P. nigriceps* est donc de ce point de vue mieux séparée écologiquement de *P. pullata* que *P. monticola*; d'autres barrières sans doute solidement établies doivent isoler ces deux dernières.

TABLEAU VIII

Répartition des effectifs capturés par piège de *Pardosa pullata*, *Pardosa nigriceps* et *Pardosa monticola* entre différents types de végétation, dans une même zone (d'après Vlijm et Kessler-Geschiere, 1967)

Espèces	Surface du sol			Végétation	
	Zone marécageuse	Zone herbeuse	Zone buissons	Zone herbeuse	Zone buissons
<i>P. pullata</i>	92,3	71,4	38,1	34,0	21,9
<i>P. nigriceps</i>	1,1	2,9	4,3	6,5	10,0
<i>P. monticola</i>	7,5	4,2	6,7	1,3	3,6

TABLEAU IX

Rapports des effectifs capturés dans la végétation aux effectifs capturés à la surface du sol pour *Pardosa pullata*, *Pardosa nigriceps* et *Pardosa monticola* (d'après Vlijm et Kessler-Geschiere, 1967)

Espèces	Juveniles	mâles	femelles sans cocons	femelles avec cocons
<i>P. pullata</i>	0,5	0,3	0,4	0,5
<i>P. nigriceps</i>	2,8	1,3	1,9	2,9
<i>P. monticola</i>	0,5	0,3	0,5	0,6

Puisqu'il existe des biotopes particuliers où l'une des trois espèces peut-être beaucoup plus abondante qu'ailleurs, il y a donc une répartition écologique différentielle certaine; loin d'être absolue cependant, elle n'empêche pas la large coexistence des trois espèces et ne peut donc constituer à elle seule une barrière efficace.

TABLEAU X

Répartition des effectifs capturés par piège de *Pardosa pullata*, *Pardosa nigriceps* et *Pardosa monticola* dans différents biotopes « caractéristiques » (d'après Vlijm et Kessler-Geschiere, 1967)

Espèces	"prairie à <i>p. pullata</i> "	"dunes à <i>p. nigriceps</i> "	"terrain à <i>p. monticola</i> "
<i>P. pullata</i>	82,1	28,3	2,4
<i>P. nigriceps</i>	0,1	27,4	0,8
<i>P. monticola</i>	2,0	0,4	96,4

b) Les rapports entre *Pardosa pullata* (Clerck, 1758), *P. prativaga* (L. Koch, 1870) et *P. sphagnicola* (Dahl, 1908).

Le même type de problème a été réétudié par Hollander et Lof (1972) à propos des rapports existant entre *Pardosa pullata* et *Pardosa prativaga* au sein d'une population mixte. Là encore dans une même zone, certaines différences apparaissent dans les répartitions de ces espèces : *P. pullata* montre une préférence pour les zones à végétation peu dense et basse, tandis que *P. prativaga* recherche plutôt les zones à végétation dense et haute; cela ne conduit cependant pas davantage à un isolement écologique net. Une espèce voisine, *P. sphagnicola*, vit quant à elle dans des marais à tourbière où *P. pullata* est peu abondante et *P. prativaga* encore moins.

Un travail antérieur a montré par ailleurs que des barrières saisonnières partielles existaient entre *P. pullata* d'une part, *P. prativaga* et *P. sphagnicola* d'autre part (Hollander, 1971). En effet, *P. pullata* est plus précoce que les autres espèces et les femelles de cette espèce ont déjà été fécondées lorsque les mâles de *P. prativaga* effectuent leurs mues imaginaires; certaines années, cependant, un printemps froid peut entraîner un retard dans le développement de *P. pullata* et cette séparation temporelle disparaît.

Ces observations ont été complétées par une analyse des parades des mâles des trois espèces (Hollander et al., 1973). Il existe des différences nettes, qualitatives et quantitatives, entre ces comportements. Toutefois des expériences de croisements interspécifiques montrent que ces différences ne constituent pas nécessairement des barrières efficaces (tableau XI).

La viabilité des hybrides n'a pu être testée, en raison de difficultés d'élevage apparues également dans les élevages témoins de *P. pullata* et *P. prativaga*.

L'ensemble de ces résultats montre qu'entre les espèces *P. pullata*, *P. sphagnicola* et *P. prativaga* il n'existe aucune barrière absolue certaine. Néanmoins la combinaison de diverses barrières partielles aboutit à un isolement assez efficace des trois espèces (tableau XII).

P. pullata, *P. prativaga* et *P. sphagnicola* constituent donc un complexe

TABLEAU XI

Résultats des croisements interspécifiques entre *Pardosa pullata*, *Pardosa prativaga* et *Pardosa sphagnicola* (d'après Hollander et al., 1973)

Types de croisement	Nombre de femelles testées	Réussite des accouplements	Nombre de cocons produits	Nombre de cocons avec des œufs développés	Nombre de cocons donnant des jeunes
pra. ♂ × pul. ♂	19	+	12	10	8
pul. ♂ × pra. ♀	12	—	—	—	—
pra. ♂ × sph. ♀	19	+	11	—	—
sph. ♂ × pra. ♀	14	(+)	9	4	3
pul. ♂ × sph. ♀	24	+	2	1	—
sph. ♂ × pul. ♀	17	(?)	2	2	2

TABLEAU XII

Présentation synthétique des mécanismes intervenant dans l'isolement des populations de *Pardosa pullata*, *Pardosa prativaga* et *Pardosa sphagnicola* (T : barrière temporelle; S : barrière spatiale; C : barrière comportementale; PA : barrière « post-accouplement »)

	<i>P. pullata</i> ♂	<i>P. prativaga</i> ♂	<i>P. sphagnicola</i> ♂
<i>P. pullata</i> ♀	—	T : nulle S : très faible C : nulle PA : nulle	T : nulle S : partielle C : nulle PA : nulle
<i>P. prativaga</i> ♀	T : variable S : très faible C : absolue ? PA : —	—	T : nulle S : partielle C : nulle PA : nulle
<i>P. sphagnicola</i> ♀	T : possible S : partielle C : nulle PA : absolue ?	T : nulle A : partielle C : nulle PA : absolue ?	—

spécifique au sein duquel l'évolution n'est pas terminée en ce sens que des mécanismes d'isolement définitifs ne sont pas encore en place. Ceux qui existent, néanmoins, semblent assurer une certaine indépendance des pools géniques, encore qu'on observe, dans des populations mixtes de *P. pullata* et *P. prativaga*, des individus morphologiquement intermédiaires qui témoi-

gneraient d'un certain taux d'hybridation (Locket et Millidge, 1951; Hollander, 1970). Il resterait à préciser ce taux et à voir s'il suffit à empêcher l'installation de barrières définitives. Sinon on aurait sous les yeux un cas où la spéciation se poursuivrait au sein d'un ensemble de populations sympatriques non seulement géographiquement parlant, mais même, dans une large mesure, écologiquement parlant.

3. Les parades sexuelles : un moyen de distinguer les espèces ?

Les Araignées sont connues pour présenter parfois des parades sexuelles relativement complexes. On connaît en particulier le cas des Salticidae, chez lesquelles le mâle, brillamment ornementé, exécute devant la femelle une danse caractéristique. Ce phénomène existe chez bien d'autres araignées, mais revêt généralement un aspect plus discret, notamment parce qu'il est associé à un dimorphisme sexuel moins prononcé que chez les Salticidae. Les arachnologues ont tenté parfois de voir dans quelle mesure les parades présentent des caractères spécifiques, en pensant bien entendu que de la spécificité des parades pourrait découler l'existence de barrières éthologiques assurant l'isolement des espèces. Il est intéressant de voir dans quel esprit les recherches de ce genre ont été menées.

a) L'histoire de *Philodromus vibrans* Dondale, 1964 (Thomisidae).

Dondale (1964), en étudiant le comportement de reproduction de *Philodromus rufus* Walckenaer, 1826, constate que les populations de l'Ontario qu'il utilise comprennent deux « formes » : dans un cas des mâles approchent les femelles en faisant vibrer leurs pattes, dans l'autre non. Une analyse morphologique fine met ensuite en évidence un certain nombre de différences dans les dimensions du céphalothorax, dans le rapport des fémurs des deuxième pattes à la largeur du céphalothorax, dans la coloration et l'ornementation, dans les genitalia. Toutes ces différences sont minimes mais constitue un faisceau d'arguments allant dans le même sens : il y a deux « formes » différentes.

Des croisements sont alors tentés entre individus appartenant aux deux formes, séparés sur la base des critères morphologiques mis en évidence. Les accouplements sont réalisés à 95 % lorsqu'ils sont « intra-formes », à moins de 50 % lorsqu'ils sont « inter-formes ». Cependant toutes les femelles qui ont été effectivement accouplées présentent la même fertilité.

L'espace restreint des cages d'élevage créant des conditions pouvant favoriser les accouplements, Dondale fait des essais dans des terrariums assez vastes et montre que les croisements « inter-formes » sont encore possibles, au moins dans le sens ♂ « vibrant » × ♀ « non-vibrant ». A l'occasion de cette deuxième série d'élevages, des différences dans le comportement de pontes des deux sortes de femelles sont constatées.

Au terme d'une discussion assez peu éclairante et largement spéculative en ce qui concerne l'isolement antérieur des deux formes lors des glaciations, Dondale décide qu'il a affaire à deux bonnes espèces *P. rufus* d'une part et *P. vibrans* de l'autre.

Une étude ultérieure reprend le problème et l'élargit grâce à l'analyse de populations de provenances géographiques différentes (Dondale, 1967). Il apparaît qu'une espèce « vibrant » a une large répartition en Amérique

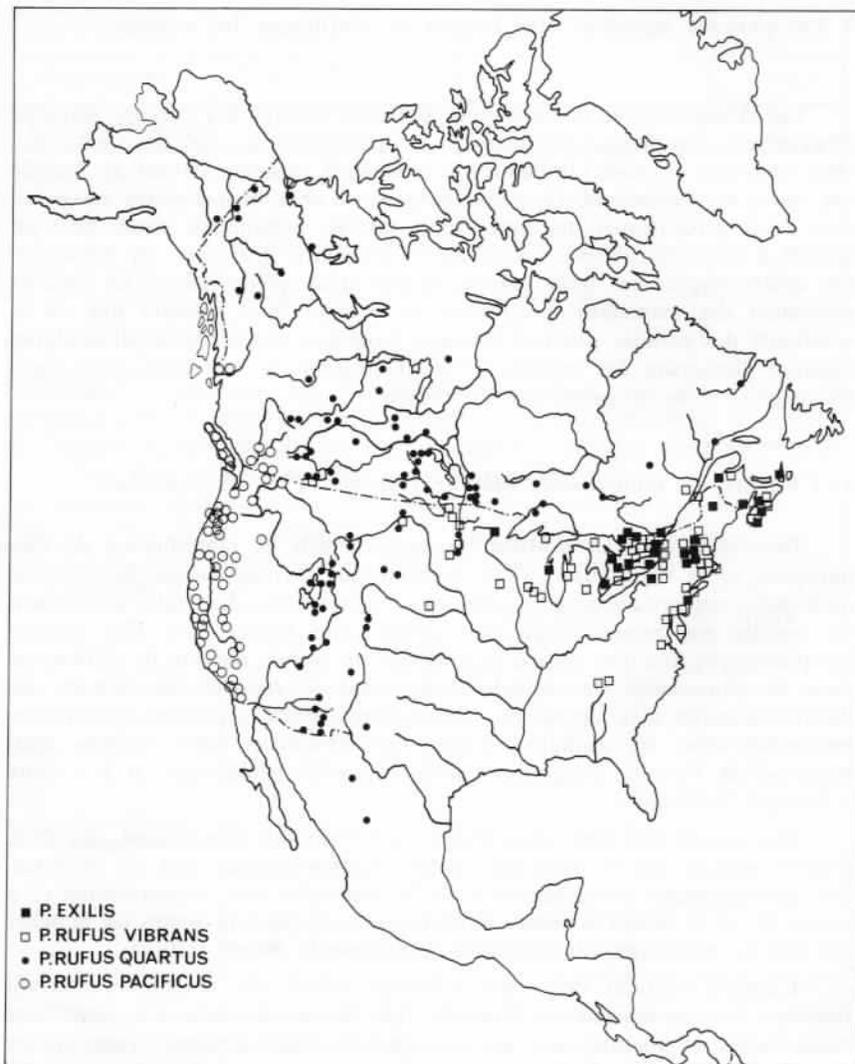


Fig. 18. — Distribution du complexe de *Philodromus rufus* en Amérique du Nord (d'après Dondale et Redner, 1968).

du Nord et que les *P. vibrans* de l'Ontario n'en représentent qu'une population particulière caractérisée par une taille plus petite. La comparaison morphologique de la forme « vibrant » avec des spécimens européens conduit Dondale à penser que cette forme correspond à *P. rufus* dont *P. vibrans* représenterait une sous-espèce, tandis que la forme « non-vibrant » est assimilée à une autre espèce, *P. exilis* Banks 1892.

La révision complète des *Philodromus* du groupe *rufus* en Amérique du Nord a été ensuite publiée par Dondale et Redner (1968). La figure 18 illustre la répartition des taxons qu'ils retiennent définitivement. *P. rufus* est divisé en trois sous-espèces dont l'une est sympatrique avec *P. exilis*. La répartition spécifique est admise ici sur la base de la barrière comportementale mise en évidence dans les travaux antérieurs, si ténue soit-elle. Ce qui est plus surprenant, c'est le large recouvrement entre les deux sous-espèces *P. rufus vibrans* et *P. rufus quartus* pour lequel les auteurs ne proposent aucune explication.

Ces décisions de Dondale et Redner, ces curieux rapports géographiques entre deux sous-espèces, provoquent un certain malaise : leurs conceptions de l'espèce et de la sous-espèce ne sont-elles pas floues ? N'a-t-on pas « forcé » la taxinomie pour sauver l'idée — intéressante — d'une coupure systématique fondée sur des caractères essentiellement comportementaux ? La différence éthologique observée en élevage n'apparaît pas comme une barrière sérieuse au vu des résultats expérimentaux. Seules des données de terrain consistantes auraient pu permettre à Dondale et Redner d'établir une taxinomie ayant quelque solidité.

b) *Pardosa vlijmi* Hollander et Dijkstra, 1974, une « ethospecies » jumelle de *Pardosa proxima* (C.L. Koch, 1848).

Les arachnologues hollandais, Vlijm, Hollander et Dijkstra en particulier, ont accordé beaucoup d'attention au problème des comportements sexuels des *Pardosa* et de leur rôle possible dans l'isolement des espèces (Vlijm et Dijkstra, 1966; Vlijm et Borsje, 1969; Dijkstra, 1969; Hollander et al., 1973).

Leurs travaux ont montré que si les parades des mâles varient notablement d'une espèce à l'autre, elles ne paraissent pas jouer un rôle fondamental comme barrières : « These results show that specificity of courtship behaviour of wolf spider males does not imply that it should play an important role in isolating species » (Hollander et al., 1973).

Hollander et Dijkstra écrivent pourtant l'année suivante : « Within the genus *Pardosa* courtship display is very specific and therefore it is considered to act as an important barrier between the species ». Ce point de vue quelque peu différent du précédent permet à Hollander et Dijkstra de décrire une espèce nouvelle exclusivement sur la base de différences dans les comportements de parades de mâles provenant de mêmes peuplements (fig. 19).

Ce fait est révélateur d'une difficulté fondamentale qui sous-tend les problèmes qui ont été évoqués ici : tout caractère différentiel observé, qu'il

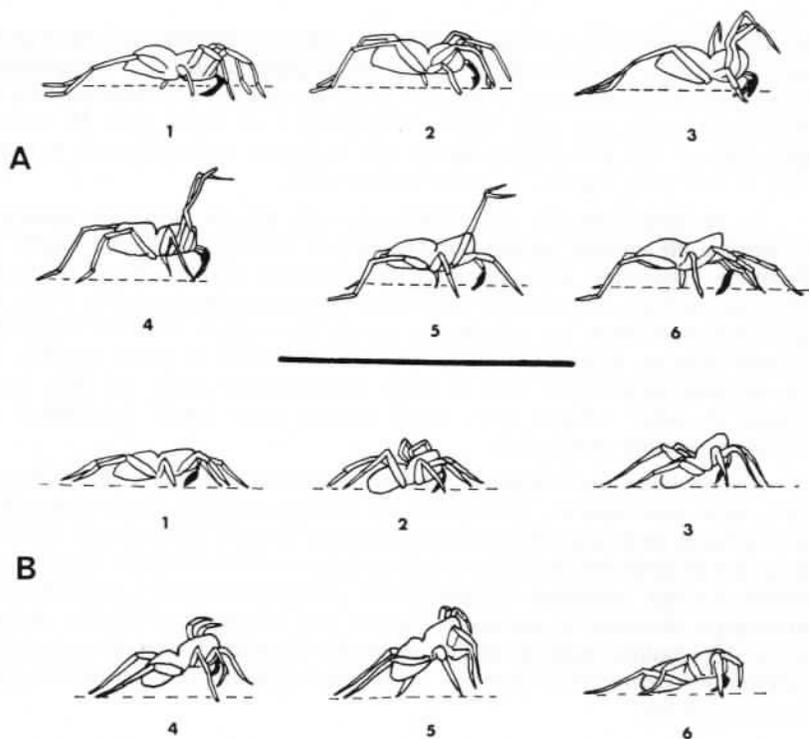


Fig. 19. — Eléments caractéristiques des parades chez : A : *Pardosa proxima* (C.L. Koch, 1848) et B : *Pardosa vlijmi* Hollander et Dijkstra, 1974. Les chiffres indiquent l'ordre temporel des attitudes (d'après Hollander et Dijkstra, 1974, modifié).

soit morphologique, écologique ou comportemental, témoigne-t-il d'une réelle séparation génétique des animaux comparés ? Rien n'est moins sûr, on le sait, aussi Hollander et Dijkstra réorientent-ils leur interprétation du rôle des parades dans l'isolement des espèces pour que leur nouvelle espèce soit moins critiquable. La description de cet espèce fait état d'une impossibilité à distinguer *P. vlijmi* de *P. proxima* par des moyens morphologiques, aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Le seul caractère diagnostique fourni est relatif aux parades des mâles. Pourtant un allotype et des paratypes femelles sont désignés, sans qu'on explique comment ils ont été décelés parmi les individus de *P. proxima*. Rien n'est dit d'éventuels essais d'hybridation qui auraient pu permettre de déceler une barrière interspécifique. Quand on sait la qualité des autres travaux de ces auteurs, la fragilité de l'argumentation qui les conduit à créer cette « ethospécies » surprend. On ne peut manquer de rapprocher cette remarque de celles qui ont été faites plus haut à propos de *Philodromus vibrans* Dondale, 1964.

Le désir d'utiliser des critères taxinomiques biologiques et « modernes » n'a t-il pas poussé de brillants biologistes à devenir des systématiens téméraires ?

E. — CONCLUSIONS

En toute rigueur, la délimitation d'une espèce est un travail de biologiste : son isolement génétique doit être prouvé. En fait un tel travail exige la mise en œuvre de méthodes assez lourdes : analyse écologique sur le terrain, élevages suivis pendant de multiples générations successives. Ces recherches, essentielles pour la compréhension des mécanismes de l'évolution, ne peuvent être le fait du seul systématicien : l'efficacité interdit de les entreprendre en ordre dispersé; quelques situations aussi bien choisies que possible doivent être analysées par des équipes spécialisées.

Il faut donc souligner la différence fondamentale qui existe entre cette problématique, qui relève de l'Ecologie et de la Génétique évolutive, et celle du systématicien dont la fonction première est de désigner des objets, afin que chacun puisse nommer ce dont il parle. Le langage du systématicien doit en conséquence être particulièrement clair de façon que les situations taxinomiques confuses le soient du fait de la réalité et non du fait de la nomenclature.

Le concept typologique de l'espèce, en dernière analyse, est avant tout utilitaire et par conséquent la création d'un taxon nouveau ne doit être envisagée que si elle est utile, c'est-à-dire si elle permet de désigner facilement un ensemble d'organismes dont les biologistes pourront le cas échéant préciser la signification biologique.

Le systématicien, en créant un taxon, peut se tromper; il doit en tout cas minimiser les risques de le faire; il doit aussi tout faire pour que la caractérisation des taxons qu'il donne dans ses publications permette à l'usager de faire des déterminations correctes. De ces précautions élémentaires, Roewer (1954) fournit d'excellents contre-exemples, telles des créations d'espèces et de genres nouveaux ou l'élévation de formes au rang d'espèce sans avoir vu les exemplaires correspondants mais simplement d'après des écrits plus ou moins précis. C'est ainsi que pour un spécimen déterminé *Euprosthops proximus* Lessert par Schenkel (1936), Roewer crée un nouveau genre, *Euprosthomma*, et un nouveau nom *schenkeli* pour cet exemplaire qu'il n'a jamais vu. L'étude de ce spécimen a révélé que le caractère justifiant la création d'un genre aux yeux de Roewer était téra-tologique (dents supplémentaires aux marges postérieures des chélicères, avec d'ailleurs dissymétrie), mais qu'effectivement l'espèce était « bonne » (Blandin, 1974 b; 1976 a).

De telles aberrations desservent l'image de marque du systématicien et peuvent engendrer des situations nomenclaturales quasi inextricables (Blandin, 1974 a). Mettre un nom sur un animal devient alors un simple jeu de loterie.

La Taxinomie et la Nomenclature, pour les Araignées, présentent ainsi du pire mais aussi du meilleur. Les aranéologues ont en effet le privilège de disposer d'un vaste panorama sur l'ensemble de l'Ordre, l'Histoire Naturelle des Araignées de Simon (1892-1903) et d'une bibliographie couvrant

pratiquement tout ce qui a été écrit sur les Araignées depuis Aristote jusqu'en 1939 classée par genres et par espèces : Bibliographia Araneorum (Bonnet, 1945-1961). Des faunes modernes ont également vu le jour, qui concernent des régions plus limitées en particulier en Europe. La systématique des Araignées ne manque donc pas d'outils remarquables qui lui permettent d'être une auxiliaire efficace dans les recherches biologiques et écologiques qui se développent depuis les deux dernières décennies.

BIBLIOGRAPHIE

- Benoit, P.L.G.**, 1964. — La distribution géographique des Araneidae-Nephilinae africano-malgaches des genres *Nephila* Leach et *Nephilengys* Koch. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **59** (3-4), 311-326.
- Benoit, P.L.G.**, 1966. — Les Barychelidae-Barychelinae africains et malgaches (Aran.-Orthogn.). *Rev. Zool. Bot. afr.*, **74** (3-4), 209-241.
- Benoit, P.L.G.**, 1967. — Le genre *Calommata* Lucas en Afrique (Aran. Orth. Atypidae). *Bull. Ann. Soc. R. Ent. Belg.*, **103**, 283-288.
- Benoit, P.L.G.** et **Emerit, M.**, 1975. — Mise à jour des connaissances concernant les *Araneidae - Gasteracanthinae* africains. *Rev. Zool. afr.*, **89** (2), 321-336.
- Blandin, P.**, 1971. — Découverte en Côte d'Ivoire de *Calommata simoni* Pocock (Aran. Orth. Atypidae). *Bull. I.F.A.N.*, **33**, sér. A., (1), 48-52.
- Blandin, P.**, 1972. — Note sur une espèce rare de Thomiside de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), *Runcinia (Runciniopsis) erythrina* Jézéquel, 1964 (Araneae, Thomisidae). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., n° 92 sept.-oct. 1972, Zoologie 71, 1281-1286.
- Blandin, P.**, 1974 a. — Etudes sur les Pisauridae africaines I. Le problème de la définition des genres *Perenethis* L. Koch, 1878, *Tetragonophthalma* Karsch, 1878, *Chiasmopes* Pavesi, 1883 et *Maypacijs* Simon, 1898. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. suisse Zool.* **81** (1), 305-318.
- Blandin, P.**, 1974 b. — Etudes sur les Pisauridae africaines. II. Définition du genre *Euprosthénops* Pocock, 1897 et description du genre *Euprosthénopsis* n. gen. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. suisse Zool.* **81** (4): 933-947.
- Blandin, P.**, 1974 c. — Les peuplements d'araignées de la savane de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). III. Les Invertébrés épigés. *Labo. Zool. E.N.S.*, Paris, 107-135.
- Blandin, P.**, 1975 a. — Etudes sur les Pisauridae africaines III. Les espèces des genres *Perenethis* L. Koch, 1878 et *Maypacijs* Simon, 1898. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae) *Rev. Zool. afr.*, **89** (2); 376-393.

- Blandin, P.**, 1975 b. — Note sur *Euprosthénops ellioti* (Pickard-Cambridge, O., 1877) (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Bull. Soc. zool. France*, **100** (4), 575-581.
- Blandin, P.**, 1976 a. — Etudes sur les Pisauridae africaines. IV. Les espèces du genre *Euprosthénops* Pocock, 1897. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*, **90** (1), 63-88.
- Blandin, P.**, 1976 b. — Etudes sur les Pisauridae africaines V. Mise au point sur les espèces du genre *Tetragonophthalma* Karsch, 1878. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*, **90** (3), 588-606.
- Blandin, P.**, 1976 c. — Etudes sur les Pisauridae africaines VI. Définition des genres *Pisaura* Simon, 1885, *Pisaurellus* Roewer, 1961, *Afropisaura* n. gen. et mise au point sur les espèces des genres *Afropisaura* et *Pisaurellus*. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*, **90** (4), 917-939.
- Blandin, P.**, 1977. — Etudes sur les Pisauridae africaines. VII. Les espèces du genre *Euprosthénopsis* Blandin, 1974. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*, **91** (1), 139-146.
- Blandin, P.**, sous presse. — Etudes sur les Pisauridae africaines. VIII. Les genres *Chiasmopes* Pavesi, 1883 et *Rothus* Simon, 1898. (Araneae, Pisauridae, Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*
- Bonnet, P.**, 1945-1961. — *Bibliographia Araneorum*, analyse méthodique de toute la littérature aranéologique jusqu'en 1939, 7 volumes. *Toulouse*, les Artisans de l'Imprimerie Douladoure, 6481 p.
- Bonnet, P.**, 1947. — Pétition adressée à la Commission de Nomenclature Zoologique en faveur de la priorité des noms d'Araignées de Clerck. *Toulouse*, Les Frères Douladoure, 30 p.
- Bonnet, P.**, 1950. — La fin d'une querelle en nomenclature : reconnaissance officielle de la priorité des Aranei Suecici de Clerck. *Toulouse*, les Frères Douladoure, 31 p.
- Bonnet, P.**, 1961. — *Bibliographia Araneorum*. Résultats numériques - Considérations diverses. *Boll. sed. Accad. Gioenia Sc. nat. in Catania*, ser., IV, vol. VI, (5), 205-210.
- Bonnet, P.**, 1966. — Sur le nombre des espèces nouvelles d'Araignées décrites chaque année (Arach., Araneae) *Senck. biol.*, **47** (1), 3-4.
- Brady, A.R.**, 1972. — Geographic Variation and Speciation in the *Sosippus floridanus* Species Group. (Araneae : Lycosidae). *Psyche*, **79** (1-2), 27-48.
- Canard, A.**, 1973. — Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar (Araneida; Argiopidae). Thèse 3^e Cycle, Université Paris VI, 207 p.
- Carico, J.E.**, 1972. — The nearctic spider genus *Pisaurina* (Pisauridae) *Psyche*, **79** (4), 295-310.
- Carico, J.E.**, 1973. — The nearctic species of the genus *Dolomedes* (Araneae : Pisauridae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **144** (7), 435-488.

- Christophe, T.**, 1974. — Etude écologique du peuplement d'Araignées d'une litière de Châtaigneraie (Forêt de Montmorency, Val d'Oise). *Publ. Labo Zool. E.N.S.*, Paris, n° 3 : 144 p.
- Coyle, F.A.**, 1968. — The mygalomorph spider genus *Atypoides* (Araneae : Antrodiaetidae). *Psyche*, **75** (2), 157-194.
- Dondale, C.D.**, 1964. — Sexual behavior and its application to a species problem in the Spider genus *Philodromus* (Araneae : Thomisidae). *Canad. J. Zool.* **42**, 817-827.
- Dondale, C.D.**, 1967. — Sexual behavior and the classification of the *Philodromus rufus* complex in North America (Araneida : Thomisidae). *Canad. J. Zool.* **45**, 453-459.
- Dondale, C.D.**, 1972. — Laboratory Breeding between European and North American Populations of the Spider *Philodromus rufus* Walckenaer (Araneida : Thomisidae). *Bull. Brit. Arach. Soc.*, **2** (4), 49-52.
- Dondale, C.D.** et **Redner, J.H.**, 1968. — The *imbecillus* and *rufus* groups of the Spider genus *Philodromus* in North America (Araneida : Thomisidae). *Mem. ent. Soc. Canada*, n° 55, 78 p.
- Emerit, M.**, 1969. — Contribution à l'étude des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. Thèse Doct. Etat., Montpellier, 434 + XXIX p., 98 pl.
- Emerit, M.**, 1976. — Développements récents de la biosystématique des Arachnides. *Actes du 101^e Congrès national des sociétés savantes*, Lille, 1976, Sciences, Fasc. II, 45-52.
- Emerit, M.** et **Bonaric, J.C.**, 1975 a. — Notion de territoires trichobothriotaxiques et leur évolution au cours du développement post-embryonnaire de *Pisaura mirabilis* (Araneida, Pisauridae). *Proc. 6th. int. arachn. Cngr.*, Amsterdam IV. 1974, 187-190.
- Emerit, M.** et **Bonaric, J.C.**, 1975 b. — Contribution à l'étude du développement de l'appareil mécanorecepteur des Araignées : la trichobothriotaxie de *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). *Zool. Jb. Anat.*, **94**, 358-374.
- Gardner, B.T.**, 1965. — Observations on three species of *Phidippus* jumping spiders (Araneae : Salticidae). *Psyche*, **72** (2), 133-147.
- Guy, Y.**, 1966. — Contribution à l'étude des araignées de la famille des *Lycosidae* et de la sous-famille des *Lycosinae* avec l'étude spéciale des espèces du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, sér. zool.* n° 33, 171 p.
- Hallander, H.**, 1970. — Environments of the wolfspiders *Pardosa chelata* (O.F. Müller) and *Pardosa pullata* (Clerck). *Ekol. Polsk.*, **18** (3), 41-72.
- Hollander, J. Den.**, 1970. — Morphological variation in *Pardosa prativaga* var. *fulvipes* Collet, 1875 and *P. pullata* Clerck, 1757 (Araneae, Lycosidae). *Tijdsch. v. Entomol.*, **113** (8), 273-288, pl. I-II.
- Hollander, J. Den.**, 1971. — Life histories of species in the *Pardosa pullata* group, a study of ten populations in the Netherlands (Araneae, Lycosidae). *Tijdsch. v. Entomol.*, **114** (8), 255-281.

- Hollander, J. Den., et Dijkstra, H.,** 1974. — *Pardosa vlijmi* sp. nov., a new ethospecies sibling *Pardosa proxima* (C.L. Koch, 1848), from France, with description of courtships display (Araneae, Lycosidae). *Beaufortia*, 22, n° 289, 57-65.
- Hollander, J. Den, Dijkstra, H., Alleman, H. et Vlijm, L.,** 1973. — Courtship behaviour as species barrier in the *Pardosa pullata* group (Araneae, Lycosidae). *Tijdsch. v. Entomol.*, 116 (1), 1-22.
- Hollander, J. Den, et Lof, H.,** 1972. — Differential use of the habitat by *Pardosa pullata* (Clerck) and *Pardosa prativaga* (L. Koch) in a mixed population (Araneae, Lycosidae). *Tijdsch. v. Entomol.*, 115 (4), 205-215.
- Jezequel, J.F.,** 1964. — Araignées de la savane de Singrobo (Côte d'Ivoire). III. — Thomisidae. *Bull. I.F.A.N.*, 26, sér. A, (4), 1103-1143.
- Kessler-Geschiere, A.M.,** 1972. — Distribution and interspecific competition of congeneric species of spiders in a series of marshy habitats. *Proc. 5 interm. Congr. Arachn., Brno*, 1971, 151-158.
- Kolosváry, G.,** 1938. — Über die Epigyne variation der Spinnen-art: *Argyope lobata* Pall. *Zool. Anz.*, 123 (1-2), 22-25.
- Kronstedt, T.,** 1975. — Studies on species of Holarctic *Pardosa* groups (Araneae, Lycosidae). I. Redescription of two new species from North America, with comments on some taxonomic characters. *Zoologica Scripta*, 4, 217-228.
- Ledoux, J.C.,** 1973. — Notes d'Aranéologie: 3, *Pardosa occidentalis* (Araneae, Lycosidae), espèce nouvelle pour la France. *L'Entomologiste*, 29 (1), 11-15.
- Locket, G.H. et Millidge, A.F.,** 1951. — British Spiders I. Ray Society, Londres, IX + 310 p.
- Locket, G.H. et Millidge, A.F.,** 1953. — British Spiders II. Ray Society, Londres, II + 449 p.
- Locket, G.H., Millidge, A.F. et Merrett, P.,** 1974. — British Spiders III. Ray Society, Londres, VII + 315 p.
- Mc Crone, J.D.,** 1963. — Taxonomic status and evolutionary history of the *Geolycosa pikei* complex in the southeastern U.S. (Araneae, Lycosidae). *American Midland Natur.*, 70 (1), 47-73.
- Palmgren, P.,** 1939. — Die Spinnenfauna Finnlands I. Lycosidae, *Acta Zool. Fennica*, 25, 1-86.
- Palmgren, P.,** 1943. — Die Spinnenfauna Finnlands II. Pisauridae, Oxyopidae, Salticidae, Clubionidae, Anyphaenidae, Sparassidae, Ctenidae, Drassidae. *Acta Zool. Fennica*, 36, 1-112.
- Palmgren, P.,** 1950. — Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens III. Xysticidae und Philodromidae. *Acta Zool. Fennica*, 62, 1-43.
- Palmgren, P.,** 1974 a. — Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens IV. Argiopidae, Tetragnathidae und Mimetidae. *Fauna Fennica*, 24, 1-70.
- Palmgren, P.,** 1974 b. — Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens V. Theridiidae und Nesticidae. *Fauna Fennica*, 26, 1-54.

- Palmgren, P.**, 1975. — Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens VI. Linyphiidae 1. *Fauna Fennica*, **28**, 1-102.
- Palmgren, P.**, 1976. — Die Spinnenfauna Finnlands und Ostfennoskandiens VII. Linyphiidae 2. *Fauna Fennica*, **29**, 1-126.
- Proszynski, J.**, 1976. — Studium systematyczno-zoogeograficzne nad rodziną Salticidae (Aranei) Regionów Palearktycznego i Nearktycznego. *Wyzsza Szkola Pedagogiczna w. Siedlcach*, Rozprawy n° 6, Siedlce, 260 p.
- Pinda, H.**, 1975. — Pajaki borow sosnowych. Klucze do oznaczania bezkręgowców Polski, tom. 1. Polska Akademia nauk Instytut Zoologii, Warszawa, 91 p. (clé pour la détermination des Araignées de Pologne).
- Roewer, C.F.**, 1954. — Araneae Lycosaeformia I (Agelenidae, Hahniidae, Pisauridae). In: Exploration du Parc National de l'Upemba (Mission G.-F. de Witte). *Bruxelles*. Institut des Parcs Nationaux, 420 p.
- Simon, E.**, 1892-1903. — Histoire Naturelle des Araignées, 8 fasc. *Paris*, Roret, 2164 p.
- Taylor, B.B.** et **Peck, W.B.**, 1975. — A comparison of northern and southern forms of *Phidippus audax* (Hentz) (Araneida, Salticidae). *J. Arachnol.*, **2**, 89-99.
- Vlijm, L.** et **Kessler-Geschiere, A.M.**, 1967. — The phenology and habitat of *Pardosa monticola*, *P. nigriceps* and *P. pullata* (Araneae, Lycosidae). *J. anim. Ecol.*, **36**, 31-56.
- Vogel, B.R.**, 1970 a. — Taxonomy and morphology of the *sternalis* and *falcifera* species groups of *Pardosa* (Araneida: Lycosidae). *The Armadillo Papers*, n° 3, 87 p.
- Vogel, B.R.**, 1970 b. — Courtship of some wolf-spiders. *The Armadillo Papers*, n° 4, 1-7.
- Vogel, B.R.**, 1972 a. — Sympatric occurrence of some *Pardosa* species. *The Armadillo Papers*, n° 6: 1-12.
- Vogel, B.R.**, 1972 b. — Apparent niche sharing of two *Pardosa* species (Araneida: Lycosidae). *The Armadillo Papers*, n° 7, 1-13.