

3L 62  
60

## CHAPITRE I

# LES CRITÈRES MORPHOLOGIQUES

par Patrick BLANDIN

Aujourd'hui encore, l'inventaire du monde vivant passe par la collecte, la conservation et l'étude au laboratoire d'individus qui, morts, ne sont plus que des objets. Leur récolte est le fait de multiples personnes aux motivations diverses, les buts poursuivis pouvant aussi bien être lucratifs que scientifiques. Quel que soit le chemin par lequel le matériel parvient finalement au systématique, celui-ci doit le classer et l'inventorier.

Tout ce qui est dimension, forme, ornementation, couleur, permet de définir des *caractères morphologiques*, au sens le plus large, et donc de procéder à des comparaisons interindividuelles faisant ressortir ressemblances et différences. Que les techniques employées soient ou non sophistiquées ne change rien à l'affaire : même si affinités et divergences ont été quantifiées, le systématique doit en fin de compte prendre ses responsabilités et *décider* s'il classe les individus étudiés dans une ou plusieurs espèces.

Du seul point de vue morphologique, une espèce est ainsi un ensemble d'individus morts, répertoriés, qui se ressemblent plus entre eux qu'aux individus appartenant à d'autres espèces. Cet ensemble est ouvert, car toujours susceptible d'accueillir de nouveau spécimens, lorsque la détermination les y fait accepter. L'espèce morphologique n'est ainsi qu'une boîte ou un bocal dont le contenu n'est remis en cause que lorsqu'il arrive à un systématique d'en reprendre l'étude.

La mise en oeuvre des critères morphologiques repose sur l'appréciation de l'importance relative de ressemblances et de dissemblances entre exemplaires de collection, mais nul n'est en mesure de proposer un code qui permette au sys-

---

Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, tome III, 1980 (Mémoire de la Société Zoologique de France n° 40). Volume publié sous la direction de : † Ch. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte, par la Société Zoologique de France, 195, rue Saint Jacques, 75005 Paris.

tématicien d'établir les "coupures interspécifiques" de façon objective : il n'y a pas de "distance-étalon" entre espèces. On comprend alors que tout nom attribué à une espèce ainsi définie à l'aide de critères morphologiques soit indissociable du nom de son auteur. Bien des systématiciens tirent quelque gloire de voir leur nom apposé à ceux des espèces qu'ils ont *créées* (le mot n'est guère trop fort). Cela montre en fait que ces espèces ne sont jumentement que leurs créations, fragiles entités pouvant par exemple mourir de mise en synonymie.

Morphologique, l'espèce n'est ainsi qu'une vue de l'esprit et il reste à savoir si parfois l'esprit a vu juste. . . La vraie question est en effet celle-ci : l'emploi des critères morphologiques permet-il de déceler des "espèces biologiques" ? En d'autres termes les différentes collections d'individus que ces critères permettent de séparer sont-elles des échantillons de vraies espèces, c'est-à-dire de pools géniques fermés les uns aux autres ?

## A. LA RECHERCHE DES CARACTERES DIFFERENTIELS

### 1. La notion de caractère

Chaque fois qu'un caractère morphologique est utilisé comme critère lors de la comparaison de spécimens, il doit permettre de conclure en termes d'identité ou de non-identité. Le rôle principal du systématicien est donc de rechercher ces "bons" caractères qui permettent d'aboutir à des déterminations sûres. Percevant la forme d'un animal d'abord de façon globale, il s'attache à en relever les traits les plus marquants pouvant servir de caractères distinctifs ; il prend aussi en considération l'ornementation, c'est-à-dire l'arrangement des dessins et des plages colorées sur la surface du corps (fig. 1). Bien souvent de tels caractères sont décrits de manière essentiellement qualitative, mais on cherche de plus en plus à en rendre compte de façon numérique. Ainsi l'étude quantitative de la forme fournit-elle des *caractères métriques* (dimensions, proportions) tandis que des *caractères méristiques* peuvent être obtenus grâce au dénombrement de certaines pièces anatomiques ou de motifs ornementaux.

Quels que soient les caractères envisagés, ils doivent satisfaire certaines exigences pour être retenus comme caractères distinctifs. On ne conçoit pas de bon caractère qui ne réponde au critère de généralité, c'est-à-dire qui ne soit présent, identique à lui-même, chez tous les individus d'une même espèce : en revanche, il ne doit évidemment jamais être observé chez les individus des autres espèces. En réalité, la variabilité individuelle rend le plus souvent cette suppo-

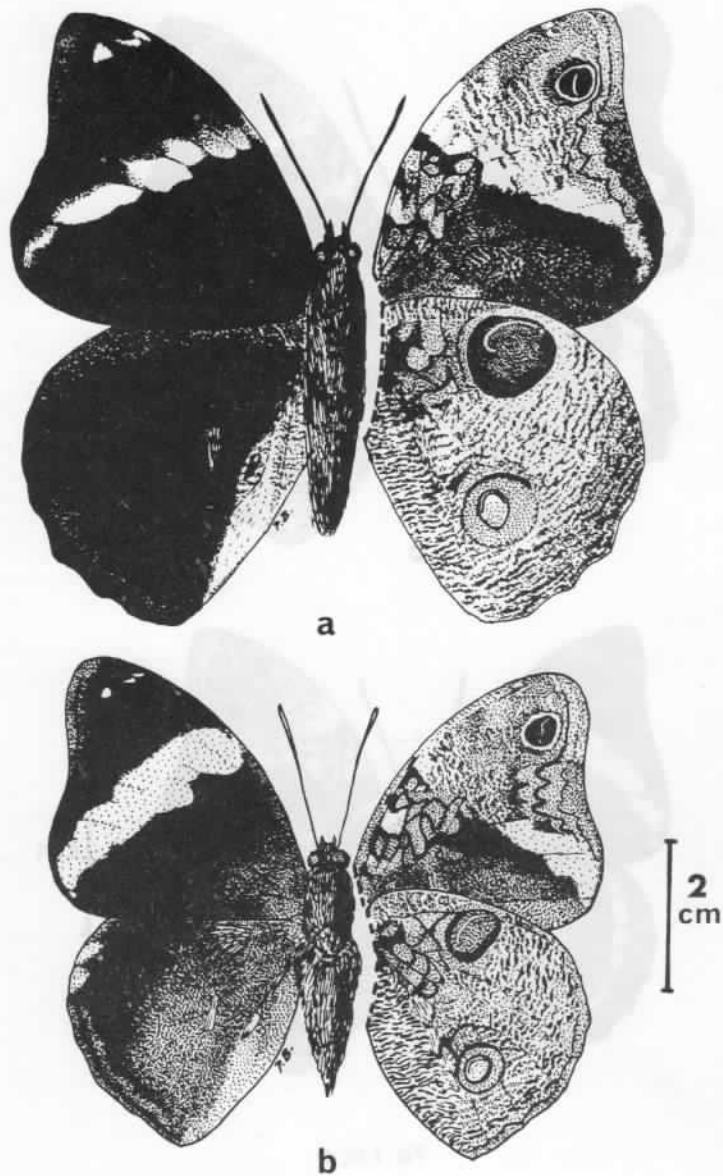
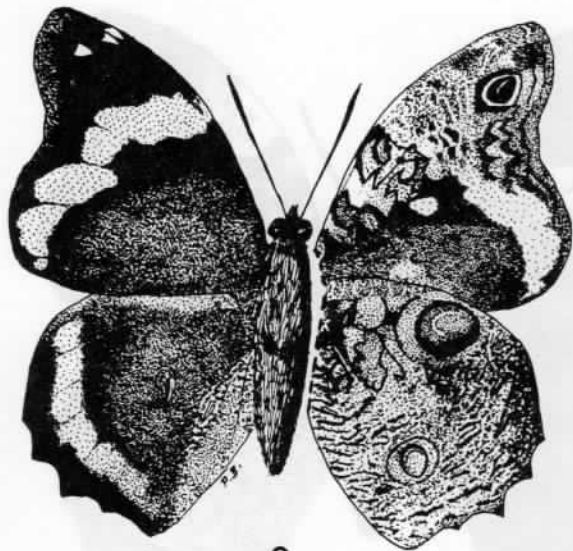
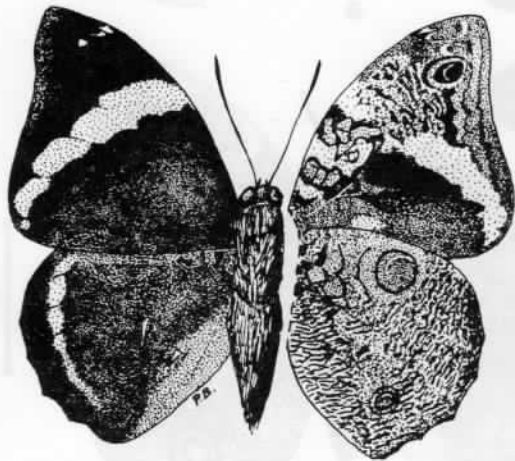


Fig. 1. Les dimensions et la forme du corps, la disposition des ornements, des couleurs, sont des caractères couramment employés pour distinguer les espèces. Ces quatre Lépidoptères du genre *Opsiphanes* diffèrent par la taille, par la coupe des ailes (concavité du bord distal des ailes antérieures, ondulations de la marge des postérieures), par la disposition des bandes colorées, blanches ou ocracées, de la face supérieure, par la forme et la taille relative des ocelles des ailes postérieures. (a : *O. bogotanus* ; b : *O. cassiae* ; c : *O. sallei* ; d : *O. invirae*).



c



d

2  
cm

Fig. 1 (c, d)

sée stabilité illusoire et il vaut mieux simplement admettre qu'un caractère n'est bon que s'il est suffisamment peu variable pour rester repérable. Il est clair que l'appréciation personnelle du systématiseur joue alors un rôle considérable : ce qui est différence essentielle pour l'un peut être variation négligeable pour un autre.

## 2. Les critères morphologiques à l'oeuvre

L'immense diversité du règne animal a pour conséquence la non moins grande variété des caractères utilisés d'un groupe à l'autre pour y distinguer les espèces et, corrélativement, la multiplicité des vocabulaires descriptifs. Cette diversité ne peut être qu'évoquée ici, à l'aide de quelques exemples pris dans différents groupes zoologiques. La systématique est affaire de spécialistes et les spécialistes de ces divers groupes auraient probablement pu proposer des cas à leurs yeux plus significatifs que ceux qui ont été choisis. Cependant, le but ici poursuivi n'est pas de montrer ce qui peut se faire de mieux en systématique des Amibes ou des Singes, mais d'observer ce qu'est ordinairement la pratique systématique : dans la mesure du possible, les exemples ont été pris dans des publications récentes où sont décrites des espèces nouvelles que les auteurs comparent à des espèces congénériques, afin de voir quels caractères sont effectivement utilisés pour séparer les espèces.

Il arrive que la distinction des espèces puisse se faire à l'aide de caractères dont la perception est immédiate : il s'agit souvent de choses aussi simples que la présence, l'absence ou l'extension de plages colorées à la surface du corps (fig. 2). Il en est généralement ainsi lorsque certains éléments

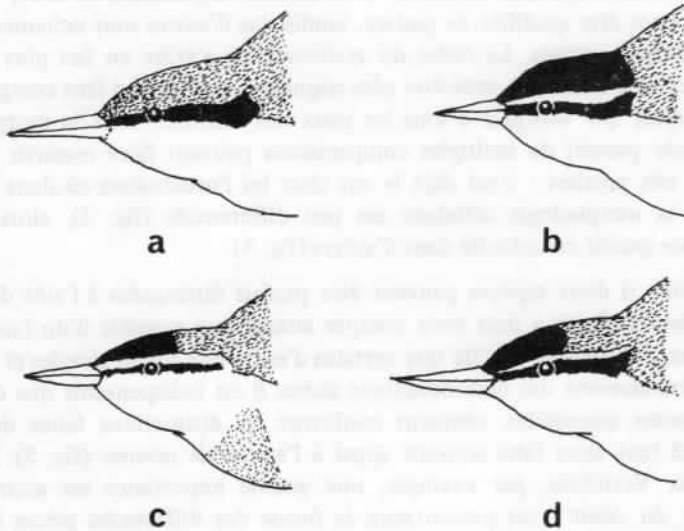


Fig. 2. Exemples de caractères morphologiques utilisés pour distinguer des espèces d'Oiseaux. Chez les Sittelles, les espèces se reconnaissent surtout à des détails d'ornementation (absence ou présence d'une calotte noire plus ou moins développée, d'une tâche pectorale rousse) et aussi en fonction de la longueur relative et de la forme du bec. (a : *Sitta europea* ; b : *S. whiteheadi* ; c : *S. kruperi* ; d : *S. ledanti* ; schémas d'après des figures in Peterson *et al.*, 1962, et Vielliard, 1978).

de l'ornementation remplissent une fonction de signal, par exemple lors des parades préluant aux accouplements : Daget et Bauchot (t. I, chap. III) ont par exemple souligné combien la livrée colorée des mâles de Cyprinodontidae africains en parure de noces fournit d'excellents caractères de détermination et l'on ne peut oublier le cas spectaculaire des Oiseaux Paradisidae de Nouvelle-Guinée et d'Australie. Les espèces de geckos du genre *Lygodactylus* sont distinguées de la même façon, notamment par l'ornementation de la gorge, qui semble jouer un rôle essentiel dans les parades et par conséquent dans l'isolement sexuel (Pasteur, t. II, chap. VII). Chez les Araignées Salticidae, les mâles exécutent également des parades et montrent souvent une ornementation fortement contrastée, avec de vives couleurs pigmentaires ou interférentielles, qui pourrait peut-être fournir de bons caractères distinctifs. Chez les Lépidoptères, dessins et couleurs peuvent constituer des signaux visuels mis en jeu dans les comportements sexuels ou former des "patterns" adaptatifs, cryptiques ou au contraire aposématifs : fruit d'une élaboration extrêmement précise, l'ornementation alaire des papillons fournit ainsi le plus souvent d'excellents moyens de détermination (Guillaumin et Descimon, t. I, chap. IV).

Dans nombre de cas cependant, les caractères distinctifs ne s'imposent pas d'emblée et le systématicien doit procéder à une analyse rigoureuse pour dégager des caractères utilisables. En schématisant quelque peu, il se trouve alors confronté à deux types de situation : chez certains organismes, en effet, la morphologie peut être qualifiée de pauvre, tandis que d'autres sont richement pourvus en attributs variés. La tâche du systématicien s'avère en fait plus difficile — et ses conclusions sont peut-être plus risquées — quand il lui faut comparer des êtres simples que lorsqu'il a sous les yeux des animaux dont la morphologie compliquée permet de multiples comparaisons pouvant faire ressortir des différences très précises : c'est déjà le cas chez les Protozoaires où, dans certains groupes, la morphologie cellulaire est peu différenciée (fig. 3), alors qu'elle atteint une grande complexité dans d'autres (fig. 4).

Même si deux espèces peuvent être parfois distinguées à l'aide d'un seul critère, leur définition doit tenir compte autant que possible d'un faisceau de caractères. S'il est souhaitable que certains d'entre eux soient simples et permettent ultérieurement des déterminations aisées, il est indispensable que d'autres, même moins accessibles, viennent confirmer les distinctions faites de prime abord ; il faut alors faire souvent appel à l'anatomie interne (fig. 5). Pour de nombreux Vertébrés, par exemple, une grande importance est accordée au squelette du crâne : ses proportions, la forme des différentes pièces osseuses fournissent des caractères précis qui s'ajoutent aux caractères externes comme ceux des phanères, souvent insuffisants quand ils ne sont pas inexistantes. Ainsi en est-il chez les Rongeurs où, de plus, les dents sont très utilisées en raison de leur morphologie complexe offrant souvent d'excellents caractères

## 2. Les critères morphologiques à l'oeuvre

L'immense diversité du règne animal a pour conséquence la non moins grande variété des caractères utilisés d'un groupe à l'autre pour y distinguer les espèces et, corrélativement, la multiplicité des vocabulaires descriptifs. Cette diversité ne peut être qu'évoquée ici, à l'aide de quelques exemples pris dans différents groupes zoologiques. La systématique est affaire de spécialistes et les spécialistes de ces divers groupes auraient probablement pu proposer des cas à leurs yeux plus significatifs que ceux qui ont été choisis. Cependant, le but ici poursuivi n'est pas de montrer ce qui peut se faire de mieux en systématique des Amibes ou des Singes, mais d'observer ce qu'est ordinairement la pratique systématique : dans la mesure du possible, les exemples ont été pris dans des publications récentes où sont décrites des espèces nouvelles que les auteurs comparent à des espèces congénériques, afin de voir quels caractères sont effectivement utilisés pour séparer les espèces.

Il arrive que la distinction des espèces puisse se faire à l'aide de caractères dont la perception est immédiate : il s'agit souvent de choses aussi simples que la présence, l'absence ou l'extension de plages colorées à la surface du corps (fig. 2). Il en est généralement ainsi lorsque certains éléments

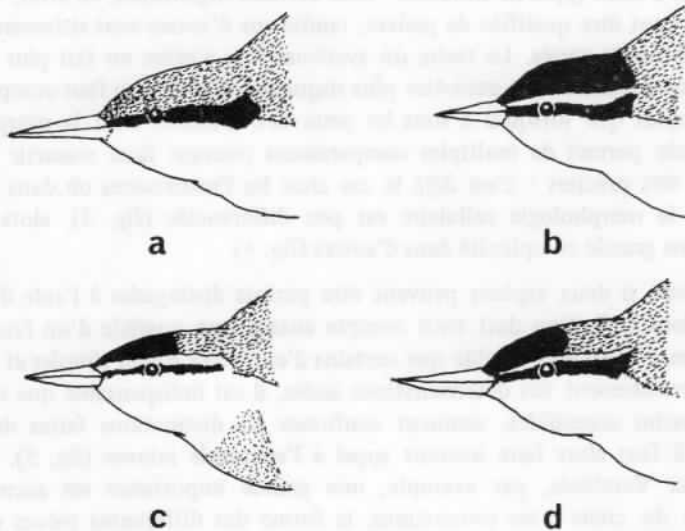


Fig. 2. Exemples de caractères morphologiques utilisés pour distinguer des espèces d'Oiseaux. Chez les Sittelles, les espèces se reconnaissent surtout à des détails d'ornementation (absence ou présence d'une calotte noire plus ou moins développée, d'une tâche pectorale rousse) et aussi en fonction de la longueur relative et de la forme du bec. (a : *Sitta europea* ; b : *S. whiteheadi* ; c : *S. kruperi* ; d : *S. ledanti* ; schémas d'après des figures in Peterson *et al.*, 1962, et Vielliard, 1978).



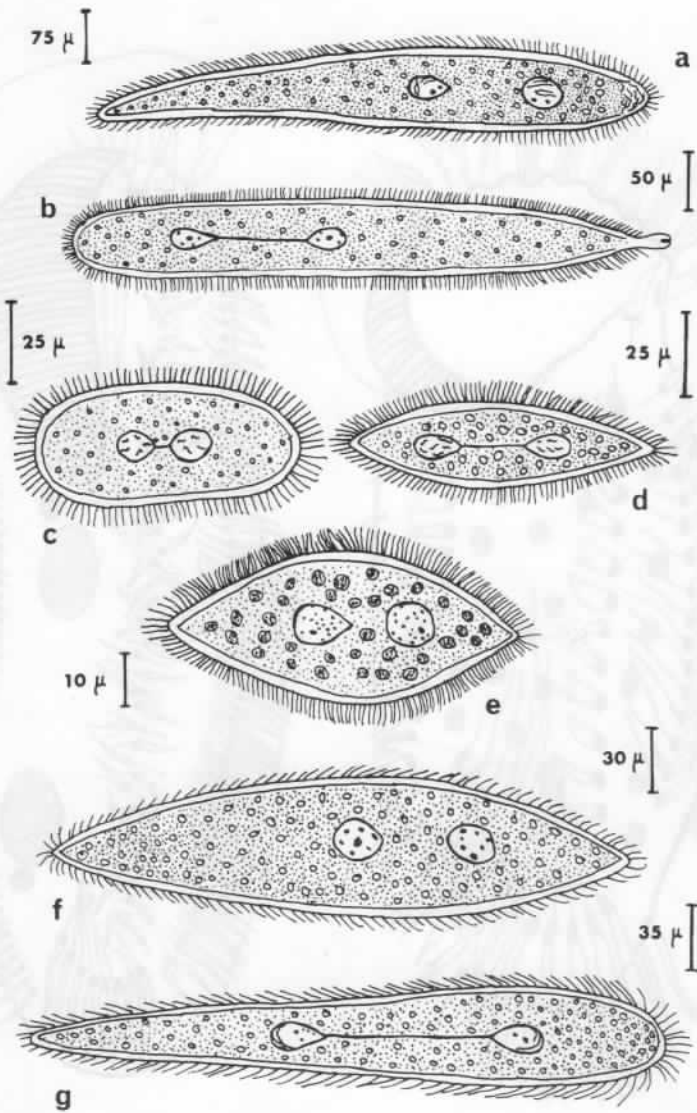


Fig. 3. Chez certains Protozoaires, les différences morphologiques entre espèces sont parfois peu nombreuses, comme dans le cas de ces Opalines du genre *Protoopalina* parasites d'Amphibiens. Les caractères retenus pour les distinguer sont notamment la taille et la forme générale de la cellule, la présence ou l'absence d'un rostre, la longueur relative et l'abondance des flagelles, la position des noyaux dans la cellule et leur écartement, leur taille, l'absence ou la présence d'un desmose les reliant. (a : *P. drachi* ; b : *P. lamottei* ; e : *P. cylindroides* ; d : *P. brevis* ; c : *P. petiti* ; f : *P. macronudeata* ; g : *P. peguyi* ; d'après Tuzet et Knoepfler, 1968 ; modifié).



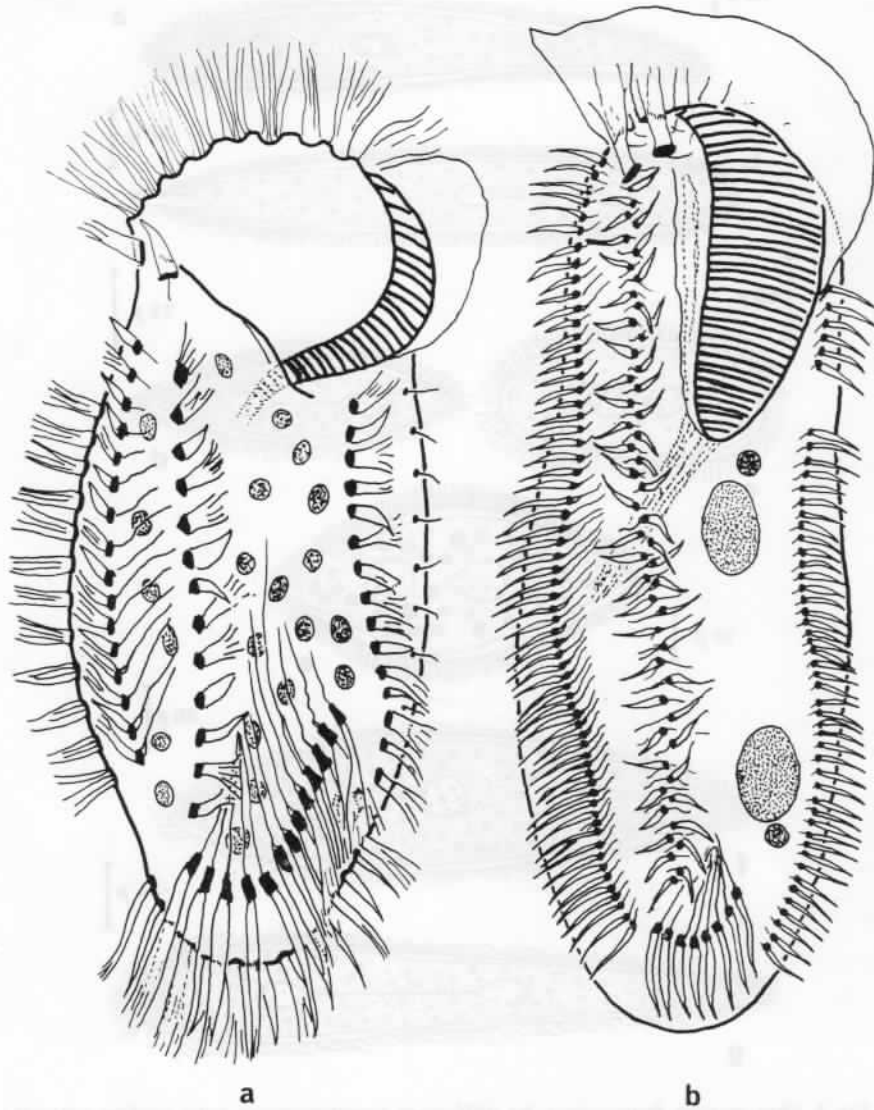


Fig. 4. D'autres Protozoaires montrent des différenciations morphologiques importantes, qui fournissent de bons caractères pour séparer les espèces. Ces deux Ciliés Hypotriches du genre *Kerenopsis* diffèrent ainsi par les dimensions relatives du péristome et des membranelles adorales, par le nombre et la disposition des cirres, par le nombre, la forme et les dimensions relatives des noyaux. (a : *K. macrostoma* ; b : *K. arenicola* ; d'après Dragesco, 1963 ; modifié).

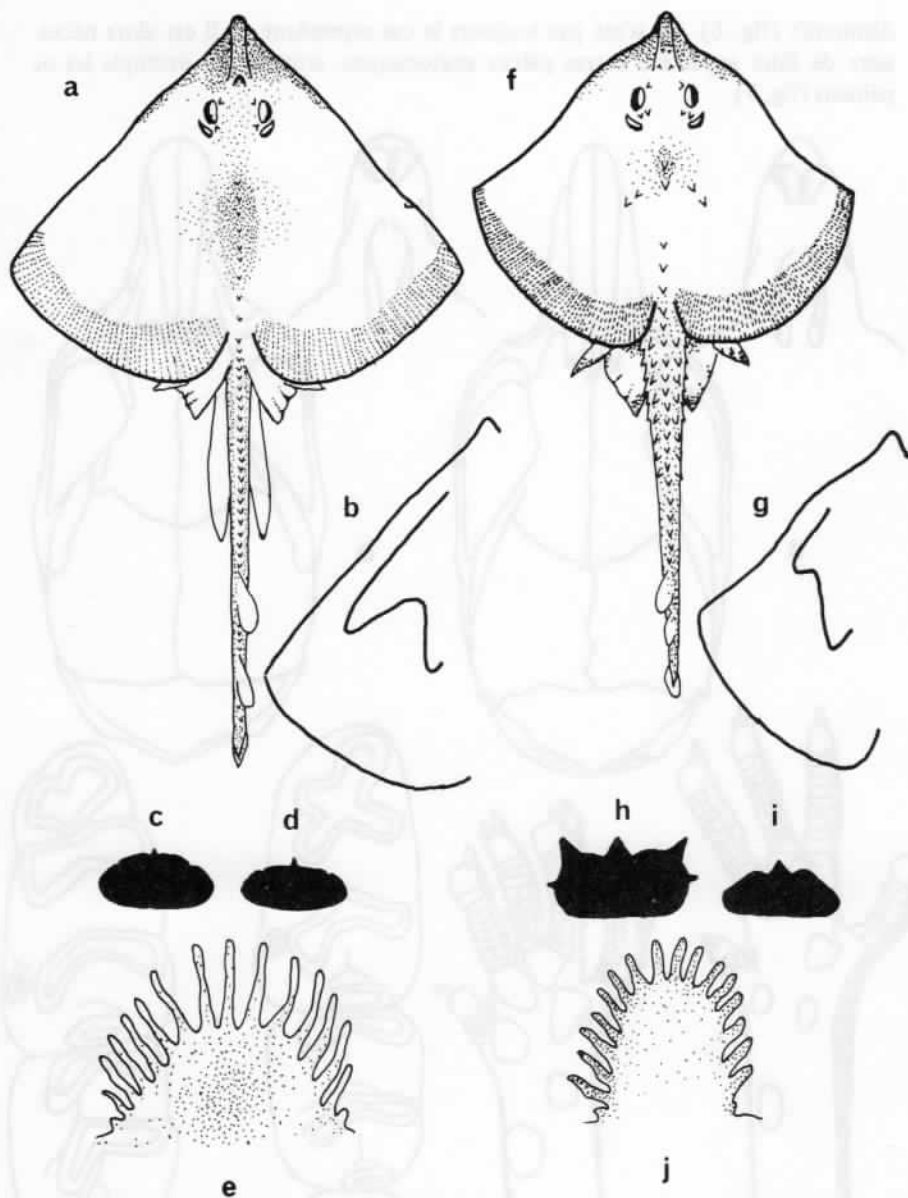


Fig. 5. Chez des Poissons comme les Raies, la distinction des espèces peut s'appuyer sur des caractères facilement accessibles comme la forme du corps, celle de la ligne d'Aloncle, la taille relative et la disposition des épines ; il s'y ajoute des caractères méristiques (nombres des lamelles nictitantes, des dents, des vertèbres, des lamelles pseudobranchiales, des rayons pectoraux) et des caractères biométriques (proportions du disque, importance des espaces préorbitaire et interorbitaire, taille relative de l'oeil et de l'évent. . .). Ici, *Raja rouxi* (a-e) et *R. dageti* (f-j) : a et f, vue dorsale (longueurs des spécimens 40,5 et 35 cm) ; b et g, ligne d'Aloncle ; c et h, section de la queue au tiers antérieur ; d et i, section de la queue au tiers postérieur ; e et j, lamelles nictitantes (d'après Capadé, 1977 ; modifié).

distinctifs (fig. 6). Ce n'est pas toujours le cas cependant, et il est alors nécessaire de faire appel à d'autres pièces anatomiques, comme par exemple les os péniens (fig. 7).

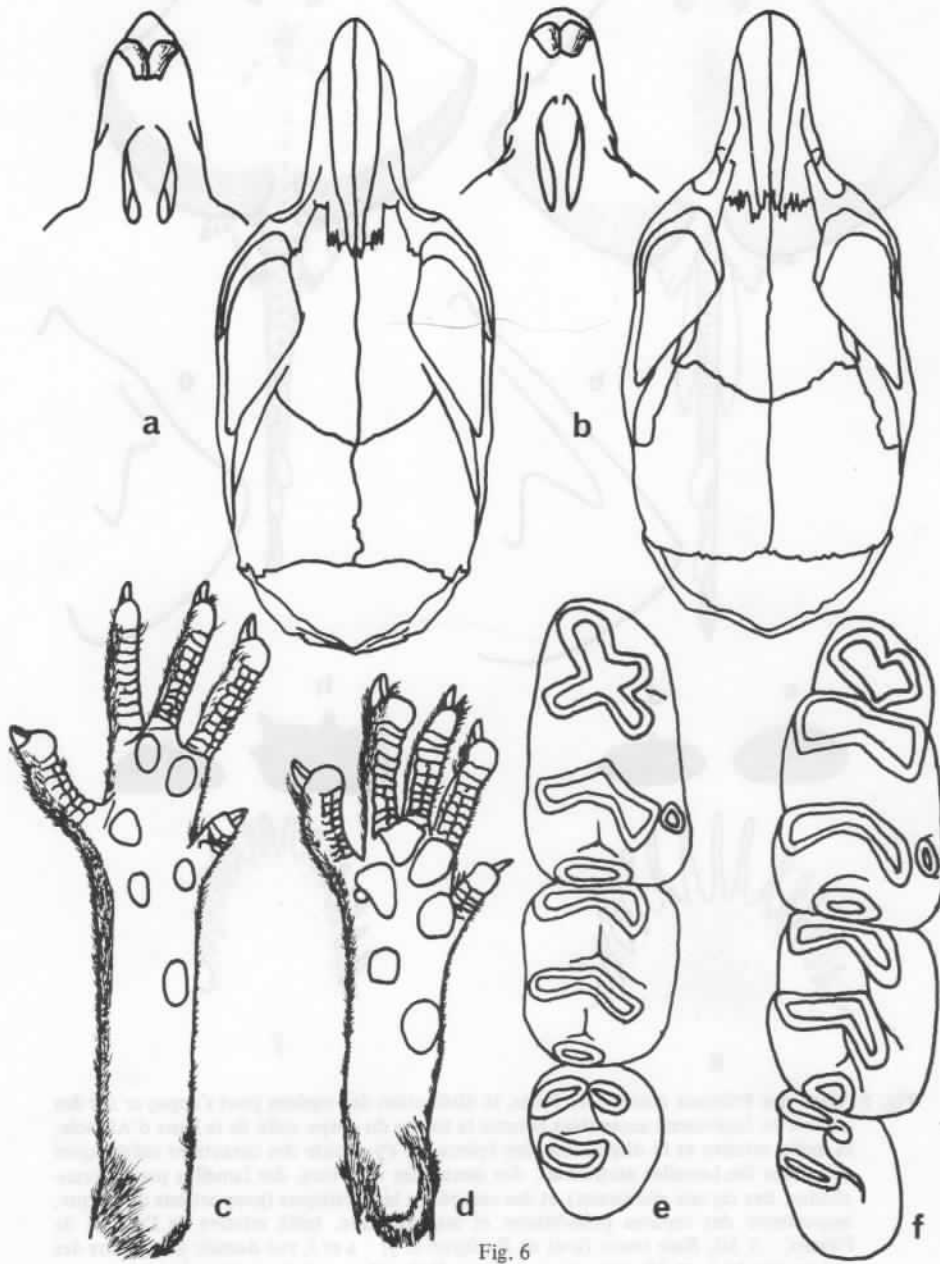


Fig. 6

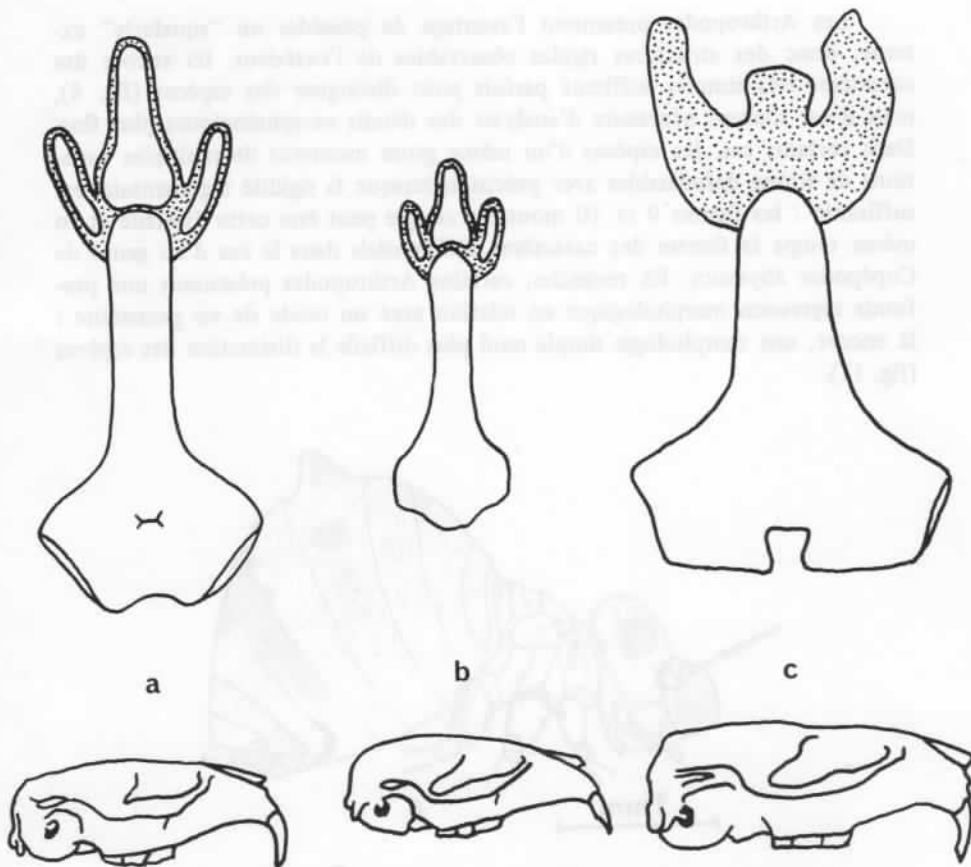


Fig. 7. Chez les Campagnols du genre *Arvicola*, les espèces existant en France ne peuvent pratiquement pas être distinguées à l'aide des dessins de la face occlusive des dents. La forme du crâne, en particulier en fonction de la procidence des dents, permet dans une certaine mesure de séparer les espèces, mais le meilleur critère est fourni par l'os pénién, dont la taille relative varie d'une espèce à l'autre et par le "trident" de tissus fibreux situé à l'avant de cet os, qui peut ou non posséder des noyaux minéralisés. (a : *A. terrestris* ; b : *A. scherman* ; c : *A. sapidus*. Les os péniens sont représentés à une même échelle, les crânes à une autre échelle ; d'après Heim de Balsac et Guislain, 1955 ; modifié).

Fig. 6. Exemples de caractères morphologiques utilisés pour distinguer des espèces de Rongeurs. Chez *Hylomiscus fumosus* (a), le crâne montre un massif facial plus allongé (voir les os nasaux en particulier) et un rétrécissement interorbitaire moins marqué que chez *H. stella* (b). Le pied de *H. fumosus* (c) est un peu plus long et plus étroit que chez *H. stella* (d), les orteils 1 et 5 sont plus courts, les tubercules plantaires plus petits, plus réguliers de forme et implantés un peu différemment. Les premières molaires inférieures fournissent un bon critère de détermination avec la figure en croix observable chez *H. fumosus* (e) et non chez *H. stella* (f) (d'après Brosset *et al.*, 1965 ; modifié).

Les Arthropodes présentent l'avantage de posséder un "squelette" externe, donc des structures rigides observables de l'extérieur. Ici encore des caractères très simples suffisent parfois pour distinguer des espèces (fig. 8), mais il est souvent nécessaire d'analyser des détails morphologiques plus fins. Dans certains cas, les espèces d'un même genre montrent de multiples variations de forme définissables avec précision lorsque la rigidité tégumentaire est suffisante : les figures 9 et 10 montrent ce que peut être cette diversité et en même temps la finesse des caractères différentiels dans le cas d'un genre de Copépodes abyssaux. En revanche, certains Arthropodes présentent une profonde régression morphologique en relation avec un mode de vie parasitaire : là encore, une morphologie simple rend plus difficile la distinction des espèces (fig. 11).

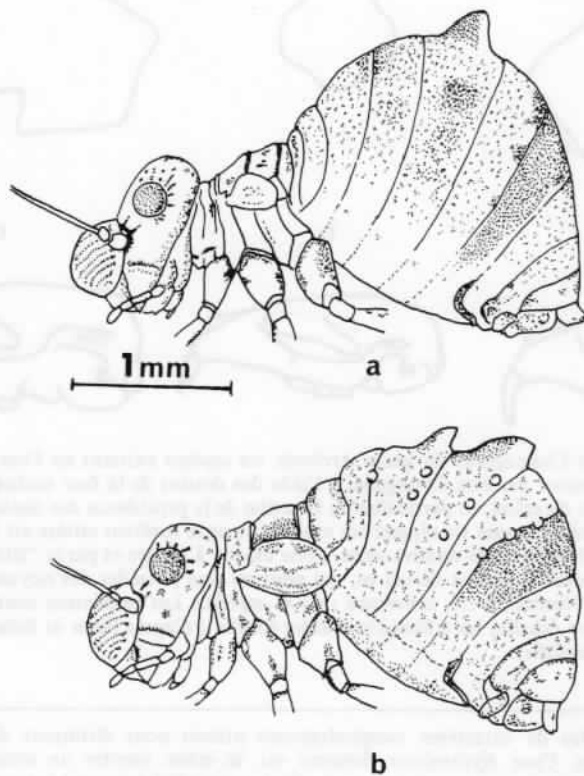


Fig. 8. Chez les Insectes, des différences de forme parfois très simples suffisent à séparer les espèces. Ainsi les deux Psoques du genre *Gibbopsocus* *G. meridionalis* (a) et *G. pustulatus* (b) se distinguent-ils en fonction du nombre (1 ou 2) des gibbosités abdominales. D'autres caractères peuvent évidemment être utilisés corrélativement, telles la longueur relative des rudiments alaires, la présence ou l'absence de pustules blanc pur sur certains tergites abdominaux (d'après Badonnel, 1975 ; modifié).

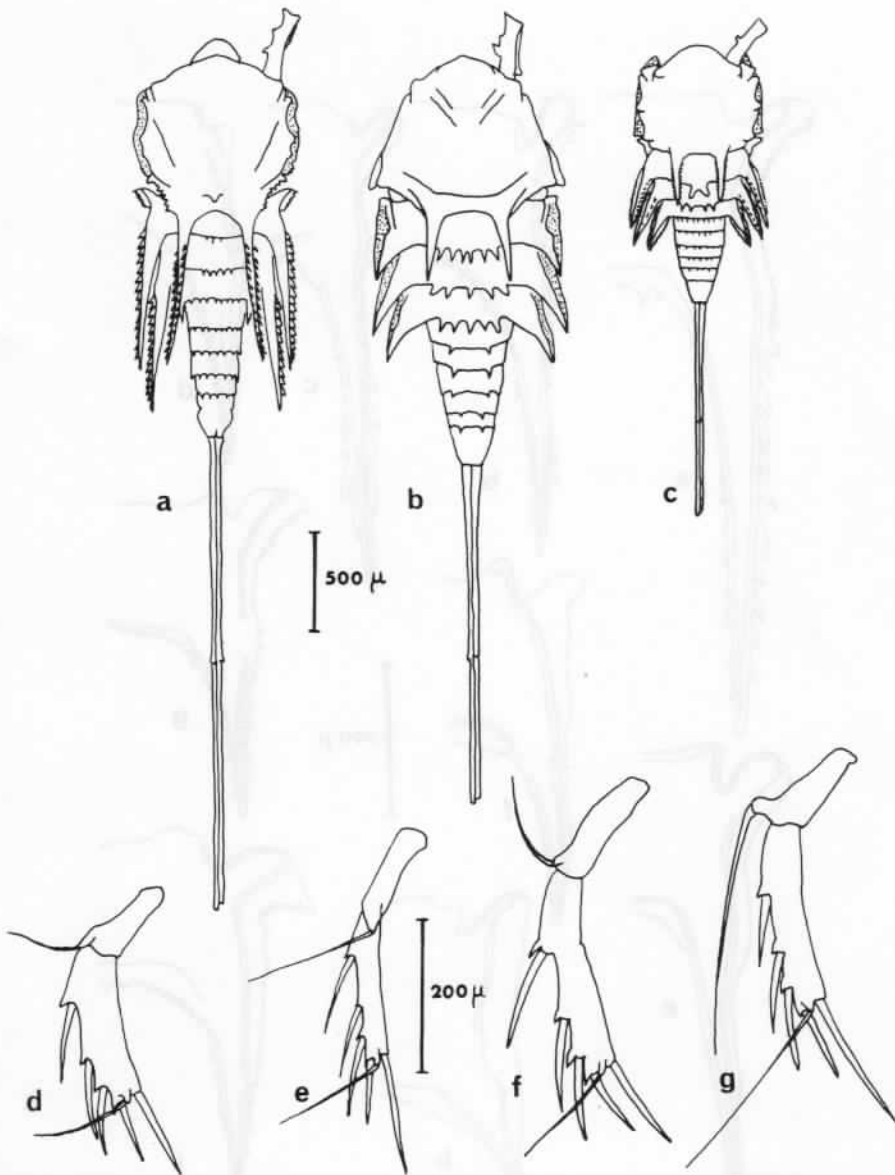


Fig. 9. Le tégument rigide des Arthropodes leur assure le plus souvent une forme très précise, rendant possible la définition de caractères très nets. Chez des Copépodes Harpacticoides du genre *Pontostratiotes*, par exemple, la forme du céphalothorax et la longueur relative de la furca sont utilisés pour distinguer les espèces. Certains appendices fournissent des critères plus précis (proportion des articles, longueur relative des soies) qui pourtant ne suffisent pas toujours pour définir chaque espèce. C'est l'armature de la carapace céphalique et des péréionites qui donne les meilleurs caractères (voir fig. 10). (Forme générale de : a, *P. abyssicola* femelle ; b, *P. uxoris* femelle ; c, *P. denticulatus* femelle. Forme du péréiopode V chez la femelle de : d, *P. denticulatus* ; e, *P. vivierae* ; f, *P. abyssicola* ; g, *P. vasconiensis* ; d'après Dinet, 1977 ; modifié).

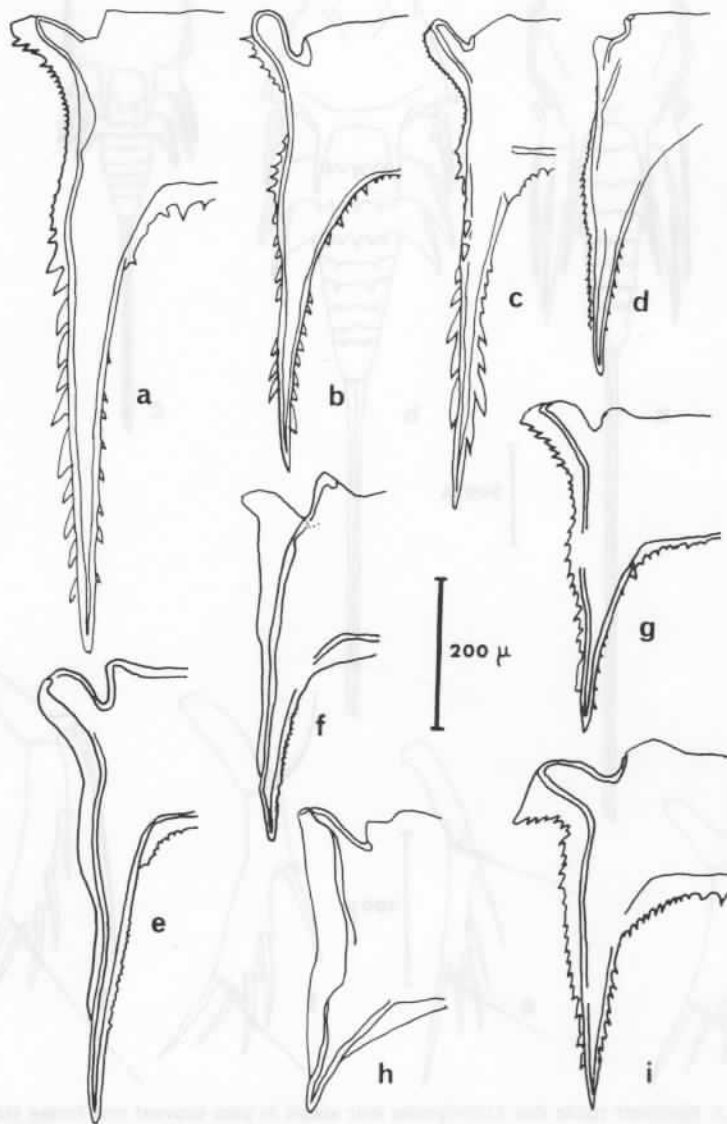


Fig. 10. Morphologie de l'armature du péréionite II chez diverses espèces du genre *Pontastriotes* : a, *P. abyssicola* ; b, *P. vasconiensis* ; c, *P. ceciliae* ; d, *P. denticulatus* ; e, *P. barnetti* ; f, *P. lubricus* ; g, *P. vivierae* ; h, *P. uxoris* ; i, *P. vitielloi* (d'après Dinet, 1977 ; modifié).



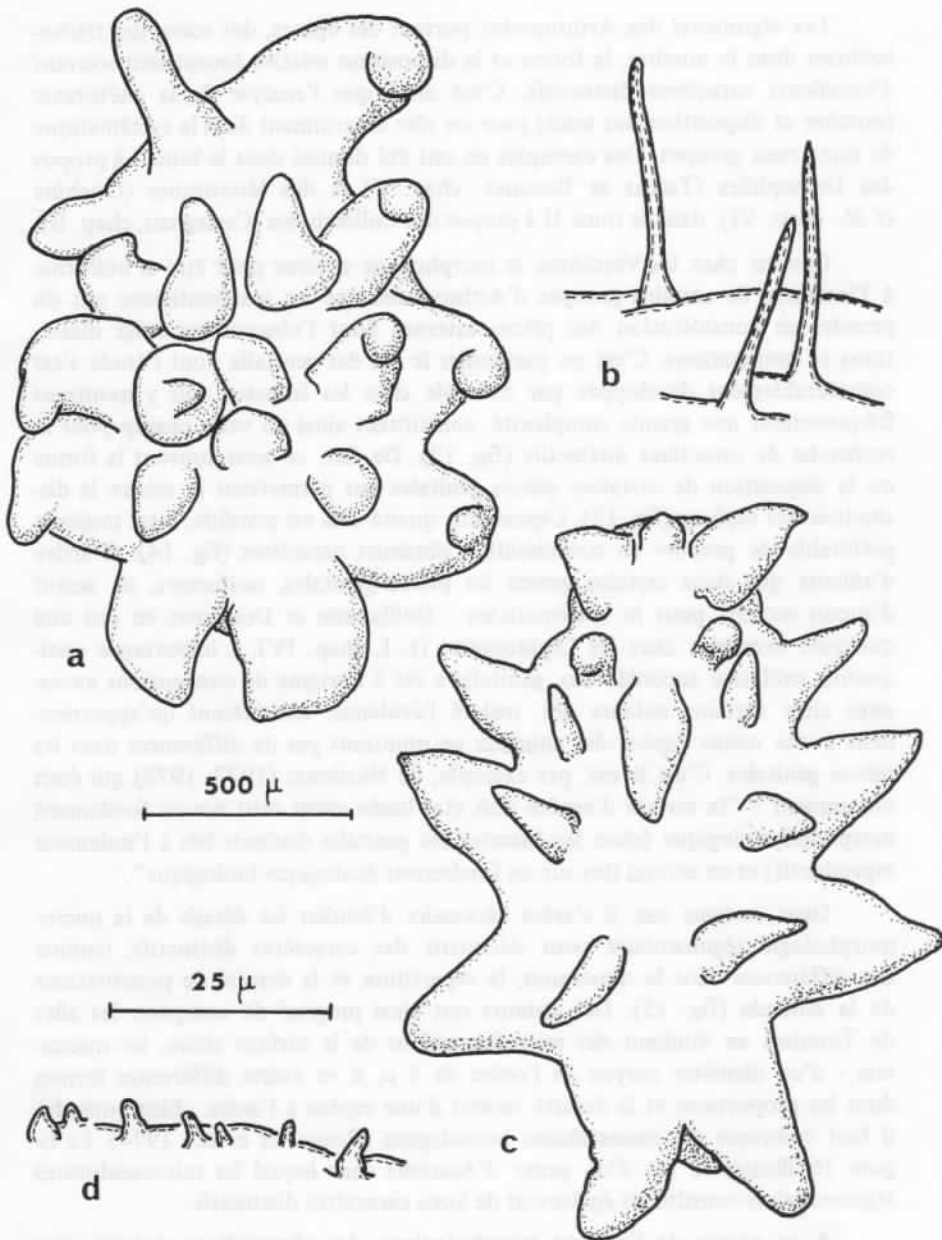


Fig. 11. La régression morphologique liée à la vie parasitaire de certains Arthropodes rend difficile le repérage de caractères distinctifs clairs. Deux Copépodes du genre *Achelidelyphs* parasites d'Ascidies, *A. steinitzi* (a, femelle incubatrice) et *A. ampla* (c, femelle incubatrice) se distinguent par la taille relative du rostre, les dimensions relatives des lobes internes et externes des appendices, la présence ou l'absence de papilles médio-ventrales et d'expansions arrondies en avant du labre. Par ailleurs, les ornements cuticulaires (b, chez *A. steinitzi* ; c, chez *A. ampla*) sont nettement différents (d'après Lafargue et Laubier, 1977 ; modifié).

Les téguments des Arthropodes portent des épines, des soies, des trichobothries dont le nombre, la forme et la disposition relative fournissent souvent d'excellents caractères distinctifs. C'est ainsi que l'analyse de la chétotaxie (nombre et disposition des soies) joue un rôle déterminant dans la systématique de nombreux groupes. Des exemples en ont été donnés dans le tome I à propos des Drosophiles (Tsacas et Bocquet, chap. V) et des Moustiques (Grjebine *et al.*, chap. VI), dans le tome II à propos des Collemboles (Cassagnau, chap. II).

Comme chez les Vertébrés, la morphologie externe peut être si uniforme à l'intérieur de certains groupes d'Arthropodes que les systématiciens ont dû prendre en considération des pièces internes dont l'observation exige dissections et préparations. C'est en particulier le cas des genitalia dont l'étude s'est considérablement développée par exemple chez les Insectes : ils y montrent fréquemment une grande complexité, constituant ainsi un vaste champ pour la recherche de caractères distinctifs (fig. 12). De fait, ce sont souvent la forme ou la disposition de certaines pièces génitales qui permettent le mieux la distinction des espèces (fig. 13). Cependant, quand cela est possible, il est toujours préférable de prendre en considération plusieurs caractères (fig. 14). Il arrive d'ailleurs que dans certains genres les pièces génitales, uniformes, ne soient d'aucun secours pour le systématicien : Guillaumin et Descimon en ont cité quelques exemples chez les Lépidoptères (t. I, chap. IV). L'importance quelquefois exclusive accordée aux genitalia a été à l'origine de conceptions excessives chez certains auteurs qui, malgré l'évidence, considèrent qu'appartient à une même espèce des animaux ne montrant pas de différences dans les pièces génitales. C'est le cas, par exemple, de Niculescu (1977, 1978) qui écrit notamment : "la notion d'espèce doit être basée avant tout sur un fondement morphophysiologique (chez les Insectes les genitalia distincts liés à l'isolement reproductif) et en second lieu sur un fondement écologique-biologique".

Dans certains cas, il s'avère nécessaire d'étudier les détails de la micro-morphologie tégumentaire pour découvrir des caractères distinctifs, comme des différences dans la dimension, la répartition et la densité de ponctuations de la cuticule (fig. 15). Des auteurs ont ainsi proposé de comparer les ailés de Termites en étudiant des microformations de la surface alaire, les micrastères : d'un diamètre moyen de l'ordre de  $5 \mu$ , il en existe différentes formes dont les proportions et la densité varient d'une espèce à l'autre ; bien entendu, il faut comparer des zones alaires homologues (Roonwall *et al.*, 1974). La figure 16 illustre le cas d'un genre d'Acariens chez lequel les microsculptures tégumentaires constituent également de bons caractères distinctifs.

A ce niveau de l'analyse morphologique, les observations doivent être faites à de forts grossissements. Dans ce domaine, des progrès considérables ont été rendus possibles par la microscopie électronique à balayage qui permet de voir avec une très grande précision des détails que les meilleurs microscopes stéréoscopiques laissent seulement soupçonner (fig. 17). Cette technique donne

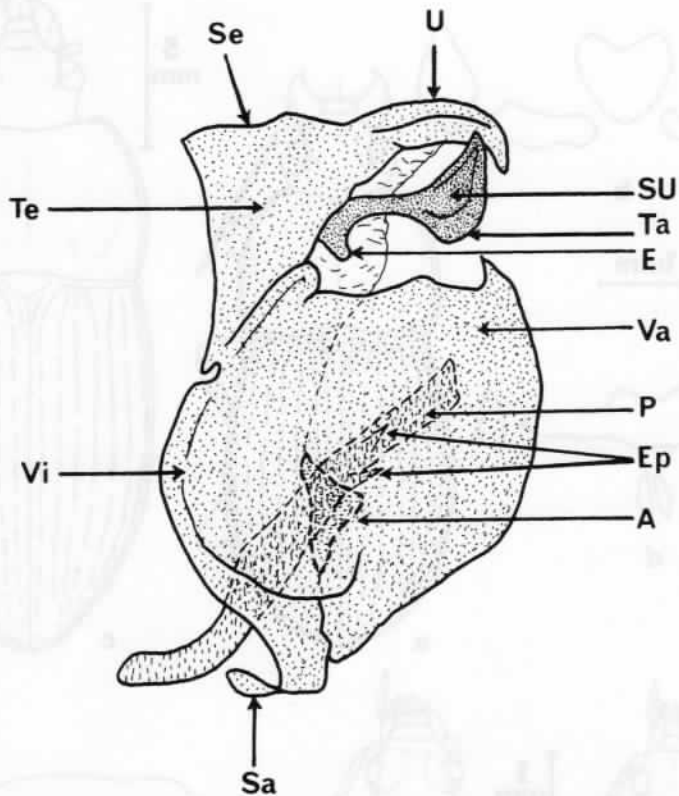


Fig. 12. Chez de nombreux Arthropodes et notamment chez beaucoup d'insectes les genitalia comprennent plusieurs pièces aux formes précises qui offrent tout un ensemble de caractères susceptibles de fournir des critères de séparation des espèces. Ici, une vue latérale gauche des genitalia mâles dans le genre *Morpho* (Lépidoptères – Nymphalidae) montre leur complexité, A : plaque de l'anellus ; E : ergot du subuncus ; Ep : épines du pénis ; P : pénis ; Sa : saccus ; Se : selle ; SU, subuncus ; Ta : talon du subuncus ; Te : tegment ; U : uncus ; Va : valve ; Vi : vinculum (d'après Le Moul et Réal. 1952 ; modifié).

l'espoir de résoudre les problèmes ardu que pose la systématique de certains groupes. C'est ainsi que l'appareil génital externe des mâles de *Trichogramma* a pu être décrit de façon précise, ce qui ouvre la voie à une systématique plus fine de ces Hyménoptères Chalcidoïdes utilisés en lutte biologique (Pointel, 1977).

Chez les animaux coloniaux, les caractères des individus perdent parfois de l'importance en regard de ceux qui sont propres à la morphologie des colonies elles-mêmes : que l'on pense à la détermination des coraux, dont on a entre les mains plus souvent le seul squelette calcaire que les polypes vivants.

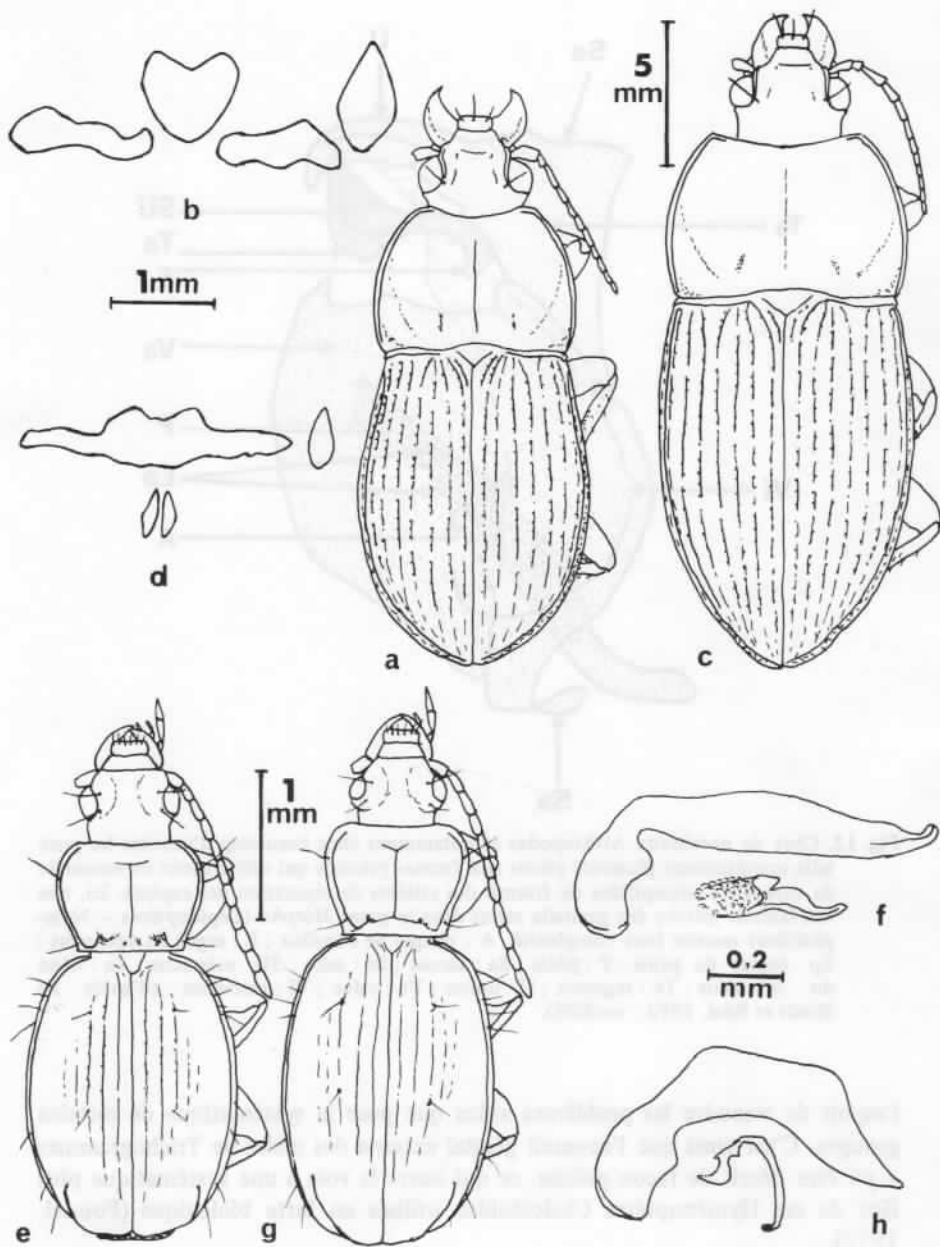


Fig. 13. Les genitalia fournissent souvent les seuls caractères nets pour distinguer des espèces très proches. Chez des Carabidae du genre *Systolocranius*, par exemple, c'est l'armature du sac interne de l'édéage, formée de plages d'épines très serrées qui permet de distinguer certaines espèces : a et c, aspect de *S. ruandanus* et *S. validus* ; b et d, contours des plages d'épines chez ces espèces (d'après Lecordier, 1972 ; modifié). Chez d'autres Carabidae, c'est l'édéage lui-même qui donne de bons caractères, comme chez *Trechus marchardi* (e) et *T. ziganensis* (g), où édéages et pièces copulatoires (f et h) sont bien différents (d'après Jeanne, 1976 ; modifié).

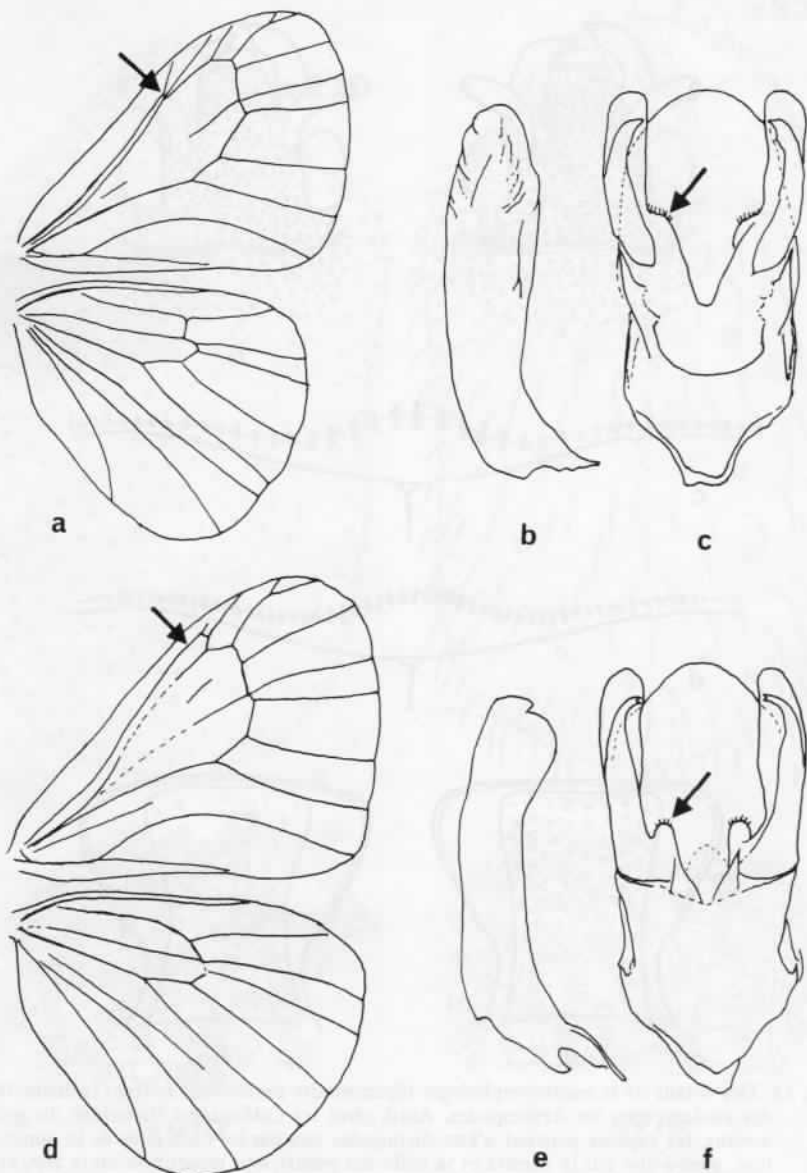


Fig. 14. Différences morphologiques entre deux Lépidoptères du genre *Monda* (Psychidae), *M. immunda* (a-c) et *M. brevicosta* (d-f) : a et d, nervation ; b et e, pénis ; c et f, armure génitale mâle (d'après Bourgogne, 1976 ; modifié). Les flèches indiquent quelques différences marquées entre les deux espèces : la nervation fournit des caractères complémentaires de ceux que donnent les pièces génitales.

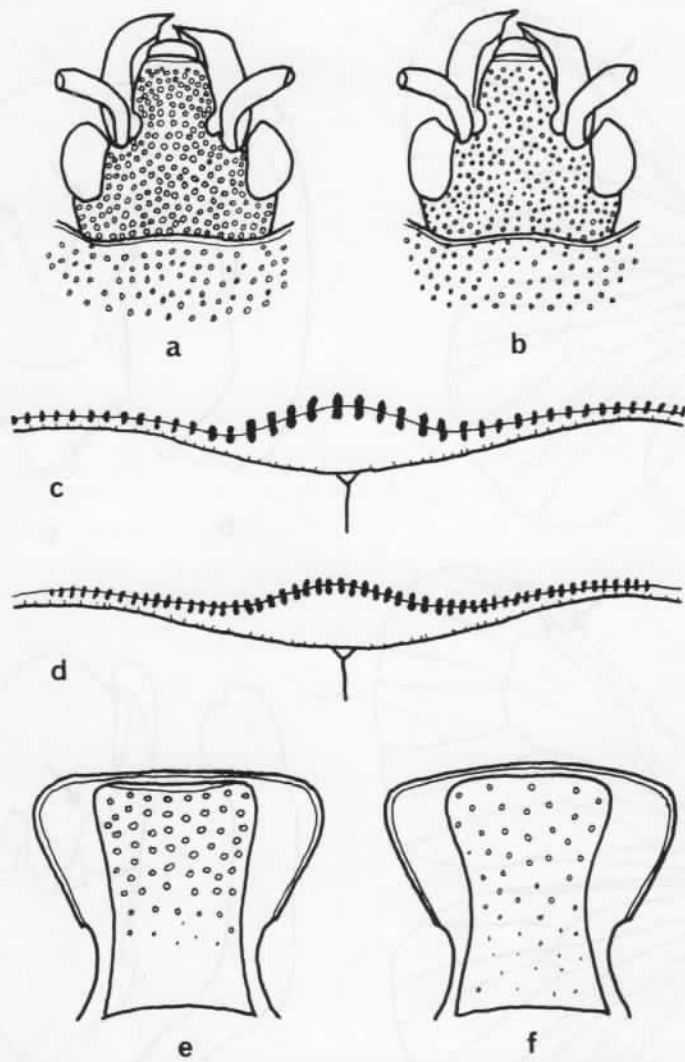


Fig. 15. Des détails de la micromorphologie tégumentaire permettent souvent la distinction des espèces chez les Arthropodes. Ainsi, chez les Coléoptères Histeridae du genre *Acritus*, les espèces peuvent n'être distinguées que par les caractères de la ponctuation, c'est-à-dire par la densité et la taille des points, leur répartition sur la tête, et le pronotum (a, chez *A. magnus* ; b, chez *A. duchainei*), ainsi que sur le lobe prosternal (e, chez *A. magnus* ; f, chez *A. duchainei*). De même le nombre des points doubles sur la ligne antescutellaire diffère d'une espèce à l'autre (c, chez *A. magnus* ; d, chez *A. duchainei*) (d'après Gomy, 1976 ; modifié).

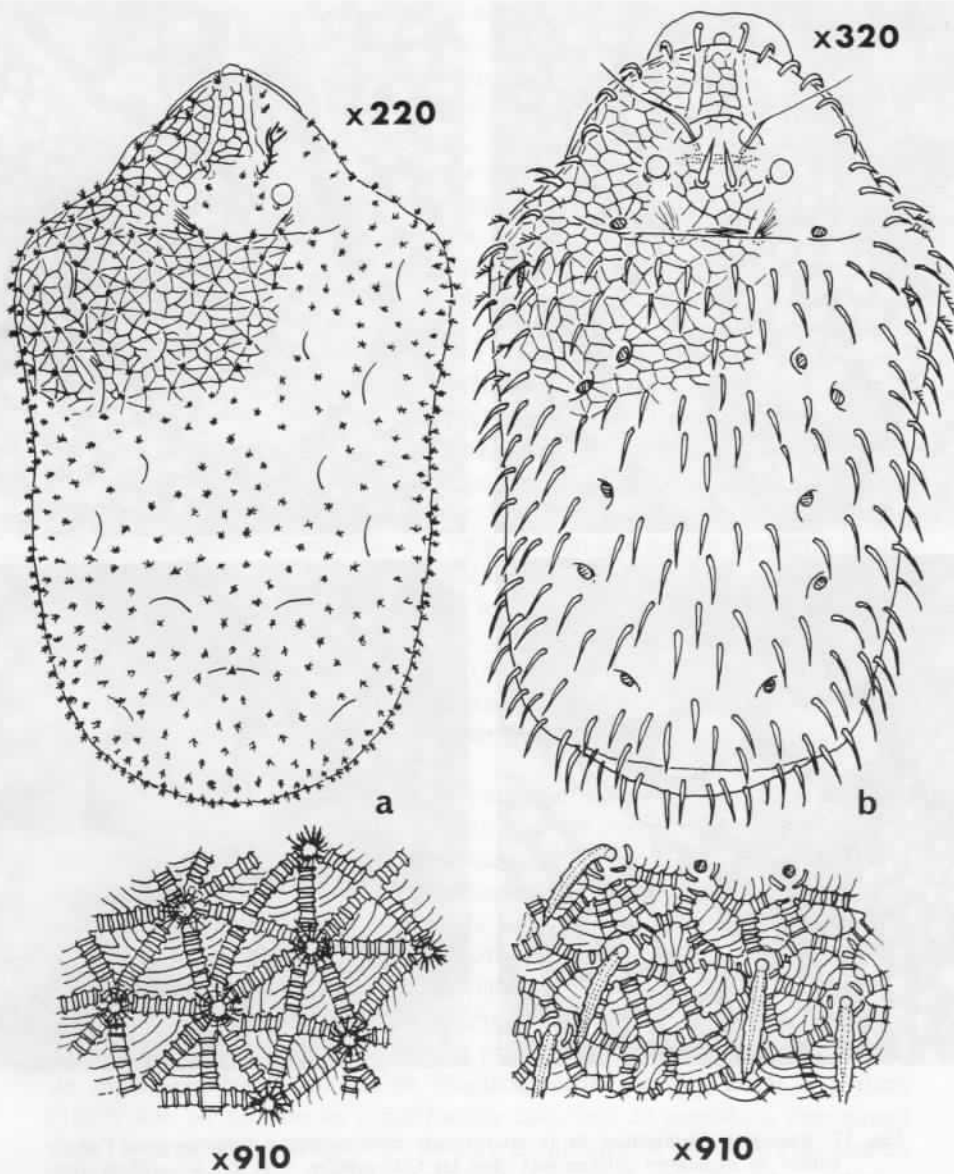


Fig. 16. Différences morphologiques entre Acariens du genre *Bimichaelia* (Endeostigmata) : a, *B. arbusculosa*, vue dorsale (x 220) et structure de la cuticule du médiodorsum (x 910) ; b, *B. diadema*, vue dorsale (x 320) et cuticule (même zone, x 910) (d'après Grandjean, 1943 ; modifié). Les sensilli antérieurs sont ramifiés chez *B. arbusculosa*, longs et effilés chez *B. diadema* ; les poils sont hérissés chez la première espèce, serrulés chez la seconde. La structure de la cuticule montre des triangles assez réguliers chez *B. arbusculosa*, des polygones irréguliers chez *B. diadema*.



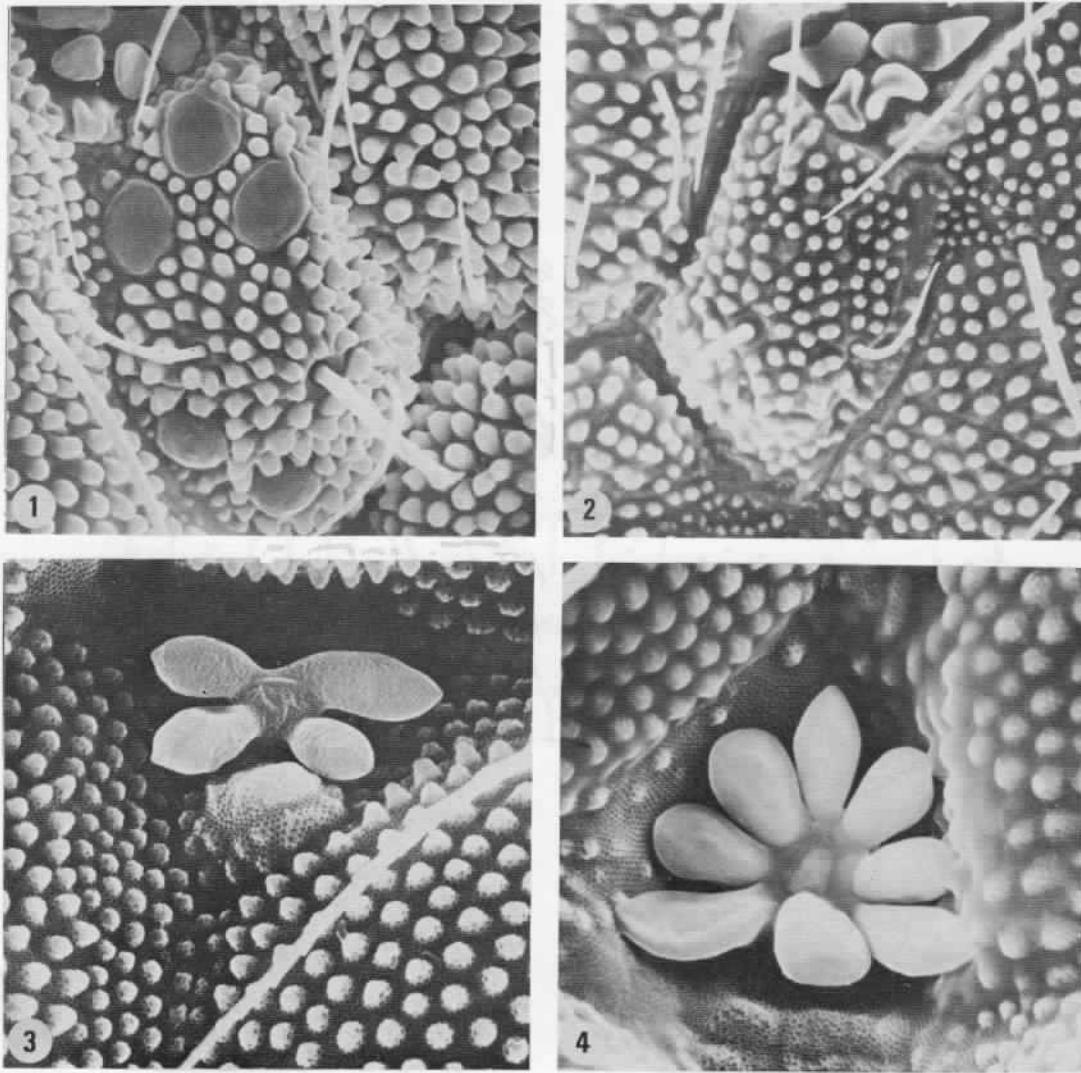


Fig. 17. Exemples d'utilisation de la microscopie électronique à balayage pour l'observation de caractères différentiels chez les Collemboles. 1 et 2 : *Schaefferia decemoculata* (Stock, 1939) ( $\times 1100$ ) et *S. caeca* Cassagnau, 1959 ( $\times 1050$ ) différent par le nombre de cornéules portées par les aires oculaires. 3 et 4 : la structure de l'organe postantennaire est différente chez *Bonetogastrura balazuci* (Delamare, 1951) ( $\times 2150$ ) et chez *Typhlogastrura mendizabali* (Bonet, 1930) ( $\times 2100$ ). Documents tirés de Thibaud, J.M. et Massoud, Z., 1973. *Ann. Spéléol.*, 28 (2), 159-166.

De fait, la forme générale des colonies, l'agencement des individus suffisent souvent à caractériser les espèces. Toutefois, chez les Hydraires Calyptoblastiques et chez les Bryozoaires, il existe des enveloppes rigides — thèques chez les premiers, parois des cystides chez les seconds — souvent différenciées en catégories spécialisées (hydrothèques, gonothèques, aviculaires, vibraculaires) ayant chacune une morphologie très précise pouvant fournir des caractères distinctifs assez nets. La figure 18 montre un exemple pris chez les Calyptoblastiques où caractères des colonies et caractères des gonothèques servent à distinguer les espèces ; ici, cependant, le mode de ramification des colonies fournit le critère de discrimination le plus puissant.

Nombre de Mollusques offrent l'avantage de posséder une coquille qui fournit la plupart des caractères différentiels utilisables, notamment chez les Lamellibranches (Lubet, t. I, chap. VIII). En revanche, chez certains Gastéropodes, il est nécessaire d'étudier la radula et surtout les genitalia, qui restent le derniers recours du systématicien pour déterminer de nombreux Pulmonés et Opisthobranches (Franc, t. II, chap. IV). Le cas des Opisthobranches est en fait celui de nombreux animaux qui ne possèdent que peu de structures rigides ou même pas du tout. Il en va ainsi chez les Oligochètes, par exemple : c'est essentiellement l'anatomie qui fournit les caractères spécifiques, comme la position par rapport aux métamères des glandes génitales, des réceptacles séminaux et des orifices mâles et femelles. Chez les Polychètes, la diversité des soies permet souvent de trouver de bons caractères auxquels peuvent s'ajouter ceux des dents portées par la trompe de certaines espèces prédatrices.

Les Plathelminthes Monogènes fournissent des exemples analogues quant aux difficultés rencontrées dans la recherche des caractères spécifiques. La figure 19 illustre le cas d'espèces africaines parasites d'Anoures étudiées par Bourgat (1977) : chez ces *Polystoma* les espèces sont distinguées d'après leur taille et les proportions du corps et du haptéur, d'après la silhouette du tube digestif et la forme des crochets. La notion même de "silhouette", utilisée par l'auteur, montre combien il est difficile de dégager des caractères précis. En fait, il n'est pas aisé de déterminer les *Polystoma* ce qui d'ailleurs rend délicate l'appréciation de la spécificité de leur parasitisme. Pour comparer des espèces du genre *Ligophorus* parasites de Mugilidae méditerranéens, Euzet et Soriano (1977) ont pu prendre en considération davantage de caractères, notamment dans l'appareil génital (fig. 20) ; de plus, les différentes pièces de l'appareil de fixation ont été mesurées, les valeurs extrêmes obtenues servant à caractériser les espèces.

Tout ce qui précède montre que bien évidemment les systématiciens, chaque fois que c'est possible, recherchent des caractères relatifs à des parties dures. Le cas le plus caricatural, de ce point de vue, est peut-être celui des Démosponges : leur forme générale est souvent peu définie, mais leur spicules

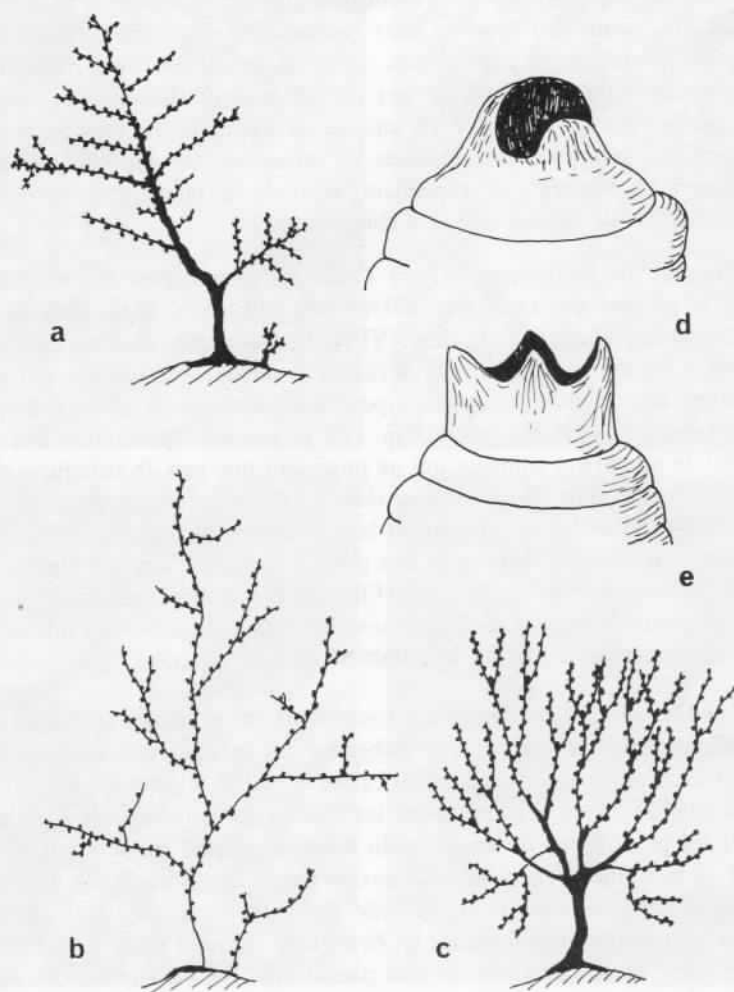


Fig. 18. Chez les Hydraires coloniaux, l'agencement de la colonie peut fournir des caractères spécifiques. Dans le genre *Sertularella* (Calyptriblastides) par exemple, la ramification est régulièrement alterne chez *S. gayi* (a), irrégulièrement alterne chez *S. polyzonias* (b) et dichotomique chez *S. crassicaulis* (c). Les thèques fournissent également des caractères utilisables : l'ouverture des gonothèques est bilabiée chez *S. gayi* (d), tandis qu'elle est dentée chez les autres espèces (e), le nombre des dents variant d'ailleurs de 0 à 5 (d'après Picard, 1956 ; modifié).

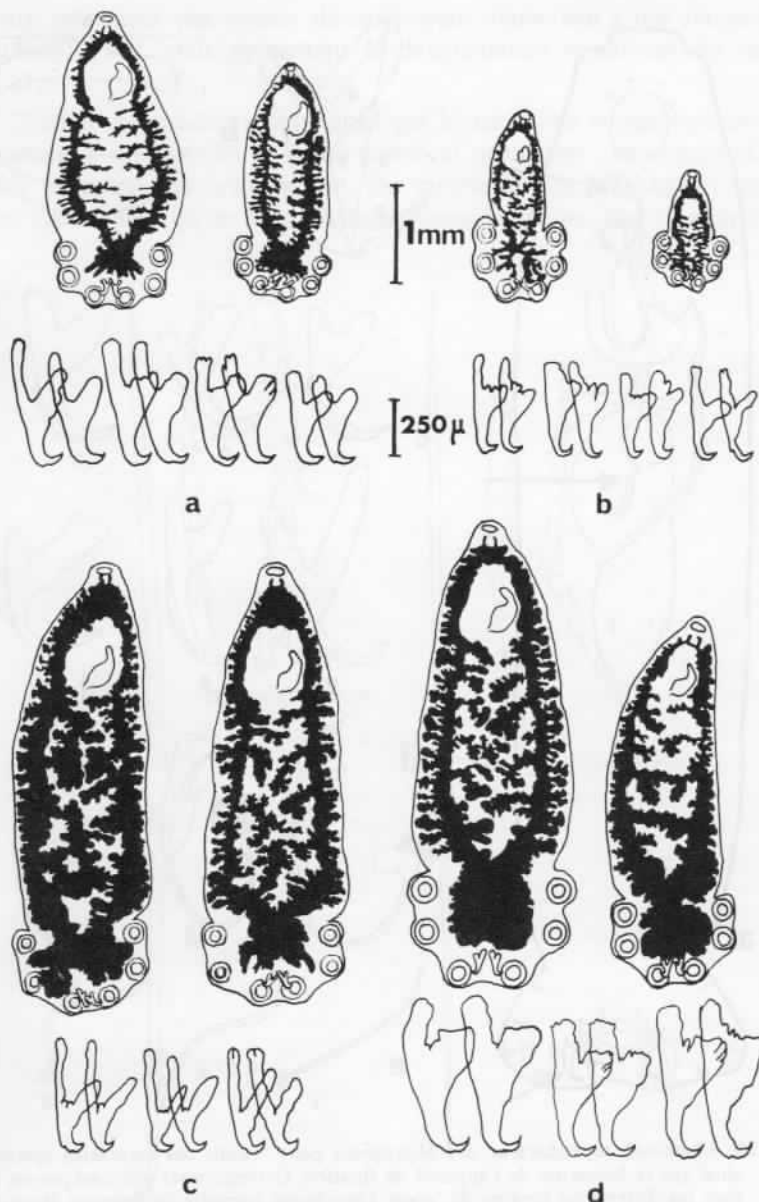


Fig. 19. Chez les Plathelminthes Monogènes, la distinction des espèces est difficile en raison du petit nombre de caractères utilisables et des variations individuelles. Chez les *Polystoma*, par exemple, les espèces peuvent être séparées en fonction de la taille, de l'importance relative du hapter, de la structure du tube digestif (importance des caecums, des anastomoses...), de la forme des crochets. La figure illustre la variabilité chez quelques espèces parasites de Batraciens africains : a, *P. togoensis* ; b ; *P. ragnari* ; c, *P. perreti* ; d, *P. galamensis* (d'après Bourgat, 1977, ; modifié).

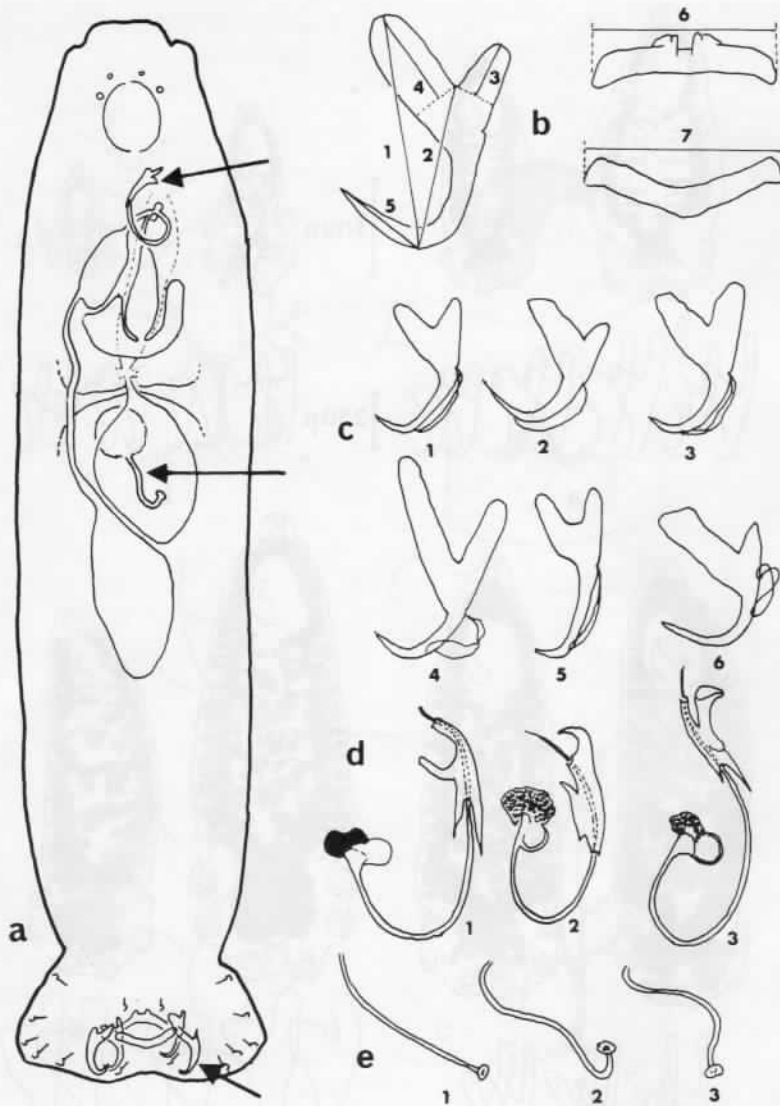


Fig. 20. L'appareil reproducteur des Monogènes peut fournir des caractères spécifiques, ainsi que la biométrie de l'appareil de fixation. Ces caractères ont ainsi permis de définir les différentes espèces du genre *Ligophorus* (parasite de Poissons Mugilidae) : a, emplacement des éléments considérés (de haut en bas : cirre et pièce accessoire, portion sclérifiée du vagin, pièces du haptéur) ; b, les 7 mensurations effectuées ; c, exemples de crochets ventraux à proportions différentes (1 : *L. vanbenedenii* ; 2 : *L. szidati* ; 3 : *L. mugilinus* ; 4 : *L. chabaudi* ; 5 : *L. acuminatus* ; 6 : *L. confusus*) ; d : exemples de cirres et pièces accessoires (1 : *L. szidati* ; 2 : *L. mugilinus* ; 3 : *L. imitans*) ; e : exemple de vagins (parties sclérifiées) ; 1 : *L. imitans* ; 2 : *L. heteronchus* ; 3 : *L. acuminatus* (d'après Euzet et Suriano, 1977 ; modifié).

siliceux présentent une grande diversité ayant donné lieu à une terminologie complexe : eux seuls permettent la détermination rigoureuse des espèces (fig. 21).

Tout ce qui précède montre aussi que les caractères morphologiques sont fréquemment appréhendés de façon purement qualitative : on comprend alors le rôle essentiel, en systématique, des représentations graphiques : un bon dessin vaut mieux qu'un long discours. Cependant, bien des caractères sont

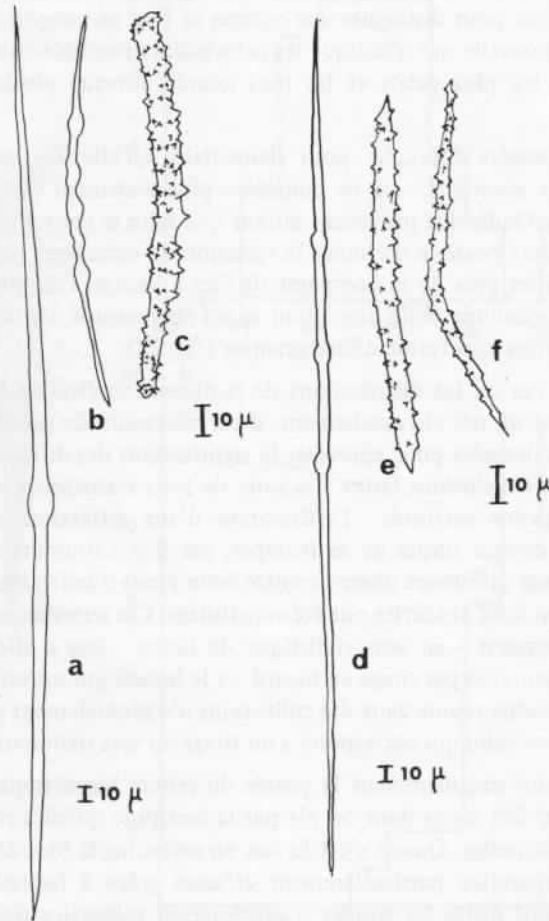


Fig. 21. Chez les Spongiaires, ce sont souvent les spicules seuls qui fournissent des caractères spécifiques. Ainsi la Démospone *Halicnemia verticillata* possède-t-elle des oxes centrotylotes de grande taille (a) et des oxes polytylotes de petite taille (b), tandis que *H. patera* possède à la fois des oxes centrotylotes et polytylotes de grande taille (d) ; *H. verticillata* a des acanthostrongyles à fortes épines verticillées (c), alors que *H. patera* a des acanthoxes à épines plus fines et non verticillées (e, f) (d'après Descatoire, 1966 ; modifié).

comparés d'une façon qui est quantitative lorsqu'ils le sont en termes de plus ou de moins, car cela suppose des mesures en tout cas implicites sinon concrètement effectuées : c'est déjà, à l'état embryonnaire, de la biométrie.

### 3. L'approche biométrique

Les dimensions corporelles font souvent partie des caractères indiqués par les systématiseurs pour distinguer des espèces et l'on ne conçoit pas de description d'espèce nouvelle qui n'indique les principales dimensions du type ou celles des individus les plus petits et les plus grands, lorsque plusieurs spécimens sont connus.

Cette première approche, pour élémentaire qu'elle soit, suppose déjà un changement de mentalité : on ne considère plus seulement des individus, mais des ensembles d'individus provenant autant que faire se peut d'une même population. Il est alors possible d'étudier la variation de caractères métriques au sein de tels ensembles puis de la comparer de l'un à l'autre. Cela peut se faire très simplement, lorsqu'une seule dimension ayant été mesurée, les résultats sont par exemple présentés sous forme d'histogramme (fig. 22).

Dans le cas où les distributions de la dimension étudiée dans différentes séries montrent un net chevauchement, il est nécessaire de procéder à l'analyse statistique des données pour apprécier la signification des différences observées. Cependant, les conclusions faites à la suite de tests statistiques n'ont jamais un caractère d'absolue certitude : l'affirmation d'une différence significative est faite avec un certain risque de se tromper, car il y a toujours une probabilité non nulle qu'une différence observée entre deux séries d'individus tienne uniquement à la façon dont ces séries ont été constituées. Ces séries ne sont en effet des échantillons corrects — au sens statistique du terme — que si elle sont issues de populations naturelles par tirage au hasard, or le hasard qui souvent a présidé aux récoltes d'individus réunis dans des collections n'a généralement pas grand chose de commun avec celui qui correspond à un tirage au sort rigoureux.

Ceci limite singulièrement la portée du critère biométrique s'il est utilisé pour comparer des séries dont on n'a pas la certitude qu'elles représentent des populations naturelles. Quand c'est le cas, en revanche, la biométrie devient une méthode comparative particulièrement efficace grâce à laquelle sont réduits sinon totalement évités les risques d'appréciation subjective des différences et ressemblances.

Tant que l'on se contente de mesurer deux dimensions, la comparaison de séries d'individus est facile : chaque animal peut être représenté par un point dans un système à deux axes de coordonnées et l'on est conduit à confronter les distributions dans le plan de divers nuages de points : un bon emploi de cette



méthode a été fait par G. Cousin à propos des grillons *Gryllus argentinus* et *G. bimaculatus* : les individus sont caractérisés par la longueur de l'élytre et celle du fémur postérieur ; les deux nuages obtenus sont totalement dissociés (t. II, chap. III).

Il y a cependant intérêt à prendre le plus grand nombre possible de mesures de façon à ce que chaque individu soit caractérisé par tout un ensemble de valeurs. On se trouve alors en présence d'une multiplicité de données numériques

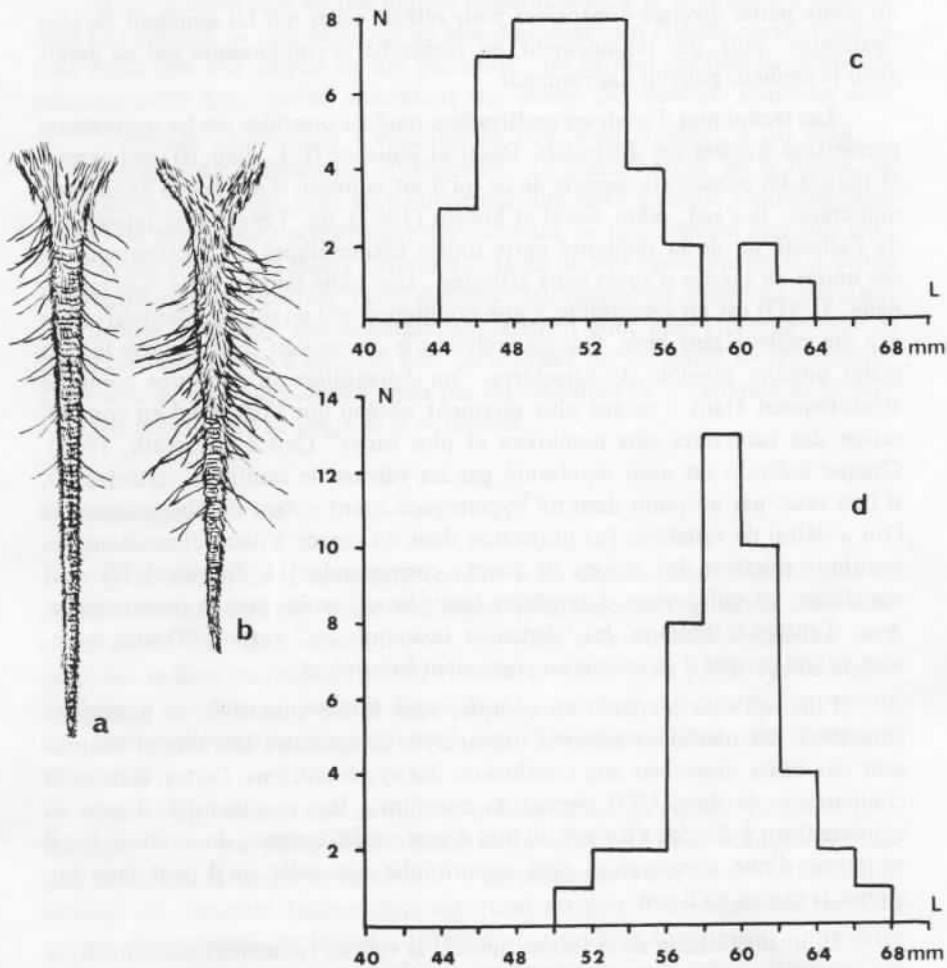


Fig. 22. Utilisation d'un caractère biométrique pour séparer deux espèces. La queue est en moyenne plus longue chez l'Insectivore *Crocidura poensis* (a-d) que chez *C. theresae* (b-c). Ce caractère n'a de valeur que statistique : la détermination des spécimens doit ainsi tenir compte d'autres caractères (pilosité de la queue, caractères cranio-dentaires). L : longueur de la queue ; N : nombre d'individus (d'après Heim de Balsac, 1968 ; modifié).

dont l'analyse devient plus délicate. L'emploi d'*indices morphométriques* peut pallier cet inconvénient : combinant diverses dimensions, ils permettent de caractériser chaque individu par une valeur unique dont la distribution dans les échantillons peut être comparée de l'un à l'autre. Des exemples en ont été donnés dans les tomes précédents par Guillaumin et Descimon à propos des Lépidoptères (t. I, chap. IV) et par Blandin à propos des Araignées (t. II, chap. I). La mise au point d'un indice morphométrique risque toutefois d'être pour une part subjective, en ce sens que le systématicien opère le plus souvent un choix parmi diverses dimensions pour retenir celles qui lui semblent les plus "parlantes" puis, par tâtonnement, en recherche la combinaison qui lui paraît avoir le meilleur pouvoir discriminant.

Les techniques d'analyses multivariées rendues possibles par les ordinateurs permettent d'éviter ces difficultés. Daget et Bauchot (t. I, chap. III) ont exposé et illustré les principaux aspects de ce qu'il est convenu d'appeler la Taxinomie numérique. Il s'agit, selon Sokal et Sneath (1963), de "l'évaluation numérique de l'affinité ou de la similarité entre unités taxinomiques et du classement de ces unités en taxons d'après leurs affinités". Une unité taxinomique "opérationnelle" (UTO) est un échantillon d'une population qui en est représentatif, donc y a été prélevé sans biais. Sur les individus la composant sont mesurés le plus grand nombre possible de caractères, "un échantillon du génotype composé aléatoirement étant d'autant plus sûrement obtenu que l'on prend en considération des caractères plus nombreux et plus variés" (Sokal et Sneath, 1963). Chaque individu est ainsi représenté par les valeurs de multiples variables ou, si l'on veut, par un point dans un hyperespace ayant autant de dimensions que l'on a défini de variables. Par projection dans un espace à deux dimensions, les positions relatives des nuages de points correspondant à diverses UTO sont visualisées, ce qui permet d'apprécier leur plus ou moins grande ressemblance. Avec d'autres techniques, les "distances taxinomiques" entre UTO sont mesurées, ce qui permet d'en établir un classement hiérarchisé.

Parce qu'elles prennent en compte, sous forme quantifiée, de nombreux caractères, ces méthodes assurent une analyse comparative très fine et fournissent des bases objectives aux conclusions des systématiciens. Certes, lorsque la comparaison de deux UTO permet de conclure à leur non-identité, il reste au systématicien à décider s'il s'agit ou non d'espèces différentes ; du moins le fait-il au terme d'une comparaison plus approfondie que celle qu'il peut faire lui-même, si exercé qu'il soit.

La quantification de la forme, ouvrant la voie au traitement mathématique des observations, accroît considérablement la puissance d'analyse des systématiciens. Elle leur donne en outre la possibilité de sortir de la systématique ordinaire, faite de descriptions verbales qu'il est difficile de rendre totalement univoques et de dessins ou photographies qui ne peuvent qu'imparfaitement rendre compte de la réalité.

La biométrie, parce qu'elle permet de travailler avec des nombres, semble conférer un "label d'objectivité" à ceux qui l'emploient. Aussi est-il tentant de faire de la biométrie ; des précautions sont à prendre, cependant, car elle ne conduit à des conclusions valables que si les échantillons étudiés sont suffisamment importants. On voit pourtant encore des systématiciens proposer de séparer des espèces à l'aide d'indices morphométriques sans avoir pris soin d'en vérifier la valeur opératoire (Minig, 1974).

Il est possible que de tels indices puissent aider à la séparation d'espèces, mais une analyse de leur variation au sein d'espèces bien établies aurait dû être faite avant que leur emploi ne soit préconisé : on ne doit pas faire de biométrie sans connaître dans quelles conditions elle donne des résultats ayant un sens.

L'analyse biométrique d'échantillons doit tenir compte, le cas échéant, de l'existence de phénomènes d'allométrie. La modification de la forme, au cours de la croissance, peut se traduire par une forte diversité morphologique au sein de populations comprenant des individus de tous âges ou bien des individus ayant atteint des tailles différentes à la fin de leur développement. L'étude d'échantillons peut parfois faire ressortir des ensembles montrant des taux d'allométrie différents, ces ensembles appartenant donc peut-être à des espèces distinctes. Une espèce n'est alors plus caractérisée par un détail morphologique observable sur chaque individu, mais par les modalités de la variation de la morphologie individuelle au cours de la croissance.

#### 4. Conclusions

L'utilisation de la biométrie conduit à un élargissement considérable du concept de caractère : ce terme ne désigne plus seulement tel détail morphologique ou tel trait de l'ornementation, ni même telle ou telle dimension, mais aussi des indices morphométriques, *constructions* conçues par le systématicien de façon à posséder un pouvoir discriminant aussi élevé que possible, ou encore des taux d'allométrie, qui expriment des phénomènes ayant une dimension temporelle.

Du coup, donner une définition précise de ce qu'est un "caractère taxinomique" n'est pas chose facile : Sokal et Sneath (1963) ont beau jeu de souligner la nature circulaire de la définition proposée par Mayr *et al.* (1953), selon laquelle un caractère taxinomique est "tout attribut d'un organisme ou d'un groupe d'organismes par lequel il diffère d'un organisme appartenant à une autre catégorie taxinomique ou ressemble à un organisme de la même catégorie". Il vaut mieux dire, avec Michener et Sokal (1957), qu'un caractère est "un trait (feature) qui varie d'une sorte d'organisme à une autre".

Peu importe en réalité les définitions générales. C'est au systématicien spécialiste d'un groupe de définir ce qui pour lui, dans sa pratique, constitue

un caractère. Souvent, lorsqu'il compare des spécimens, il en a tout d'abord une perception globale, intégrée, et il peut très bien "sentir" des différences sans pouvoir d'emblée les spécifier. C'est en s'obligeant à une analyse rigoureuse qu'il dégage ensuite les caractères permettant une comparaison précise et ainsi de confirmer — ou d'infirmer — son impression première.

Faut-il alors proclamer qu'une systématique subjective doit nécessairement faire place à une systématique dépersonnalisée, numérique, objective ? Il serait en fait ridicule de vouloir opposer ces deux démarches. Les uns préconisent le flair, les autres l'ordinateur. Pourtant, même si l'utilisation des méthodes quantitatives n'aboutit qu'à confirmer ce que le systématicien avait pressenti, c'est déjà un progrès considérable : il est important qu'une différence devinée devienne une différence significative, même au seul sens statistique du terme.

Quoiqu'il en soit, si le systématicien ne dispose que d'observations morphologiques, traitées ou non à l'ordinateur, il lui reste à décider "en son âme et conscience" du statut relatif des formes qu'il compare : l'espèce dont il admet la validité au terme d'une analyse morphologique, subjective aussi bien qu'objective, n'est qu'une hypothèse. Celle-ci a seulement d'autant plus de chances de ne pas être fautive qu'elle est le fruit d'une analyse prudente ayant su éviter les nombreux pièges qui attendent le systématicien sur sa route.

## B. LES LIMITES DES CRITERES MORPHOLOGIQUES

Il existe des populations où cohabitent deux ou plusieurs catégories d'individus que l'on distingue morphologiquement, entre lesquelles n'existent pas d'intermédiaires et obéissant à un déterminisme mendélien simple ; ces catégories sont désignées par le terme de *morphes* et cette situation par celui de *polymorphisme* (Introduction de l'ouvrage "Le polymorphisme dans le règne animal", M. Lamotte éd., 1974). On emploie aussi le terme de *polychromatisme* lorsque les morphes diffèrent uniquement par leurs dessins et leurs colorations. Pour Pasteur (1978), le terme de polymorphisme "désigne restrictivement et exclusivement la présence, dans une population, pour un caractère phénotypique ou génotypique donné, de deux ou plusieurs morphes". Cette définition exclut du polymorphisme la variabilité continue, à déterminisme polyfactoriel, mais on sait combien une telle distinction est arbitraire.

Pour le systématicien morphologiste, ce n'est pas d'abord le débat terminologique qui est essentiel, mais le fait qu'il se trouve souvent confronté à une variabilité intraspécifique qui peut être considérable. Travaillant en terme de différences, il lui faut faire le départ entre celles qui à ses yeux sont intra-

spécifiques et celles qui sont interspécifiques, les premières étant en quelque sorte de "fausses" différences. En revanche, il arrive parfois que des espèces vraies se ressemblent au point de provoquer la confusion, car l'espèce est une réalité biologique et non morphologique. De façon symétrique, il existe ainsi de "fausses" ressemblances pouvant conduire à des diagnostics erronés, le systématique n'ayant pas repéré de témoin morphologique d'une séparation biologique réelle.

### 1. Les "fausses" différences

Si certains caractères morphologiques montrent une variation continue au sein d'une population, un échantillon de quelques individus n'en donne qu'une image discontinue. Par exemple, il arrive fréquemment que des individus de même âge aient des tailles différentes, ou encore que la maturité sexuelle ne soit pas atteinte au même âge. Lorsque la croissance relative de certaines parties du corps montre un taux d'allométrie très différent de 1, il peut en résulter des habitus individuels dissemblables. Le systématique, repérant alors des différences prononcées entre les individus dont il dispose, peut être tenté de les classer dans des espèces différentes.

Chez les Araignées, par exemple, on connaît chez bien des espèces de petits adultes et de grands adultes, ces derniers ayant pu effectuer deux mues de plus que les autres. Derouet et Dresco (1956) ont ainsi étudié 64 mâles de l'Araignée *Nephila inaurata* descendants d'un même cocon ; ils les ont classés en petits, moyens et grands, les groupes extrêmes comprenant nettement plus d'individus que le groupe médian. Comparant alors deux individus, représentatifs l'un du groupe des petits, l'autre de celui des grands, ils ont constaté qu'un systématique non averti aurait très bien pu en faire deux espèces, compte tenu des différences observées, non seulement pour la taille, mais aussi pour certains détails de coloration et de la spinulation des pattes-mâchoires.

Il arrive que des morphes bien séparées d'une même espèce soient décrites comme des espèces distinctes. Ce fut par exemple le cas pour le papillon *Morpho telemachus* Linné, 1758, bien connu en Guyane sous le nom de "Petit Planeur". Cette espèce comprend une forme à ailes noires et bleues et une autre à ailes noires et jaunes qui furent représentées par Cramer, à la fin du XVIIIe siècle, sous deux noms différents (*telemachus* et *metellus*). Ces deux formes furent longtemps considérées comme des espèces distinctes. En réalité, *M. telemachus*, qui est répandu dans tout le système forestier amazonien et jusqu'au Vénézuéla, représente un cas particulièrement complexe où se combinent polymorphisme et polytypisme (Le Moul et Réal, 1962 ; Blandin et Jeannot, 1974). Dans certaines régions, comme les Guyanes et la rive nord de l'Amazone (Obidos), les deux morphes sont très nettes ; dans d'autres, comme au sud de l'Amazone

(Santarem, Juruty), il existe, outre les deux formes habituelles, une forte proportion d'individus plus ou moins bronzés ; dans d'autres régions encore, l'espèce est monomorphique, comme dans la zone du delta de l'Orinoque (sous-espèce *liliana* Le Moul).

Comme beaucoup de *Morpho*, *M. telemachus* a fait l'objet d'importantes récoltes en différents points de l'Amérique du Sud : le matériel répandu dans les collections permet de penser qu'il s'agit d'une seule espèce très variable. Ce cas permet aussi de comprendre pourquoi, lorsque certaines espèces polymorphes à vaste répartition ne sont connues que par des exemplaires peu nombreux, le statut relatif de ceux-ci peut être bien incertain. La figure 23 montre l'aspect, en vue dorsale, des holotypes de quatre "espèces" d'Araignées Pisauridae du genre africain *Rothus* ; elles ont été décrites par Roewer, en 1954, à partir d'exemplaires isolés provenant de régions éloignées les unes des autres : Parc de l'Upemba au Zaïre, Mossamedes en Angola, Tete dans le Mozambique, Maroua au Cameroun. L'étude de petites séries de diverses localités du Zaïre a permis de constater la coexistence de ces formes et de les regrouper en une seule espèce polymorphe (Blandin, 1977a).

Le dimorphisme sexuel, très répandu, est source de bien des difficultés pour les systématiseurs morphologistes lorsqu'il leur faut tenter d'associer correctement mâles et femelles sans disposer d'informations biologiques. Ceci est trop évident pour qu'il soit nécessaire d'y insister ici : des exemples en ont été donnés dans certains chapitres des tomes I et II. Peut-être est-ce l'occasion, en revanche, de réclamer quelque indulgence pour les systématiseurs qui font oeuvre utile en décrivant des "espèces-repères", même si les unes le sont d'après des mâles et d'autres d'après des femelles.

Les changements morphologiques parfois considérables qui interviennent au cours du développement sont la cause de multiples erreurs de classification. Les éventuelles conséquences de la croissance différentielle ont déjà été évoquées ; ainsi, chez des Arthropodes sans métamorphoses, il est arrivé que les jeunes d'espèces connues aient été classés dans des genres, voire dans des familles, différents : des exemples en ont été donnés dans le tome II à propos des Araignées (chap. I) et des Collembolés (chap. II).

Des erreurs du même type ont été encore plus souvent commises, naturellement, lorsque le développement comporte de véritables métamorphoses : Daget et Bauchot en ont donné quelques exemples spectaculaires pris chez les Téléostéens (t. I, chap. III). En l'absence d'élevages ou du moins de séries permettant de reconstituer la totalité du développement, il est pratiquement impossible de rattacher les formes jeunes aux adultes correspondants : il peut alors se développer des systématiques indépendantes.

D'autres phénomènes, également liés au déroulement du cycle vital, entraînent des modifications morphologiques de l'individu pouvant conduire

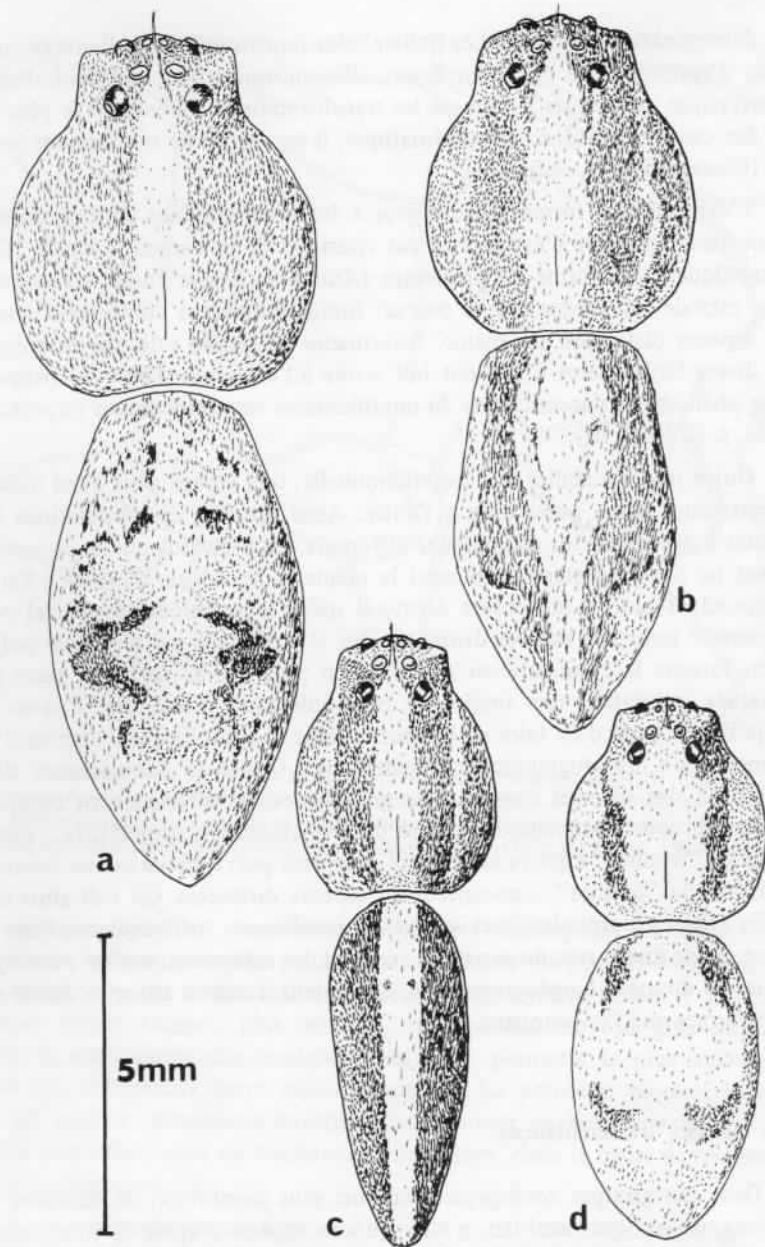


Fig. 23. Un cas probable de polymorphisme chez des Araignées. Roewer (1954) a décrit plusieurs espèces du genre *Rothus* (Pisauridae), en raison de différences d'ornementation. Des spécimens récoltés dans une même localité et correspondant à ces différentes "espèces" permettent de penser qu'il s'agit d'une seule espèce polymorphe : *R. upembanus* (a), *R. mossamedes* (b), *R. pictus* (c) et *R. vestitus* (d) ont été regroupés en une seule espèce (d'après Blandin, 1977b ; modifié).



à des déterminations erronées. Les Collemboles fournissent d'excellents exemples de cas d'épitoquie, de cyclomorphoses, d'écomorphoses et de "neutralisation phénotypique des sexués". Comme les transformations concernent le plus souvent des caractères utilisés en systématique, il en résulte de nombreuses confusions (Cassagnau, t. II, chap. II).

L'existence de formes saisonnières a été observée dans divers groupes et l'on ne peut manquer d'évoquer le cas classique de la Vanesse appelée "Carte géographique" : sa forme de printemps (*Araschnia levana* forme *levana*) et sa forme estivale (*A. levana* forme *prorsa*) furent longtemps considérées comme deux espèces distinctes. De même, l'alternance de phases solitaires et grégaires chez divers Orthoptères a souvent fait croire à l'existence d'espèces distinctes, car ce phénomène s'accompagne de modifications morphologiques importantes (Dreux, t. II, chap. III).

Outre une variabilité intrapopulationnelle, une espèce peut aussi montrer des variations d'une population à l'autre. Ainsi, lorsque ces populations sont soumises à des contextes écologiques différents, les individus qui les composent peuvent ne pas présenter exactement la même morphologie de l'une à l'autre, correspondant alors à différents *écotypes* qu'un observateur superficiel pourrait prendre pour des espèces distinctes (fig. 24). Dans le cas d'espèces polytypiques, lorsque le systématicien se trouve en présence de certaines races géographiques présentant une originalité morphologique prononcée, il n'est pas rare qu'il soit tenté d'en faire de bonnes espèces, surtout lorsqu'il dispose d'une documentation biogéographique fragmentaire. Quant la connaissance de la distribution des diverses formes d'un groupe devient suffisamment complète, il arrive que leur systématique subisse des remaniements importants : regroupement de "bonnes" espèces en un seul ensemble polytypique ou, au contraire, répartition de "bonnes" sous-espèces en espèces distinctes. On voit alors combien les critères morphologiques se révèlent insuffisants : s'ils indiquent une différence, ils ne disent rien de sa nature ; ce sont des informations d'un autre type, comme les données biogéographiques, qui aident à mieux situer le statut relatif des formes que l'on compare.

## 2. Les "fausses" ressemblances

Dans des groupes zoologiques toujours plus nombreux, on découvre des situations où ce qui semblait n'être qu'une espèce d'après la morphologie comprend en réalité deux ensembles reproductivement isolés. Des exemples en ont été donnés dans divers chapitres des tomes I et II. Ces espèces jumelles posent des problèmes de détermination parfois insolubles à l'aide du seul critère morphologique : souvent il existe entre individus d'une espèce des différences du même ordre que les différences observées entre espèces. Il peut

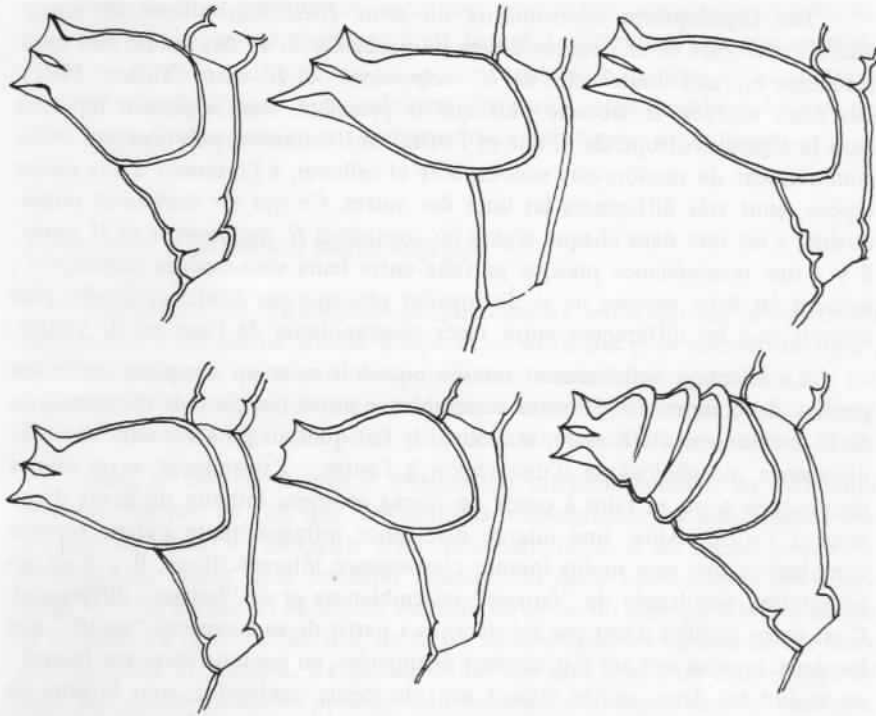


Fig. 24. Variations de la forme des hydrothèques chez *Sertularella ellisii* (Hydres Calyp-  
toblastiques). Les variations portent sur l'allongement des hydrothèques, sur les  
saillies intrathécales, sur les bourrelets des parois. Chaque forme prédomine dans un  
biotope déterminé, mais toutes les transitions existent (d'après Picard, 1956 ; modifié).

être ainsi pratiquement impossible de séparer ces espèces en collection : combien de bocaux, combien de cartons contiennent-ils en fait, sous un même nom spécifique, les représentants d'espèces parfaitement isolées ? Il semble toutefois qu'un examen plus attentif, utilisant des moyens plus puissants comme la microscopie électronique à balayage, permette le plus souvent de déceler des différences entre espèces jumelles. La précision requise, la lourdeur des moyens nécessaires constituent cependant un handicap considérable lorsqu'il faut déterminer de nombreux échantillons, dans le cadre de recherches écologiques par exemple.

La ressemblance entre espèces distinctes peut être le résultat d'une évolution ayant mis en jeu des phénomènes de mimétisme. Aussi parfaits qu'ils soient, les mimes batésiens ne trompent guère le systématicien exercé, modèles et mimes appartenant à des groupes différents. En revanche, certains complexes mimétiques mülleriens comprennent des espèces du même genre et posent alors de difficiles problèmes de détermination.

Les Lépidoptères néotropicaux du genre *Heliconius* offrent de remarquables exemples de ce deuxième type de problème. L'un des cas les plus spectaculaires est sans doute celui de *H. melpomene* et *H. erato* (Turner, 1971). Ces deux espèces, la seconde plus que la première, sont largement réparties dans la région néotropicale. L'une et l'autre sont fortement polytypiques : elles comprennent de nombreuses sous-espèces et celles-ci, à l'intérieur d'une même espèce, sont très différentes les unes des autres. Ce qui est tout-à-fait remarquable, c'est que dans chaque région où coexistent *H. melpomene* et *H. erato*, il y a une ressemblance presque parfaite entre leurs sous-espèces respectives ; souvent les deux espèces ne se distinguent plus que par d'infimes détails, plus discrets que les différences entre races géographiques de l'une ou de l'autre.

La sélection extrêmement intense que doit subir un complexe müllerien permet de comprendre l'étroite ressemblance entre populations sympatriques de *H. melpomene* et *H. erato*, mais aussi le fait qu'il ait pu s'instaurer une telle divergence morphologique d'une région à l'autre : l'ajustement entre mimés réciproques a pu se faire à partir de stocks géniques initiaux différant d'une zone à l'autre. Ainsi, une intense divergence intraspécifique s'étant trouvée combinée à une non moins intense convergence interspécifique, il y a eu accumulation simultanée de "fausses" ressemblances et de "fausses" différences. C'est parce qu'elles n'ont pas été décrites à partir de sous-espèces "sœurs" que les deux espèces ont été initialement distinguées, en quelque sorte par hasard ; en réalité les deux mimés étaient tout de même confondus, sous le nom de *H. erato* ou sous celui de *H. melpomene* selon le cas ; ce n'est qu'ultérieurement qu'on a distingué *H. erato erato* et la sous-espèce "sœur" *thelxiope* de *H. melpomene*, de même qu'on a reconnu la sous-espèce *hy dara* de *H. erato*, mimétique de *H. melpomene melpomene*. Ainsi, ces deux espèces fournissent sans doute l'un des meilleurs exemples des limites que rencontre l'utilisation des critères morphologiques.

### C. CRITERES MORPHOLOGIQUES ET CONCEPT BIOLOGIQUE DE L'ESPECE

En introduction, la question était posée de savoir si les critères morphologiques permettent de séparer des collections d'individus qui soient des échantillons de véritables espèces. Ce qui vient d'être dit des limites de ces critères montre qu'il ne peut jamais y avoir certitude : tous les cas de figure sont possibles et, pour prendre des décisions taxinomiques, le systématicien ne dispose que de son flair et de sa culture.

Il ne faudrait pas que ceci apparaisse pour autant comme une condamnation des critères morphologiques dont l'emploi relèverait d'une systématique vieillotte destinée à disparaître. Ce qui suit tentera de montrer qu'au contraire l'analyse morphologique non seulement reste utile, mais dans bien des cas, devient même fondamentale pour comprendre ce qui se passe sur le terrain.

### 1. Allopatrie et différences morphologiques

L'existence de différences morphologiques entre formes allopatriques appartenant à un même groupe d'espèces ne suffit pas pour décider du statut, sous-spécifique ou spécifique, des populations considérées : puisqu'on n'a pas la possibilité de vérifier dans des conditions naturelles l'absence ou l'existence d'un isolement effectif des pools géniques, tout reste affaire d'appréciation.

Dans le cas de formes à distribution intracontinentale, les difficultés tiennent souvent au fait que des données biogéographiques insuffisantes empêchent de savoir si l'allopatrie n'est qu'apparente ou si les formes sont sympatriques au moins dans certaines régions. Les deux Lépidoptères sud-américains *Morpho hecuba* et *M. cisseis* donnent de ce cas un exemple à la fois simple et typique. La figure 25 illustre, de façon schématique, les habitus de ces deux espèces. Chez *M. hecuba*, les parties claires des ailes sont d'un brun-orangé vif dans leur partie distale et presque blanches près du corps ; chez *M. cisseis*, le brun-orangé est remplacé par une teinte bleue à légers reflets métallisés. *M. hecuba* est connu surtout des Guyanes et de la rive nord de l'Amazone (Obidos), tandis que *M. cisseis* a été initialement décrit de Santarem, sur l'autre rive, puis trouvé en différents points de la région amazonienne. Beaucoup d'auteurs ont considéré qu'il s'agissait de deux sous-espèces. Cependant, comme le montre la carte de répartition de ces deux formes, on connaît une localité où elles ont été trouvées ensemble : il s'agit de Javarete, sur le Rio Uaupes (fig. 25). *M. hecuba* y est représenté par une sous-espèce assez particulière, à plages claires réduites (s. sp. *polyxena*), *M. cisseis* l'étant par une sous-espèce peu différenciée (s. sp. *priameis*). Les dates de capture des exemplaires connus, malheureusement en petit nombre, montrent que la sympatrie est non seulement spatiale, mais aussi temporelle : le statut spécifique de *M. hecuba* et de *M. cisseis* a été admis sur la foi de ces observations (Le Moul et Réal, 1962 ; Blandin, 1977b). Bien entendu ce cas devrait être reconsidéré à la lumière d'une connaissance plus complète de la zone de contact située dans la région du Rio Negro. Il montre bien, cependant, comment l'appréciation de différences morphologiques peut évoluer, en systématique classique, au fur et à mesure que progressent les connaissances biogéographiques.

Lorsque les formes comparées sont distribuées dans de vastes complexes insulaires, le problème se pose bien différemment. On connaît le cas des grands

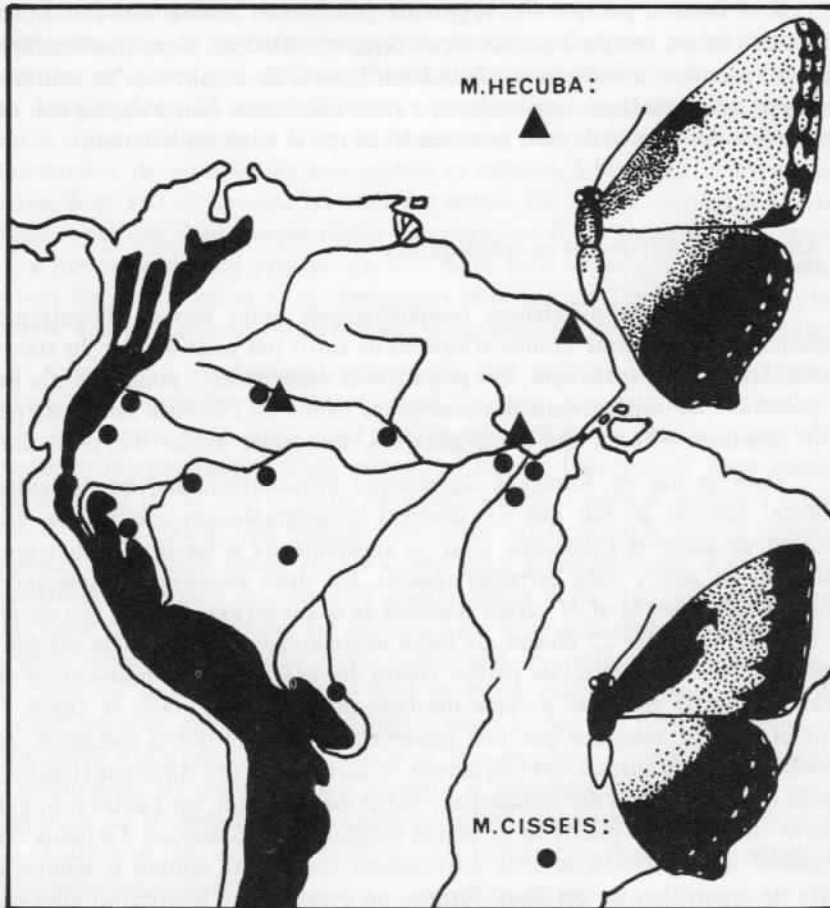


Fig. 25. Schémas des habitus et distributions de *Morpho hecuba* et *Morpho cisseis* (Lepidoptera-Nymphalidae).

Lépidoptères Papilionidae de la Région Indo-Australienne appartenant aux genres *Troides* et *Ornithoptera* : certaines espèces comprennent autant de formes qu'elles habitent d'îles. L'exemple le plus marquant est sans doute celui de l'espèce *Ornithoptera priamus* qui comprend des formes vertes et noires (*priamus*, *poseidon*, etc.) et des formes bleues et noires (*urvillianus*, *caelestis*). En raison de sa coloration, la forme *urvillianus*, qui vole en Nouvelle Irlande et dans les Iles Salomon, a été souvent considérée comme une espèce distincte d'*O. priamus* qui ne dépasse pas, vers l'est, la Nouvelle Bretagne (s. sp. *borne-manni*). On pourrait en débattre sans fin s'il n'existait des populations à caractères intermédiaires dans les îles du groupe de Duke of York, situées dans le Déroit de Saint-Georges qui sépare la Nouvelle Bretagne de la Nouvelle-Irlande

(fig. 26). Là volent des individus montrant de nombreuses combinaisons des caractères de *bornemanni* et d'*urvillianus* : on trouve notamment tous les intermédiaires entre le vert brillant de *bornemanni* et le bleu mat d'*urvillianus* (Schmid, 1973). L'ensemble de ces populations est appelé *miokensis*, forme dont il a été proposé des interprétations un peu différentes (Blandin, 1972 ; Schmid, 1973). J'avais considéré que cette forme constitue un témoin de la progression vers l'est d'*O. priamus* (associée à l'accroissement de l'importance de la teinte bleue dans les populations) qui aurait acquis quelques caractères propres par la suite. Schmid, en revanche, pense que *miokensis* résulte d'une hybridation entretenue par des immigrants appartenant à *bornemanni* et *urvillianus*. Compte tenu de l'hypothèse généralement admise de l'extension d'*O. priamus* depuis la Nouvelle Guinée jusqu'aux Salomon, en passant par la Nouvelle Bretagne et la Nouvelle Irlande, *miokensis* devrait être plus ancien qu'*urvillianus*, même si ses populations reçoivent depuis des immigrants de Nouvelle Irlande. Quoiqu'il en soit, l'existence de ces populations géographiquement et morphologiquement intermédiaires justifie le regroupement des formes bleues et vertes en une seule espèce.

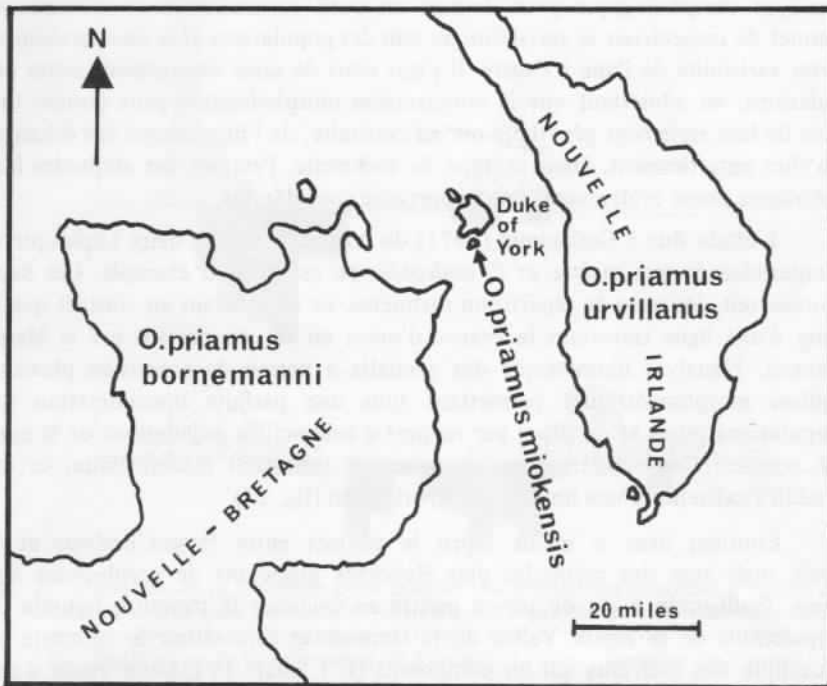


Fig. 26. Position géographique de la forme *miokensis* d'*Ornithoptera priamus*, entre la Nouvelle Bretagne habitée par la forme verte *bornemanni* et la Nouvelle Irlande où vole la forme bleue *urvillianus*.

## 2. L'analyse morphologique comme outil.

Dans les deux exemples qui précèdent, des décisions taxinomiques raisonnables ont pu être prises parce qu'en réalité l'allopatricité n'était pas absolue : la coexistence sans intermédiaires de *M. hecuba* et *M. cisseis* les fait considérer comme deux espèces : au contraire, dans le cas des formes vertes et bleues d'*O. priamus*, c'est l'existence de populations montrant toutes les transitions entre ces formes qui permet d'affirmer leur appartenance à une seule espèce.

Ceci montre bien qu'en fait l'emploi de critères morphologiques ne peut aider à comprendre la réalité biologique que lorsqu'il existe une sympatrie effective, même localisée à d'étroites zones de contact. L'existence, entre deux formes sympatriques, de différences morphologiques constantes, concernant plusieurs caractères jugés "indépendants", l'absence d'individus intermédiaires sont de bons indices d'un réel isolement reproductif, à condition que l'hypothèse d'un polymorphisme éventuel ait pu être rejetée avec une bonne sécurité.

S'il ne s'agit plus de donner à n'importe quel prix un nom à tout individu récolté dans la nature, mais de comparer des populations spatialement en contact, l'analyse morphologique peut devenir un outil particulièrement efficace qui permet de caractériser la variabilité au sein des populations et la comparaison de cette variabilité de l'une à l'autre. Il s'agit alors de saisir des rapports entre populations, en admettant que la comparaison morphologique peut donner une idée de leur isolement génétique ou, au contraire, de l'importance des échanges qu'elles entretiennent. Dans ce type de recherche, l'emploi des méthodes biométriques prend évidemment une importance considérable.

L'étude due à Guillaumin (1971) du contact entre les deux Lépidoptères Hesperidae *Pyrgus malvae* et *P. malvoides* en est un bon exemple. Ces deux formes ont des aires de répartition distinctes, ne se trouvant au contact que le long d'une ligne traversant la France d'ouest en est, en passant par le Massif Central. L'analyse biométrique des genitalia a permis de construire plusieurs indices morphométriques permettant tous une parfaite discrimination des populations pures et de situer par rapport à celles-ci les populations de la zone de contact. Ces dernières ont un caractère nettement intermédiaire, ce qui traduit l'existence d'une importante hybridation (fig. 27).

Etudiant dans le même esprit le contact entre *Pyrgus carlinae* et *P. cirsii*, mais avec des méthodes plus élaborées supposant de nombreuses mesures, Guillaumin a pu de même mettre en évidence la structure hybride de populations de la Haute Vallée de la Durance et caractériser la structure en mosaïque des individus qui les composent (t. I, chap. IV). Cette étude a nécessité la mesure de 31 caractères sur tous les individus des diverses populations comparées, chacun devenant ainsi repérable dans un espace à 31 dimensions. Une technique de projection et le calcul de la distance généralisée ( $D^2$ )



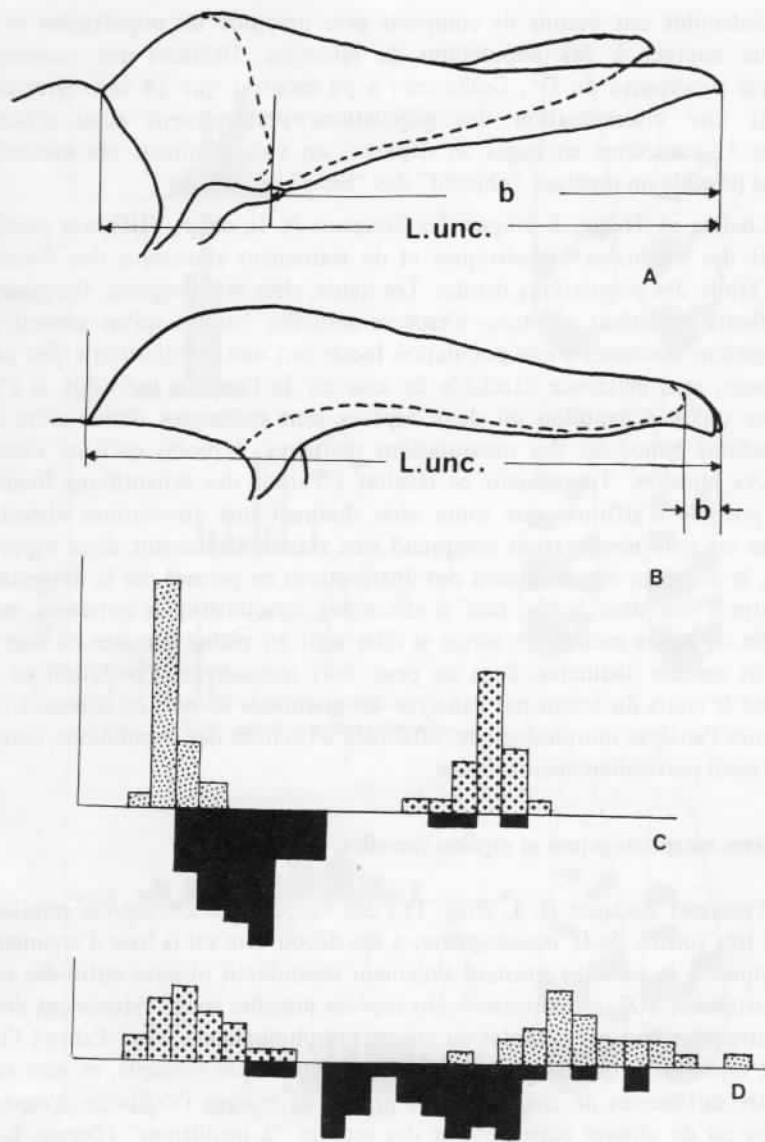


Fig. 27. Utilisation de la biométrie pour analyser des populations naturelles d'espèces affines dans leur zone de contact : exemple de *Pyrgus malvae* et *P. malvoides* (Lépidoptères-Herperiidae). Vue latérale de l'uncus chez A : *P. malvae* ; B : *P. malvoides* (b : profondeur de la bifurcation de l'uncus : L. unc. : longueur de l'uncus). Le rapport  $\frac{b \times 100}{L. unc.}$  fournit un indice permettant de caractériser les populations. Ainsi une population de la zone d'hybridation des deux espèces dans le Puy-de-Dôme (en noir) se montre nettement intermédiaire par rapport à des populations de référence (pointillé fort pour *P. malvae* ; fin pour *P. malvoides*) (C). Cela apparaît aussi avec un autre indice morphométrique (D) (d'après Guillaumin, 1971 ; modifié).



de Mahalanobis ont permis de comparer avec précision les populations de la zone de contact à des populations de référence. Utilisant une technique d'analyse progressive du  $D^2$ , Guillaumin a pu montrer que 14 caractères permettent une discrimination des populations pratiquement aussi efficace que les 31 caractères envisagés au départ : on voit comment ces méthodes rendent possible un repérage "objectif" des "bons" caractères.

Chaline et Thaler, à propos des Rongeurs (t. II, chap. VIII), ont montré l'intérêt des méthodes biométriques et du traitement statistique des données pour l'étude des populations fossiles. Les dents, chez les Rongeurs, fournissent d'excellents caractères ; l'étude d'espèces actuelles montre qu'en général les mensurations dentaires d'une population locale ont une distribution à peu près gaussienne, sans incidence décelable de sexe ou de l'âge des individus. Il n'est pas rare qu'un échantillon où deux espèces sont mélangées donne alors des distributions bimodales des mensurations dentaires, à moins qu'il ne s'agisse d'espèces jumelles. Transposant ce résultat à l'étude des échantillons fossiles, il est possible d'affirmer que toute série donnant une distribution bimodale de telle ou telle mensuration comprend très vraisemblablement deux espèces. Certes, le fréquent recouvrement des distributions ne permet pas la détermination sûre d'une dent isolée, sauf si elle a des caractéristiques extrêmes, mais l'analyse de séries permet de savoir si elles sont en réalité formées ou non de plusieurs espèces distinctes, dont on peut alors reconstituer l'évolution en remontant le cours du temps par l'analyse des gisements de plus en plus anciens : ici encore l'analyse morphologique, effectuée à l'échelle des populations, constitue un outil particulièrement efficace.

### 3. Critères morphologiques et espèces jumelles

Tsacas et Bocquet (t. I, chap. IV) ont rappelé que *Drosophila simulans*, espèce très voisine de *D. melanogaster*, a été découverte sur la base d'arguments biologiques, à la suite du constant isolement reproductif observé entre des souches attribuées à *D. melanogaster*. Les espèces jumelles sont évidemment décelées autrement que par l'emploi du critère morphologique : c'est d'abord l'isolement reproductif qui est prouvé. Chez les Grillons, par exemple, ce sont souvent des différences de chant qui ont permis de repérer l'existence d'espèces jumelles ou de séparer correctement des espèces "à problèmes" (Dreux, t. II, chap. III). Chaline et Thaler ont donné des exemples, pris chez les Rongeurs, d'espèces jumelles découvertes à l'aide de la cytogénétique ou de la génétique biochimique (t. II, chap. VIII).

Cependant, on découvre après coup, dans presque tous les cas, des caractères morphologiques, évidemment discrets, qui permettent de séparer correctement les espèces jumelles. Il se peut que les différences observées n'aient de signification que statistique (fig. 28), mais il n'est pas rare que l'on trouve chez

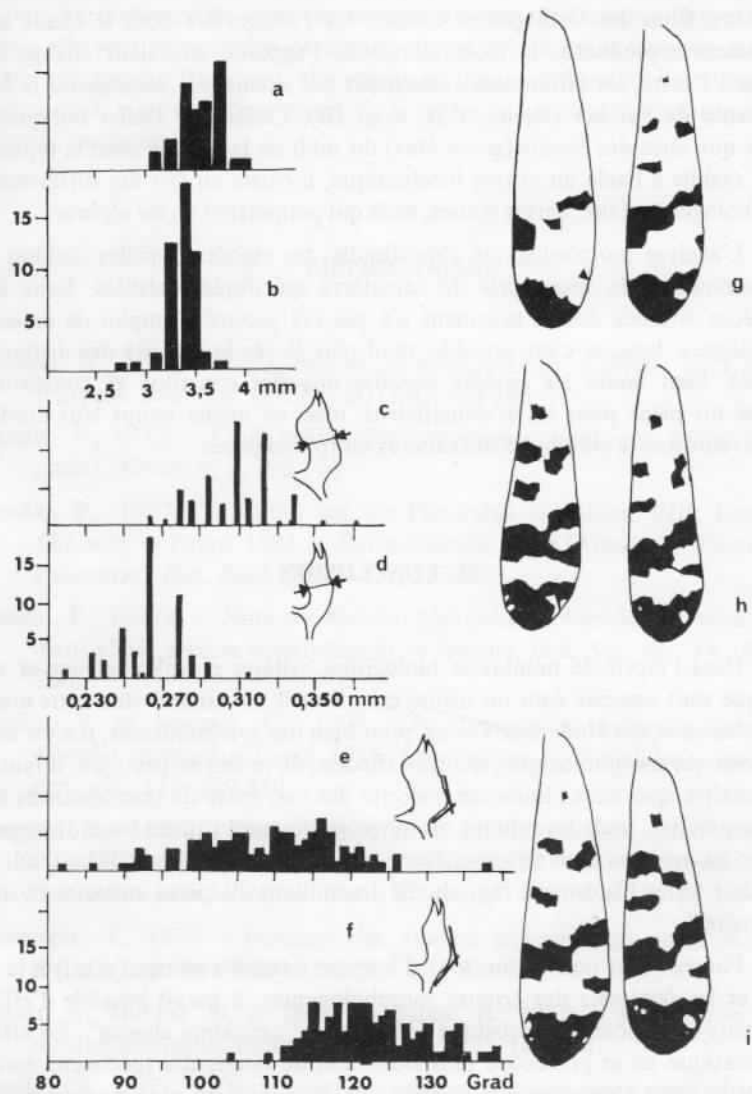


Fig. 28. Différences morphologiques entre deux espèces "jumelles", *Panorpa communis* et *P. vulgaris* (Mécoptères). a : largeur des ailes chez *P. communis* mâle, b, chez *P. vulgaris* mâle ; c : largeur du paramère ventral chez *P.c.*, d, chez *P.v.* ; e : angle du paramère ventral chez *P.c.*, f, chez *P.v.* (en ordonnées : nombre d'individus). Extrêmes de la variation de l'ornementation alaire chez les mâles de *P.c.* (g) et *P.v.* (h) ; ornementation alaire la plus dense chez la femelle de *P.c.* et la moins dense chez celle de *P.v.* (i). Les individus les plus sombres de *P.c.* sont très proches des individus les plus clairs de *P.v.* (d'après Sauer et Hensle, 1977 ; modifié).

des espèces jumelles des caractères qui permettent de classer correctement les individus. Chez les Orthoptères comme les *Teleogryllus* dont le chant assure l'isolement reproductif, la morphologie de l'appareil stridulant change d'une espèce à l'autre, les différences concernant par exemple le nombre ou la forme des dents de l'archet (Dreux, t. II, chap. III). Chaline et Thaler indiquent de même que chez des Souris (genre *Mus*) du midi de la France dont la séparation a été établie à l'aide du critère biochimique, il existe en fait des différences de morphologie dentaire, certes ténues, mais qui permettent de les séparer.

L'analyse morphologique approfondie des espèces jumelles conduit ainsi fréquemment à la découverte de caractères spécifiques valables. Dans le cas d'espèces voisines dont l'isolement n'a pas été prouvé, l'emploi de caractères homologues, lorsque c'est possible, rend plus élevée la sécurité des distinctions établies. Sans doute les espèces jumelles ont-elles constitué et constitueront encore un piège pour les systématiciens, mais en même temps leur étude est venue renforcer la crédibilité des critères morphologiques.

#### D. CONCLUSION

Dans l'esprit de nombreux biologistes, critères morphologiques et systématique sont associés dans un même mépris et il y a comme une autre querelle des Anciens et des Modernes. Certes, pour bien des systématiciens, il n'est encore d'espèce que morphologique, sinon en théorie, du moins en pratique. Il faut bien reconnaître que dans l'immense majorité des cas, faute de connaissances biologiques précises, seuls les critères morphologiques sont utilisés pour distinguer et classer les espèces. Il en sera sans doute toujours ainsi : qui oserait prétendre que l'on doit tester l'isolement reproductif des millions d'espèces animales vivant sur la planète ?

Pourtant, au terme d'un tour d'horizon destiné à montrer à la fois la grandeur et les faiblesses des critères morphologiques, il paraît possible d'affirmer que ceux-ci disposent en quelque sorte d'une "deuxième chance". En effet, la systématique ne se préoccupe plus seulement de ranger des spécimens dans des récipients : elle s'intéresse aux populations, cherche à en préciser le statut ; il a été montré combien l'analyse morphologique peut alors être utile. Cela nécessite bien sûr un raffinement des méthodes (biométrie, statistique. . .) et des moyens de calcul lourds ; cela suppose aussi des échantillonnages importants et bien faits.

Ce passage d'une systématique classique à une systématique plus nouvelle que jamais implique un changement de mentalité et cela ne se fait évidemment pas sans grincements. Pourtant la seconde n'est pas une négation de la première,

pas plus que la Théorie de la Relativité n'a réduit à néant la physique newtonienne. La systématique moderne se situe simplement dans une perspective plus large : elle veut comprendre les mécanismes de l'évolution et non plus seulement classer des taxons. Ce faisant, elle précise les limites de l'emploi des critères morphologiques, mais en même temps elle le renforce, car c'est l'imprécision qui fait naître la suspicion.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Badonel, A., 1975. — Trois espèces de Mesopsocidae nouvelles pour la faune française. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 80 (7-8), 184-185.
- Blandin, P., 1972. — Etude d'*Ornithoptera priamus miokensis* Ribbe (Papilionidae). *Alexanor*, 7, 195-204.
- Blandin, P., 1977a. — Etudes sur les Pisauridae africaines. VIII. Les genres *Chiasmopes* Pavesi 1883 et *Rothus* Simon, 1898 (Araneae — Pisauridae — Pisaurinae). *Rev. Zool. afr.*, 91 (3), 538-557.
- Blandin, P., 1977b. — Note sur *Morpho (Iphimedeia) hecuba polyxena* Biederman, 1936, avec la description de la femelle. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 82, 198-200.
- Blandin, P. et Jeannot, G., 1974. — Polytypisme et polymorphisme chez *Morpho telemachus* Linné, 1758 (Lepidoptera, Nymphalidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 115, 229-250.
- Bourgat, R., 1977. — Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoensis* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 449, Zoologie 312, 447-463.
- Bourgogne, J., 1976. — Révision des espèces africaines du genre *Monda* F. Walker (Lep. Psychidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 81 (5-6), 163-177.
- Brosset, A., Dubost, G. et Heim de Balsac, H., 1965. — Mammifères inédits récoltés au Gabon. *Biologia Cabonica*, 1 (2), 147-174.
- Capadé, Ch., 1977. — Deux nouvelles espèces pour les côtes ouest-africaines : *Raja rouxi* n. sp. et *Raja dageti* n. sp. (Pisces, Rajidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 482, Zoologie 339, 1021-1038.
- Derouet, L. et Dresco, E., 1956. — Contribution à l'étude du genre *Nephila*. Sur la variabilité des mâles de *Nephila inaurata* (Walck.) (Aran.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 61, 9-16.
- Descatoire, A., 1966. — Sur quelques Démosponges de l'Archipel des Glénans. *Cah. Biol. Mar.*, 7 (3), 231-246.

- Dinet, A., 1977. — Le genre *Pontostratiotes* Brady, 1883, dans l'étage abyssal du golfe de Gascogne (Copepoda, Harpacticoidea). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 499, Zoologie 348, 1165-1199.
- Dragesco, J., 1963. — Compléments à la connaissance des Ciliés mésopsammiques de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 4 (3), 251-275.
- Euzet, L. et Suriano, D.M., 1977. — *Ligophorus* n.g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 472, Zoologie 329, 799-822.
- Gomy, Y., 1976. — A propos de quelques *Acritus* Lec. de la faune orientale (Col. Histeridae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 81 (7-8), 261-267.
- Grandjean, F., 1943. — Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata (2<sup>e</sup> série). Deuxième partie. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> sér., 1943, 5, 1-59.
- Guillaumin, M., 1971. — Etude de la variabilité morphologique et biométrique des populations naturelles de *Pyrgus malvae* L. et *P. malvoides* Elw. et Edw. dans leur zone de contact (Lep. Hesperidae). Discussion sur les rapports taxonomiques entre ces deux formes. *Vie et Milieu*, 22 (1), sér. C, 91-151.
- Heim de Balsac, H., 1968. — Recherches sur la faune des *Soricidae* de l'Ouest africain (du Ghana au Sénégal). *Mammalia*, 32 (3), 379-418.
- Heim de Balsac, H. et Guislain, R., 1955. — Evolution et spéciation des Campagnols du genre *Arvicola* en territoire français. *Mammalia*, 19 (3), 367-390.
- Jeanne, C., 1976. — Carabiques nouveaux (Col. Caraboidea) (6<sup>e</sup> note). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 81 (1-2), 29-40.
- Lafargue, F. et Laubier, L., 1977. — Copépodes Notodelphyidae parasites de Didemnidae (Ascidies Aplousobranches) dans le Golfe d'Eilat (Mer Rouge). *Arch. Zool. exp. gén.*, 118 (2), 173-196.
- Lamotte, M., éd., 1974. — Le polymorphisme dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, n° 37, 562 p.
- Lecordier, Ch., 1972. — Note sur les *Oodinae* (Coleoptera Carabidae) d'Afrique Noire. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 86 (1-2), 1-16.
- Le Moult, E. et Réal, P., 1962. — *Les Morpho d'Amérique du Sud et Centrale. Historique — Morphologie — Systématique*. Cabinet Entomologique E. Le Moult éd., Paris, 296 p.
- Mayr, E., Linsley, E.G. et Usinger, R.L., 1953. — *Methods and Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, New-York, 328 p.
- Michener, C.D. et Sokal, R.R., 1957. — A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution*, 11, 130-162.

- Minig, A., 1974. — Recherche d'une méthode de détermination biométrique des Lépidoptères. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 79 (3-4), 63-65.
- Niculescu, E.V., 1977. — Species in statu nascendi. *Linneana Belgica*, 6 (10), 242-252.
- Niculescu, E.V., 1978. — Sur la délimitation des espèces. *Linneana Belgica*, 7 (6), 184-191.
- Pasteur, G., 1978. — Analyse de l'ouvrage : les problèmes de l'espèce dans le règne animal, tome I. *La Terre et la vie*, 32 (2) : 315-323.
- Peterson, R., Mountfort, G. et P.A.D. Hollom, 1962. — *Guide des Oiseaux d'Europe* (adaptation française de P. Géroutet). Delachaux et Niestlé éd., Neuchâtel, 358 p.
- Picard, J., 1956. — Les espèces et formes méditerranéennes du genre *Sertularia*. *Vie et Milieu*, 7 (2), 258-266.
- Roonwal, M.L., Verma, S.C. et Rathore, N.S., 1974. — On a new systematic character in termites, the micrasters. *Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch.*, 12 (1), 55-76.
- Sauer, K.P. et Hensle, R., 1977. — Reproductive Isolation, ökologische Sonderung und morphologische Differenz der Zwillingsarten *Panorpa communis* L. und *P. vulgaris* Imhoff und Lahram (Insecta, Mecoptera). *Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch.*, 15 (3), 169-207.
- Schmid, F., 1973. — A propos d'hybridisme naturel chez les Ornithoptères (Lepidoptera : Papilionidae). *Tijdschr. v. Entomol.*, 116 (9), 161-169.
- Sokal, R.R. et Sneath, P.H.A., 1963. — *Principles of numerical taxonomy*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 359 p.
- Turner, J.R.G., 1971. — Studies of Müllerian Mimicry and its Evolution in Burnet Moths and Heliconid Butterflies. In : *Ecological genetics and Evolution* (R. Creed éd.) Blackwell, Oxford, 224-260.
- Tuzet, O. et Knoepffler, L. Ph., 1968. — Opalines d'Amphibiens du Liberia et de la Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, 30, sér. A (1), 114-126.
- Vielliard, J., 1978. — Le Djebel Babord et sa Sittelle, *Sitta ledanti* Vielliard 1976. *Alauda*, 46 (1), 1-42.