

Sur le concept d'espèce appliqué aux araignées

par Jean-Claude LEDOUX

C'est l'histoire de deux personnes qui avaient un différend, et que personne n'arrivait à arbitrer. On fit venir un rabin qui avait une grande réputation de médiateur. Le premier expliqua sa cause. Le rabin hocha de la tête et dit : «tu as raison!». Alors, le second intervint, démonta les arguments du premier et exposa les siens. Le rabin hocha de la tête et dit : «tu as raison!». Alors, une troisième personne intervint et dit : «Mais enfin, Monsieur le Rabin, ces deux disent le contraire l'un de l'autre : ils ne peuvent pas avoir raison tous les deux!». Le rabin hocha de la tête et dit : «toi aussi tu as raison!». A mon avis, ces personnes avaient une discussion à propos du concept d'espèce.

En principe, tout le monde devrait savoir ce que c'est qu'une espèce. Mais avant d'entrer dans le sujet, il est bon de commencer par donner les conclusions, enfin, presque.

- 1. On considère comme appartenant à la même espèce des individus qui peuvent se reproduire entre eux. Depuis Aristote, Linné et Buffon, la reproduction est le noyau des critères de l'espèce. **Donc** nos parents appartiennent à la même espèce que nous, leurs parents aussi, et ainsi de suite. On peut donc remonter jusqu'au Rhépidistiens (et au-delà...), dont nous sommes les descendants. Les chats et les baleines peuvent en dire autant. Autrement dit, ce qui devrait constituer la définition de l'espèce mène à l'absurde lorsque le temps est pris en compte. C'est pourquoi :

- 2. Tous les évolutionnistes, depuis LAMARCK et DARWIN, ont à un moment ou à un autre nié l'existence de l'espèce. Plus exactement, ils ont considéré que le concept d'espèce était inapplicable lorsque l'évolution est prise en compte. «Personne ne peut croire [à l'évolution] s'il n'a commencé par douter de l'espèce» (DARWIN, correspondance).

- 3. L'espèce n'existe pas, mais nous reconnaissons tous les jours des espèces. En clair, cela signifie que le concept d'espèce n'est pas issu de l'observation du monde vivant mais bien de notre cerveau. Nous "rangeons" le monde extérieur, les événements et les objets du monde, dans des catégories (au sens de Platon), c'est notre façon de nous y retrouver. Quand il s'agit d'êtres vivants, on appelle ça des espèces.

- Première conséquence : l'espèce ne peut avoir d'existence que dans l'instant. Deux espèces sont reproductivement isolées à un moment donné. A travers le temps, il n'y a plus d'isolement, et l'espèce n'est qu'une façon de parler. Parallèlement, elle n'a de sens plein que dans un seul lieu (que signifie être reproductivement isolé ou non lorsqu'un océan sépare les populations ?).

- Seconde conséquence. Nous distinguons les espèces sur des critères autres que ceux qui fondent sa définition, et c'est inévitable : l'espèce telle que nous l'utilisons est la superposition d'une pratique (la catégorisation) philosophiquement douteuse (cf. SATTLER) et d'une justification théorique inefficace. Pratique et justification théorique font appel à des faits différents, c'est donc normal qu'elles ne coïncident pas. Le concept de L'espèce n'existe pas : il y a autant de cas que d'espèces (sans jeu de mots). Nous sommes dans l'approximation, mais nous parlerons d'espèces

comme si nous savions de quoi nous parlons. Ce sont évidemment les cas de non-coïncidence ou d'incertitude qui vont attirer notre attention.

Le point de vue au-delà des araignées

Ce qui constitue le noyau de la définition de l'espèce est (quand-même) la reproduction. Deux espèces distinctes sont reproductivement isolées. Il sera donc intéressant de voir comment se fait cette isolation, si elle se fait...

Avant de passer aux araignées, quelques cas instructifs. Orchidées, chênes et perles.

Orchidées : ce que l'on appelle espèces ou genres distincts se croisent tout à fait librement (enfin, quand on y met les doigts), et les résultats sont tout à fait fertiles. Si un "hybride" trouve une espèce d'insecte à laquelle il plaît, alors, il se reproduit comme une "espèce" normale. Le découpage en "espèces" des orchidées se fait au bon vouloir de leurs insectes pollinisateurs.

La morale de cette histoire d'orchidées est qu'il peut y avoir autant de définitions possibles de l'espèce qu'il y aura de moyens de maintenir des populations génétiquement isolées.

Les chênes. Eux aussi, de notoriété publique, s'hybrident facilement. Un extrait de l'article d'Antoine KREMER & Rémy PETIT, La Recherche, n°342, mai 2001 :

«Enfin, l'étude de l'ADN nous a révélé une remarquable stratégie utilisée par les chênes pour favoriser leur dissémination. Tout se passe comme si certaines espèces pouvaient "coopérer" pour conquérir de nouveaux milieux : il y a en effet une sorte de "travail d'équipe" entre quatre espèces principales : *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pyrenaica* et *Q. pubescens* (respectivement chênes sessile, pédonculé, tauzin et pubescent). Cette découverte est venue de l'observation suivante : curieusement, à chaque fois que ces espèces coexistaient dans une forêt, elle partageaient le même génome chloroplastique...

«Notons au passage que la vision selon laquelle deux individus appartiennent à la même espèce quand leur croisement est fécond ne vaut pas ici...

«Plus généralement, chacun des quatre membres de cette équipe possède une certaine spécialisation écologique (*Q. robur* dans les sols humides, *Q. petraea* dans les sols secs, *Q. pyrenaica* dans les sols acides et *Q. pubescens* dans les sols calcaires) et peut jouer le rôle de "tête de pont" dont, au bout du compte, profiteront tous les autres.»

Si je prends ces auteurs au mot, mon cousin pourrait ne pas appartenir à la même espèce que moi, et les espèces sont des paquets de chromosomes, non associés à des mitochondries. A mon point de vue, ces quatre chênes se comportent comme une seule espèce dont seules quatre combinaisons de gènes (dans l'état écologique actuel) sont stables et sont ségrégués selon les conditions du milieu. Ici, la "sélection" et le maintien des "espèces" sont faits par le milieu.

Encore un cas particulier : celui des perles. « Chez les perles, les deux sexes émettent [des chants] et per-

çoivent. On connaissait *Chrysoperla carnea* comme une espèce ubiquiste et homogène; sur la seule base des modulations des chants de cour on a pu la démembrer en au moins seize "espèces acoustiques", chacune ayant son signal» qui se comportent comme autant d'espèces. «Deux ou trois locus détermineraient les paramètres du chant, si bien qu'une seule mutation pourrait en théorie suffire à créer une espèce nouvelle...» L'espèce peut-elle dépendre d'un seul gène ?

La notion de polymorphisme.

La variabilité (variation continue) ne pose normalement pas trop de difficulté, mais le polymorphisme, discontinu par nature, en pose, car, pratiquement, la discontinuité est un indice pour reconnaître des espèces.

On parle de polymorphisme pour désigner des variations morphologiques d'origine génétique (non des accomodats) et discontinues, à l'intérieur d'une population (entre populations, il s'agit de polytypie, et on va vers la sous-espèce). Le polymorphisme est très fréquent parmi les animaux. Un cas notable chez les araignées est celui d'*Oedothorax gibbosus* et *O. tuberosus* (fig. 1). La différence de forme du céphalothorax dépend d'un gène, les deux formes coexistent dans la descendance d'une femelle (MAELFAIT & al. 1990).

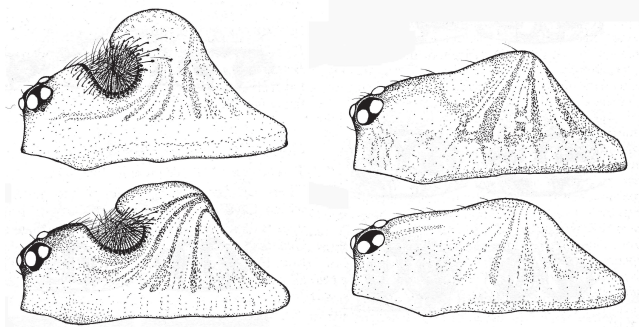


Figure 1. — *Oedothorax gibbosus* et *Oedothorax tuberosus* dans ROBERTS, 1987.

Un cas au moins a été décrit de dimorphisme concernant l'épigyne, chez un Pholcidae cavernicole de Cuba (fig. 2). Ce cas semble lié à la taille plus qu'à un gène. A noter que si l'auteur n'avait pas récolté une vingtaine d'individus, dans une même grotte, dont certains vivants qui ont été élevés et qui ont fourni dans la descendance d'une seule femelle les deux formes, il est peu probable qu'il eut réuni les deux formes sous une même espèce. Il est probable que ce cas ne soit pas si exceptionnel qu'il ne paraît.

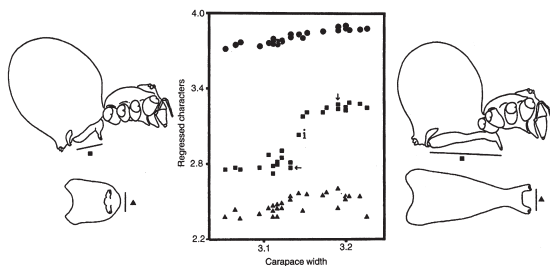
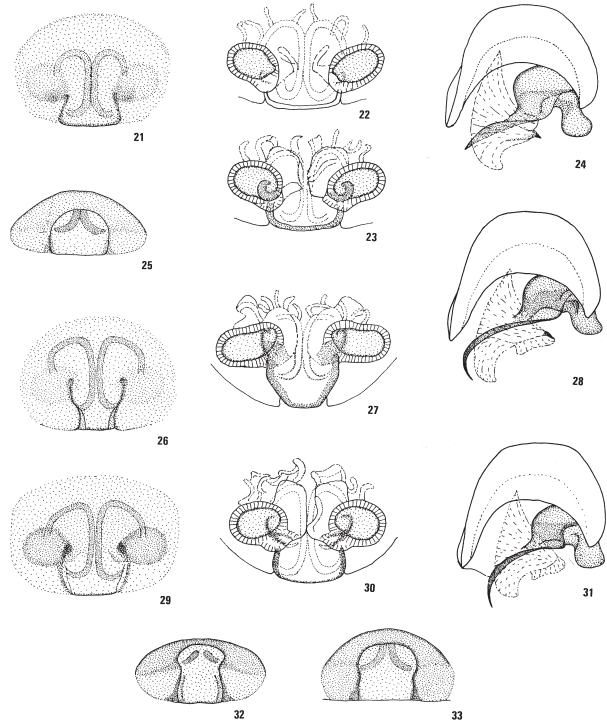


Fig. 1. Regressions of tibia I length (circles), epigynum length (squares) and distance between epigynal pockets (triangles) on carapace width (measurements in μm , \log_{10} transformed). The strong compression of the Y axis makes the top and bottom slopes almost horizontal and quite meaningless per se, but it emphasizes the difference to the sigmoidal relation between epigynum length and carapace width. "i" = intermediate morph; arrows point to illustrated individuals.

Figure 2. — Dimorphisme de *Ciboneya antraia* de Cuba dans HUBER & PÉREZ GONZÁLEZ, 2001.



Figs. 21-33: *Pocadicnemis pumila* (Bl.). 21 Epigyne (from below); 22 Vulva (ventral); 23 Vulva (dorsal); 24 Right male palp from in front; 25 Epigyne (from behind). *P. juncea* L. and M. 26 Epigyne (from below); 27 Vulva (dorsal); 28 Right male palp from in front; 29 Epigyne (from behind). *P. neglecta* n.sp. 29 Epigyne (from below); 30 Vulva (dorsal); 31 Right male palp from in front; 33 Epigyne (from behind).

Figure 3. — Les trois *Pocadicnemis* dans MILLIDGE, 1975.

Question de polymorphisme, peut-être. Le cas des *Pocadicnemis pumila*, *juncea* et *neglecta* (plus un quatrième, en un exemplaire...) (fig. 3). Les trois formes cohabitent dans la même région, et les espèces deux par deux dans les mêmes stations (je n'ai pas trouvé de station avec les trois). Qu'est-ce qu'on en fait ? Trois espèces distinctes, ou une seule avec polymorphisme ? La forme des organes génitaux est-elle un indicateur sûr ?

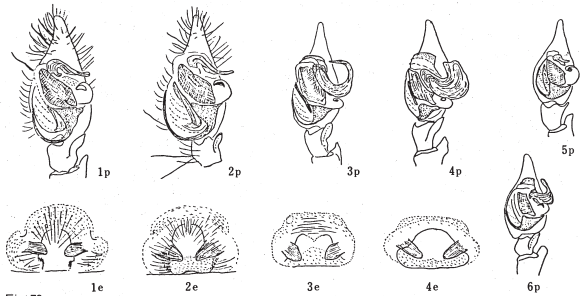


Fig. 79
1-6. クロヤチグモ *Coelotes exitialis* の変異 1. 鳥取・大山 2. 東京・青梅市 3. 岐阜・谷汲 広く全国に分布するが、地域的な変異が多い。ここでは、4. 岐阜・伊吹山 5. 長野・志賀高原 6. 岐阜・白山 主なもののうち一部を掲げた。 p. 雄生殖器 e. 雌生殖器

Figure 4. — *Coelotes exitialis* dans YAGINUMA, 1986.

Cas d'un *Coelotes* japonais (fig. 4).

Alors, les organes génitaux sont-ils la panacée ? N'ayant pas fait la traduction, je ne sais pas exactement ce qu'il en est de cette espèce, mais en tous cas YAGINUMA a jugé utile de laisser tous ces cas sous le même nom spécifique.

Cas des *Trochosa* européennes, article de M. HEPNER & N. MILASOWSKY, 2006 (fig. 5).

Même si ce graphique est contestable, il est curieux de voir les femelles des 5 espèces converger sur le

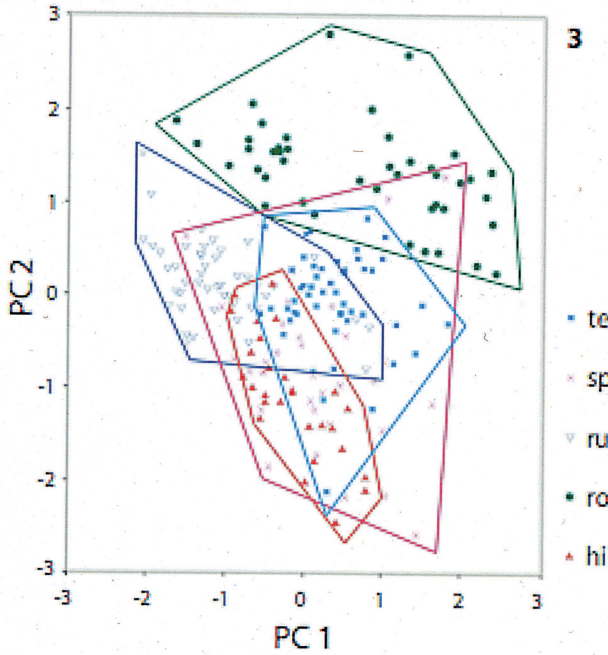


Fig. 3: Scatter plot of scores resulting from Principal Components Analysis with continuous characters representing *Ixodes* females on the two components axes (PC 1-2). te = *Ixodes ternicola*; sp = *I. spinipalpis*; ru = *I. ricinus*; ro = *I. robustus*; hi = *I. hispanicus*.

Fig. 4: Dendrogram illustrating the taxonomical separation of *Ixodes* females according to Hierarchical Cluster Analysis on a, epigynal and b, vulval characters.

Figure 5. — Extrait de l'article de HEPNER & MILASOWSKI.

même point. Pourtant les mâles sont distincts, et, à ce que l'on dit, les "espèces" n'ont-elles pas des habitats différents ? Mais, également, les caractères permettant de distinguer les mâles ne sont-ils pas discrets (discontinus) et cela ne ressemble-t-il pas aux petits pois de Mendel ? N'aurait-on pas un cas parallèle à celui des chênes ? Comment le prouver (ou le démentir) ?

Cas de *Drassodes cupreus* et *Drassodes lapidosus*, article de BOLZERN & HÄNGGI, 2006 (fig. 6 et 7).

Ces auteurs montrent que, chez l'ensemble de ces deux "espèces", les variations sont continues, et que

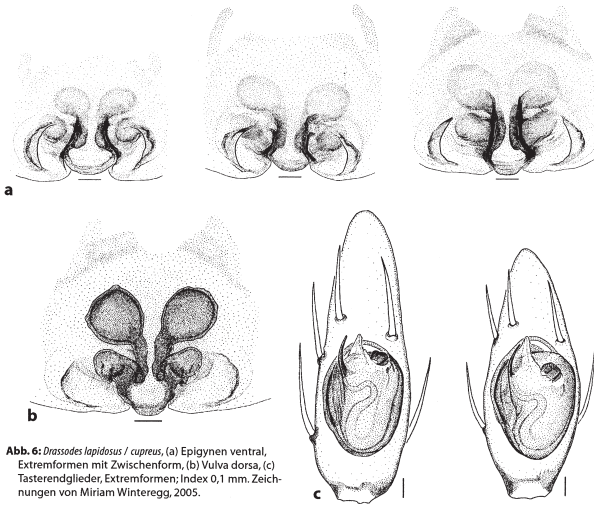


Abb. 6: *Drassodes lapidosus / cupreus*, (a) Epigynum ventral, Extremformen mit Zwischenform, (b) Vulva dorsa, (c) Tasterendglieder, Extremformen; Index 0,1 mm. Zeichnungen von Miriam Winterregg, 2005.

Fig. 6: *Drassodes lapidosus / cupreus*, (a) epigynum ventrally, extreme forms and transition form, (b) vulva dorsally, (c) tarsi of male palps, extreme forms; scales 0,1 mm. Figures by Miriam Winterregg, 2005.

Figure 6. — Extrait de l'article de BOLZERN & HÄNGGI, 2006.

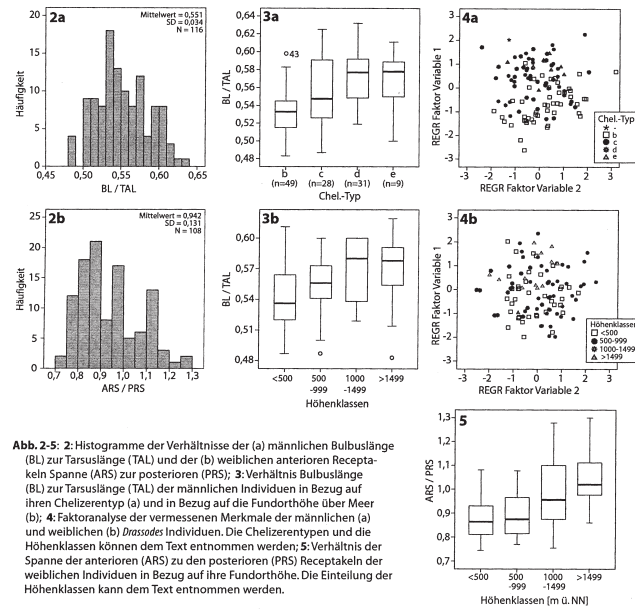


Abb. 2-5: 2: Histogramme der Verhältnisse der (a) männlichen Bulbuslänge (BL) zur Tarsuslänge (TAL) und der (b) weiblichen anterioren Receptakeln Spanne (ARS) zur posterioren (PRS); 3: Verhältnis Bulbuslänge (BL) zur Tarsuslänge (TAL) der männlichen Individuen in Bezug auf ihren Chelizerentyp (a) und in Bezug auf die Fundorthöhe über Meer (b); 4: Faktoranalyse der vermessenen Merkmale der männlichen (a) und weiblichen (b) *Drassodes* Individuen. Die Chelizerentypen und die Höhenklassen können dem Text entnommen werden; 5: Verhältnis der Spanne der anterioren (ARS) zu den posterioren (PRS) Receptakeln der weiblichen Individuen in Bezug auf ihre Fundorthöhe. Die Einteilung der Höhenklassen kann dem Text entnommen werden.

Fig. 2-5: 2: Histograms of the ratios of the (a) male bulb length (BL) to the tarsus length (TAL) and the (b) female anterior (ARS) to the posterior (PRS) spermathecae span; 3: Relationship of the bulb length (BL) to the tarsus length (TAL) of the male individuals regarding their chelicerae types (a) and the altitude of the site where the individuals were captured (b); 4: Factor analysis of the measured characters of male (a) and female (b) *Drassodes* specimens. The chelicerae types and the altitude categories can be seen in the text; 5: Relationship of the span of the anterior (ARS) to the posterior (PRS) spermathecae of the female specimens regarding the altitude of the site where the individuals were captured. The altitude categories can be seen in the text.

Figure 7. — Extrait de l'article de BOLZERN & HÄNGGI, 2006.

les caractères "distinctifs" sont liés entre eux et liés à l'altitude. Il ne peut logiquement s'agir que d'une seule espèce. Question: s'agit-il de différences génotypiques (et on entrerait dans le cas des chênes) ou de différences phénotypiques seulement (les conditions de vie provoquant les différences morphologiques; cas du port de plusieurs plantes de montagne, qui change totalement lorsqu'on les cultive en plaine) ?

Petit détail. Les histogrammes montrent en fait plusieurs creux et pics. Est-ce seulement le hasard, ou une fluctuation induite par l'imprécision de la mesure (arrondi), ou de réels palliers dûs p. ex. à des nombres de mues différents pour atteindre l'âge adulte ?

Cas de *Tetragnatha extensa* et *T. pinicola*. Les deux espèces sont unanimement reconnues: morphologie différente, écologie différente. Les répartitions géographiques se superposent largement (holarctique pour *T. extensa*, mais paléarctique seulement pour *T. pinicola*). Qu'en pensent les araignées elles-même ? Elles s'accouplent entre elles... Accident ? ou polymorphisme ? ou accomodats ? Quand on regarde la littérature, on constate que les arachnologues aussi ont hésité à distinguer les deux.

Cas des *Tegenaria* du groupe *atrica*. Article de A. BARRIENTOS & C. RIBERA, 1988 (fig. 8). Ici, les variations morphologiques sont (partiellement au moins) organisées géographiquement (cf. le *Coelotes exitialis* de YAGINUMA). Ce qui nous oriente vers les sous-espèces.

Cas des *Tegenaria fuesslini* (fig. 9). La coloration, l'intérieur des épigynes et les bulbes des mâles présentent des différences liées à la provenance. Ces formes sont vicariantes, mais avec peut-être des zones hybrides. Si cela se confirme, on pourrait parler de sous-espèces.

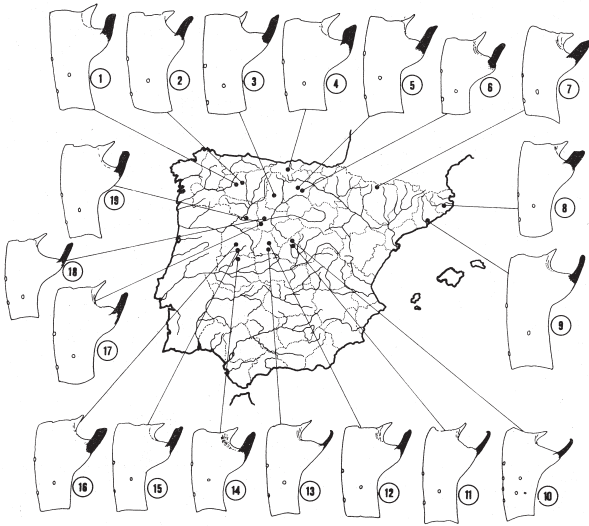
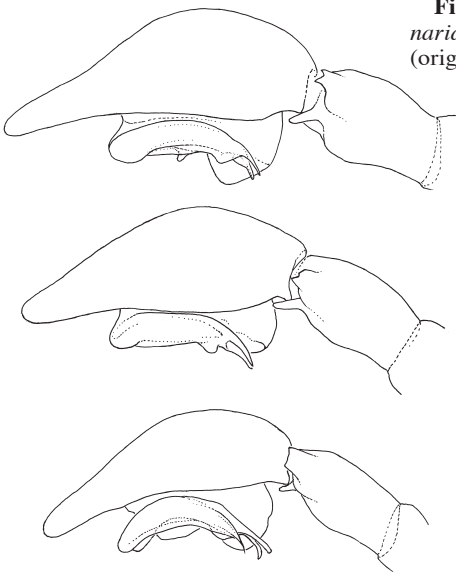


Fig. 5 — Imagen gráfica de la variación observada en la apófisis tibial de los pedipalpos masculinos entre las muestras analizadas, con indicación aproximada de su localización. 1. Villafañe (Le.), 2. Posada y Torre (Le.), 3. Manquillos (P.), 4. Santantander (S.), 5. Burgos (Bu.), 6. Burgos (Bu.), 7. Jaca (Hu.), 8. Fornells (Ge), 9. Bellaterra (B.), 10. Cerdcedilla, cerro colgado (M.), 11. Cerdcedilla (M.), 12. Flores de Avila (Av.), 13. Mingorria (Av.), 14. Hervas (Cc.), 15. Las Batuecas (Sa.), 16. Guadramiro (Sa.), 17. Fuente del Sol (Va.), 18. Portillo (Va.), 19. Moraleja del Vino (Za.).

Figure 8. — *Tegenaria* du groupe *atrica* en Espagne, selon BARRIENTOS & RIBERA, 1988.



Figure 9. — *Tegenaria fuesslini* (originaux)



Les populations et l'espèce.

Avec les exemples précédents, il est clair qu'il y a un échelon intermédiaire important entre l'individu et l'espèce: la population. Appartiennent à une même population des individus qui ont bien plus de chance de se reproduire entre eux qu'avec d'autres membres de leur espèce. La taille d'une population dépend du comportement de l'espèce. Les araignées pratiquant en général le vol à voile, montreront des populations assez (ou très) larges.

La population est un ensemble flou. Une espèce peut ne former qu'une seule population (panmixie) et dans ce cas ne présenter aucune polytypie (et, accessoirement, montrer une évolution très lente, car la vitesse d'évolution semble liée à la facilité de spéciation. Cf. GOULD). A noter que l'absence de polytypie ne signifie pas l'absence de variation: à témoin *Argiope bruennichi*, semblable à elle-même de la Bretagne au Japon, et dont on peut en un lieu distinguer les individus par des détails du dessin. A l'inverse, une espèce peut être morcelée en une infinité de petites populations, et dans ce cas montrer des variations géographiques (probablement *Coelotes exitialis* de YAGINUMA. Cas des populations cavernicoles). Lorsque ces variations géographiques sont graduelles, on parle de cline (je ne connais pas de cline signalé explicitement chez les araignées). Si ces variations sont quelque peu discontinues (ou que la séparation géographique est franche), on peut parler de sous-espèces.

La notion de sous-espèce.

On considère comme appartenant à des sous-espèces différentes des populations (ou groupes de populations) qui sont, à la fois plus ou moins distinctes (morphologiquement ou autrement, mais génétiquement) et qui ont gardé la possibilité de se croiser librement (si elles se rencontrent...). La conséquence inévitable de cette définition est que deux sous-espèces d'une même espèce ne peuvent cohabiter sur le même territoire, sans quoi elles fusionneraient à nouveau en une seule population. Il n'y a de sous-espèces que géographiques (restriction: cas des parasites, où l'hôte peut remplacer la géographie). Autre détail, de nomenclature plus que de conception: on ne peut pas enlever une part de gâteau et laisser le gâteau entier (question de logique). Autrement dit, séparer une sous-espèce *b* d'une espèce *a* revient implicitement à créer une autre sous-espèce (*a*) pour la forme typique (ou pour tout ce qui n'est pas la sous-espèce *b*). C'est une chose bien digérée chez les ornithologues, depuis bien 50 ans, mais qui n'est pas encore prise en compte chez les arachnologues (du moins dans les listes d'espèces). Voir p. ex. une liste des "espèces" d'*Araneus*. Poids de l'histoire...

La nomenclature zoologique ayant abandonné la catégorie "variété", les systématiciens se sont rabattus sur la catégorie "sous-espèce", malgré le contresens, car ça permet de mettre un nom... Quelque bête différant d'une espèce connue, mais trop peu au goût du descripteur (celui de l'araignée n'est pas toujours pris en compte) pour en être clairement séparée, est décrite comme "sous-espèce". A rappeler que distinguer et nommer sont deux choses différentes. Dans certains cas, il semble bon de nommer une forme du seul fait qu'elle paraît particulièrement distincte.

Dans un article, KRAUS (2000) note qu'on a souvent des séries d'espèces voisines mais séparées géographiquement. KRAUS, croyant qu'une variation dans la

forme des organes génitaux entre deux populations isolées peut gêner ou empêcher des croisements ultérieurs, pense que la divergence entre deux populations peut conduire rapidement à des espèces vicariantes distinctes, le stade de sous-espèces gardant une frange d'hybridation possible étant instable. (KRAUSS parle de morphospecies, biospecies, superspecies, semispecies = allospecies). Pour lui, cela expliquerait la rareté des sous-espèces parmi les araignées.

KRAUSS donne parmi ses exemples les *Lepthyphantes* du groupe de *mansuetus* (1 : *L. auruncus*. 2 : *L. aridus*. 3 : *L. simoni*. 4 : *L. mansuetus*). Il note une zone où deux de ces espèces se trouvent sur la même station (sont syntopiques). Mais il n'a pas fait attention au fait que *L. simoni* et *L. mansuetus* cohabitent sur les Pyrénées et les Alpes françaises... (carte reprise de THALER, 1994 ; fig. 10). Pour beaucoup de cas, la connaissance précise des répartitions manque.

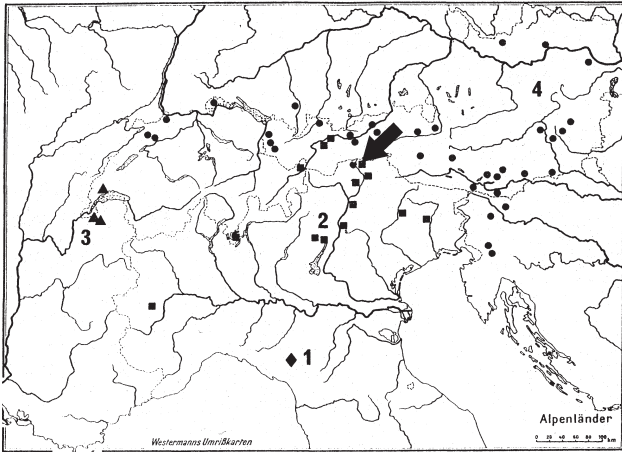


Figure 10. — *Lepthyphantes* du groupe de *mansuetus* dans KRAUS, 2000.

A mon humble avis, s'il y a si peu de sous-espèces décrites chez les araignées, la faute en revient aux arachnologues qui, soit n'ont pas pu faire un travail suffisant pour conclure à des sous-espèces (récoltes trop éparses), soit n'osent pas. Ou plus simplement ne s'y intéressent pas. BUFFON a clairement montré la possibilité de variations géographiques chez des espèces. Mais, maintenant encore, combien de figurations d'espèces trouve-t-on sans indication de provenance du spécimen figuré ?

La possibilité de variations géographiques confirme que le concept d'espèce ne peut avoir de cohérence qu'en un lieu donné.

Application de la sous-espèce

Pratiquement, si deux dites sous-espèces cohabitent, il y a tout lieu de penser que :

— soit il s'agit de variations intraspécifiques (polymorphisme si la variation est discontinue), et qu'il n'y a pas lieu d'y mettre des noms différents,

— soit qu'il s'agit de deux espèces distinctes.

Souvent, les auteurs ont pensé que des populations ayant des organes génitaux identiques (ressemblances "essentiels") mais des colorations différentes pouvaient constituer des sous-espèces différentes. Ce fut le cas de *Achaearanea tepidariorum* et *A. simulans* : petites différences de coloration, différence de taille, mais organes génitaux identiques (fig. 11). Mais les répartitions ne sont pas identiques : *A. tepidariorum* est

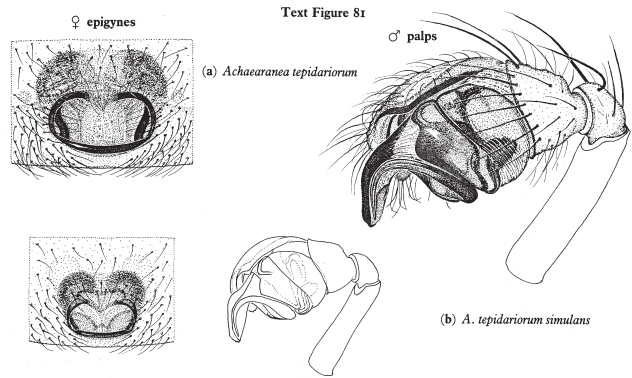


Figure 11. — *Achaearanea tepidariorum* et *A. simulans* dans ROBERTS, 1987.

cosmotropicale, *A. simulans* est européenne, et plutôt de l'Europe du Nord. Les habitats sont différents. Elles ont été considérées comme synonymes, ou comme sous-espèces. A mon avis, ce sont bien des espèces distinctes : dans certaines régions (Dordogne notamment) elles cohabitent, mais semble-t-il ne se mélangent pas.

Un cas semblable a été décrit du Brésil : des organes génitaux identiques, mais des différences de coloration, et surtout de taille. Les auteurs les considèrent donc comme deux espèces distinctes (restriction : description sur 2 individus...) (fig. 12).

B.A. Huber et al. / Zoologischer Anzeiger 243 (2005) 273-279

275

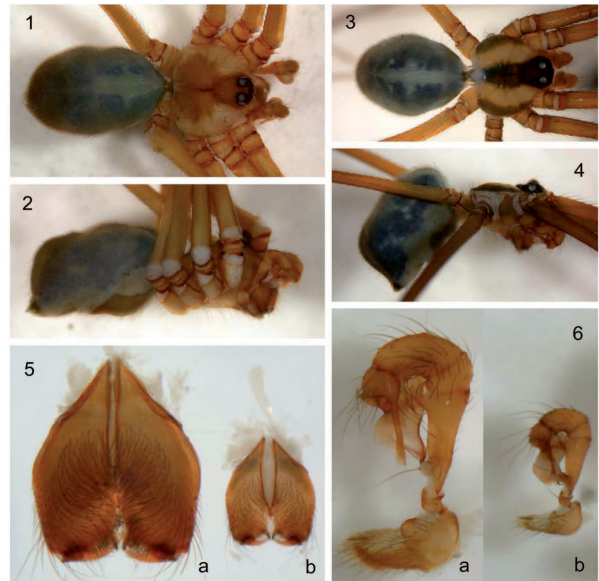


Fig. 1-6. *Psilochorus itagyryssu* and *P. ybytyguara*, holotypes. 1, 2. *P. itagyryssu*, dorsal and lateral views. 3, 4. *P. ybytyguara*, dorsal and lateral views. 5, 6. Male chelicerae and left palps of *P. itagyryssu* (a) and *P. ybytyguara* (b) at the same scales.

Figure 12. — Deux *Psilochorus* du Brésil, HUBER & al., 2005.

Cas de *Steatoda punctulata*, vu par LEVI, 1959 (fig. 13). L'espèce est variable (coloration et organes génitaux) ; les numéros donnent une proportion de l'épigyne) ; certains caractères ont une orientation clinale. Il semblerait à LEVI qu'il y a deux ensembles, mais rien ne lui permet de les isoler. Résultat : il n'ose rien en faire (nomenclaturalement).

Cas des *Latrodectus* vus par LEVI, 1959 (fig. 14-16). L'auteur réduit le genre à 6 espèces (plus 2 espèces possibles), dont deux à distribution mondiale. Les deux mondiales sont *L. geometricus* et *L. mactans*. Les synonymies ne sont cependant pas sûrement établies

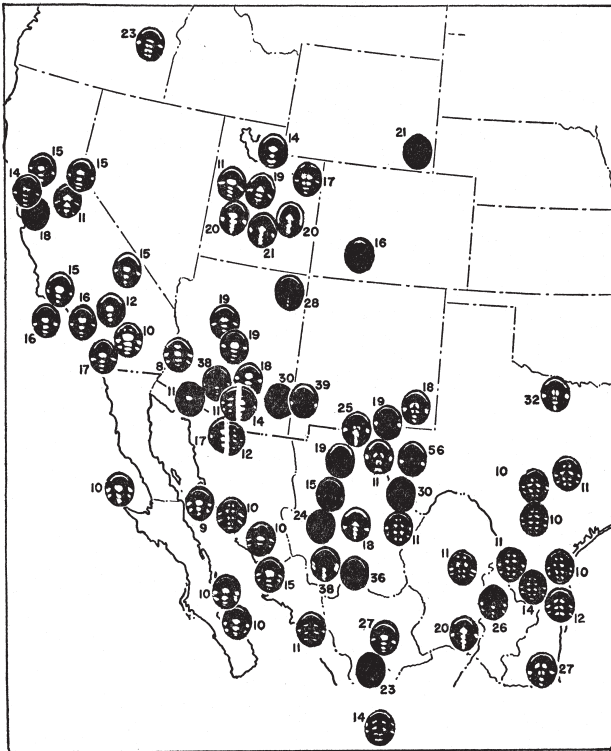


Figure 14. — *Steatoda punctata*, par LEVI, 1959.

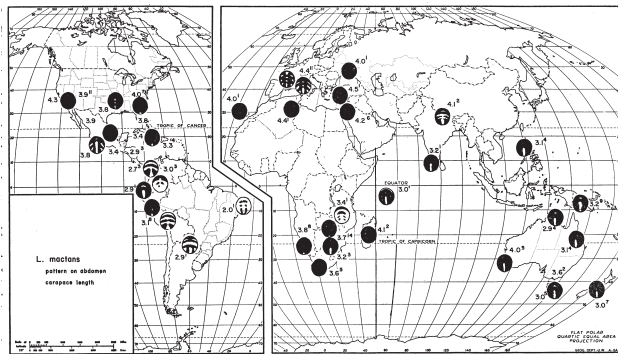


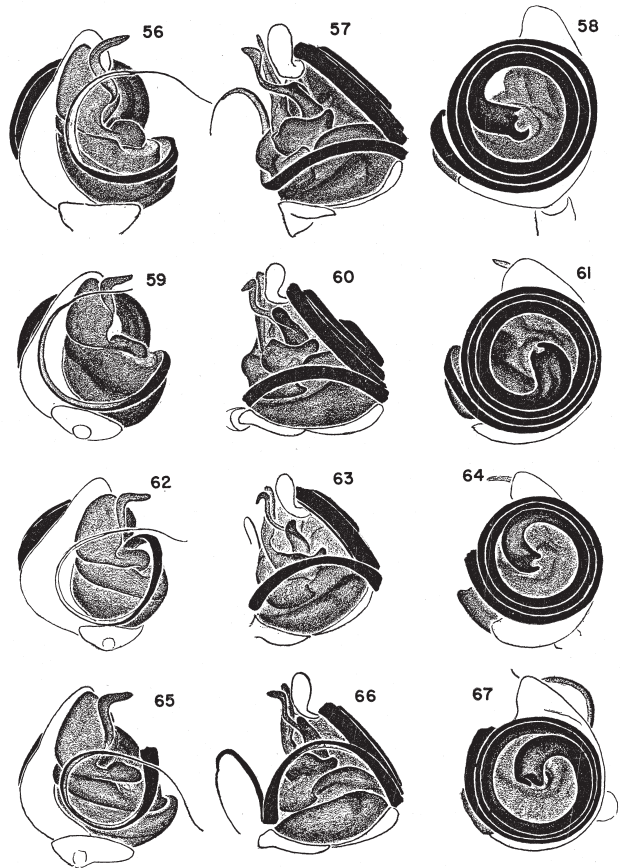
Figure 15. — *Latrodectus mactans* vu par LEVI, 1959.

pour LEVI. Pour *mactans*, LEVI distingue 5 sous-espèces :

- L. mactans mactans* — Amériques ;
- L. mactans tredecimguttatus* — Europe et Méditerranée ;
- L. mactans cinctus* — Afrique du sud ;
- L. mactans menavodi* — Madagascar ;
- L. mactans hasselti* — Inde à Nouvelle Zélande.

La mise en sous-espèce de *L. tredecimguttatus* a eu une conséquence curieuse. Certains l'ont admis, et ont cité *Latrodectus mactans* en Europe. D'autres ont considéré *Latrodectus tredecimguttatus* comme espèce distincte et l'ont cité comme telle. C'est pourquoi nous avons maintenant deux espèces de *Latrodectus* en Europe... Cas de spéciation livresque. On retombe sur l'inattention aux sous-espèces des arachnologues en général.

A noter que le catalogue de PLATNICK compte, actuellement, 31 espèces de *Latrodectus*. A la question que pose KRAUS, pourquoi y a-t-il si peu de sous-espèces, on peut probablement répondre ici aussi : parce que les arachnologues préfèrent saucissonner.



FIGS. 56-67. Variation in *Latrodectus mactans*, left palpus. 56-58. (Colorado). 59-61. (Peru). 62-64. (Corsica). 65-67. (Tasmania). Notice tighter embolus coil in individual palpus from Peru.

Figure 16. — *Latrodectus mactans*, bulbe du mâle, vu par LEVI, 1959.

Autre cas de sous-espèce reconnue (ou du moins revendiquée) : *Nephila senegalensis* (fig. 17). Comme quoi, quand on veut (voir des sous-espèces), on peut...

Un cas curieux : *Xysticus gallicus* (fig. 18-19). La forme typique (E) est répandue des Pyrénées à la Turquie (Capadoce) et au Caucase, en passant par les Tatras, identique à elle-même. Dans la vallée de Cha-

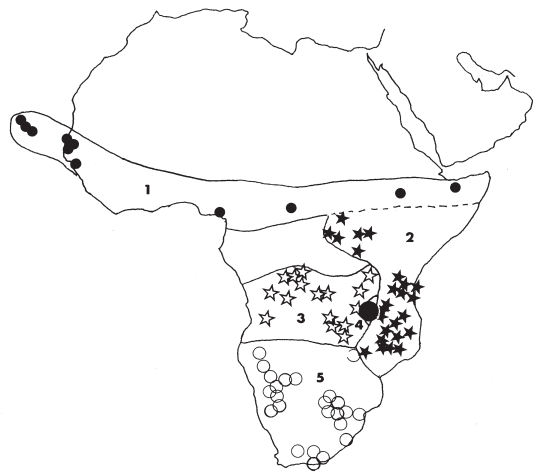


Fig. 13. — Aires de distribution des sous-espèces de la Néphile africaine *N. senegalensis* (Walckenaer, 1841) : 1. *N. s. senegalensis*; 2. *N. s. keysyrlingi*; 3. *N. s. braggantina*; 4. *N. s. nyikae*; 5. *N. s. annulata* (d'après Benoît, 1964, modifié).

Figure 17. — Sous-espèces de *Nephila senegalensis* d'après BENOÎT, 1964.

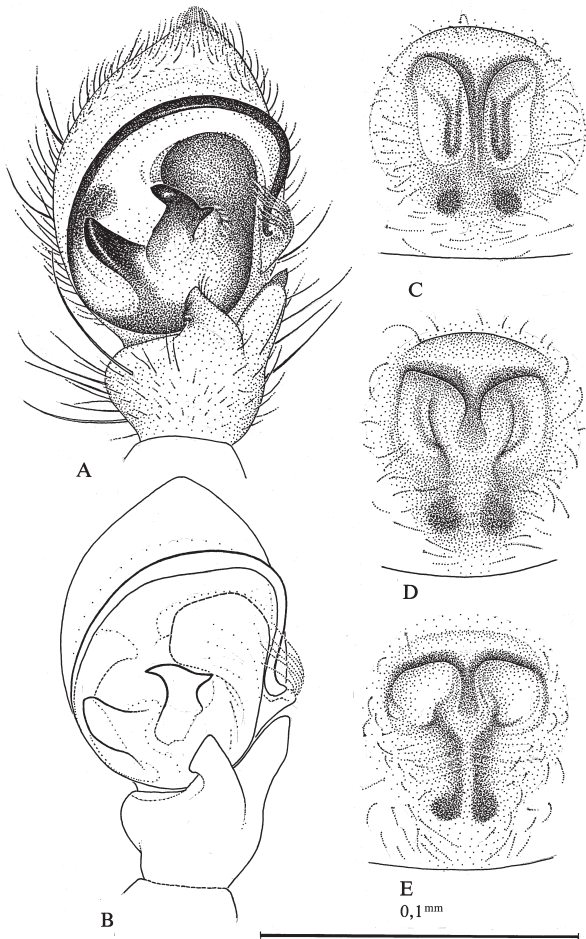


Figure 18. — *Xysticus gallicus*. A, C, D: forme de Chamonix (Haute-Savoie). B & F: forme typique (Pyrénées-Orientales).

monix, il y a une population de forme différente (C). Mais des intermédiaires existent, me faisant penser qu'il n'y a pas d'isolement spécifique de cette population. La géographie empêche d'y voir une sous-espèce locale (la forme de Chamonix est totalement incluse). Qu'en faire? Et puis, faut-il en faire quelque chose? D'autres variations notables existent sporadiquement (fig. 19). Faut-il nommer tout ce qu'on voit?

Cas des étho-species

BLANDIN, 1977, ne parle que de deux cas d'étho-species dans la littérature. La *Pardosa vlijmi*, supposée espèce jumelle de *Pardosa proxima* mais s'en distinguant par le comportement de cour, n'a semble-t-il pas été retrouvée. Mais d'autres cas sont mieux documentés. C'est le cas notamment de *Schizocosa ocreata* et *Schizocosa rovneri*. Les aires de répartition se recou-

vrent, les comportements de cour différents, mais en élevage l'hybridation est possible et la descendance est féconde. Pire: il existe(raît) des populations hybrides...

Allométries de croissance & critères spécifiques

Les cas des *Drassodes lapidosus* & *cupreus*, et d'une certaine façon aussi le cas de *Ciboneya antrata*, peuvent s'interpréter comme des allométries. Voici le cas des *Myro* (fig. 20-21).

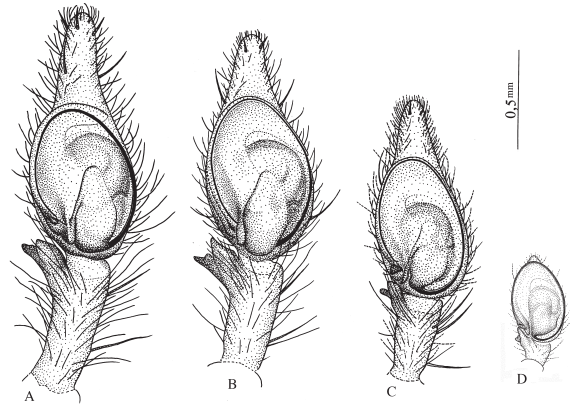


Figure 20. — Quatre espèces de *Myro*. (LEDOUX, 1986).

La ressemblance avec les quatre Dalton n'est pas fortuite; dans les deux cas, il s'agit d'allométrie: de croissance dans le cas des Dalton, entre espèces de taille différente ici.

Ces quatre espèces (avec des sous-espèces de taille différentes) se distinguent au premier abord par la taille. Mis en graphique en coordonnées logarithmiques, ces différences sont très fortement corrélées avec la taille ($r = 0,97$ et $0,98$). En regardant à nouveau les dessins, on observe que d'autres caractères (conducteur p. ex.) semblent aussi liés à la taille. C'est aussi le cas pour les épigynes des femelles.

L'existence d'allométrie entre espèces voisines signifie essentiellement que les "règles de construction" du développement embryonnaire et post-embryonnaire sont les mêmes chez ces espèces. Ce qui n'est en rien surprenant.

Revenons aux *Tetragnatha*. LOCKET & al., 1958, donnent un critère pour distinguer *T. extensa* et *T. pinicola*: le rapport diamètre du fémur I sur longueur du fémur III ($>0,20$, généralement $>0,23$ pour *T. extensa*, $<0,176$ pour *T. pinicola*). Or, au cours de la croissance, la patte I croît plus vite que la patte III, et *T. pinicola* est plus petite que *T. extensa*... (JUBERTHIE, 1955).

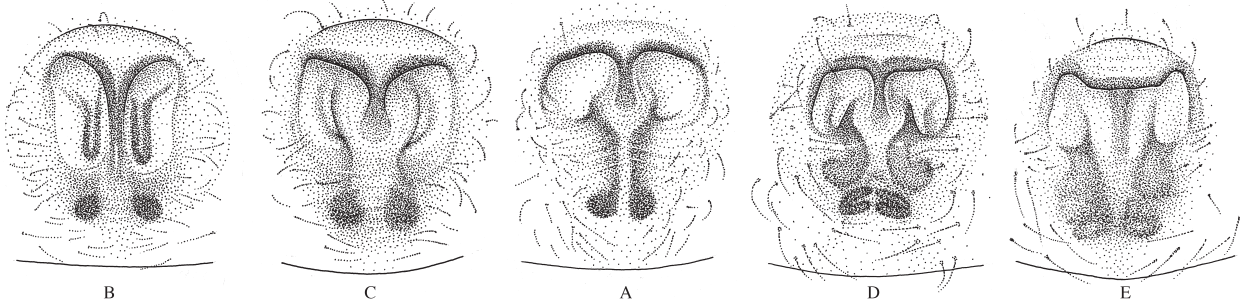


Figure 19. — *Xysticus gallicus*, variations de la forme e l'épigyne.

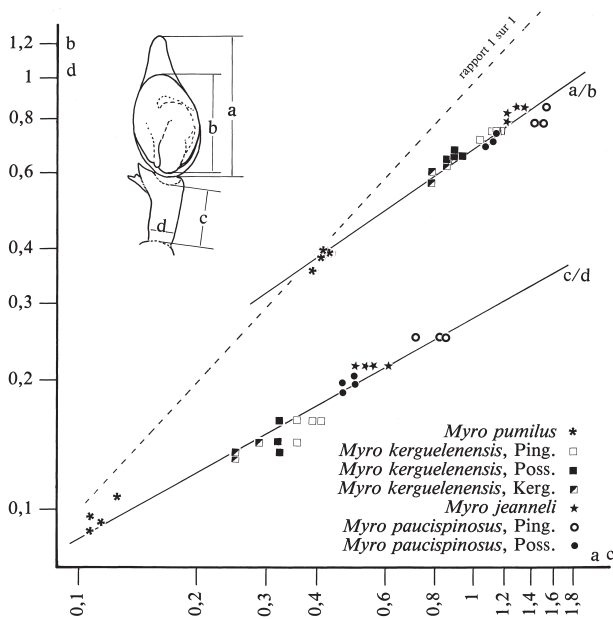


Figure 20. — Allométries de la forme des pattes-mâchoires de quatre espèces de *Myro* (LEDOUX, 1986).

Les caractères du point de vue pratique

Concernant les araignées, pourquoi se fie-t-on à certains critères et pas à d'autres ? (pré-réponse de WITTGENSTEIN : «“Nous en sommes tout à fait sûrs” ne signifie pas seulement que chacun, isolément, en est certain, mais aussi que nous appartenons à une communauté dont la science et l'éducation assurent le lien.» — «Notre savoir forme un large système. Et c'est seulement dans ce système que l'élément isolé a la valeur que nous lui conférons»).

- Dans l'ensemble, il faut souligner le rôle de l'histoire dans le choix des caractères à observer ou à négliger dans la description ou la reconnaissance des espèces.

- Croyance dans la valeur supérieure des caractères portés par des pièces solides (os, chitine etc.). C'est une question pratique au départ (mise en collection), qui est devenu une habitude, puis une croyance.

- Croyance dans la valeur des organes génitaux. A la suite de DUFOUR (1844) semble-t-il, on raconte des histoires de clé et serrure (coaptation supposée parfaite jusque dans les détails). Les organes génitaux paraissent plus particulièrement liés à la reproduction (Lapalissade), donc à l'isolement reproductif (mais là, le saut est incertain...). Ce n'est pas faux, bien sûr, mais il n'y a aucune raison pour que les organes génitaux soient invariables (illustration : *Coelotes exitialis* dans YAGINUMA ; *Araneus diadematus* dans ROBERTS).

- Sur-valorisation des discontinuités (surtout en ce qui concerne les parties rigides des organes génitaux). Or, la discontinuité est omniprésente : polymorphisme des escargots du genre *Cepaea*, stylus à un ou deux tours des tégenaires et jamais 1 tour 1/2 (fig. 21). N'oublions pas que c'est grâce aux discontinuités que Mendel a établi ses “lois de Mendel”. Cf. R. THOM et la théorie des catastrophes.

- L'ensemble combiné et appliqué aux araignées fait que les variations (surtout discontinues) des organes génitaux ne sont jamais (en fait, presque jamais : une bonne exception : ROBERTS t.2, à propos de *Araneus diadematus*) reconnues comme variations, mais tou-



Figure 21. — A gauche, *Tegenaria domestica*. A droite, *Histopona torpida*.

jours interprétées comme le signe d'une espèce différente. Est-ce raisonnable ?

Conclusion

Au commencement était le Verbe. Le quiproquo est venu ensuite. Tant qu'on ne se préoccupe que de décrire ou de reconnaître des espèces avec quelques individus, les choses paraissent claires. On reste dans le raisonnable. Mais, lorsque l'on cherche à comprendre les tenants et aboutissants de ce qu'on appelle “espèce”, ou que l'on observe de nombreux individus de provenances éloignées, des difficultés apparaissent, et on s'aperçoit qu'il ne peut y avoir ni définition claire ni pratique certaine : il est impossible de tout savoir sur des centaines d'individus, ni partout sur le monde. Et chaque espèce en fait à sa tête. Un auteur recenserait, dans la littérature moderne, 22 concepts de l'espèce. Le noyau de l'espèce est, avec les restrictions et aménagements qu'on voudra, l'isolement reproducteur ; mais l'isolement est un résultat, et les moyens de l'atteindre sont innombrables. Nous n'avons accès le plus souvent qu'à des caractères morphologiques, plus rarement à l'écologie et au comportement, et tous ne sont que des signes, non des preuves.

Bibliographie

- BARRIENTOS, A. & RIBERA, C. 1988 — Algunas reflexiones sobre las especies del grupo “*atraca*”, en la Península Ibérica (Araneae, Agelenidae, *Tegenaria*). — *Revue Arachnologique*, 7 (4) : 141-162.
- BLANDIN, P., 1977. — Le problème de l'espèce chez les araignées. in : BOCQUET, GÉNERMONT & LAMOTTE (éds) Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Société Zoologique de France...*
- BOLZERN, A. & HÄNGGI, A., 2006. — Drassodes lapidosus und Drassodes cupreus (Araneae: Gnaphosidae), eine unendliche Geschichte. — *Arachnologische Mitteilungen*, 31 : 16-22.
- GOULD, S.J., 2006. — La structure de la théorie de l'évolution. *Gallimard*, Paris. 2033 p.
- HEPNER, M. & MILASOWSKY, N., 2006 — Morphological separation of the Central European *Trochosa* females (Araneae, Lycosidae). — *Arachnologische Mitteilungen*, 31 : 1-7.

- HUBER & PÉREZ GONZÁLEZ, 2001. — Female genital dimorphism in a spider (Araneae: Pholcidae). — *Journal of Zoology*, London, **255** : 301-304.
- HUBER, B.A., RHEIMS, C.A. & BRESCOVIT, A.D., 2005. — Speciation without changes in genital shape: a case study on Brazilian pholcid spiders (Araneae, Pholcidae). — *Zoologischer Anzeiger*, **243** : 273-279.
- HUXLEY, J.S., 1932. — Problems of relative growth. *Methuen & Co. Ltd.*, London. 276 p.
- JUBERTHIE, C., 1955. — Sur la croissance post-embryonnaire des Aranéides: croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. — *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, **90** : 83-102.
- KRAUS, O., 2000. — Why no subspecies in spiders? In: TOFT & SCHARFF ed., *European Arachnology 2000*, pp. 303-314.
- KREMER, A. & PETIT, R., 2001. — L'épopée des chênes européens. — *La Recherche*, n°**342**, mai 2001 :
- LEDOUX, J.-C., 1991. — Araignées des îles subantarctiques françaises (Crozet et Kerguelen). — *Revue Arachnologique*, **9** (10) : 119-164.
- LEVI, H.W., 1959. — The spider genus *Latrodectus* (Araneae, Theridiidae). — *Transactions of the American Microscopical Society*, **78** (1) : 7-43.
- LEVI, H.W., 1959. — Problems in the spider genus *Steatoda* (Theridiidae). — *Systematic Zoology*, **8** (3) : 107-116.
- LHERMINIER, P. & SOLIGNAC, M., 2005. — De l'espèce. *Ed. Syllepse*, Paris. 694 p.
- LOCKET, G.H., MILLIDGE, A.F. & LA TOUCHE, A.A.D., 1958. — On new and rare British spiders. — *Annals and Magazine of Natural History*, (113) **1** : 1137-146.
- MAELFAIT, J.-P., DE KEER, R. & DE MEESTER, L., 1990. — Genetical background of the polymorphism of *Oedothorax gibbosus* (Blackwall) (Linyphiidae, Araneae). — *Revue Arachnologique*, **9** (2) : 29-34.
- MAYR, E., 1963. — Animal species and Evolution.
- MAYR, E., 1970. — Population, species, and Evolution. *Harvard University Press*, Cambridge, Massachusetts. 453 p.
- MILLIDGE, A.F., 1975. — Re-examination of the erigone spiders "Micrargus herbigradus" and "Pocadicnemis pumila" (Araneae, Linyphiidae). — *Bulletin of the British Arachnological Society*, **3** (6) : 145-155.
- ROBERTS, M.J., 1985 & 1987. — The Spiders of Great Britain and Ireland, vol. 1 et vol. 2. *Harley Books*.
- SATTLER, R., 1966. — Towards a more adequate approach to comparative morphology. — *Phytomorphology*, **16** (4) : 417-429.
- YAGINUMA, T., 1986. — Spiders of Japan in color, new edition. *Hoikusha publishing Co.*, Osaka.