

Problèmes taxonomiques des Amblypyges et des Arachnides avec spermatophores en général (Arachnida, Amblypygi)

par Paolo Marcello BRIGNOLI*

Résumé

En partant des difficultés taxonomiques existant chez les Amblypyges, l'auteur discute la valeur théorique relative des caractères taxonomiques basés sur les structures copulatoires et sur la «periphère Gestalt» (sensu HENNIG). Il discute le problème de la barrière mécanique et, contrairement à d'autres auteurs, il en admet la fréquente existence et en explique l'origine, en la considérant comme un mécanisme d'isolement secondaire, sélectivement avantageux, en particulier dans le cas de taxa partiellement sympatriques, à comportements sexuels simples, du même type.

L'existence d'une barrière mécanique peut être envisagée aussi chez les Arachnides avec spermatophores, mais les différences morphologiques dans les spermatheques, dans tous les cas où il n'y a pas pénétration d'un organe de copulation jusqu'à elles, sont probablement sélectivement indifférentes.

Summary

After exposing shortly the taxonomical problems of the Amblypygi, the author discusses the theoretical relative value of the taxonomical characters derives from the copulatory structures and from the «periphère Gestalt» (sensu HENNIG). The concept of mechanical barrier is discussed; in opposition to other authors, its frequent existence is admitted; a theory on its origin is proposed, in which it is considered a secondary isolating mechanism, selectively advantageous specially in case of partly sympatric taxa with a similar, simple sexual behaviour.

A mechanical barrier may exist also in Arachnida with spermatophores, but the morphological differences in the spermathecae, in all those cases in which the male organ does not penetrate until them, are probably selectively indifferent.

* Adresse de l'auteur: Istituto di Scienze Ambientali, Settore Zoologico, Università di L'Aquila (Italie).

Introduction

Depuis quelques années, j'étudie une importante collection d'Amblypyges du genre *Paraphrynus* Moreno, 1940, récoltés dans des grottes mexicaines par le Dr. Roberto ARGANO et le Prof. Valerio SBORDONI de l'Université de Rome. L'existence de la récente révision de MULLINEX (1975) aurait dû rendre cette étude facile et sans problèmes, mais la réalité est bien différente.

Le caractère principal employé par MULLINEX (nombre et disposition des épines des pédipalpes) est d'emploi incertain et malaisé, non seulement à cause de la difficulté d'orienter d'une façon standard les articles des pédipalpes, mais aussi à cause d'une variabilité considérable, apparemment intrapopulationnelle. De plus, il y a aussi souvent des différences entre les deux pédipalpes chez un même individu.

En pratique, ces difficultés sont les mêmes que celles qui ont poussé le «lumper» KRAEPELIN à ne pas accepter, en général, les espèces décrites par le «splitter» POCKOCK.

J'ai essayé, aussi, d'employer les genitalia femelles (le nombre des mâles étant très limité). Le nombre d'espèces (populations?) individualisées de cette façon est supérieur à celui admis pour le Mexique par KRAEPELIN, mais inférieur de beaucoup à celui admis par MULLINEX (et POCKOCK).

L'emploi de méthodes numériques est aussi rendu impossible du fait d'un nombre trop faible d'individus pour chaque grotte.

Je vais évidemment continuer cette recherche, en employant aussi d'autres caractères, mais les difficultés rencontrées m'ont suggéré cette note qui, je pense, est d'un intérêt général.

I. Rôle des caractères au niveau spécifique

VACHON a, assez récemment (1975), déjà traité de la valeur des caractères taxonomiques chez les Arachnides. Pour ma part, je vais considérer principalement la systématique au niveau alpha-spécifique.

L'idée qu'il existe une barrière de reproduction entre une espèce et une autre est assez ancienne. MAYR, DOBZHANSKY etc. n'ont fait qu'exprimer en termes scientifiques ce que l'on pensait depuis assez longtemps. On sait aussi que les barrières sont multiples et assez compliquées.

Les systématiciens, dans la plupart des cas (c'est un secret de Polichinelle), n'ont devant eux que des bêtes mortes dont la biologie est généralement inconnue. Il est donc normalement impossible de vérifier l'existence des barrières les plus communes : éthologique et écologique. Si les animaux (comme d'habitude) sont morts depuis longtemps, il n'est pas non plus possible d'en étudier les chromosomes ou d'employer l'électrophorèse.

On finit donc par donner des noms à nos animaux suivant les traditions de chaque groupe, c'est-à-dire en employant des caractères proposés souvent à une époque où on commençait à peine à parler d'évolution (pour ne pas parler des barrières). On cherche des caractères nouveaux presque uniquement lorsqu'il y a des querelles entre systématiciens. Si tout le monde est d'accord, on peut très bien travailler avec des

méthodes d'il y a un siècle. Très souvent, des caractères nouveaux, trouvés dans des groupes à systématique «stable», sont refusés par beaucoup d'auteurs, en particulier s'ils obligent à changer de technique d'étude.

Tout le monde connaît ces faits. On sait aussi que c'est à cela que l'on doit le peu de considération dont jouit la systématique parmi les biologistes, mais la majorité des systématiciens, heureux dans leurs «niches», ignorent tout ce qui les entoure (y compris les systématiciens qui s'occupent d'autres groupes).

L'exemple des Amblypyges, dont je suis parti, n'est pas un cas spécial. Il y a un grand nombre de groupes étudiés avec les caractères choisis par pur hasard par le chercheur Titius, reniés ensuite par Caius et enfin «revalidés» par Sempronius, toujours sans en discuter la valeur.

Un caractère a-t-il une valeur? Evidemment non si une majorité de chercheurs le considèrent «bon» sans le discuter (la taxonomie n'est pas la politique), non, encore, s'il ne permet que de diviser X individus en 2, 3, 4, y groupes. Personne en effet ne nous garantit que ces groupes sont des espèces, ou, pour mieux dire, des «Biospezies» dans le sens allemand.

Notre but, en tant que biologistes, n'est pas simplement de diviser les animaux en groupes et de leur donner des noms, mais est aussi d'individualiser les Biospezies, même dans le cas, très commun, des groupes à taxonomie exclusivement morphologique. Il faut s'efforcer, en décrivant des Morphospezies, de démontrer, si possible, leur correspondance avec autant de Biospezies.

Il est donc impossible de considérer au même niveau tous les caractères. Avec des méthodes numériques ou des caractères méristiques, on arrive seulement à individualiser des Morphospezies d'une bien faible valeur. Sans autres renseignements, avec ces méthodes, on pourrait facilement décrire plusieurs espèces de chiens ou même d'hommes. Ajouter à un travail taxonomique de beaux diagrammes, des colonnes de chiffres, «fait très scientifique», mais ne transforme pas une Morphospezies en Biospezies.

II. Choix des caractères

Dans beaucoup de groupes, on peut être embarrassé lorsque l'on doit choisir entre les caractères de la reproduction et ceux de la «periphère Gestalt» (sensu HENNIG, 1950). Trop souvent, c'est la tradition qui a choisi. Chez beaucoup d'Arachnides, pour les raisons exposées par VACHON (1952, p.46), on a préféré la «periphère Gestalt».

Pour les Opilions et les Solifuges en particulier, ce choix a conduit à une situation qu'il est difficile de considérer comme positive. La découverte d'espèces nouvelles est un peu trop facile. Par exemple, dans le dernier travail sur les Solifuges d'Iran (région pour laquelle on connaissait déjà un important nombre d'espèces et qui est écologiquement assez uniforme), sur seulement neuf individus, KRAUS (1959), en employant les caractères de ROEWER, a reconnu un genre nouveau, cinq espèces nouvelles et une seule espèce déjà connue. Chez les Opilions, depuis quelque temps, on emploie aussi les genitalia et on a réduit un peu le nombre des espèces.

La situation est sans doute meilleure chez les Pseudoscorpions et les Scorpions, grâce, principalement, à l'emploi de la trichobothriotaxie. Cette méthode, bien illus-

trée par VACHON (1973), permet sans doute d'individualiser de «bonnes Morphospezies» (meilleures que celles des Opilions et des Solifuges établies d'après les méthodes grossières de ROEWER). On ne connaît, cependant, pas encore suffisamment le rôle des trichobothries dans la vie des animaux qui les possèdent pour affirmer catégoriquement qu'une différence dans leur nombre ou leur position fait preuve de l'existence de barrières éthologiques ou écologiques. Face à deux Morphospezies ne se distinguant seulement que d'après leur trichobothriotaxie, peut-on affirmer être en présence de deux Biospezies?

Pour revenir aux chiens, il suffit de rappeler qu'à côté des races plus ou moins velues, il y en a aussi à poil presque absent (les «chiens nus» mexicains). D'après les poils, on pourrait (sans doute) décrire des races écologiques et, ne considérant aucun autre caractère, peut-être même des espèces séparées par des barrières écologiques.

Les trichobothries, ainsi que n'importe quel autre organe sensoriel du même type, n'ont pas, à mon avis, pour les animaux qui les possèdent, une importance biologique supérieure à celle qu'ont les poils pour les animaux homéothermes. En tout cas, de petites différences de positionnement des trichobothries ne peuvent pas avoir une grande importance biologique.

III. Les caractères dérivés des genitalia

L'importance exceptionnelle que l'on attribue (au moins depuis DUFOUR, 1844) aux genitalia et, en particulier, aux structures copulatoires, dérive, on le sait, du syllogisme suivant: «pour s'accoupler, deux animaux doivent avoir des genitalia qui se correspondent (système clef-serrure). Si deux individus ont des genitalia différents, ils ne peuvent pas s'accoupler: donc on est en présence de deux espèces différentes».

Ce syllogisme est apparemment en plein accord avec la théorie moderne des barrières, ce qui donne beaucoup de satisfaction aux taxonomistes qui emploient comme caractères les genitalia et se considèrent ainsi comme des «biologistes modernes».

En réalité, deux animaux, avant d'essayer de s'accoupler, doivent avoir décidé de l'essayer. Sauf quelques rares exceptions (il y a des groupes de «maniaques sexuels», dans lesquels les mâles essaient de s'accoupler avec tout ce qui bouge, comme par exemple certains Diptères et Amphibiens), ils le décident après avoir reconnu:

- a. qu'ils appartiennent à la même espèce,
- b. qu'ils sont de sexe différent,
- c. qu'ils sont tous deux disposés à s'accoupler (chez les hermaphrodites, b n'est pas nécessaire).

Apparemment donc, s'il existe une barrière éthologique, une copulation est impossible. Suivant ce raisonnement, KRAUS (1968) a nié toute valeur, en tant que mécanisme d'isolement, aux barrières mécaniques. D'après lui, lorsqu'elles existent, elles ne sont qu'une conséquence de la spéciation et jamais une cause.

D'un point de vue pratique, cela équivaut à dire, brutalement, qu'il n'y a au fond aucune différence entre les «dessinateurs» des genitalia, les «compteurs» de poils et les «mesureurs» de pattes et de nuances de couleurs. Toute la systématique morphologique serait au même niveau.

À mon avis, quand-même, s'il n'est pas possible d'imaginer une spéciation par variation des genitalia (un individu à genitalia mutés pourrait s'accoupler avec un

individu normal seulement si ses organes génitaux sont encore morphologiquement compatibles, cette mutation pourrait devenir dominante par pleiotropie, mais on n'aurait pas encore une barrière intraspécifique), il n'est pas convaincant de nier avec KRAUS, toute valeur aux différences morphologiques dans les genitalia, en les réduisant à un «Beiprodukt allgemeiner genetischer Divergenz» et en affirmant que leur incroyable multiplicité de forme «erfolgt vielfach ohne erkennbare Tendenzen, also richtungslos».

Une divergence génétique mène normalement à une divergence morphologique, mais, comme chaque taxonomiste le sait très bien, dans chaque groupe animal il n'y a jamais trop de caractères permettant de diviser en deux ou plusieurs groupes un ensemble d'individus. La plupart des caractères dérivés de la «periphäre Gestalt» ne conduisent pas normalement à des résultats univoques, alors qu'étrangement, les genitalia très souvent nous donnent de bons résultats. Pourquoi une divergence génétique devrait-elle se manifester dans beaucoup de groupes de cette façon, si les genitalia ne sont que des organes comme tous les autres ?

D'après KRAUS (op. cit.) cette variabilité serait due à la nature non adaptative des genitalia, leurs variations seraient «völlig im Bereich funktioneller Bedeutungslosigkeit... atelisch». Vue la nature polygénique des genitalia, une mutation qui engendrerait une spéciation conduirait presque automatiquement à une modification dénuée de toute valeur sélective des genitalia.

Il faut, sur ce point, se rappeler deux faits et une théorie :

a. Dans n'importe quelle espèce, le premier individu muté (et possible progéniteur d'une espèce nouvelle), pour s'accoupler peut avoir des genitalia (de forme et/ou de dimensions) en dehors de la moyenne, mais jamais au «dehors de la courbe de Gauss». La variabilité possible est donc bien limitée.

b. Pour beaucoup de groupes, il existe un nombre incroyable de types de genitalia, assez constants en forme et en dimensions, non liés par des types intermédiaires, que l'on peut aisément réunir en groupes, au point de pouvoir les utiliser pour «bâter» des genres et des familles.

c. D'après la vieille théorie de DARWIN, utilisée par KOSSWIG (1960) pour expliquer les réductions oculaires des animaux cavernicoles, un organe peut varier beaucoup s'il est soustrait à la sélection naturelle.

Puisque des organes polygéniques et compliqués comme les genitalia ont une variabilité individuelle réduite et une variabilité générale considérable, mais non énorme, ils ne peuvent pas être considérés, comme le fait KRAUS, comme soustraits à la sélection naturelle.

Il ne suffit pas d'admettre, avec KRAUS, une possibilité d'évolution des genitalia dans le sens d'une amélioration de l'ancrage entre les organes mâles et femelles, car cette explication fonctionnelle n'arrive pas à nous faire comprendre pourquoi deux espèces possédant des genitalia du même type devraient se distinguer par quelque partie de leurs genitalia et pourquoi, très souvent, ces différences devraient être exactement celles qui empêchent une copulation. Si la barrière mécanique n'a aucune valeur, pourquoi devrait-elle apparaître si fréquemment ?

Le problème réel, à mon avis, est que l'on a donné trop d'importance à la barrière éthologique. Beaucoup d'auteurs, comme le note ALCOCK (1979) «have tended to believe that there can be only one behavioral repertoire characteristic of a species».

Toutes les études récentes nous démontrent qu'il existe une variabilité individuelle du comportement, exactement comme il existe une variabilité individuelle de la

forme et/ou dimension des structures copulatoires. Comme pour tous les phénomènes biologiques, en disposant des données nécessaires, on pourrait tracer des courbes de Gauss «comportementales» et «génito-morphologiques». Cette variabilité a quand-même des limites bien fixées, car un individu «anormal» (au dehors de ces limites, des courbes de Gauss) ne pourrait pas s'accoupler.

En admettant que le premier pas dans la spéciation soit celui d'un changement comportemental (*lato sensu*, c'est-à-dire aussi écologique), au sein d'une espèce d'origine, définissable par une seule courbe de Gauss «comportementale», on aurait deux taxa (pas encore deux espèces) définissables par deux courbes de Gauss, encore en partie superposées (le mutant engendrant cette division ne pouvant pas avoir eu un comportement en dehors de la courbe de Gauss originaire).

Dans le cas d'une sympatrie partielle, une mutation dans la morphologie des genitalia, entraînant aussi le redoublement de la courbe de Gauss «génito-morphologiques», pourrait être à mon avis très avantageuse d'un point de vue sélectif, car de cette façon, les possibilités d'hybridation (sélection négative, car les hybrides auraient un comportement plutôt en dehors de la moyenne) seraient encore réduites.

En pratique, il faut envisager une situation dans laquelle une majorité d'individus d'un taxon ne se croisent pas avec des membres d'un autre taxon, du fait de petites différences comportementales. Si à cette barrière incomplète (qui peut facilement disparaître pour plusieurs raisons, comme on le sait, d'après de nombreuses expériences de laboratoire) s'ajoute une barrière mécanique incomplète, les possibilités d'hybridation sont réduites de beaucoup.

Le nombre important d'hybrides naturels, connus chez certains groupes (comme par exemple le genre *Carabus*, cf. PUISSEGUR, 1964), est pour moi une démonstration de l'apparition graduelle des barrières.

Le pas suivant, c'est-à-dire l'augmentation (ou l'achèvement) des barrières, pourrait aller dans le sens de l'augmentation significative d'une seule. En effet, il faut distinguer entre le cas d'animaux à comportement pré-copulatoire et/ou structures copulatoires compliquées (c'est-à-dire rendant nécessaire l'emploi de plusieurs appareils et/ou structures sensorielles, formés par plusieurs parties, même d'origines embryologiques différentes) et celui des animaux «simples» sous ces aspects. Dans le premier cas, le nombre de possibilités de mutation est évidemment supérieur à celui du deuxième. Si le comportement pré-copulatoire d'un animal est compliqué (par exemple, s'il consiste en un rituel nécessitant une série de mouvements, de changements de couleurs, émissions de sons et de substances chimiques), alors que ses organes de copulation sont très simples, il est plus vraisemblable que c'est le comportement qui changera dans le futur. Si, au contraire, son comportement sexuel est très simple et ses organes de copulation formés par plusieurs pièces séparées, il est plus vraisemblable que le changement interviendra au niveau de celles-ci.

Cette revalorisation de la barrière mécanique pourrait surprendre, car il s'agit sans aucun doute d'un mécanisme «coûteux» (et même dangereux, car il pourrait conduire à la mort d'un individu qui se tromperait de partenaire), mais il ne faut pas s'obstiner à voir la sélection comme une force «rationnelle» qui pousse l'évolution toujours dans le meilleur sens. A moins que toutes nos théories sur la spéciation soient fausses, il faut reconnaître l'énorme avantage sélectif représenté par l'élimination d'hybrides comportementaux et/ou écologiques, qui peut être obtenu en multipliant

les barrières. A mon avis (mais, évidemment, il s'agit encore d'une hypothèse), très souvent les barrières comportementales et écologiques ne sont pas toujours suffisantes et lorsque cela est possible, grâce à la morphologie des structures copulatoires, la barrière mécanique s'ajoute aux autres (on pourrait rappeler la récente recherche d'OLIVE, 1982, montrant que les phéromones dans le genre *Argiope* ne sont pas strictement spécifiques).

Donc pour le taxonomiste, tout caractère qui démontre l'existence d'une barrière mécanique est d'une énorme valeur. Parmi les espèces décrites en employant des caractères de ce genre, les Morphospezies sont les plus sûres.

Mes conclusions sont tout-à-fait contraires à celles de KRAUS (op. cit.) qui écrivait : «mit der Herausbildung von sekundärer, unter natürlichen Bedingungen wirksamen, genitalmorphologischen Schranken, kann dageger gar nicht erst gerechnet werden».

IV. Cas des animaux produisant des spermatophores

Je ne vais pas discuter ici des animaux qui produisent des spermatophores et qui les transfèrent aux femelles par des structures copulatoires secondaires (dont l'évolution est influencée par les mêmes faits que ceux qui provoquent des modifications dans les organes copulatoires liés aux genitalia). Par manque de temps (et de documentation) je vais me limiter aux arachnides qui déposent leur spermatophore au sol, en présence ou en l'absence de la femelle. A première vue, on devrait dans ces groupes supposer impossible l'existence de n'importe quelle barrière mécanique et se limiter à admettre des barrières d'autre type, pré- et post-copulatoires.

En réalité, dans beaucoup de cas on peut distinguer des taxa d'après les genitalia des mâles ou des femelles (ou même dans les deux sexes), ce qui permet d'admettre aussi, dans ces groupes, une forme de barrière mécanique.

S'il est facile de comprendre la valeur d'une modification de la forme du spermatophore (donc des structures qui le produisent) et des organes qui permettent à la femelle de l'introduire dans son corps, il est beaucoup plus difficile de comprendre pourquoi, en l'absence de copulation, les spermathèques des femelles devraient être différentes d'une espèce à l'autre (ce problème se pose aussi pour les groupes chez lesquels il y a copulation, mais sans pénétration d'un organe mâle jusqu'aux spermathèques).

La variabilité considérable des spermathèques chez certaines araignées haplogynes, chez lesquelles il n'y a pas une coadaptation entre embolus et ductes de copulation (BRIGNOLI, 1969, 1976) me pousse à considérer ces structures en bonne partie comme sélectivement indifférentes.

V. Conclusions

Tout systématicien, devant son tas de bêtes mortes, devrait, sans donner une importance spéciale à la tradition, distinguer :

a. Des groupes avec genitalia de structure compliquée, pour lesquels une barrière mécanique est vraisemblable.

b. Des groupes à genitalia simples (ou à fécondation externe) pour lesquels une barrière mécanique n'existe pas ou est très grossière.

S'il est chanceux (c'est-à-dire si son groupe est du premier type), face à des différences très nettes, il pourra individualiser de bonnes Morphospezies correspondant, presque certainement, à des Biospezies. Sa seule possibilité d'erreur est de réunir dans une seule Morphospezies plusieurs Biospezies ne se distinguant que par des caractères qui ne se reconnaissent que sur les animaux vivants.

Si son groupe est du deuxième type, pour faire un travail qui ait un sens, il devra employer le plus grand nombre de caractères possible. Les espèces décrites avec un seul type de caractère (qualitatif, numérique, méristique) ont une valeur bien faible.

Bibliographie

- ALCOCK, J., 1979. — The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps, *in*: BLUM, M.S. & BLUM, N.A., Sexual selection and reproductive competition in insects. Pp.381-402. *Academic Press*.
- BRIGNOLI, P.M., 1969. — Note sugli Scytodidae d'Italia e Malta. — *Fragm. ent.*, **6**: 121-166.
- BRIGNOLI, P.M., 1976. — Beiträge zur Kenntnis der Scytodidae. — *Rev. Suisse Zool.*, **83**: 125-191.
- DUFOUR, L., 1844. — Anatomie générale des Diptères. — *Ann. Sci. nat.*, **1**: 244-264.
- HENNIG, W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 pp. *Deutscher Zentralverlag, Berlin*.
- KOSSWIG, C., 1960. — Darwin und die degenerative Evolution. — *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburrg*, N.F., **4**: 21-42.
- KRAUS, O., 1959. — Solifugen aus dem Iran. — *Senckenberg. biol.*, **40**: 93-98.
- KRAUS, O., 1968. — Isolationsmechanismen und Genitalstrukturen bei wirbellosen Tieren. — *Zool. Anz.*, **181**: 22-38.
- MULLINEX, C.L., 1975. — Revision of *Paraphrynus* Moreno for North America and the Antilles. — *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, **116**: 1-80.
- OLIVE, C.W., 1982. — Sex pheromones in two orbweaving spiders: an experimental field study. — *Journ. Arachnol.*, **10**: 214-245.
- PUISSEGUR, C., 1964. — Recherches sur la génétique des Carabes. — *Vie et Milieu, suppl.*, **18**: 1-288.
- VACHON, M., 1952. — Etudes sur les scorpions. 482 pp. *Institut Pasteur, Alger*.
- VACHON, M., 1973. — Etude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, (3) **140**: 857-958.
- VACHON, M., 1975. — Concept et rôle du caractère en classification. — *Proc. 6th Int. Arachn. Congr.* (Amsterdam, 1974), pp. 3-6.