

PAOLO MARCELLO BRIGNOLI

VUE D'ENSEMBLE SUR LES ARAIGNÉES D'ITALIE (ARANEAE)

Riassunto — *Veduta d'insieme sui ragni italiani (Araneae)*. Questo lavoro è una breve sintesi delle nostre conoscenze sulle origini del popolamento dei ragni italiani. Dopo brevi considerazioni paleogeografiche e paleoclimatologiche (si ipotizza che l'andamento delle isoterme di gennaio degli 8°C che rappresentano il limite estremo della distribuzione per molte specie termofile attuali, fosse simile a quello attuale nell'epoca preglaciale e che le glaciazioni lo abbiano spostato), si sostiene che le glaciazioni hanno eliminato totalmente dalla penisola (e, almeno parzialmente, dalle isole) le specie termofile ed hanno ridotto le altre specie (distinte in due gruppi: temperato-freddo e temperato) in zone di rifugio localizzate in particolare lungo la costa tirrenica e nella zona sardo-corsa. Analoghi fenomeni sono avvenuti nella zona alpina. L'isolamento in zone di rifugio dell'antica fauna preglaciale ha portato spesso, ma non sempre, a fenomeni di speciazione. L'Italia è stata in seguito ripopolata con elementi termofili a partire da zone rifugiali sudmediterranee (o mediterraneo-occidentali) nonché di elementi di clima temperato e temperato-freddo provenienti in maggior parte da rifugi asiatici ed in piccola parte da rifugi posti in altre zone mediterranee.

Summary — *Some general remarks on the Italian spiders*. This paper is a brief synthesis on our knowledge on the origins of the Italian spider fauna. The major event which has influenced the spider fauna of this country are the glaciations, which have limited the ancient preglacial fauna (which, it is hypothesized, was not very different from the actual one) to refugial areas; the thermophilous species should have completely disappeared from peninsular Italy (and also, in part, from the islands). The other species (distinguished in two groups: of moderately cold and of temperate climate) have given origin, by isolation, to some endemic forms. Most Italian spiders are of recent immigration from refugial areas located partly in the Mediterranean and partly in Palearctic Asia.

Key words — Spiders, Italy, Zoogeography.

Pour longtemps, à cause la facilité de dispersion de certaines espèces, les biogéographes « historiques » ont considérées peu intéressantes les araignées: il est donc remarquable que dans les dernières années un bon nombre d'aranéologues se soit « converti » à la biogéographie historique.

Malheureusement, le chemin de cette discipline est parsemé de pièges, dues à l'excessive confiance dans les données de la littérature et, trop souvent, à la tendance à ne pas vouloir supposer l'existence d'une espèce dans une localité qui ne convient pas d'après la théorie que l'on embrassée.

Toutes les données récentes témoignent que les araignées, d'après les capacités de dispersion ne sont pas du tout un groupe uniforme et que, à côté d'espèces dont la distribution peut être aisément expliquée par leur écologie, il y en a d'autres dont l'aréal actuel ne peut pas être compris sans faire recours à la paléogéographie. Cela démontre que les deux écoles de biogéographie, historique et écologique, en réalité doivent collaborer.

QUELQUES DONNÉES PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Le peuplement animal (et végétal) italien, actuel et passé, est avant tout influencé par les Alpes et les Apennins; ces deux chaînes se soudent seulement à l'Occident, près de la mer, et sont pour le reste séparées par une grande plaine alluviale, très récente. A leur extrémité sud-orientale les Alpes, à travers le Carso et l'Istrie, sont en communication avec la Dalmatie.

La plupart des Alpes remonte au Mésozoïque (si non au Paléozoïque), elles sont donc de beaucoup plus anciennes que la péninsule (et la Sicile) dont la plupart de la surface n'est définitivement au dessus de la mer que depuis le Miocène (ou même le Pliocène). Les plaines alluviales du Nord et une grande partie de la côte adriatique sont émergées seulement dans l'époque glaciaire.

Est-ce qu'il y avait une Italie au Tertiaire inférieur et au Secondaire? A cette question l'on peut seulement répondre que — s'il y avait quelque chose — il s'agissait probablement d'un archipel dont les derniers restes peuvent être identifiées avec des parties des Pouilles et de Calabre et quelques « îlots » anciens (du Trias et du Lias) éparpillés ici et là et qui — peut être — n'ont pas été tous submergés par les grandes transgressions du Tertiaire inférieur.

Vu que la soudure entre les Alpes et les Apennins remonte au Miocène supérieur, après cette époque il y a eu la possibilité de faciles échanges entre l'archipel italien d'alors et le reste d'Europe.

La Sardaigne (et la Corse) sont beaucoup plus anciennes, vu qu'une partie de ces îles est émergée depuis le Paléozoïque. La « micro-plaque » sardo-corse et celle — également ancienne — de Calabre ont été assez rapprochées entre elles dans le passé et, dans l'ensemble, se sont déplacées d'Ouest à Est.

Quant'aux glaciations, l'on sait que la région alpine, à part quelques refuges, a été toute couverte; aussi dans les Apennins et dans les îles les hautes montagnes ont été couvertes par des glaciers ou, au moins, des nei-

ges éternelles, mais l'on sait beaucoup moins au sujet des refuges qui, vue la moindre extension des glaciers, doivent avoir existé. L'on sait aussi que les époques glaciaires étaient géocratiques (la mer se retirait, en facilitant les liaisons territorielles) tandis que dans les interglaciaires beaucoup de « ponts » disparaissaient sous la mer.

IMPORTANCE BIOGÉOGRAPHIQUE DES ANCIENS ÉVÉNEMENTS

La naissance d'espèces allopatriques du même genre ainsi que toute distribution disjointe pourraient être datées de deux façons: d'un côté l'on pourrait faire remonter ces faits à une époque très réculée, pre-glaciaire et de l'autre l'on pourrait soutenir que tout remonte aux glaciations. Tout dépend, en d'autres termes, de l'âge que l'on attribue aux espèces et aux genres actuels.

Même si récemment des auteurs ont proposées des « dates de naissance » pour certaines espèces en employant des méthodes biochimiques, ces dates, obtenues avec des formules dans lesquelles il y a trop des valeurs seulement estimés, ne me semblent trop convaincantes. L'âge de ces insectes et crustacés me semble exagéré, en particulier si l'on considère que les vertébrés (dont on connaît bien les fossiles récents) ont beaucoup changé depuis le Pliocène.

En plus, rien ne nous assure que la vitesse d'évolution soit la même dans tous les animaux et à l'intérieur du même groupe.

Je crois en tout cas qu'il soit possible, avec beaucoup de prudence, de distinguer entre araignées à distribution récente, liée aux phénomènes glaciaires et araignées dont la distribution est liée à des événements plus anciens. Je vais essayer de démontrer ce fait avec deux exemples (Fig. 1).

Paraleptoneta spinimana (Simon) est une espèce troglophile et hygrophile divisée en nombreuses petites populations, pour la plupart certainement isolées l'une de l'autre, étant séparées par des barrières géographiques et écologiques infranchissables. Malgré cela, il est impossible, d'après la morphologie (qui est un caractère très rarement démenti dans les araignées) d'arriver à individuer ni même pas de races. Mon interprétation est que cette espèce occupe cet areal depuis le glaciaire et que puisque les populations ne sont pas isolées depuis une époque suffisamment longue, il n'y a pas eu encore des phénomènes de spéciation; en plus, s'agissant-il d'une espèce qui vit aussi à l'extérieur des grottes, elle est beaucoup plus commune que l'on pense et certaines de ses populations devaient être en contact jusqu'à une époque très récente.

Dans la même fig. 1 j'ai illustré l'aréal des 6 espèces actuellement

connues du genre *Malthonica* Simon; il s'agit d'Agelenidae de dimensions moyennes qui vivent apparemment comme n'importe quelle araignée lapidicole. Malgré cela, les six espèces (dont 5 décrites par moi-même dans les dernières dix années) sont toutes assez rares, sans que l'on puisse com-

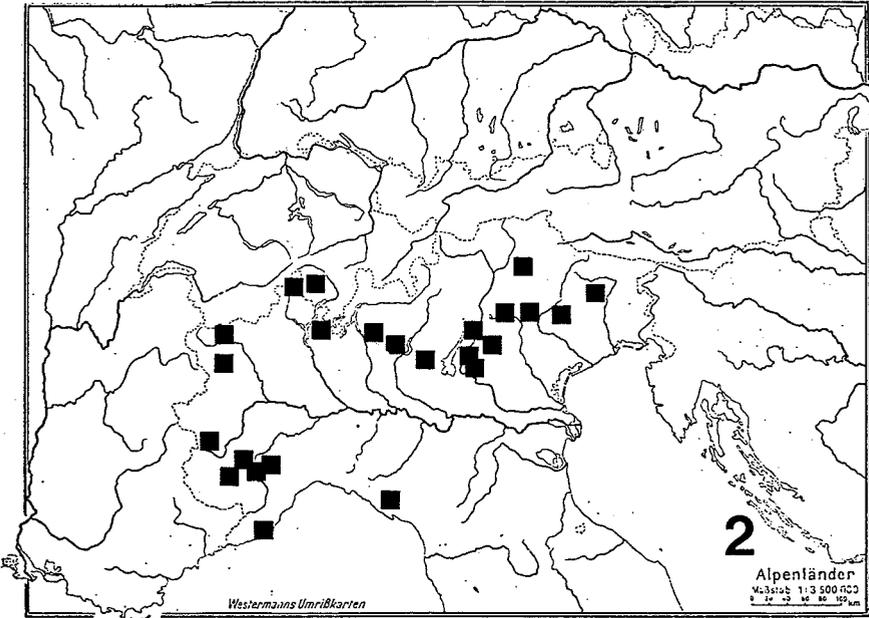
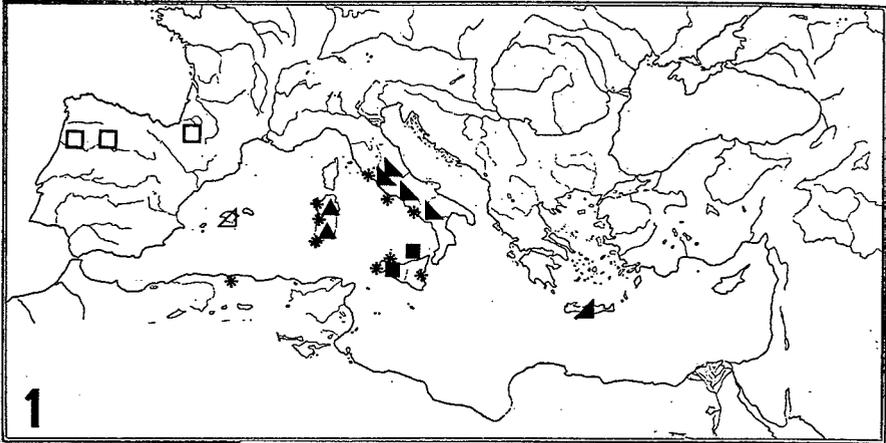


Fig. 1 - Distribution actuelle de *Paraleptoneta spinimana* (Simon, 1884) (astérisques) et des six *Malthonica* Simon, 1898 de la Méditerranée (triangles et carrés).
 Fig. 2 - Le genre *Troglodyphantes* Joseph, 1881 en Italie.

prendre pourquoi. Ces six espèces sont strictement allopatriques et peuvent être divisées en trois groupes, le premier avec les deux espèces ibériques, le deuxième avec les trois italiennes, tandis que l'unique espèce de l'île de Crète est assez isolée des autres. A moins d'admettre une différente vitesse d'évolution dans les *Paraleptoneta* et les *Malthonica* (ce qui serait quand-même possible) il est difficile d'imaginer que le même laps de temps qui n'a pas été suffisant pour faire diviser en races une espèce assez petite, peu mobile et hygrophile, ait été suffisant pour faire naître six espèces d'un ancêtre assez grand et mobile et — apparemment — à valence écologique considérable. En tout cas, même si l'on fait remonter la naissance des six *Malthonica* aux glaciations, leur ancêtre devait quand-même être déjà assez répandu dans la Méditerranée.

INFLUENCE DES GLACIATIONS SUR LES ARAIGNÉES ITALIENNES

D'après la faune pliocénique des mammifères, assez bien connue, il n'y a pas des raisons pour supposer que la faune aranéologique pre-glaciaire de la Méditerranée ait été très différente de la faune actuelle. Il suffit de rappeler que certains éléments que l'on est portés actuellement à considérer « tropicaux », comme le lion, l'hippopotame, le crocodile et — probablement — l'éléphant vivaient dans la Méditerranée jusqu'à une époque historique. Je souligne ce fait parce que, comme l'on sait, la faune pliocénique avait un caractère un peu plus tropical que la faune actuelle.

Dans cette faune ancienne il y avait sûrement des espèces montagnardes, de climat froid, des espèces forestières, de climat tempéré et enfin, des espèces thermophiles, comme maintenant.

L'Italie pliocénique correspondait assez à celle de maintenant (il n'y avait pas, évidemment, la plaine du Po et une partie de la côte adriatique); personne ne peut nous le garantir, mais, vu que les Apennins existaient déjà, l'on pourrait supposer que le décours des isothermes de Janvier (qui est d'une extrême importance pour la distribution actuelle d'une bonne partie des plantes et d'animaux) ait été plus ou moins correspondant à celui de l'époque actuelle. Une grande partie des espèces thermophiles ne dépasse pas maintenant l'isotherme de Janvier des 8°C qui court le long de la côte tyrrhénienne et, vers l'Adriatique, se détache de la côte après le Gargano.

Seulement les îles donc, ainsi qu'une étroite partie de la côte thyrrénienne depuis la Ligurie jusqu'à la Calabre et les Pouilles sont au dessous de cette isotherme. Il suffirait que le climat empire un peu pour rendre

impossible la vie dans la péninsule à un grand nombre d'espèces de plantes et d'animaux.

Cela est arrivé, évidemment, pendant les glaciations. Au Nord les Alpes ont été pratiquement toutes couvertes, à l'exception de quelques refuges plus grands (au Sud-Ouest et au Sud-Est) et d'autres, plus petits, dans la région préalpine, c'est à dire, sur la côte de ce que était alors un golfe. Dans les Apennins il y a eu sûrement quelques glaciers tandis que le reste de la chaîne a été probablement en grande partie couvert par des neiges éternelles, mais il y a eu sûrement un grand nombre de refuges, en particulier vers la côte tyrrhénienne, plus étendue. Le même, plus ou moins, doit être arrivé aussi dans les îles.

Pendant les époques glaciaires il y a eu des liaisons faciles entre la péninsule et les îles, ainsi que avec la côte yougoslave et — probablement — l'Afrique du Nord. Ces « ponts » mettaient en liaison les refuges.

Dans les époques interglaciaires les refuges s'étendaient, pendant que les « ponts » disparaissaient.

INTÉRPRÉTATION DES DISTRIBUTIONS DES ARAIGNÉES ITALIENNES

Les espèces qui demandent des interprétations plus compliquées sont les endémiques: parmi celles-ci l'on doit distinguer trois groupes principaux.

I. *Espèces alpines*. Il y a un bon nombre d'endémismes dans cette région, par ex. dans le genre *Troglohyphantes* Simon (Fig. 2); il s'agit normalement d'espèces cavernicoles ou, en général, de climat tempéré-froid qui peuvent être réunies en groupes souvent à systématique assez délicate (ce qui démontre qu'il s'agit d'espèces difficiles à distinguer et donc assez rapprochées les unes des autres). Il est évident qu'il s'agit des descendants des anciennes formes de montagne (ou forestières) qui ont survécu dans des refuges. La spéciation a été favorisée par un isolément très poussé et par la petitesse des populations de départ.

II. *Espèces de montagne des Apennins*. L'on connaît encore peu la faune de montagne des Apennins, mais il y a déjà un certain nombre d'endémismes, en particulier parmi les Agelenidae et les Lycosidae (Fig. 3) qui sont probablement dérivés d'anciennes formes de montagne survécues dans des refuges; il est remarquable le peu d'importance du rôle joué par les grottes dans la péninsule.

III. *Espèces de climat tempéré (côtières)*. Le plus grand nombre d'ende-

mismes peut être trouvé actuellement parmi les espèces des forêts de basse altitude et des grottes côtières (Fig. 4), en particulier parmi les Dysderidae et les Agelenidae. Il ne s'agit pas du tout de formes de climat chaud (normalement elle sont introuvables pendant l'été). Ces espèces sont probablement dérivées de formes restées isolées dans des micro-réfuges, à climat un peu plus chaud que ceux des formes du groupe II. Aussi dans ce cas, la petitesse des populations doit avoir favorisé la spéciation.

La région Provence-Ligurie doit avoir constitué un refuge mixte pour espèces des groupes I-II (et, peut-être, même III), à juger d'après le considérable nombre d'endémismes connus.

Directement liées aux glaciations sont aussi les formes suivantes:

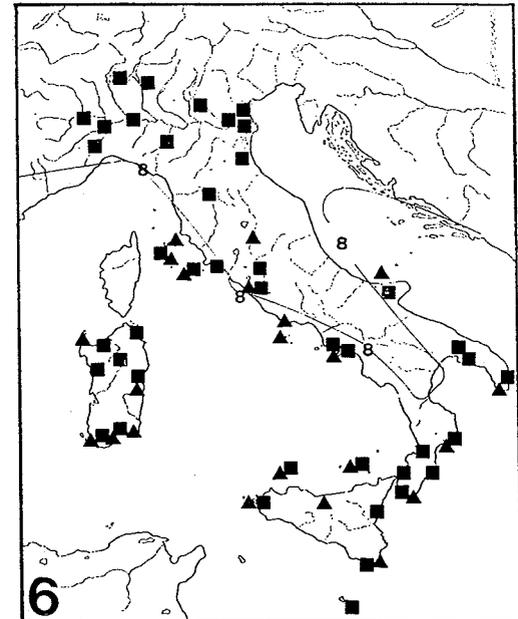
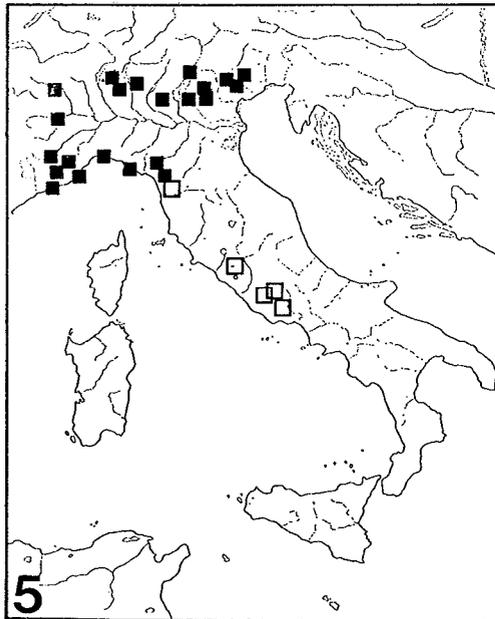
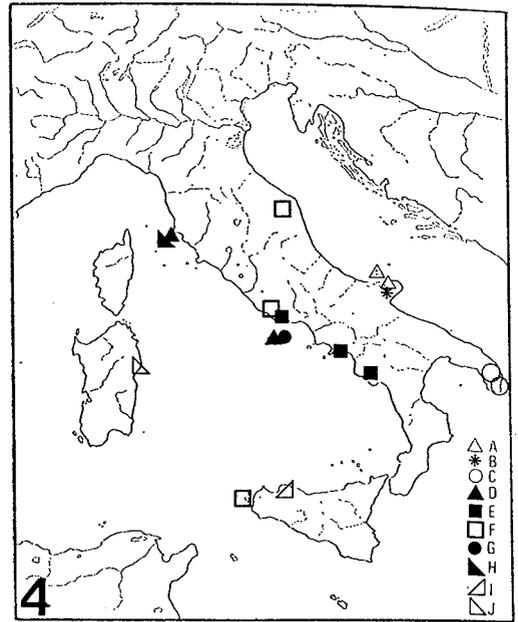
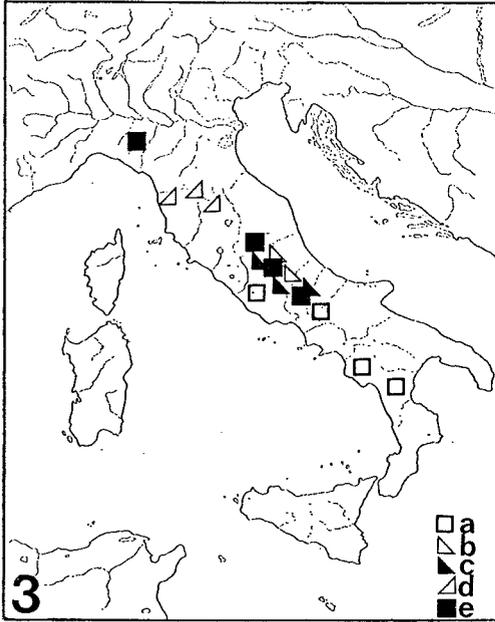
IV. *Formes arcto-alpines*. Il s'agit de formes de climat froid qui ont suivi les glaciers dans leur expansion (et dans leur retraite). Jusqu'à maintenant l'on n'en connaît pas dans les Apennins.

V. *Espèces vicariantes dans les Alpes et les Apennins*. Au moins dans le cas de *Tegenaria silvestris* L. Koch et *T. parvula* Thorell (Fig. 5) l'on peut voir la conséquence de la division en deux de l'aréal d'une ancienne espèce de montagne provoquée par les glaciations; il s'agit certainement d'une spéciation récente.

Les espèces thermophiles en général présentent très peu d'endémismes en Italie; la plupart vit aussi dans le reste de la Méditerranée. Les raisons pour cela ont été déjà expliquées. On peut le réunir dans un groupe:

VI. *Espèces thermophiles*. La majorité de ces espèces vit dans une région limitée par l'isotherme de 8°C (ou celle de 10°C); dans quelques cas certaines de ces espèces peuvent pénétrer dans l'intérieur en profitant des conditions microclimatiques favorables présentées par les vallées des fleuves et les bassins lacustres (Fig. 6). En général ces espèces vivent dans toute la région méditerranéenne (en particulier le long des côtes); leur présence en Italie est récente (sauf peut-être dans les îles).

La grande majorité des espèces italiennes vit dans une bonne partie d'Europe et de la région méditerranéenne; l'on pourrait distinguer plusieurs groupes d'après leur distribution. Le problème le plus intéressant serait celui d'établir les pourcentages relatifs entre les espèces qui ont survécu aux glaciations dans des refuges méditerranéens et celles qui ont repeuplé l'Europe à partir des refuges asiatiques. Dans quelques cas (comme ceux de *Neoscona adiantum* et *N. byzanthina*, de *Araneus diadematus* et de *A. pallidus* et du complexe *Pisaura mirabilis*) il semble que les glaciations aient donné origine à des couples (ou des groupes) d'espèces en divisant



l'aréal d'une ancienne espèce paléarctique. Ce phénomène en tout cas ne semble pas trop commun (ce qui nous porte encore une fois à réfléchir sur le problème de la vitesse de spéciation).

Pour simplicité je vais réunir toutes ces formes amplement répandues, de climat tempéré (ou tempéré-froid) dans un groupe:

VII. *Espèces amplement répandues*. Une partie de ces espèces a des grandes capacités de dispersion, mais il y en a d'autres, comme par ex. *Nesticus eremita* Simon (Fig. 7) qui nous démontrent comme même une espèce assez mobile peut avoir des difficultés à franchir un bras de mer. *N. eremita* qui vit dans toute la péninsule et en Sicile, n'est connu de Sardaigne que de quelques cavités artificielles de la ville de Cagliari, où il a été évidemment importé. Cela nous démontre aussi qu'il y a des espèces de présence très récente, post-glaciaire.

RAPPORTS AVEC LES RÉGIONS AVOISINANTES

D'après ce qu'on a vu, l'Italie en réalité est constituée par quatre régions principales à histoire différente: Alpes, Apennins + Sicile, Pouilles (séparées jusqu'aux Pliocène de la péninsule), région sardo-corse.

Cette dernière région a eu une importance extrême pour l'histoire du peuplement de toute l'Italie, non seulement parce qu'elle a joué le rôle de refuge pour des espèces de climat tempéré (et peut-être aussi pour les thermophiles), mais aussi parce que, à travers elle (ainsi que à travers la région ligurienne-provençale) la faune ancienne de la Méditerranée occidentale a peuplée la péninsule. Les cartes 1, 4, 8, 9 nous démontrent à suffisance ce rôle.

Fig. 3 - Endemismes des Apennins. A: *Coelotes matesianus* de Blauwe, 1973; B: *Pardosa cavannai* Simon, 1881; C: *Pardosa aenigmatica* Tongiorgi, 1966; D: *Alopecosa etrusca* Lugetti & Tongiorgi, 1969; E: *Coelotes italicus* Kritscher, 1956.

Fig. 4 - Endemismes des régions côtières. A: *Dasumia diomedaea* di Caporiacco, 1948; B: *Lepthyphantes garganicus* di Caporiacco, 1951; C: *Harpactea strandi* (di Caporiacco, 1939); D: «*Harpassa*» *circe* Brignoli, 1975; E: *Tegenaria* du groupe *sbordonii*; F: *Tegenaria* localisées du groupe *pagana*; G: *Harpactea zannonensis* Alicata, 1966; H: *Leptoneta baccettii* Brignoli, 1979; I: «*Stalita*» *patrizii* Roewer, 1956; J: *Cerrutia molaria* Roewer, 1960.

Fig. 5 - Distribution en Italie des espèces «jumelles» *Tegenaria silvestris* L. Koch, 1872 (carrés noirs) et *T. parvula* Thorell, 1875 (carrés blancs).

Fig. 6 - Distribution de deux espèces thermophiles, dont une, *Holocnemus pluchei* (Scopoli, 1763) (carrés), aussi synanthrope et l'autre, *Loxosceles rufescens* (Dufour, 1820) (triangles) non synanthrope, comparée avec le décours de l'isotherme de Janvier des 8°C.

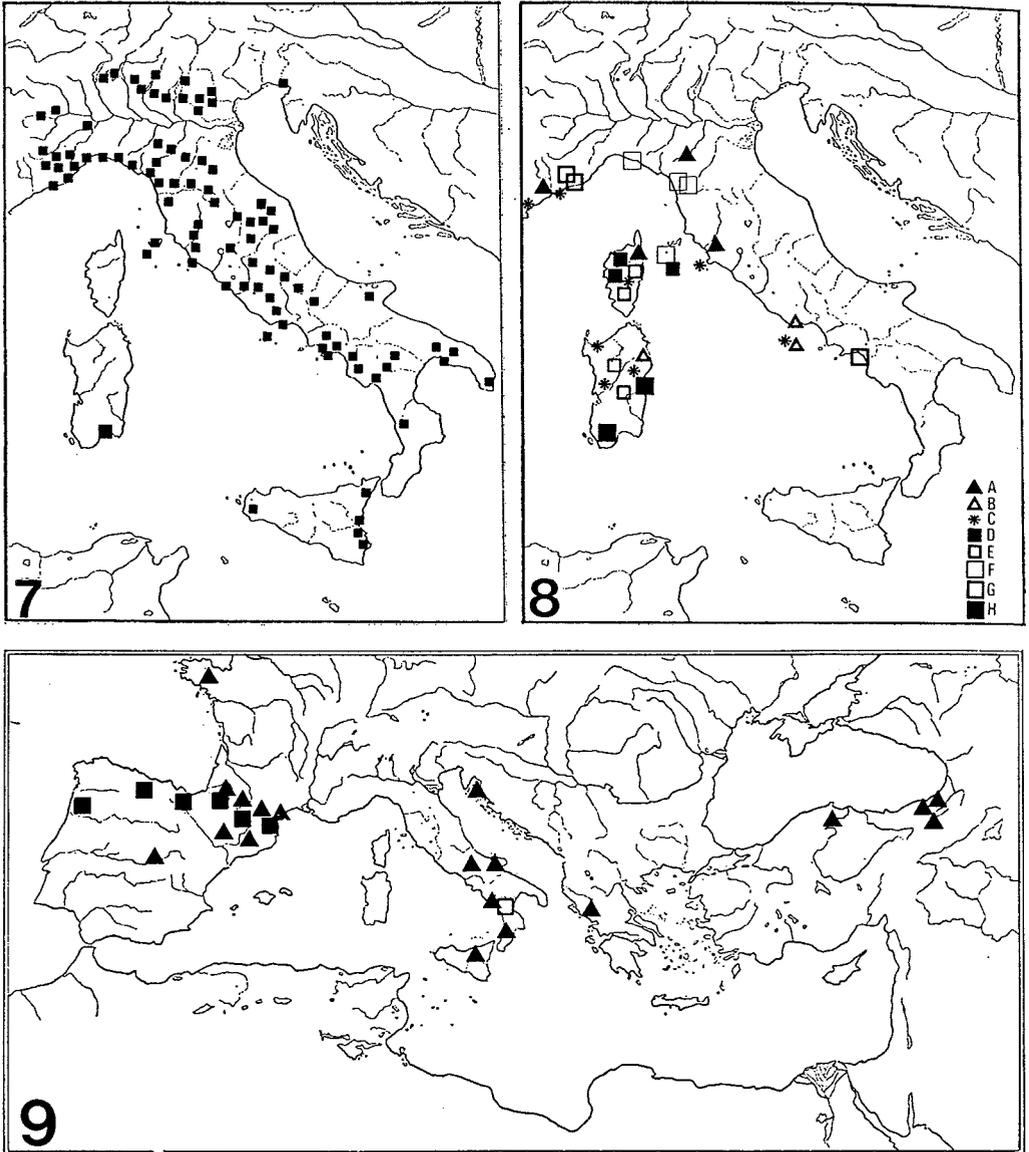


Fig. 7 - Distribution de *Nesticus eremita* Simon, 1879; le carré plus grand marque la ville de Cagliari, seule localité de Sardaigne d'où cette espèce est connue.

Fig. 8 - Endémismes liés à la région sardo-corse. A: *Harpactea corticalis* (Simon, 1882); B: *Harpactea sardoa* Alicata, 1966; C: *Oonops placidus* de Dalmas, 1916; D: *Tegenaria femoralis* Simon, 1873; E: *Tegenaria soriculata* Simon, 1873; F: *Tegenaria tyrrhenica* de Dalmas, 1922; G: *Tegenaria ligurica* Simon, 1916; H: *Tegenaria henroti* Dresco, 1956 et *T. eleonora* Brignoli, 1974.

Fig. 9 - Rapports entre l'Italie et les régions avoisinantes. Distribution dans la Méditerranée du genre *Paracoelotes* Brignoli, 1982 (= *Coelotes* du groupe *segestriiformis*) (triangles) et des *Tegenaria* du groupe *inermis* (carrés noirs et blanc).

Aussi les Pouilles ont eu une importance considérable, pas tellement comme refuge, mais principalement comme pont vers la péninsule balkanique (Fig. 9). Tandis que l'on connaît un bon nombre d'évidents liens entre les faunes des péninsules italienne et ibérique (*Malthonica*, Fig. 1; *Tegenaria* du groupe *inermis*, Fig. 9) il y en a encore assez peu entre Italie et Balkans (il y a quand-même le genre *Paracoelotes*, Fig. 9 et — peut-être — les *Lepthyphantes* du groupe *liguricus*). Les ponts transadriatiques, d'un âge assez récent, ne semblent pas avoir eu pour les araignées une énorme importance (à moins d'admettre une grande vitesse de spéciation) vu que la plupart des liens entre Italie et Balkans sont plutôt à niveau de genre ou de groupe d'espèces et non à niveau d'espèces (je ne parle pas, évidemment des espèces amplement répandues).

Tout-à-fait obscurs sont encore les rapports entre Italie et Afrique du Nord. Ce fait est sans doute en bonne partie dû aux insuffisantes connaissances sur les araignées maghrebines, mais l'on doit quand-même souligner l'absence en Italie des Hersiliidae et, en particulier, des Solifuges. Il n'y a pas de raisons climatiques actuelles qui justifient l'absence de ce groupe en Sardaigne ou en Sicile; la seule possible explication est que les glaciations aient fait totalement disparaître ce groupe et que tous les « ponts » d'époque glaciaire entre Italie et Maghreb aient été pour eux infranchissables, pour une raison ou l'autre (il est remarquable que ce groupe soit connu de Malta et de Lampedusa).