

Taxonomie et Spéciation

La semi-espèce et la super-espèce

par S. G. KIRIAKOFF (Gand)

A quelques mois du XIII^e Congrès international de Zoologie qui se tiendra comme on sait à Paris en 1948, il n'est peut-être pas sans intérêt de passer en revue les tentatives faites ces dernières années pour mettre la terminologie taxonomique un peu plus en concordance avec les connaissances de plus en plus étendues que nous possédons sur les diverses formes de l'évolution des animaux.

J'ai déjà eu l'occasion (1) de dire quelques mots au sujet du *cline*, catégorie intraspécifique introduite par HUXLEY (1939) et dont l'emploi est devenu courant, du moins en ce qui concerne les groupes mieux étudiés des animaux.

Le présent article contient un bref commentaire sur deux autres catégories systématiques de création récente, notamment la semi-espèce et la super-espèce, et si j'en fais l'objet d'une seule étude, c'est qu'elles se trouvent en fait toutes les deux très près de l'unité spécifique et l'encadrent pour ainsi dire, de sorte qu'on pourrait les qualifier de catégories « *circumspécifiques* » ; l'emploi qu'on en a fait jusqu'ici n'a d'ailleurs pas toujours été uniforme ; de plus, l'emploi de l'une peut, selon les vues, nécessiter l'emploi de l'autre. Tout ceci me fait croire qu'en examinant ensemble les deux catégories ci-dessus, on pourra obtenir une vue plus claire sur la question.

Une remarque préliminaire importante est celle-ci : jusqu'ici, chacune des deux catégories en question a été appliquée surtout en Ornithologie, ce qui s'explique facilement par le fait que les Oiseaux sont le groupe probablement le mieux étudié taxonomiquement. Les deux termes *superspecies* et *semispecies* ont été d'ailleurs proposés par l'ornithologue américain ERNST MAYR, le premier en 1931, le second en 1940. Nous verrons plus loin que les définitions qu'en donne leur auteur, de même que l'emploi qui en a généralement été fait, contiennent en eux une restriction impor-

tante due à l'opinion qui prévaut en Ornithologie au sujet des modes de la spéciation.

Avant de procéder à un bref examen de la question, je tiens à faire remarquer que, dans mon opinion, un élargissement de ces deux notions est utile et souhaitable ; j'en parlerai à l'endroit approprié.

Les définitions des deux catégories examinées sont données ici l'une à côté de l'autre afin de faire mieux ressortir ce qu'elles ont de commun. Les voici :

a) Semi-espèce (*semispecies*). Sont des semi-espèces les formes dont on peut conclure qu'elles sont des représentants géographiques de quelque autre espèce, mais ont développé, au cours de leur isolation, des caractères morphologiques de la même importance que l'on observe entre des espèces indiscutables (MAYR 1947 [2]).

b) Super-espèce (*superspecies*). Une super-espèce se compose d'un groupe monophylétique d'espèces représentatives géographiquement (espèces allopatriques [= vicariantes S.G.K.]) à différences morphologiques trop nettes pour qu'on puisse les réunir dans une seule espèce (MAYR 1947 [3]).

Le caractère commun de ces deux définitions, auquel je viens de faire allusion, est la présence du facteur géographique. En effet, tant une semi-espèce qu'une forme faisant partie d'une super-espèce se remplacent géographiquement et sont donc le seul représentant dans une région donnée soit de l'espèce, soit de la super-espèce dont elles font partie. Les deux notions ne peuvent donc, dans l'esprit de l'auteur des termes, se rapporter qu'à des formes géographiques.

Cette restriction est due, comme je l'ai souligné plus haut, à la conception généralement en cours parmi les ornithologues, au sujet de la spéciation ; l'étude de la classe des Oiseaux est suffisamment poussée pour que les ornithologues soient en droit d'admettre la grande prédominance du facteur géographique dans la spéciation ; la race géographique (qu'on considère généralement, et à tort, le synonyme de « sous-espèce ») est pratiquement la seule catégorie intraspécifique employée en ornithologie, à l'exception de celle, de création toute récente, de la semi-espèce. Il n'en va pas de même, bien entendu, dans tous les groupes des Animaux ; chez les Insectes, notamment, l'intervention des facteurs biologiques, cytologiques et même purement morphologiques (spéciation sym-

patrique de MAYR 1947, op. c.), ne peut être niée ni sous-estimée. Il est évident que des cas répondant exactement aux définitions ci-dessus peuvent être trouvés, et en nombre, parmi les Insectes. Mon opinion est, cependant, que les définitions des catégories en question doivent être élargies de façon à pouvoir classer dans ces catégories toutes les formes — en dedans et en dehors de l'espèce — qui constituent ce qu'on appelle habituellement les « cas limite ».

Pour donner à la semi-espèce une définition élargie dans ce sens, il suffit d'ajouter qu'il peut s'agir, à côté des représentants « géographiques », également de représentants « biologiques » etc. ; on pourra, en définitive, aller plus loin, en supprimant tout qualificatif du mot « représentant ».

Quelques exemples, choisis parmi les Lépidoptères, permettront de mieux comprendre l'utilisation possible de la catégorie semi-spécifique.

a) Les formes ci-après du genre *Glaucopsyche* SCUDDER (Lyc.) : *melanops* BOISDUVAL, *paphos* CHAPUIS et *charybdis* STAUDINGER ont une distribution géographique définie et allopatrique ; elles ont été considérées tantôt comme de bonnes espèces, tantôt comme des races géographiques de la même espèce (*melanops*). Cette incertitude de leur status fait qu'il serait préférable, jusqu'à preuve définie d'intergradation, de les considérer comme des semi-espèces.

b) *Cupido* (*Everes*) *argiades* PALLAS (Lyc.) possède des formes sympatriques *alcetas* HOFFMANNSEGG et *decolorata* STAUDINGER, généralement non séparées et même souvent considérées comme consubspécifiques (« *formae* » des lépidoptéristes) ; il résulte cependant des observations de LORKOVIC (4) que ces trois formes, quoique se comportant comme conspécifiques en Europe centrale, montrent des différences tant morphologiques qu'écologiques en Europe méridionale ; elles y ont donc déjà pratiquement atteint l'isolation caractéristique des espèces distinctes. La seule solution, pour les classer correctement, est de leur assigner le rang semi-spécifique.

c) *Hydraecia oculea* L. (= *nictitans* L.) (Noct.). On sait que cette noctuide fut scindée par PETERSEN en neuf espèces distinctes, sans caractères différentiels de coloration ni écologiques, en grande partie sympatriques, mais à différences de structure des organes génitaux ♂ qui laissent supposer une isolation reproductive plus

ou moins complète. Les facteurs géographique et écologiques n'interviennent pas ici ou seulement de façon fragmentaire et incomplète. Au lieu de considérer ces formes comme autant d'espèces distinctes, il vaudrait mieux, tenant compte de leur origine commune incontestable et probablement récente, ne leur accorder que le status semispécifique.

Passons maintenant à la super-espèce. En appliquant la définition de MAYR, on ne réunira dans une super-espèce que des espèces incontestables vicariantes et géographiquement voisines. Les exemples en abondent en Ornithologie ; le terme *superspecies* (MAYR 1947, op. c. 169, note, fait remarquer que « *superspecies* » est plus correct que « *supraspecies* » comme d'aucuns l'écrivent) n'est en somme que ce que RENSCH (5) appelle « *Artenkreis* » ; le terme « *genus geographicum* » a aussi été employé pour les mêmes complexes, et HUXLEY (6) propose plutôt celui de « *sous-genre géographique* ». Ce dernier auteur, parlant du terme *superspecies* de MAYR, estime que son emploi devrait être réduit « aux cas intermédiaires, où la majorité des formes d'un cycle de groupes à vicariance géographique constituent selon toute évidence des sous-espèces d'une espèce polytypique, mais dont quelques-unes ont divergé suffisamment pour être regardées comme des espèces monotypiques distinctes, probables ou certaines ». Plus loin, HUXLEY (op. c. 179, note) met en garde contre la confusion entre une espèce polytypique et une super-espèce.

Le terme « *super-espèce* » peut, me semble-t-il, être appliqué à des complexes différents, de même que le terme « *espèce* » s'applique aux complexes polymorphes, monotypiques et polytypiques. Peut-être pourrait-on parler d'une super-espèce géographique dans le cas de formes constituant un « *Artenkreis* » dans le sens de RENSCH ; d'une super-espèce écologique là où des formes écologiques ont atteint un degré élevé d'isolation (il faut ajouter ici que la question des races écologiques est encore trop peu étudiée pour qu'on puisse se prononcer dans beaucoup de cas) : je citerai ici le cas du « *groupe* » *Anopheles maculipennis* composé de six espèces en partie sympatriques, reproductivement isolées et biologiquement différentes : il est clair que ce groupe a sa place parmi les super-espèces (voir BATES 1940 [7]) ; d'une super-espèce morphologique lorsque les formes la constituant ne présentent que des différences morphologiques. Ces désignations ne devraient cependant pas être employées dans un sens taxonomique, pas plus que

ne le sont les désignations « espèce monotypique », « espèce polymorphe » etc. Comme il n'existe qu'une seule catégorie spécifique, il n'en existe qu'une seule superspécifique.

Nous placerons donc dans des super-espèces non seulement des bonnes espèces incontestables, mais aussi des espèces contestables et des sous-espèces dans le sens officiel de ce terme. Il est utile de rappeler ici que je remplace ce dernier par « race » géographique, écologique, cytologique, etc., l'ensemble des races, avec les semi-espèces et les micro-races, formant les catégories intraspécifiques; le terme « *intraspecies* » pourrait s'appliquer à celles-ci. Quoique « sub » signifie également « en dedans », je préfère en abandonner l'usage dans ce cas, car le terme *subspecies*, qu'on traduit d'ailleurs par « sous-espèce », est généralement employé dans un sens impliquant une infériorité hiérarchique qui, dans mon opinion, n'existe pas. Dans le même ordre d'idées et bien qu'une des significations de « super » soit « au delà », un terme construit avec la préposition « super » implique la notion d'une supériorité hiérarchique; dans un ouvrage non encore publié (8), j'ai proposé de remplacer le terme *superspecies* par *ultraspecies*; la préposition « ultra » a en effet le sens bien défini de « au delà » et s'applique bien à un complexe non point supérieur à l'espèce mais la dépassant et l'englobant.

Je viens de dire que les espèces contestables peuvent également être placées dans des super-espèces; le status de semi-espèce est d'autre part celui qui s'applique le mieux à la plupart de ces espèces contestables. Une super-espèce peut donc être composée en partie ou entièrement de semi-espèces, plutôt que de rattacher celles-ci à une espèce. C'est également l'opinion de HUXLEY (op. c. 403). La définition de la super-espèce donnée par MAYR pourra donc être élargie en la complétant comme suit: « Une super-espèce se compose d'un groupe monophylétique d'espèces... et/ou de semi-espèces sym- ou allopatriques ».

Dans les exemples donnés plus haut, nous aurons donc les super-espèces *Glaucopsyche melanops*, *Supido argiades* et *Hydraecia oculea*, composées uniquement de semi-espèces. On pourrait multiplier les cas de super-espèces comprenant de bonnes espèces mono- ou polytypiques; un de ces cas est vraisemblablement celui de *Colias hyale* et *Colias alfacariensis* (le status de cette dernière espèce sera probablement éclairci par l'ouvrage annoncé de L. BERGER), un autre est sans doute celui du groupe *Colias electo* etc.

L'emploi des catégories semi- et ultraspécifique (je me servirai désormais de ce dernier terme) doit-il influencer la nomenclature? En Ornithologie, on n'a jusqu'ici employé aucun artifice nomenclatorial pour désigner ces complexes; on écrit par exemple simplement *superspecies Lalage aurea*. HUXLEY (op. c. 403) propose de conserver la nomenclature binominale pour les *semi-species* et de donner à la super-espèce les réunissant un nom « composé de deux des noms binominaux du groupe ». Dans mon ouvrage mentionné, j'ai proposé de faire précéder le nom semispécifique par celui de la « forme-mère » (en pratique, celui de la forme la plus anciennement décrite) mis entre parenthèses, par exemple *Cupido (argiades) decolorata*, etc. Ce procédé est d'une application plus difficile lorsqu'il s'agit d'espèces indiscutables vicariantes surtout si celles-ci sont à leur tour scindées en races géographiques ou autres (de nombreux exemples peuvent être trouvés parmi les Oiseaux); si on désire l'employer dans des cas semblables, la désignation devrait se faire d'après l'ancienneté des noms, seul critère, de valeur biologique malheureusement nulle, que nous possédons. Pour le choix des noms devant former le nom ultraspécifique, il paraît indiqué d'employer ceux des formes géographiquement extrêmes dans les cas où il s'agit de complexes allopatriques; si l'ultra-espèce est sympatrique, on pourrait prendre les noms le plus ancien et le plus récent.

Quoi qu'il en soit, une nomenclature appropriée est à recommander; et l'emploi généralisé des deux catégories faisant l'objet de cette étude marquera sans nul doute un progrès notable dans l'évolution de la Taxonomie moderne.

Laboratoires de Zoologie de l'Université de Gand
(Section: Systématique)

Directeur: Prof. Dr P. VAN OYE.

NOTE. — Depuis la remise du manuscrit de cette étude, j'ai élaboré un schéma complet de la nomenclature des catégories taxonomiques circum- et intraspécifiques. En ce qui concerne la semi-espèce et l'ultra-espèce, les modalités proposées sont les suivantes: a) semi-espèce. Le nom de la forme la plus anciennement décrite du complexe précède celui de la semi-espèce et se trouve entre parenthèses; b) ultra-espèce. Nommée binominale, avec la lettre capitale U (=ultraspecies) placée entre le nom générique et le nom spécifique de la forme la plus anciennement décrite; ce nom précède, dans la désignation des autres formes du complexe, leurs noms spécifiques respectifs et est placé entre crochets. Pour les détails relatifs aux autres catégories, voir: S.G. KIRIAKOFF, The Nomenclature of the Specific Complex, *The Lepidopterists' News*, II, 2, 1948, Cambridge, Mass.

OUVRAGES CITES

1. KIRIAKOFF S. G. : Le Cline, une nouvelle catégorie systématique intraspécifique. *Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique*, LXXXIII, 1947.
2. MAYR E. : Speciation phenomena in Birds. *Am. Nat.* 74, 1940.
3. MAYR E. : Systematics and the origin of species, 3d print., New York, 1947.
4. LORKOVIC Z. : Studien über der Spezies begriff. II. Artberechtigung von *Everes argiades* etc. *Mitt. Münch. Ent. Ges.* 28, 1939.
5. RENSCH B. : Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 19, 1933.
6. HUXLEY J. S. : Evolution, a modern Synthesis, 3d print. London, 1945.
7. BATES M. : The Nomenclature and Taxonomic status of the Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex. *Ann. Ent. Soc. America*, 33, 1940.
8. KIRIAKOFF S. G. : De huidige problemen van de taxonomische terminologie in de Dierkunde (à l'impression). *Verh. Kon. Vlaamse Academie Wet. v. België*.

Catalogue des Hyménoptères de la zone calcareuse de l'Entre-Sambre-et-Meuse

par Dom Guy DE HENNIN (+) et Dom Félix ANCIAUX O.S.B.

SECONDE PARTIE (1)

FAM. CHRYSIDIDAE

78. *Chrysis analis* SPINOLA.

1 ♂, Montagne au Buis (Mariembourg), 22-VIII-1935 (in Ad. CRÈVECŒUR et P. MARÉCHAL, *Matériaux VI*, *Bull. et Ann. Soc. entomol. Belg.*, t. 76 (1936), p. 248.

79. *Chrysis cyanea* L.

1 ♀, Maredsous (sur mur), 4-VII-1932 (G. DE HENNIN).

80. *Chrysis fulgida* L.

4 ♀ ♀ Maredsous (sur murs), VII-1926-1933.

81. *Chrysis ignita* L.

Espèce commune; Maredsous (sur murs), 10 ♀ ♀, VII-1932 et 4-IX-1936.

FAM. SAPYGIDAE

82. *Sapyga quinquepunctata* F.

4 ♀ ♀, Maredsous (mur brique), 30-V-1935, 26-V-1937 et 6-VI-1938.

FAM. TIPHIIDAE

83. *Tiphia femorata* F.

2 ♀ ♀, Maredsous (sur Ombellifères), 3-IX-1941 (G. DE H.); 1 ♀, Falaën, Jardin alpin, 29-VIII-1943 (P. DEL MARMOL).

FAM. MYRMOSIDAE

84. *Myrmosa melanocephala* F.

1 ♂, Maredsous, 18-VI-1936 (G. DE H.).

(1) Cf. Première partie de ce « Catalogue », in *Bulletin et Annales de la Société entomologique de Belgique*, t. LXXXII, 1946, pp. 263-272.