

Zoogéographie et Phylogénie

par S.G. KIRIAKOFF (Gand)

Nous avons tous lu, avec le plus grand intérêt, les deux articles de notre excellent collègue E. JANSSENS, l'un traitant de la « Classification et zoogéographie » (*Bull. Inst. r. Sc. nat. Belgique*, 26, n° 51, 1950), l'autre de la « Zoogéographie et Convergence » (*ib.*, 28, n° 51, 1952). Dans ces contributions, écrites avec une éloquence qu'on ne trouve qu'exceptionnellement dans ce genre de travaux, notre savant collègue s'élève non sans véhémence contre ce qu'il estime être abusif dans les méthodes employées par les systématiseurs pour expliquer les cas « difficiles » de distribution géographique des formes animales récentes. Il croit notamment que, trop souvent, les systématiseurs accommodent à leur gré, ou même créent de toutes pièces, les données paléogéographiques dont ils ont besoin pour l'explication des phénomènes en question. Il écrit, entre autres (1952, p. 21) : « La paléogéographie est une discipline passionnante, mais elle est affaire de spécialistes : il n'est pas bon qu'elle soit compromise et encombrée par des bonnes volontés intempestives. »

On ne peut que donner raison à M. E. JANSSENS, encore qu'un distinguo soit ici probablement de mise. N'oublions pas, en effet, que tout spécialiste d'un groupe animal, — par la force des choses, et bien qu'il doive le faire parfois un peu à contre-cœur, — est appelé à statuer sur la phylogénie du groupe dont il s'occupe. Or, la phylogénie, qui a pour objet l'établissement des rapports de parenté et de filiation entre les formes qui font partie d'un groupe — primaire ou secondaire — doit *ipso facto* tenir compte non seulement des formes récentes, mais également des formes disparues, que l'existence de celles-ci soit prouvée ou hypothétique. De sorte qu'en fait — et il ne pourrait en être autrement — tout spécialiste d'un groupe donné est contraint — bon gré mal gré — à faire de la paléogéographie, non pas directement mais en tant

que phylogénéticien qu'il est, encore une fois, bon gré mal gré. Et il n'y a qu'une seule façon pour un spécialiste que les questions de phylogénie rebutent pour telle ou autre raison — il n'y a qu'une façon pour lui de s'en affranchir : c'est en se rabattant sur l'écologie et sur l'étude des biocénoses préconisée par E. JANSSENS. Mais en ce faisant, notre spécialiste cessera d'être systématiseur pour devenir écologiste.

Un systématiseur est donc inévitablement un phylogénéticien et ne peut se soustraire à l'appréciation et à l'utilisation — plus ou moins réussies, selon les cas — des données paléogéographiques qui, elles, sont dans une large mesure spéculatives.

On voit, la réserve est importante ; elle n'enlève cependant rien à la pertinence — en principe — de la remarque citée d'E. JANSSENS.

Etant moi-même, dans une modeste mesure, phylogénéticien — non par nécessité, mais par goût, — je crois non dépourvu d'utilité de faire suivre ce préambule par quelques réflexions sur la réaction probable que suscitera chez un phylogénéticien (en me fondant sur ma propre réaction) la lecture du savant et éloquent exposé d'E. JANSSENS, notamment, en ce qui concerne la convergence.

Rappelons ici que notre collègue se demande si les ressemblances morphologiques constatées chez des formes à distribution géographique disjointe, ne s'expliqueraient pas par le phénomène de la convergence plutôt que par les accommodements divers des théories paléogéographiques, et s'il ne vaudrait pas mieux cesser de s'obstiner à attribuer à ces formes une ascendance commune immédiate.

Il me semble que cette hypothèse d'E. JANSSENS, si elle est prise à la lettre, peut constituer un danger non imaginaire pour la notion de la phylogénie, à tel titre même qu'en l'acceptant dans son entier, on répudierait par ce fait même la phylogénie tout entière telle qu'elle est comprise aujourd'hui.

Cette assertion, pour grave qu'elle soit, n'est pas excessive. En effet, toute la phylogénie actuelle est en fait fondée sur le concept de la monophylie primaire ; en d'autres mots, toute forme vivante, considérée comme unité taxonomique, a son origine dans un couple unique d'ancêtres. Qu'on se récrie ou pas, il faut reconnaître que la phylogénie moderne reste debout ou tombe avec ce postulat, élevé implicitement ou explicitement au rang d'axiome.

L'alternative de ce concept, c'est-à-dire la polyphylie primaire, correspond à ce qu'on appelle hologenèse (je préfère cette orthographe à celle d'ologenèse). Avec les correctifs apportés à cette théorie de ROSA par Ch. FRAIPONT et S. LECLERCQ (dans leur intéressante étude « L'évolution, adaptations et mutations. Berceaux et migrations », Paris, 1932), cette dernière repose néanmoins en définitive sur le principe fondamental de l'origine multiple des unités taxonomiques inférieures. Ce qui revient à dire que toute espèce a pour ancêtres des formes multiples, reliées entre elles par des liens de parenté variables et, dans la majorité des cas, inévitablement lâches et même obsolescents. Il est clair que l'acceptation de cette théorie équivaldrait au rejet pur et simple de la phylogénie dans le sens attribué généralement à ce mot, et qu'elle réduit la systématique à la typologie. C'est ce qui explique que les défenseurs de l'hologenèse soient plutôt rares.

Or, le rôle des convergences tel qu'il ressort de l'exposé d'E. JANSSENS, ne peut se concevoir que dans le « cadre » de l'ologenèse. Ici, il faut que je m'explique. Notre savant collègue reproche aux systématiciens la méfiance qu'ils font peser sur le phénomène de la convergence. Il me semble qu'il ne s'agit pas de la méfiance dans le sens usuel de ce mot. La sorte de prudence, de réticence manifestées en effet par la majorité des systématiciens lorsqu'il s'agit d'apprécier une manifestation de convergence, trouve son origine, me semble-t-il, dans le fait que, comme je l'ai souligné plus haut, tout systématicien est, volontairement ou non, doublé de phylogénéticien. Or, le terme convergence ne me semble être de mise que lorsqu'il s'agit de formes apparentées de loin seulement. En effet, chez les descendants immédiats d'une souche commune, point n'est besoin de convergence pour qu'il y ait entre eux une ressemblance morphologique étroite : celle-ci est due à l'ensemble des facteurs communs héréditaires dont ils sont porteurs. On comprend que la convergence ainsi comprise soit un élément négatif dans les appréciations du systématicien relatives à la parenté des formes étudiées par lui, dans les cas où il est établi ou paraît probable que la ressemblance morphologique constatée doit être attribuée à la convergence. Celle-ci devient ainsi en quelque sorte un « brevet » de non-parenté, sans que cette constatation diminue en quoi que ce soit, l'importance et l'intérêt du phénomène même. Je souligne encore, et à toutes fins utiles,

que ces considérations sont valables dans le cadre de la phylogénie actuelle, fondée sur la monophylie primaire.

Attribuer au mot convergence un sens différent, plus large, équivaldrait au rejet du postulat de la monophylie primaire et au fait de se ranger dans le camp des tenants de l'hologenèse.

Or, et cette constatation me paraît inquiétante, il faut reconnaître qu'on a parfois la tendance à attribuer au terme convergence un sens précisément trop large. Comme je viens de le dire, je crois que ce terme devrait s'appliquer uniquement aux cas où une parenté — du moins une proche parenté — phylétique semble être peu probable. Dans les groupes ayant une origine manifestement commune (comme par ex. les Lépidoptères Brepheidiinae, les Diptères Leptogastrinae, ces derniers cités par E. JANSSENS dans son dernier article), les ressemblances morphologiques constatées chez des formes à habitats disjoints et difficilement explicables, ces ressemblances ne me semblent pas être le produit de convergences. Je crois que, dans ces cas, il vaut mieux parler des effets de la « loi des séries homologues » de N.J. VAVILOV. Cette loi (ou plutôt règle), dont le nom complet est « loi des séries homologues dans la variabilité héréditaire », proclame que, dans les unités ou groupes taxonomiques (phylogénétiquement) apparentés, les caractères héréditaires — apparents, cryptiques ou potentiels — montrent, dans leurs variations, un parallélisme propre à chacun de ces groupes ou unités. Ce phénomène, déjà signalé par Geofroy SAINT-HILAIRE, par DARWIN, par WALSH, par COPE, par OSBORN et par plusieurs autres, a été étudié et vérifié, sur une très grande échelle, par VAVILOV, qui a décrit ses modalités et donné à cette « loi » sa forme définitive. Il est peut-être utile de signaler que la première publication de VAVILOV concernant cette loi a paru dans le *Journal of Genetics*, 12 (1), 1922, 47-89, sous le titre de « The Law of Homologous Series in Variation ». Un article ultérieur, avec modifications et additions, a été publié en traduction anglaise sous le titre de « The Law of Homologous Series in the Inheritance of variability », dans *Chronica Botanica*, 13, n° 1-6, 1949-50, 55-94.

Quoi qu'il en soit, qu'il s'agisse de convergence pure et simple ou des effets de la loi des séries homologues, la phylogénie ne peut, sans se renier, aller au-delà d'une certaine limite lorsqu'il s'agit d'apprécier la filiation des formes morphologiquement semblables et à distribution disjointe ; c'est la tâche de la taxonomie (dans le

sens restreint de ce terme, soit la science des catégories systématiques, suivant S.J. PARAMONOV: « Gegenwärtige Systematik, ihre Methoden und Aufgaben », *Trav. Mus. Zool. Ac. Sc. Ukraine*, 4, 13, 1934, 3-23) d'extérioriser cette appréciation en plaçant ces formes dans des catégories systématiques appropriées.

Quels sont les principes dont devra s'inspirer la taxonomie dans cette formalisation des relations phylétiques entre les unités et les groupes? En dehors du facteur holomorphologique — important mais pas toujours décisif —, elle devra tenir compte du facteur géographique, en d'autres mots de la distribution dans l'espace des formes ou groupes en question. Il n'est point besoin de souligner encore que, dans les cas visés par E. JANSSENS et nous occupant ici, ces formes ou groupes présentent des distributions géographiques disjointes et difficilement explicables si l'on s'en tient uniquement au facteur expansion normale et à la géographie actuelle.

La distribution géographique disjointe équivaut le plus souvent à une vicariance géographique. Le problème se réduira donc dans la majorité des cas à la question: Comment traiter taxonomiquement les formes vicariantes lorsqu'elles sont disjointes? L'usage général est de doter les formes vicariantes du statut subsppécifique, ou de les traiter comme des bonnes espèces congénériques, le facteur ressemblance morphologique jouant le rôle d'arbitre.

Il me semble qu'un correctif important devrait être apporté à cette manière de procéder, et je m'inspire ici de l'important ouvrage récent de W. HENNIG: « Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik », Berlin, 1950.

Dans l'intéressant chapitre sur le facteur zoogéographique appliqué à la phylogénie, l'auteur introduit un principe qui pourrait être défini comme « équivalence taxonomique des formes ou groupes vicariants ». Faute de place, je dois me borner ici à énoncer ce principe. Je crois, cependant, que, dans la pratique, son application devra mener, très généralement parlant, à un réhaussement d'un échelon, du statut taxonomique de chaque forme ou groupe considérés. On comprendra mieux cette pensée en envisageant les exemples suivants:

a) Deux formes, morphologiquement très voisines, habitent l'une l'Europe occidentale, l'autre l'Asie orientale; les régions intermédiaires sont dépourvues de formes semblables. En pratique, on considère généralement ces deux unités comme étant con-

spécifiques: ce sont donc des races géographiques. En vertu du principe énoncé ci-dessus, elles seront élevées chacune au rang spécifique (et pourront être réunies dans une ultra-espèce: cf. KIRIAKOFF, « Taxonomie et spéciation, la semi-espèce et la super-espèce », *Bull. Ann. Soc. entom. Belgique*, 84, 1948, 64-70). La justification de cette mesure se trouve dans la quasi-certitude que ces deux formes ne répondent plus, par suite de l'importante disjonction de leurs habitats, aux exigences posées aux sous-espèces en ce qui concerne le croisement libre dans les zones de transition et la fécondité intraspécifique.

b) Deux formes, considérées comme congénériques, habitent l'une la Nouvelle-Zélande, l'autre le Cap; le genre ne compte pas d'autres représentants. Il est raisonnable de supposer qu'au cours des siècles innombrables écoulés depuis que leur disjonction géographique s'est opérée, ces formes, malgré leur ressemblance morphologique, ont acquis des propriétés (dues à l'évolution indépendante de leurs garnitures chromosomiques) permettant de les considérer plutôt comme des représentants de deux genres voisins, mais distincts. Dans certains cas, la création de super-genres serait ici indiquée. Cet autre principe, également mis en lumière par HENNIG, que: ressemblance et parenté ne sont pas des synonymes, trouve ici, de même, son application — principe fondé en majeure partie sur les données zoogéographiques.

Il est utile de préciser que, si l'on admet avec E. JANSSENS la responsabilité des convergences (ou de ce que nous appelons variations homologues) dans les cas de « ressemblance » inexplicables des formes disjointes, la nécessité d'un « reclassement » taxonomique ne s'en trouve pas moins justifiée; en effet, en adoptant la théorie des convergences, on renonce à considérer les unités en question comme ayant une origine monophylétique, et il est logique de leur accorder un statut taxonomique plus élevé, correspondant au degré plus lointain de parenté qui les relie.

Rappelons encore que la reconnaissance du principe « ressemblance et parenté ne sont pas synonymes » (principe qui a le grand mérite de détrôner la typologie comme fondement unique des systèmes de classification), bien que récent, trouve heureusement déjà par-ci par-là des adeptes.

Citons p. ex. le cas de *Aglais antiopa* L., le papillon « rhopalocère » bien connu. La race nominative est de Suède et d'Europe septentrionale; la race de l'Europe méridionale a été décrite par

VERITY sous le nom de *cretica*. Dans son « Manual of the Butterflies and Skippers of Kansas » (*Bull. Univ. Kansas*, 39, 10, 1938), W.D. FIELD rapporte (p. 78) les *Aglais antiopa* des Etats-Unis à la race *cretica* VERITY, dont ils ne se distinguent pas morphologiquement. Or, dans l'excellent « Field guide to the Butterflies of North America, east of the great Plains » de A.B. KLOTS (Cambridge, Mass., 1951) nous trouvons le passage suivant (p. 105) : « The true *Aglais antiopa* (T.L. Sweden) is a northern form... The form of most of our area tends to be larger, and with a wider border. This agrees with the parallel clinal variation in Europe where the southern form has been named *creta* VERITY (T.L. Tuscany, Italy). I question the propriety, and deny the advisability, of using this name for our southern population, which is not the same thing biologically. Similar cases occur in *Vanessa atalanta* and *cardui*... »

On ne peut que se rallier sans réserve à l'opinion de KLOTS. La « ressemblance », et même l'identité morphologiques (et, à plus forte raison, exomorphologiques) ne suffisent pas, seules, dans l'appréciation du statut taxonomique des formes, du moins dans les cas qui nous occupent ici. Les conditions climatiques, écologiques et autres peuvent provoquer, en des endroits divers, même largement séparés, l'apparition des formes similaires, même identiques (et à côté de cette éco-variation, nous avons évidemment la géno-variation parallèle dont il a été question plus haut). Il ne s'agit ici cependant pas de ressemblances phylétiques, dues à une origine commune immédiate (dans le sens phylogénétique du mot), mais de variations parallèles, variations homologues, convergences et même modifications (génétiquement parlant) parallèles — le nom l'importe moins — et ces formes doivent rester taxonomiquement distinctes.

Avant de terminer, je voudrais dire un mot au sujet des « berceaux » et surtout des « migrations », notions pour lesquelles E. JANSSENS ne semble avoir que du mépris. Ce n'est pas uniquement parce que ces deux notions sont le fondement même des théories phylogénétiques actuelles, que je ne partage pas le mépris exprimé par notre excellent collègue. Il est, certes, clair que la notion des berceaux uniques reste une théorie ne pouvant être appuyée par des faits précis : pas plus, du reste, que l'hologénèse. Ce n'est que parce que je considère la première de ces théories, tout pesé, comme plus plausible, que je l'accepte de préférence à l'hologénèse et

que je choisis le camp des monophyléticiens contre celui des polyphyléticiens.

En ce qui concerne les « migrations », le principal reproche qu'on puisse faire à cette notion, c'est que le terme la désignant a été mal choisi et qu'il prête à l'équivoque. Ce n'est pas de migrations qu'on devrait parler, c'est plutôt d'expansions, phénomène naturel, résultant de l'accroissement inévitable du nombre d'individus et de la nécessité, en découlant, d'occuper un nombre toujours croissant de niches écologiques qui conviennent à la forme animale donnée. Cette tendance inéluctable à l'expansion peut être constatée de nos jours : depuis qu'on s'occupe à réunir les données zoogéographiques, on a pu noter, comme tout le monde le sait, l'envahissement progressif de régions nouvelles par plusieurs espèces animales. Si on limitait le terme migrations à des phénomènes périodiques ou occasionnels, semblables à ce qu'on observe chez les oiseaux, quelques mammifères, insectes, etc., et si on le remplaçait par le terme expansion pour les phénomènes continus qui sont l'expression même de la vitalité des formes animales, — je crois que cela contribuerait à « diluer » quelque peu le préjugé défavorable jouant, dans l'esprit de certains, et non des moindres, au détriment de la notion discutée ici. Là où E. JANSSENS a tout à fait raison, c'est lorsqu'il condamne la façon souvent agaçante d'appliquer à tous les cas possibles et imaginables une notion en elle-même saine et soutenue par les observations. Comme le disent excellemment FRAIPONT et LECLERCQ (*op. cit.*, p. 30) : « Le mot migrations est devenu parfois un simple abus de langage tant l'idée est ancrée dans les esprits. » Dans certains cas de distribution disjointe, il est réellement insensé de s'obstiner à trouver ou à imaginer des voies de « migrations » qui n'ont peut-être jamais eu lieu ; et dans ces cas, je suis pleinement d'accord avec E. JANSSENS pour les expliquer par d'autres phénomènes tels que les variations homologues ou même les simples convergences.

Mais — et c'est le leit-motif de cette courte note — ceux qui se rallient à ces explications, devront avoir le courage scientifique d'en tirer les conclusions taxonomiques logiques, sous peine de détruire d'édifice de la phylogénie moderne.

Cet exposé fort succinct n'a pas été écrit dans le but de faire de la polémique ni dans celui de saper les idées d'E. JANSSENS, homme de science intègre et enthousiaste, pour qui j'ai le plus grand respect. Ses appréciations sont parfois mordantes, mais

toujours spirituelles et, ce qui est mieux, empreintes de sincérité; son style est d'une éloquence rare, et la lecture de ses articles en devient passionnante. Je n'ai hélas pas son éloquence; d'un autre côté, j'estime n'avoir eu aucune raison d'être mordant; même plus, je ne crois pas pouvoir reprendre l'adage cité par notre collègue « *Amicus Plato, sed magis amica veritas* », car ma vérité, est-elle la vérité? J'ai simplement crû percevoir à la lecture des articles de notre collègue le danger d'une interprétation pouvant miner les fondements mêmes de la phylogénie; et j'ai pris la plume pour essayer de défendre cette science dont je me réclame, modestement.

Février 1953.

Laboratoire de Zoologie systématique
de l'Université de Gand,

Directeur: Prof. P. VAN OYE.

Catalogue des Orthoptères observés en Belgique

par M. GOETGHEBUER

Depuis la note de J. LESTAGE parue en 1922 dans les *Annales de la Société entomologique de Belgique* (1), à part le consciencieux travail de M. le Prof. F. CARPENTIER, de Liège, sur les espèces du genre *Acrydium* (2), les Orthoptères de Belgique n'ont fait l'objet d'aucune étude spéciale au point de vue systématique. Une révision de ce catalogue étant souhaitable, c'est le travail que nous avons entrepris.

Pour la classification, je suivrai celle admise par M. L. CHOPARD dans la *Faune de France* (3).

J'exprime toute ma reconnaissance à MM. F. CARPENTIER et H. WILLEMSE, le spécialiste bien connu, de Eygelshoven (Hollande), pour l'aimable complaisance qu'ils ont mise à déterminer une grande partie des exemplaires de ma collection.

SOUS-ORDRE DICTYOPTÈRES

BLATTIDAE

Ectobius STEPH.

E. lapponicus LINNÉ.

Bois, sous les feuilles mortes, buissons. Commun. Juillet à octobre. Ardennes, Condroz, Campine, Env. de Bruxelles (DE SÉLYS (1); Baraque Michel, Bouillon, etc. (BURR); Melle, Munte, De-

(1) J. LESTAGE : Liste synonymique des Orthoptères et des Dermaptères indigènes et accidentels de Belgique. *Bull. Soc. ent. Belg.*, 1922, IV, pp. 120-122.

(2) F. CARPENTIER : Les *Acrydium* de Belgique. *Bull. Mus. roy. d'Hist. nat. de Belgique*, 1942, XVIII, p. 44.

(3) L. CHOPARD : Orthoptères et Dermaptères. *Faune de France*, 1922, III, Paris, Ed. Lechevalier.

(1) DE SÉLYS LONGCHAMPS : Catalogue raisonné des Orthoptères et des névroptères de Belgique. *Ann. Soc. entom. Belg.*, 1888, 32 pp. 103-203.