

## PROBLEMES ZOOGEOGRAPHIQUES POSES A L'OCCASION D'UNE MONOGRAPHIE DES HYMENOPTERES CRABRONIENS

par

Jean LECLERCQ

Liège, Belgique

Nous avons actuellement en préparation une monographie de la sous-famille des Crabroninae (Sphecidae) comportant notamment la discussion des caractères utilisables pour étudier les affinités des lignées, le tableau dichotomique des 31 genres connus, et le catalogue des 700 espèces véritablement décrites à ce jour. Cette monographie comprendra aussi un chapitre zoogéographique dans lequel seront détaillées, classées et discutées toutes les informations relatives à la distribution des genres, des sous-genres et des espèces.

L'intérêt des Crabroniens au point de vue zoogéographique réside d'abord dans le fait qu'il s'agit d'un groupe évolué qui ne doit pas, ou guère, être antérieur à l'Eocène. Il réside aussi dans le fait que ce groupe est très homogène au point que des taxonomistes comme F.F.KOHL et G.ARNOLD se sont naguère refusés à y voir plus d'un ou de deux genres réels. Dans ces conditions, on peut considérer comme faibles les chances pour des groupes d'espèces présentés comme apparentés par les taxonomistes, d'être en réalité des ensembles hétéroclites correspondant à l'aboutissement de convergences trompeuses.

Nous avons résumé pour cette note quelques points qui présentent un intérêt biogéographique général; nous renvoyons à la monographie pour l'exposé détaillé des faits et de l'argumentation.

Il en est des Crabroniens comme de la plupart des organismes: la répartition des formes actuelles ne peut s'expliquer en considérant exclusivement a) les barrières, les voies d'échange et les grands faits climatiques de la nature contemporaine, b) l'influence des glaciations quaternaires et c) d'éventuels et improbables passages fortuits au travers des mers et des océans. Ces éléments ne peuvent par exemple expliquer pourquoi:

- a) tous les genres et près de la moitié des sous-genres paléarctiques sont aussi présents en Amérique du Nord;
- b) il y a plusieurs espèces distribuées suivant le mode holarctique;
- c) il n'y a en Amérique boréale que trois genres qui ne se retrouvent pas en Eurasie mais bien en Amérique néotropicale tandis qu'il y a en Amérique néotropicale neuf genres qui n'existent pas dans la Région Néarctique;
- d) un groupe de genres très voisins compte deux genres américains, deux genres orientaux et un genre sud-africain (*"Foxita Complex"*);
- e) un groupe de genres voisins compte des représentants dans toutes les

régions du globe à climat tropical ou de type méditerranéen (groupe *Entomocrabro-Lindenius*);

f) il y a des ressemblances certaines entre les éléments australiens et néotropicaux non strictement inféodés au climat intertropical, ces ressemblances allant jusqu'à la possession en commun d'un genre et d'un sous-genre (*Podagratus* subg. *Ecbuca*) qui ne vivent nulle part ailleurs sur le monde;

g) il y a des ressemblances certaines entre des éléments orientaux et américains qui ne sont probablement pas inféodés au climat intertropical, ces ressemblances allant jusqu'à la possession d'un sous-genre commun (*Crossoxenus* subg. *Yuchiba*) dont les parents les plus proches sont ou bien holartiques (*Hoplocrabro*) ou bien sud-africains (*Pericrabro* et *Microcrabro*).

On pourrait être tenté d'expliquer toutes ces particularités en faisant appel à la théorie wegenerienne des translations continentales ou en imaginant toute une série de ponts transatlantiques et transpacifiques aujourd'hui effondrés. Mais les géologues et les paléontologues ont de sérieuses objections à formuler à l'égard de ces théories et surtout à leur application aux temps tertiaires (G.G.SIMPSON, 1940, 1943, 1947; P.FOURMARIER, 1940, 1950; J.H.F.UMBGROVE, 1946, 1947). Le zoogéographe doit être prudent et doit s'abstenir de baser ses reconstitutions sur des hypothèses plus fragiles que ses conceptions sur les affinités des organismes. C'est pourquoi nous avons fait notre ce point de vue adopté de plus en plus par les spécialistes de la géographie et de la paléontologie des Vertébrés, point de vue que K.P.SCHMIDT (1946) formule comme suit: „zoogeographic hypotheses should be based upon geological facts, and not geological hypotheses upon zoogeographic facts”.

Il est d'ailleurs patent que la répartition moderne des Crabroniens peut très bien s'interpréter en ne faisant appel qu'à des voies d'échanges reconnues comme certaines, ou comme probables, ou au moins comme des possibilités, par les géologues contemporains (P.FOURMARIER, 1940, 1950; R.W.FAIRBRIDGE, 1949). Nous n'insisterons pas ici sur les phénomènes géologiques et géographiques qui ont conditionné au cours du Tertiaire et du Quaternaire les échanges entre les deux Amériques via l'isthme de Panama, ni entre l'Eurasie et l'Afrique via le Sahara et le N.E. de l'Afrique, ni entre la Région Orientale et l'Océanie à travers la ligne de WALLACE. Les Crabroniens ne fournissent à ces sujets que des faits complémentaires à ajouter aux éléments classiques qui ont justifié la délimitation des grandes régions zoogéographiques dans les systèmes de SCLATER et WALLACE et de LYDEKKER.

Par contre, les deux interprétations suivantes seront retenues parce qu'elles démontrent qu'on peut rendre compte des faits zoogéographiques en adoptant la théorie de la permanence des continents et des océans, amendée sans faire violence aux faits établis par la géologie et la paléontologie.

#### *A. Echanges entre la Région Néotropicale et l'Australie par une voie antarctique*

Il est impossible de comprendre la présence d'un même sous-genre en Australie et en Amérique du Sud (*Podagritus* subg. *Ecbuca*) et la présence en Australie de genres (*Piyuma*, *Chimiloïdes*) apparentés essentiellement à des genres exclusivement néotropicaux (*Taruma*, *Chimila*), sans faire passer leurs ancêtres respectifs par une voie australe. L'hypothèse d'un développement par convergence doit être exclue car il s'agit d'une parenté très étroite entre espèces et entre genres. Nul taxonomiste n'hésiterait à grouper côté à côté les éléments australiens et néotropicaux. Si on présentait à un spécialiste de Crabroniens un *Podagritus* (*Ecbuca*) non décrit, dépourvu d'étiquette de provenance, il lui serait très difficile, voire impossible d'affirmer qu'il s'agit d'une espèce australienne plutôt que d'une espèce néotropicale. Il faut aussi exclure l'hypothèse d'un refoulement à partir d'une distribution préalablement plus septentrionale. En plus des arguments invoqués notamment par K. ANDER (1942) pour d'autres cas semblables, il convient de noter que:

1) Ces genres font partie de groupes homogènes, relativement proches des formes ancestrales. Leur centre de dispersion n'a pu se trouver qu'en Amérique du Sud, puisque c'est là que vivent le plus de genres, le plus de sous-genres et le plus d'espèces de lignées apparentées. Seul, le genre *Rhopalum*, proche des *Podagritus*, a une distribution moderne étendue à tous les continents et pourrait être considéré comme un genre qui admet la règle "age and area" de J.C. WILLIS (1922). Mais c'est encore en Amérique du Sud qu'il est le plus riche en espèces variées. Tous les autres éléments apparentés aux genres considérés sont ou bien exclusivement australiens, ou bien exclusivement néotropicaux, ou à peine représentés en bordure des deux régions considérées; aucun n'habite l'Afrique ou la Région Paléarctique.

2) Les *Podagritus* sont des insectes peu tolérants vis-à-vis de la chaleur. On ne les rencontre aux latitudes intertropicales qu'à des altitudes élevées de l'ordre de 1000 à 3000 m. Les *Podagritus* (*Ecbuca*) n'ont pas été rencontrés au Queensland septentrional, alors que c'est là une des parties de l'Australie qui a été la mieux explorée pour ses Crabroniens. Imaginer que ce sous-genre serait venu d'un centre septentrional serait lui imposer, sans preuves, le franchissement par deux fois de la barrière climatique permanente constituée par l'Équateur calorique. Ce serait lui imposer le franchissement de cette barrière dans la Région Orientale, où ont aussi existé des obstacles géographiques pendant tout ou presque tout le Tertiaire. Ce serait postuler son extermination systématique dans des parties du monde qui ont toujours, même au Pleistocène, conservé des zones à climat compatible avec ses exigences spécifiques.

3) Il est en outre hautement invraisemblable que les éléments considérés aient habité au Tertiaire l'hémisphère nord et en aient été éliminés sans laisser de traces, même pas en Afrique du Sud. On sait que les Insectes ne

se sont pas concurrencés au même titre que les Mammifères Placentaires et les Marsupiaux. S'il fallait invoquer un refoulement imposé par l'apparition des derniers venus des Crabroniens, on ne comprendrait pas pourquoi les genres en question sont restés plus nombreux et plus variés en Amérique du Sud qu'en Australie, alors qu'en Amérique du Sud, les lignées les plus récentes et les plus évoluées, originaires du nord, se sont introduites incomparablement plus nombreuses qu'en Australie.

Il est par ailleurs facile d'expliquer pourquoi les ressemblances entre les faunes australienne et néotropicale de Crabroniens se bornent aux cas précités et ne s'étendent pas à un plus grand nombre d'éléments:

a) Nous ne savons pas quelle fut exactement la nature de la connection terrestre Patagonie-Australie, il est possible qu'elle consista simplement en chaînes d'îles assez rapprochées ou en un isthme étroit. Il est certain que ces connections furent rompues assez tôt au Tertiaire (dès la fin du Miocène).

b) Le climat de la Paléantarctide a évolué à partir d'un régime subtropical ou tempéré chaud vers un régime de plus en plus froid. Une barrière climatique a pu donc s'opposer à l'échange des éléments strictement inféodés au climat tropical comme nombre de ceux qui habitent actuellement les régions équatoriales d'Australie et d'Amérique du Sud.

c) Il est possible, comme le proposent R.FURON (1941), R.JEANNEL (1942), etc., que l'Amérique du Sud fut au début du Tertiaire partagée en deux ou trois masses terrestres séparées par l'Océan.

#### *B. Échanges entre l'Ancien Monde et le Nouveau Monde par une voie nord-pacifique*

La voie de migration nord-pacifique est probablement l'une des connexions terrestres du Tertiaire des moins discutables. Elle suffit à rendre compte des migrations tertiaires et quaternaires des Mammifères (G.G.SIMPSON, 1947). Il est possible qu'une voie nord-atlantique fut aussi utilisée au début du Tertiaire, mais aucun élément tiré de l'étude zoogéographique des Crabroniens n'en réclame l'intervention.

On a discuté pour savoir si le climat tertiaire du nord du Pacifique ne fut pas trop froid pour assurer le passage des animaux. Remarquons qu'il n'est nullement prouvé que le Pôle Nord ait jamais occupé une place aussi différente de celle d'aujourd'hui que ne le voulaient KÖPPEN et WEGENER (cf. F.E.ZEUNER, 1950) et J.H.F.UMBGROVE (1946) a montré que cette hypothèse de la migration des Pôles est en opposition avec nombre de faits géophysiques. Enfin les phytopaléontologues attribuent aux territoires qui avoisinent actuellement l'isthme de Behring, une flore tertiaire du type tempéré.

Sachant que le climat s'est en tous cas progressivement refroidi au nord du Pacifique, on peut s'attendre à ce que les échanges entre l'Ancien et le Nouveau Monde aient comporté toutes les phases entre le passage de lignées thermophiles (qu'on retrouve actuellement à des latitudes intertropicales ou subtropicales) et le passage de lignées peu thermophiles qui trou-

vent leur optimum dans les régions de climat tempéré froid. En fait la comparaison des faunes des différentes zones climatiques de l'Ancien et du Nouveau Monde montre que les zones intertropicales ont assez peu en commun (aucune espèce, peu de sous-genres, quelques genres), les zones soumises à un climat du type méditerranéen ont un peu plus en commun (aucune espèce mais plusieurs sous-genres et la plupart des genres) tandis que les zones tempérées ont beaucoup en commun (plusieurs espèces holarctiques, beaucoup de sous-genres holarctiques, presque tous les genres en commun). Cela suggère évidemment que les échanges d'éléments thermophiles furent antérieurs aux échanges d'éléments adaptés au climat tempéré.

Si donc on classe les Crabroniens qui ont dû effectuer une migration d'un monde à l'autre, en se basant sur le degré décroissant de leur thermophilie probable (celle-ci étant déterminée d'après les conditions climatiques de leurs habitats actuels), on a beaucoup de chances d'arriver ainsi à l'ordre probable dans lequel les migrations ont dû se succéder. On arrive au résultat suivant pour les sous-genres holarctiques de *Crossocerus*, suffisamment nombreux pour permettre des comparaisons:

- a) sous-genre thermophile tropical et subtropical (*Yucibia*);
- b) sous-genre de la région tempérée qui n'habite ni les latitudes boréales, ni les altitudes élevées des hautes montagnes (*Hoplocrabro*);
- c) sous-genres de la région tempérée dont certaines espèces habitent les latitudes boréales et les altitudes élevées des hautes montagnes, cités en partant du sous-genre qui compte proportionnellement le moins d'éléments boréo-alpins ou alpins et le plus de formes méditerranéennes ou sonoriennes, pour arriver au sous-genre qui compte le plus d'éléments alpins et boréo-alpins et le moins de formes méditerranéennes et sonoriennes: *Crossocerus*, *Ablepharipus*, *Coelocrabro*.

Il est remarquable que l'ordre des migrations ainsi reconstitué correspond parfaitement à celui qu'on obtiendrait en classant ces mêmes sous-genres suivant leur degré de spécialisation morphologique, éthologique, etc., c'est-à-dire suivant leur ancieneté probable.

Toutes ces observations s'accommodent très bien de la thèse qui ferait passer toutes les migrations de Crabroniens holarctiques par une voie unique, accessible pendant presque tout le Tertiaire et une partie du Quaternaire, laquelle se serait refroidie progressivement et aurait bénéficié d'un climat tempéré vers la fin de son intervention.

La difficulté qui subsiste consiste à savoir si la voie nord-pacifique eut jamais au début du Tertiaire un climat suffisamment chaud pour permettre l'expansion de lignées dont les descendants modernes sont localisés dans des aires à climat de type méditerranéen ou tropical (par exemple les ancêtres des *Lindenius*, *Encopognathus*, *Arnoldita*, *Vecchia*, etc.).

Cette difficulté n'est peut-être pas aussi grande, ni aussi définitive qu'on pourrait le croire. Tout d'abord, il est certain que les éléments qui ont dû emprunter l'itinéraire nord-pacifique étaient différents taxonomiquement de leurs descendants actuels (aucune espèce et très peu de sous-genres étant

communs aux parties chaudes des deux mondes). E.MAYR (1946) s'est trouvé devant un problème identique au sujet de certains Oiseaux pantropicaux et a formulé toute une série d'hypothèses qu'il y aurait lieu d'envisager préalablement. Il est d'abord possible, comme le suggère aussi R.MALAISE (1945), que la connection terrestre nord-pacifique fut au Tertiaire bien plus étendue vers le sud que les terres qui en subsistent actuellement de part et d'autre du détroit de Behring. Il est aussi possible que les formes qui empruntèrent cette voie au début du Tertiaire furent sensiblement plus eurythermes que leurs descendants actuels. Cela ne serait pas surprenant pour les Crabroniens car ces insectes sont dans l'ensemble relativement eurythermes et ne paraissent pas trouver leur optimum dans les régions les plus chaudes de la terre. De plus tous les genres thermophiles incriminés sont parents d'autres genres qui comptent des formes modernes beaucoup plus septentrionales. Enfin, on pourrait aussi chercher à savoir si les éléments intertropicaux et subtropicaux sont effectivement aussi thermophiles que l'indique leur localisation géographique.

Quoiqu'il en soit, ces éventualités ont au moins l'avantage de maintenir le problème sur le terrain du vérifiable. Il serait conforme à la méthode scientifique de les examiner de plus près avant de se croire obligé de spéculer sur l'existence d'hypothétiques connections transatlantiques ou transpacifiques qui soulèveraient plus de problèmes qu'elles n'en résoudraient.

#### Auteurs cités

- FAIRBRIDGE, R.W. - Scope Journ. Sci. Union Univ. Western Australia, I: 25, 1949.
- FOURMARIER, P. - Bull. Soc. Belge Et. Geogr., 10: 26, 1940.
- FOURMARIER, P. - Principes de Géologie (Liège: Vaillant Carmanne et Paris Masson), 1950.
- FURON, R. - La Paléogéographie (Paris: Payot), 1941.
- JEANNEL, R. - La genèse des Faunes Terrestres (Paris: Presses Univ. France 1942).
- MALAISE, R. - Opusc. Entom., 4: Suppl., 1945.
- MAYR, E. - Wilson Bull., 58: 3, 1946.
- SCHMIDT, K.P. - Copeia, 1946: 144, 1946.
- SIMPSON, G.G. - Journ. Washington Acad. Sci., 30: 137, 1940.
- SIMPSON, G.G. - American Journ. Sci., 241: 1, 1943.
- SIMPSON, G.G. - Bull. Geol. Soc. America, 58: 613, 1947.
- UMBGROVE, J.H.F. - 1946.
- UMBGROVE, J.H.F. - The Pulse of the Earth (The Hague: Nijhoff), 1947.
- WILLIS, J.C. - Age and area (Cambridge Univ. Press), 1922.
- ZEUNER, F.F. - Dating the Past (London: Methuen), 1950.

## DISCUSSION

**Mr. de Beaufort:** 1. Est-on renseigné sur les moyens de dispersion des Crabroniens? 2. Les formes qui habitent l'Amérique du Sud et l'Australie sont-elles plus primitives que les autres? 3. Je suis d'accord avec M. LECLERCQ que la température du "pont Behring" a été assez élevée pour permettre la migration des Crabroniens.

**Mr. Leclercq:** 1. On ne trouve presque jamais d'Hyménoptères Aculéates dans le "plankton aérien". Le genre de vie des Crabroniens et la faiblesse numérique des populations de ces insectes sont tels qu'il est improbable que leur dispersion puisse se faire normalement par le vent, à travers les océans. Les différences entre les faunes côtières d'Europe et d'Amérique, et aussi des faunes britannique et européenne confirment cette thèse. 2. Les formes qui habitent exclusivement l'Australie et l'Amérique du Sud appartiennent à des branches relativement primitives de l'arbre phylogénétique des Crabroniens, mais ce ne sont pas les plus primitifs des Crabroniens actuels.