

2. Bepaalde structuren blijken minder geschikt voor vergelijkend biometrisch onderzoek. Dit is het geval voor de cephalothorax-lengte van *O. fuscus*, waar de meetfout groot is in vergelijking met de range.

3. In bepaalde gevallen blijkt het nodig de klasse-breedte aan te passen aan de maximale meetfout.

Summary

Cephalothorax-width and -length were measured on adult males of Araneae (*Oedothorax fuscus*, *Gnaibonarium dentatum*, *Pachygnatha clercki*).

Biometrical analysis of 1 individual per species proves that the error on the measurements is significant. Parameters are estimated by calculating mean and 95 % confidence limits using results of 30 measurements of 1 individual per species ($\bar{x} \pm t_{0,05} \cdot s \sqrt{n}$, \bar{x} = mean, $t_{0,05}$ = t-value of

STUDENT for n - 1 degrees of freedom and 0,05 level of probability, s = standard deviation, n = number of observations).

The maximum error found by measuring 1 morphological structure per species is estimated by the following formula : standard deviation of 30 measurements $\times 1,96$. Using a sample of individuals per species, the class-division of the measurements can be influenced by the value of this maximum error.

Referenties

- BOOSTER P. & VAN KAMPEN J., 1975. — *Het verwerken van waarnemingsresultaten*. Agon Elsevier, Amsterdam/Brussel.
 LAMOTTE M., 1962. — *Initiation aux méthodes statistiques en biologie*. Masson & Cie, Paris.
 WEBER E., 1972. — *Grundriss der Biologischen Statistik*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

QUESTIONS A PROPOS DES MUSCLES TROCHANTERO-NOTAUX DES INSECTES*

par J. BARLET**

Depuis une vingtaine d'années, certains auteurs s'intéressent à des catégories particulières de muscles thoraciques des Insectes : ils pensent pouvoir, grâce à ces études, améliorer la systématique dans une même famille ou établir des relations phylétiques entre familles. On peut citer les travaux de Chadwick sur les muscles ventraux intersegmentaires des Blattes (1957) et sur la musculature de la spina chez les Thysanoures et certains ordres de Ptérygotes (1959) ; ceux de Mickoleit sur trois catégories de muscles chez les Neuroptéroïdes et Panorpoïdes (1965, 1966, 1969). Ce genre de recherches a été poussé particulièrement loin par Smart qui a étudié plus de quarante familles de Diptères (1958, 1959) en s'intéressant plus spécialement au muscle trochantéro-notal (= Tergal depressor des auteurs anglo-saxons) dont il a perçu l'intérêt.

Depuis longtemps, ce muscle trochantéro-notal (tr-nt) a éveillé mon attention : en 1947, je signalais (p. 29) que *Lepisma* (Aptérygote) était à ma connaissance le seul insecte possédant à chacun des trois segments thoraciques un trochantéro-notal (1) du secteur épiméral alors que chez les Ptérygotes, seul le prothorax aptère peut contenir ce type de muscle, les deux autres segments m'en possédant éventuellement qu'au seul secteur épisternal. Dans ma description complète de la musculature thoracique de *Lepisma* (1954) j'ajoutais (p. 310) que l'homonomie des trochantéro-notaux chez cette espèce, n'avait été observée antérieurement dans aucun

* Déposé le 5 avril 1978.

** Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animale, Institut Van Beneden, Quai Van Beneden, B-4020 Liège.

(1) Tiegs (1955, fig. 1) en représente deux à chaque segment (t.tr.1 et t.tr.2) de *Ctenolepisma* ; je pense qu'il pourrait s'agir d'une erreur ou bien chaque élément serait constitué de deux faisceaux.

groupe d'Insectes, Aptérygotes ou Ptérygotes. Or, en 1954, paraissait un remarquable travail de Mayer sur la musculature de quatre espèces de Mallophages dont l'une, *Trimenopon* (fig. 4) montre un cas esemblable à celui de *Lepisma*: les trochantéro-notaux $Idvm_3$, $IIIdvm_3$ et $IIIdvm_3$ appartiennent au secteur épiméral. Chez *Myrsidea* (fig. 13), on trouve un trochantéro-notal épiméral au prothorax ($Idvm_3$) et au mésothorax ($IIIdvm_3$); au métathorax, le $IIIIdvm_3$ est épisternal. Chez *Bovicola* (fig. 19) pas de trochantéro-notal prothoracique mais un mésothoracique épiméral ($IIIdvm_3$); le métathoracique $IIIIdvm_3$ est inclassable vu l'absence de liaison furco-pleurale. Il en est de même pour le seul tr-nt que possède *Columbicola* (fig. 25, $IIIdvm_3$). La présence chez certains Mallophages d'un tr-nt épiméral à chacun des derniers segments thoraciques me paraissait vraiment exceptionnelle et j'arrivais à me demander quelle relation pouvait exister entre cette disposition et l'aptérisme de ce groupe d'insectes (2). Pensant que d'autres questions surgiraient en étudiant cette catégorie de muscles, j'ai analysé le plus grand nombre possible de travaux consacrés à la musculature thoracique (3).

Cette analyse ne fut pas toujours aisée: fréquemment, le texte est vague au sujet des muscles m'intéressant et surtout bon nombre de figures sont imprécises. Certains chercheurs n'étudient que le ptérothorax, spécialement les muscles du vol. Les auteurs, sauf Carpentier (1923, 1936) et — dans une certaine mesure — Maki (1938, p. 81 et p. 84), ne précisent pas s'il s'agit d'éléments du secteur épisternal ou épiméral: quand ils signalent un tr-nt dans chaque segment les trois muscles sont, pour eux, homologues. Enfin, dans certains groupes d'insectes, entre la furca (ou apophyse sternale) et l'apodème pleural, ou son processus, il n'existe pas de liaison, soit squelettique, soit par l'intermédiaire d'un muscle (en abrégé: zwm d'après les premiers auteurs allemands). Cette absence de liaison est peu fréquente chez les Hémi-métaboles (4), mais l'est davantage chez les Holométaboles, surtout au ptérothorax (Hymé-

(2) Les Mallophages sont également exceptionnels pour Chadwick (1959, 146-147) quant à la musculature de la spina et posent une énigme à cet auteur.

(3) Plusieurs me sont malheureusement restés inaccessibles et ne figurent pas dans la bibliographie en fin de la présente note.

(4) voir par exemple: *Ephemera* (Brodskiy, 1970, fig. 4); *Thrips* (Mickoleit 1961, fig. 51); *Aleurodes* (Weber, 1935).

noptères, Lépidoptères, Trichoptères, Diptères, quelques Coléoptères, par exemple au métathorax des Gyrinides: Larsen, 1966). L'appartenance d'un tr-nt à l'un ou l'autre secteur est alors à déterminer, mais pas toujours de façon certaine, en comparant son trajet et son attache dorsale à ceux des autres muscles dorso-ventraux.

A titre d'exemple relatif aux deux dernières difficultés citées, examinons le travail de Badonnel sur les Psoques (1934): l'auteur représente avec soin la musculature du prothorax (fig. 49) où l'on voit le tr-nt A du secteur épiméral (p. 135). Plus loin (p. 141) il dit retrouver « la même similitude — ou pourrait presque dire identité — entre les trois musculatures trochantériennes » et dans la figure 61 une vue partielle du métathorax montre le tr-nt A qui y paraît épiméral en l'absence de zwm. J'ai examiné un Psocide et j'ai trouvé aux segments ptérothoraciques un énorme massif trochantéronotal, constitué de deux faisceaux, attaché sur toute la partie antérieure du scutum et occupant tout le secteur que je puis considérer, vu les relations de ces trochantéro-notaux avec les autres catégories de muscles, comme épisternal.

Une autre difficulté se présente fréquemment au prothorax: la limite entre pleure et notum est souvent faiblement indiquée ou même absente; il est alors malaisé d'attribuer à un muscle trochantérien une attache pleurale ou une notale. Smart (1959, p. 355) souligne cette difficulté dans le cas des Diptères, notamment chez *Anisopus*. Bonhag (1949) signale un tr-nt 19a, b chez *Tabanus* et Mickoleit (1962) un n° II chez *Tipula*: pour Matsuda (1970, p. 329), il s'agit de trochantéro-pleuraux. Il doit en être de même pour le mésothoracique n° 40 que Maki (1938, p. 250) décrit comme tr-nt chez le Syrphide *Lathyrophthalmus*, mais que je distingue très difficilement sur la fig. 46 et qui me semble trochantéro-pleural.

La même méprise s'est produite dans des travaux antérieurs relatifs à d'autres ordres d'Insectes, notamment les Orthoptéroïdes s.l. Ainsi, Marquart (1939) représente (fig. 5) au prothorax du Phasmide *Dixippus* un muscle épisternal attaché au sommet de la pleure et qu'il désigne cependant par le sigle Lt-tr comme les vrais trochantéro-notaux du ptérothorax. Ieziorski (1918) avait déjà fait la même erreur chez le même insecte (voir son $Idvm_3$) et Voss également dans son travail consacré à *Gryllus* (1905): Carpentier (1923, p. 37) a démontré que le $Idvm_3$ épisternal du grillon est un élément pleural. Chez les Coléoptères Maki (1938) voit un tr-nt (son n° 17) au prothorax de *Cicindela*; j'ai vérifié: il s'agit d'un

trochantéro-pleural. L'erreur est facile à commettre car l'invagination propleurale, au niveau de la suture noto-pleurale externe presque effacée est très faible chez cet Adéphage : c'est l'un des cas auxquels Carpentier (1929, p. 374) fait allusion dans son étude du prothorax des Coléoptères (5).

Signalons enfin que Matsuda (1970, p. 75) établit deux catégories de trochantéro-notaux dans les segments ptérothoraciques : le t-tr₁ attaché au scutum et le t-tr₂ attaché au premier sclérite axillaire et parfois réduit à quelques fibres. L'origine des sclérites à la base de l'aile me paraissant encore sujette à discussions, j'ai laissé de côté ce second type de muscle et ai recherché le premier dans les différents groupes d'Insectes en utilisant la nomenclature de Imms (1957).

Il serait fastidieux de détailler ici à l'extrême, tous les renseignements repérés (6) ; je donnerai un résumé en signalant cependant les cas douteux ou sujets à réflexion particulière.

Aptérygotes

Dans le travail de Berlese consacré aux Protoures (1909 b), je n'ai pu repérer de tr-nt.

Chez les Diploures que j'ai disséqués, je n'en ai pas trouvés (Barlet, 1974, p. 130). Les Collembolés aussi en paraissent dépourvus (ibid. et Maki, 1938). Parmi les Thysanoures, les Machilides que je connais en possèdent un dans le secteur épiméral au prothorax (Barlet, 1967) et les Lépismatides, avons-nous vu plus haut, un épiméral à chaque segment (Barlet, 1947 et 1954).

Ptérygotes

Examinons d'abord le prothorax.

Il est dépourvu de tr-nt chez tous les Holométaboles sauf dans quelques espèces de l'ordre cependant si spécialisé des Diptères :

(5) Berlese (1909, voyait un tr-nt épiméral (n° 76) chez *Hydrophilus* : je n'ai pas retrouvé cet élément.

(6) On les trouvera dans les travaux signalés, pour chaque ordre, en notes infra-paginales : les numéros renvoient à la liste bibliographique. Des travaux d'ensemble pour un ordre déterminé n'existent que pour les Hémiptères (Larsen, 1945), les Coléoptères (Larsen, 1966), les Hyménoptères (Daly, 1963) et les Diptères (Smart, 1959).

Maki (1938) en voit un, épiméral, dans *Latyrophthalmus* (Syrphide), *Orthellia* (Muscide), *Pecticus* (Stratiomyide) et Ulrich (1971) chez les Dolichopodides *Argyra* et *Hydrophorus* et chez les Empidides *Empis* et *Wiedemannia*.

Le cas des Trichoptères (7) requiert une attention particulière. Chez les adultes, le prothorax est dépourvu de tr-nt. D'après Tindall, il y aurait un tr-nt épiméral dans le prothorax de la larve de *Limnephilus* (1963), fig. 9 et de *Triaenodes* (1964, fig. 9, n° 9, 11). Winkler (1959) voit même un élément épiméral à chaque segment (n° 80, 104 et 139) de la larve de *Limnephilus*. Or, d'après le travail de Demoulin (1949) sur la larve de *Stenophylax* et mes recherches personnelles, inédites, sur les larves de deux espèces d'*Hydropsyche*, sur celle de *Rhyacophila* et de *Polymorphanisus* (8) les muscles signalés par Winkler, et peut-être même par Tindall, seraient des coxo-notaux ; ni Demoulin, ni moi-même, n'avons trouvé de trochantéro-notaux.

Dans la figure 20 de Winkler, le prothoracique n° 80 provient de la région spinale ; le mésothoracique n° 104 (fig. 22) et le métathoracique n° 139 (fig. 24) sont en réalité composés de deux éléments dont le supérieur est coxo-notal.

Parmi les Hémimétaboles, les Orthoptéroïdes (9) constituent le groupe d'Insectes dont la musculature a été l'objet du plus grand nombre d'études depuis le travail de base de Voss (1905). La musculature des autres groupes est souvent étudiée de façon comparative avec celle des Orthoptéroïdes, notamment des Acridides. A l'exception des Phasmides (Ieziorski, 1918 - Maki, 1935 - Marquardt, 1939) et de *Cylindrorhynchus* (Carpentier, 1936), les Orthoptéroïdes possèdent au prothorax au moins un élément épiméral, parfois deux et même trois : les Blattes *Periplaneta* (Carbonnell, 1947 - Storch et Chadwick, 1967) et *Nauphaeta* (Storch, 1968) ainsi que des Gryllides (Duporte, 1920 - Carpentier, 1923) en ont deux ; chez les Mantès, on peut repérer jusqu'à trois muscles (*Hierodula* : Maki, 1938 - *Mantis* : La Greca, 1949). Dans *Stag-*

(7) Trichoptères : 27, 63, 103, 104, 105, 120.

(8) Espèce africaine très aimablement procurée par M. G. Marlier (Inst. r. sc. nat. Belg.).

(9) Orthoptéroïdes : 15, 17, 19, 30, 33, 34, 35, 43, 52, 53, 58, 61, 63, 68, 91, 97, 98, 101, 111, 119.

momantis Levereault (1938) n'en voit que deux qui, sur la figure 7, paraissent épisternaux.

Dans la plupart des Hémiptères Hétéroptères, existe un tr-nt épiméral ; il y a cependant doute pour celui de *Leptocorisa* (Akbar, 1957) et de *Gerris* (Larsen, 1945). *Ranatra* (ibid.) n'en possède pas. Certains Hémiptères Homoptères en sont dépourvus (*Aphis* ; Weber, 1928 - Roberti, 1946 - *Psylla* : Weber, 1929 - *Schizoneura* : Miller, 1933 - *Pseudococcus* : Mäkel, 1942).

En possèdent un, qui est épiméral, le Jasside *Cicadella* (Maki, 1938), les Cicadides *Huechys* (ibid.) et *Tibicen* (Vasvary, 1966), le Psyllide *Macrobomotoma* (Maki, 1938) et *Aleurodes* dans lequel Weber (1935, p. 18) s'étonne de trouver ce type de muscle qui est, pour lui, fort rare.

Les Isoptères, les Dermaptères, les Psocoptères, les Mallophages et les Plécoptères ont un tr-nt épiméral au prothorax. De même chez les Odonates *Psolodesmus* (Maki, 1938), *Mnais*, *Davidius* et *Epiophlebia* (Asahina, 1934). Ceux étudiés par Clark (1940), Hatch (1966) et Maloeuf (1935) n'en possèdent pas : cependant ce dernier auteur l'a trouvé chez la larve de *Plathemis*.

Le tr-nt prothoracique est nettement épisternal chez *Thrips* (Mickoleit, 1961, p. 61 : « ... en avant du bras furcal ... ») (10) et chez les Embioptères : *Oligotoma* (Maki, 1938) et *Embia* (Rähle, 1970 - Bitsch, 1970). Il est peut-être aussi épisternal chez l'Ephéméroptère *Leptophlebia* (Tsui et Peters, 1972) et le Plécoptère *Nemoura* (Wu, 1923) alors qu'il est nettement épiméral chez *Neoperla* (Maki, 1938) et *Perla* adulte et larvaire (Wittig, 1955).

Voyons maintenant les segments ptérothoraciques.

Ils sont totalement dépourvus de tr-nt chez les Hyménoptères (11) apocrites sauf chez certains Chalcidides et Cynipides (Daly, 1963). Quelques rares Symphytes en possèdent (Larsen, 1948, p. 35 - Daly, 1963). Les muscles repérés sont difficiles à répartir en épisternaux ou épiméraux.

Tous les Lépidoptères (12), sauf la femelle aptère de *Fumea* (Dierl, 1964), possèdent un ou deux muscles dans chaque seg-

(10) L'auteur voit aussi un tr-nt, qui semble épiméral, au métathorax : il faut signaler que ses figures résultent de reconstructions à partir de coupes plus ou moins épaisses.

(11) Hyménoptères : 24, 25, 56, 63, 67, 80, 112, 113.

(12) Lépidoptères : 28, 31, 32, 63, 82, 95, 96, 114.

ment ; ils sont épisternaux mais il y a cependant doute pour *Papilio* (Maki, 1938 - Srivastava, 1961, 1962).

Les Trichoptères (13) adultes ont un ou deux éléments épisternaux dans chaque segment (Maki, 1938 - Demoulin, 1949 - Tindall, 1965). Les larves en sont dépourvues (Demoulin, 1949, Winkler, 1959 ; Tindall, 1963, 1964).

Les Aphaniptères (Snodgrass, 1946 - Lewis, 1960) et plusieurs Diptères (14) possèdent un élément dans chaque segment : il est épisternal dans la majorité des cas ; il pourrait être épiméral au mésothorax chez *Basilia* (Nussbaum, 1960) et *Pecticus* (Maki, 1938). Deux Dolichopodides (Ulrich, 1971) sont remarquables : leur métathorax est pourvu d'un tr-nt épisternal et d'un épiméral.

Les Coléoptères Adéphages adultes (15) ont un tr-nt épisternal au mésothorax seulement. Le métathorax en contient un, inclassable, uniquement chez les Gyrinides, *Sphaeridium* et quelques genres voisins d'Hydrophilides. (Larsen, 1966, p. 150). Les autres Polyphages en sont dépourvus dans les deux segments (ibid., p. 146). La larve de *Dytiscus* (Speyer, 1921) possède un tr-nt épisternal aux deux segments ; la larve de *Tenebrio* (Joesting, 1942), aucun. La musculature des Archostemata n'est pas connue : j'ai personnellement disséqué *Cupes* (16) et je n'ai pas trouvé de différence avec les Adéphages (obs. inéd.).

Les Strepsiptères sont totalement dépourvus de tr-nt : aucune allusion à leur propos dans le texte ni dans les figures du monumental travail de Kinzelbach (1971).

Tous les Mécoptères (17) et Névroptères (18) adultes ont, dans chaque segment un tr-nt épisternal ; il y a cependant doute pour *Chrysopa* (Miller, 1933) et *Agulla* (Matsuda, 1956). Les larves n'en possèdent pas (Korn, 1943 ; Kelsey, 1957 ; Rousset, 1969).

Parmi les Hémi-métaboles, les trochantéro-notaux manquent dans le ptérothorax de tous les Odonates (19), des Thysanoptères (sauf au métathorax de *Thrips*) et de quelques Homoptères (*Aleurodes* : Weber, 1935).

(13) Trichoptères : 27, 63, 103, 104, 105, 120.

(14) Diptères : 13, 41, 63, 73, 83, 92, 93, 93b, 108, 118, 123.

(15) Coléoptères : 8, 9a, 16, 44, 57, 63, 81, 94, 100.

(16) Spécimens aimablement procurés par la Smithsonian Institution (Washington).

(17) Mécoptères : 36, 39, 63, 72, 99.

(18) Névroptères : 23, 23b, 46, 51, 56, 62, 69, 78, 89.

(19) Odonates : 2, 22, 40, 63, 65.

Dans tous les autres ordres (20) — les Mallophages mis à part, et dont le cas a été évoqué au début de ce travail — chaque segment ptérothoracique possède un ou deux tr-nt : dans la plupart des figures, on les voit épisternaux. Il y a doute pour le Pneumoride *Bullacris* (Ewer, 1963) et l'Hétéroptère *Saldula* (Parsons, 1960) où l'élément en question semble épiméral.

*
**

Dans les pages qui précèdent, l'attention a été centrée surtout sur la répartition des muscles trochantéro-notaux dans les secteurs épisternaux et épiméraux. Au début de la présente note a été évoqué l'intérêt de cette question : la relation qui pourrait exister entre cette localisation et l'acquisition de la faculté de voler, ou bien avec l'aptérisme primaire ou secondaire. A l'époque de mes recherches sur *Lepisma* (1947, 1954) la présence d'un trochantéro-notal épiméral dans le prothorax des Hémimétaboles et dans chacun des segments thoraciques du Thysanoure me semblait un argument en faveur de l'aptérisme primitif du prothorax des Insectes et aussi de tout le thorax des Aptérygotes : en ce qui concerne ces derniers, surtout les Zygentomes (= Thysanoures Lépismatides) aucune preuve décisive n'a jusqu'à présent été apportée permettant d'affirmer que leur aptérisme est primaire, originel, bien que cela soit tout à fait vraisemblable. D'autre part, il était difficile de croire à un aptérisme primitif chez les Mallophages qui possèdent un trochantéro-notal épiméral au mésothorax et soit un épiméral, soit un épisternal au métathorax. La présence d'un tr-nt épisternal au prothorax des Embioptères et la possession conjointement d'un épisternal et d'un épiméral au métathorax de certains Diptères incite à abandonner l'idée d'une relation entre présence de trochantéro-notal épiméral et aptérisme primaire.

Au cours de cette recherche bon nombre d'autres questions me sont apparues et je vais maintenant les évoquer.

Qu'ils soient, chez les Insectes, épisternaux ou épiméraux, les muscles trochantéro-notaux semblent d'origine ancienne.

(20) Dermaptères : 49, 63 ; Plécoptères : 63, 121, 122 ; Isoptères : 63 ; Embioptères : 63 ; Psocoptères : 3, 63 ; Ephéméroptères : 11, 14, 50, 63, 69b ; Thysanoptères : 63, 72 ; Hémiptères Hétéroptères : 1, 2, 26, 37, 47, 54, 55, 63, 64, 84, 85, 86, 90 ; Hémiptères Homoptères : 60, 63, 78, 109, 115, 116, 117.

Nous en avons trouvé l'équivalent chez un Crustacé Décapode nageur, *Penaeus* (Carpentier et Barlet, 1959, fig. 4 : bp-nt) : il relie le notum au basipodite que nous avons pu ainsi homologuer au trochanter des Insectes. Nous n'avons pas vu ce muscle dans les segments étudiés d'*Anaspides* cependant si archaïque à certains points de vue. Je l'ai retrouvé chez le Décapode marcheur *Squilla* (obs. inéd.), Malacostracé qui présente des caractères évolués mais aussi des caractères archaïques. Il faudrait pouvoir étudier tous les segments des Malacostracés nageurs et marcheurs, primitifs et évolués. Peut-être découvrirait-on que les muscles trochantéro-notaux, épisternaux et épiméraux des Insectes proviennent d'un massif originellement unique qui se serait partagé en deux, probablement à la suite de l'apparition d'une liaison entre la furca et le milieu de la pleure : à vrai dire, cette liaison est elle-même fort ancienne puisque nous l'avons trouvée chez *Anaspides* et *Penaeus* (Carpentier et Barlet, 1959, fig. 4 et 6 : tigelle p). Chez ce dernier, le muscle basipodite-notum est déjà en arrière de la liaison furco-pleurale, donc dans le secteur « épiméral ».

Assez étonnante, pour moi, est l'absence de trochantéro-notaux dans les Myriapodes Chilopodes étudiés par Rilling (1960) et Fuller (1962, 1963). Après avoir détaillé les différents muscles aboutissant au trochanter Rilling (p. 72) écrit nettement : « dagegen gehen von Tergum keine Telopoditmuskeln an ». Son n° 36, qu'on pourrait prendre pour un tr-nt est un tergocoxal. Fuller est du même avis pour les quatre Chilopodes analysés par lui. Dans son important travail, Manton (1965, p. 261) voit le même muscle (son rot. tr. p) inséré sur le bord supérieur de la coxa chez *Lithobius* et *Scutigera*, mais chez les Epimorphes, il serait inséré directement sur le trochanter, ce que les figures ne me permettent pas de voir avec certitude.

Que les muscles trochantéro-notaux des Insectes proviennent d'un massif initialement unique ou de deux massifs primitifs, une tendance à la subdivision me paraît se manifester : nous trouvons deux épiméraux distincts, ou même trois, au prothorax de certains Orthoptéroïdes (Blattes, Mantes *Gryllus* ou *Acheta*) et Hémiptères (*Gelastocoris* : Parsons, 1960 - *Saldula* : id., 1963). Aux méso- et métathorax sont parfois présents deux éléments épisternaux individualisés : chez quelques Orthoptéroïdes (*Tachycines*, *Acheta* : Carpentier, 1933 - métathorax de *Locusta* : Maki, 1938 - aux deux segments : *Atractomorpha* : Maki, 1938 et *Romalea* : Wilson, 1962), Hémiptères (métathorax de *Notonecta* : Larsen,

1945 ; de *Tibicen* : Vasvary, 1966) et Lépidoptères (Aux deux segments chez *Danaus* : Ehrlich - Davidson, 1961, et *Amata* : Maki, 1938 — Au mésothorax chez *Papilio* : Maki, 1938 - *Machaon* : Weber, 1928 - *Telea* : Nüesch, 1953 - *Miliona* : Maki, 1938). Dans le Trichoptère adulte *Limnephilus* Tindall (1965) voit aussi deux tr-nt distincts dans chacun des deux segments ptérothoraciques. Enfin, dans *Sialis*, Weber (1928) décrit deux éléments épisternaux au mésothorax et un seul au métathorax alors que Czihak (1953) ne voit qu'un seul muscle mésothoracique. S'agirait-il d'une différence spécifique ?

Parfois, un muscle semble subdivisé en deux faisceaux : Weber (1928) par exemple homologue l'unique tr-nt métathoracique (III dvm₃) de *Machaon* aux deux éléments distincts du mésothorax (II dvm₁ et II dvm₂) parce qu'il est divisé dorsalement (p. 205). Dans le Noctuide *Crymodes* Treat (1959) voit au métathorax, un puissant dv₃ composé de deux faisceaux. Maki (1938), p. 226, signale que dans le Phasmide *Megacrania* le tr-nt mésothoracique est composé de deux faisceaux peu puissants alors que le métathorax ne comporte qu'un seul élément mais assez puissant (p. 234). Personnellement, comme je l'ai dit au début, lors d'une vérification chez un Psoque, j'ai trouvé les énormes tr-nt ptérothoraciques constitués de deux faisceaux. De même, en disséquant *Ithone* (21), Planipenne australien assez primitif qui court activement, j'ai trouvé dans chacun des deux segments un énorme massif trochantéro-notal, plus puissant après le basi-notal, constitué de deux faisceaux.

On peut penser que la conservation chez les Insectes de ces muscles d'origine incontestablement ancienne est à mettre en relation avec certaines nécessités mécaniques. La fonction primitive a dû être la marche. La contraction de ce type de muscle abaisse la patte et soulève ainsi l'Insecte.

Rappelons que si certains Odonates adultes possèdent un tr-nt au prothorax, celui (*Plathemis*) étudié par Maloeuf (1935) l'a perdu mais sa larve qui est « en active pedal navigator » l'a conservé.

Il est difficile de comprendre l'absence de ce muscle au prothorax de certains Homoptères et des Holométaboles (exceptés quelques Diptères), que ce segment soit mobile ou ankylosé.

(21) Observation inédite sur des spécimens très aimablement procurés par M. le Dr Rieck (Canberra).

En ce qui concerne les muscles trochantéro-notaux du ptérothorax, outre leur fonction primitive, la marche, les auteurs leur attribuent, le cas échéant, une participation au saut et, ce qui paraît plus évident, à première vue, dans le vol.

Le record du saut semble bien être celui des Siphonaptères. Snodgrass (1946, p. 30) y voit très logiquement l'action des énormes trochantéro-notaux des deux segments ptérothoraciques ; Lewis (1960, p. 395) les décrit plus complètement et insiste davantage sur leur fonction. Parmi les Hémiptères Hétéroptères sauteurs, l'action des trochantéro-notaux est mise en évidence chez *Saldulla* (Parsons, 1963, p. 19), *Salda* (Larsen, 1945) et le Jasside *Cicadella* (Maki, 1938) : dans tous les cas, il s'agit du volumineux élément métathoracique. Pour Matsuda (1970, p. 230) les Psoques sautent vigoureusement grâce aux pattes postérieures ; personnellement, j'ai trouvé le trochantéro-notal métathoracique un peu moins puissant que le mésothoracique. Très curieux est le cas des Psylles dont les pattes postérieures plus développées et plus musclées interviennent dans le saut (Imms, 1957, p. 377), mais qui sont dépourvues de tr-nt (Weber, 1929).

En ce qui concerne la musculature des Orthoptères sauteurs, il n'existe pas, à ma connaissance, d'étude aussi détaillée et aussi précise que celle de Carpentier (1923). Chez le Gryllide *Acheta* et chez la Sauterelle aptère *Tachycines*, le mésothorax contient deux éléments épisternaux : le proximal (tr-nt 1) destiné à l'aile et le distal (tr-nt 2) spécialement destiné à la patte (p. 29). Tous deux sont plus puissants chez la Sauterelle aptère que chez le Gryllide. Au métathorax de ce dernier, les deux muscles homologues sont présents, mais plus faibles qu'au mésothorax. Chez la Sauterelle aptère, seul persiste le tr-nt₂ destiné à la patte.

Dans les Insectes non spécialement sauteurs, l'envol est facilité par un saut dû aux trochantéro-notaux du métathorax chez les Coléoptères Gyrinides (Larsen, 1966, p. 200) et du mésothorax chez les Diptères (voir par exemple Williams, 1943, p. 593 ; Smart, 1958, p. 355 ; Grant, 1960 ; Boettiger et Furshpan, 1952). Leur absence chez les Tipulides, Diptères à très longues pattes, confirme ces auteurs dans l'idée que le trochantéro-notal mésothoracique sert à lancer l'insecte à pattes normales en l'air au moment de l'envol en tendant la patte ; lorsque celle-ci, en vol, est appliquée contre le corps, le muscle agit sur le notum qu'il déprime, d'où relèvement de l'aile (voir Smart, 1959, pp. 355-356). Que le trochantéro-notal participe toujours à l'envol n'est pas prouvé pour

Larsen qui, s'il l'admet pour les Gyrinides, lui dénie ce rôle chez *Ranatra* à la suite de ses propres expériences (1966, p. 200).

Dans la nage, les trochantéro-notaux interviennent également : chez plusieurs Insectes nageurs, ils sont puissants, surtout les métathoraciques.

Examinons le cas des Hémiptères. D'après Larsen (1945), le tr-nt n° 70 du métathorax de *Corixa* est très développé ; chez *Naucoris*, les muscles indirects du vol sont plus ou moins dégénérés au mésothorax et les plus puissants muscles de la patte métathoracique sont ceux qui s'insèrent sur le trochanter. Le Corixide *Sigara* possède au métathorax un « tergal depressor » fort développé (Maki, 1938, p. 160). Même chez ceux que je qualifierais de « patineurs » les trochantéro-notaux sont plus développés : d'après Larsen, au mésothorax de *Velia*, les muscles indirects et directs du vol manquent sauf le puissant tr-nt n° 46 ; aux deux segments ptérothoraciques de *Gerris* les trochantéro-notaux sont parmi les deux éléments les plus développés. La nage rapide des Gyrinides à la surface de l'eau est due à l'action de quelques muscles parmi lesquels le trochantéro-notal mésothoracique qui n'agit pas sur l'élytre mais sur la deuxième patte (Larsen, 1966, p. 174).

La relation entre l'histologie des muscles et le vol a été étudiée par quelques auteurs. Elle est très bien établie par Daly (1963) qui a analysé spécialement les Hyménoptères (54 espèces) à ce point de vue. Les muscles du type tubulaire se retrouvent dans tout le corps et ne sont pas, pour lui comme pour Williams (1943), associés au vol tandis que les muscles fibrillaires ou microfibrillaires (« close-packed ») à contractions très rapides sont uniquement associés à cette fonction. Le trochantéro-notal mésothoracique $tr_2 - tr_3$ est fibrillaire ou micro-fibrillaire et participe au vol chez les Symphytes *Xyela*, *Cephus* et *Sirex*, ainsi que chez les Chalcidides ; il manque chez le Cynipide *Andricus*. Le métathoracique $tr_1 - tr_2$, absent chez *Cephus*, intervient dans le vol chez *Xyela* (fibrillaire) et *Sirex* (microfibrillaire) ; chez les Chalcidides et Cynipides il est tubulaire, donc pas associé au vol.

Chez les Diptères, ce muscle est tubulaire (Boettiger et Furshpan, 1952 - Smart, 1959 - Williams, 1963) contrairement aux autres muscles indirects du vol qui sont responsables des mouvements ultra-rapides des ailes.

Les trochantéro-notaux ptérothoraciques ne sont pas indispensables pour le vol puisqu'ils manquent chez tous les Odonates, les

Strepsiptères, plusieurs Diptères, la plupart des Thysanoptères, la très grande majorité des Coléoptères et chez tous les Hyménoptères Apocrites : là où ils existent chez quelques Hyménoptères, ils sont visiblement régressés. Chez *Grylotalpa*, La Greca, (1938, p. 273), signale que le tr-nt métathoracique est plus grêle que le mésothoracique.

Et cependant, leur relation avec le vol est indéniable dans certains cas : ils sont capables de contractions rapides chez les Gyrinides (Larsen, 1966, p. 200) où ils assurent, avec les coxo-basilaires, tous les mouvements de l'aile ; chez *Oreobothilus*, ils sont même seuls à assumer cette fonction, le métathorax ayant perdu tous les autres muscles. Et pour Pringle, (1957, p. 4), quand la coxa est fixe sur son segment, ce qui est le cas des Diptères et de certains Coléoptères, des muscles coxo-notaux et trochantéro-notaux fonctionnent accessoirement comme releveurs de l'aile en déprimant le notum.

Dans les Insectes secondairement aptères, les trochantéro-notaux peuvent être totalement disparus : la femelle du Lépidoptère Psychide *Fumea* (Dierl, 1964) n'en possède plus aucun. La disparition peut n'affecter qu'un segment : la punaise *Cimex* a perdu son élément métathoracique ; la sauterelle *Tachycines* (Carpentier, 1923, p. 29) a perdu au métathorax le tr-nt au service de l'aile, et a conservé le tr-nt₂ au service de la patte, alors que les deux éléments sont toujours présents au mésothorax. Une régression plus ou moins poussée peut s'observer : le tr-nt mésothoracique de l'Hétéroptère *Nabis* est réduit à quelques fibres bien difficiles à découvrir (Larsen, 1945, p. 70) ; certaines femelles à ailes très courtes ou absentes peuvent posséder des tr-nt plus grêles que chez le mâle (Pneumoride *Bullacris*, Ewer, 1963 ; Blatte *Deropeltis*, Ewer et Nayler, 1967). Mais, dans l'ensemble, les muscles se sont bien maintenus chez bon nombre d'aptères : par exemple les Mallophages, *Grylloblatta*, le Phasme *Carausius*, l'Acridide *Lentula*, le Diptère *Basilina*, les Aphaniptères et le Mécoptère *Boreus* (mâle et femelle) ; ils sont au service de la marche et visiblement, dans les deux derniers cas, du saut : le métathoracique est d'ailleurs plus puissant que le mésothoracique (Füller, 1955). Je m'étonne que la persistance d'un tr-nt au métathorax de certains Diptères n'aie provoqué aucune remarque de la part des spécialistes sur sa fonction probable, même lorsque l'homologue mésothoracique manque, ce qui est par exemple le cas

d'*Anisopus* (Smart, 1959) et de *Tipula* (Mickoleit, 1962). Rappelons que les spécialistes admettent que c'est la patte mésothoracique qui lance le Diptère en l'air et non la métathoracique.

Quelques autres questions surgissent encore. Dans certains ordres d'Insectes, le vol est assumé par les ailes antérieures et postérieures couplées et dans d'autres ordres, les ailes d'un même côté sont indépendantes. On pouvait se demander s'il n'y avait pas une relation entre présence ou absence des muscles et présence ou absence du couplage des ailes : on se rend compte qu'il n'en est rien.

La réponse à une autre interrogation nécessiterait un énorme travail de comparaison : existerait-il une relation entre présence ou absence des trochantéro-notaux et absence ou présence d'autres muscles ? Short (1953) a effleuré le sujet dans son étude des pattes de *Corixa* ; il signale (p. 34) que le point à noter dans son étude est le contraste dans la taille des branches tergale et pleuro-tergale du dépresseur du trochanter. Dans la deuxième patte, où un important mouvement de dépression n'est pas nécessaire, la branche pleuro-tergale est de taille modérée. Dans la troisième patte, pour pouvoir donner un violent choc en arrière pour la nage, la branche pleurotergale est énorme et les muscles extrinsèques de la patte sont réduits. Il en est de même chez *Notonecta*. Smart (1958, 1959) est allé plus loin : à ma connaissance, il est le seul auteur à avoir essayé de relier la présence ou l'absence des tr-nt à la présence ou l'absence d'autres muscles dorso-ventraux, spécialement les coxo-subalaires. Il n'a rien trouvé de concluant.

Une autre recherche serait également intéressante : suivre les modifications de la musculature lors du passage de la larve à l'imago. La littérature ne contient que peu d'études de ce genre. Nous disposons des travaux suivants : Wittig (1955) sur *Perla*, Maloeuf (1935) sur l'Odonate *Plathemis*, Korn (1943) sur le Névroptère *Myrmeleon* et Kelsey (1957) sur *Corydalus*, Tindall (1963-1965) sur le Trichoptère *Limnephilus* et Demoulin (1949) sur *Stenophylax* ; enfin, Speyer (1921) a étudié la larve de *Dytiscus* et Bauer (1910), l'adulte. En ce qui concerne les trochantéro-notaux, nous pouvons observer trois cas : d'abord larve et imago ne montrent aucune différence (*Perla*), ensuite, la larve possède un trochantéro-notal que perd l'adulte (*Plathemis*, métathorax de *Dytiscus*) ; enfin, la larve ne possède pas ce type de muscle qui est présent dans l'imago : c'est ce que montrent *Corydalus*, *Myrmeleon* et les Trichoptères *Limnephilus* et *Stenophylax*.

A propos de ce dernier exemple, Demoulin (1949) qui a suivi toute la métamorphose de *Stenophylax* écrit (p. 21) : « ce muscle du trochanter est-il (chez l'adulte) une néoformation ? Si l'on se place au point de vue phylogénique, certainement non (...). La Phrygane ne l'a donc pas secondairement acquis, encore que ce muscle, ontogénétiquement parlant, soit à développement tardif, inhibé d'abord, vraisemblablement, par un élément antagoniste quelconque dont le développement n'est pas resté aussi conciliable avec celui du muscle trochantérien qu'il ne l'est chez d'autres Insectes ». Je pense qu'on trouverait le même cas en étudiant les métamorphoses des Lépidoptères : le seul à ne pas posséder de tr-nt est la femelle aptère du Psychide *Fumea* ; je suppose qu'il en est de même pour la larve et que la femelle, qui ne se déplace guère, en est restée au même stade en ce qui concerne une partie de sa musculature.

Au début de cette note, je signalais le but poursuivi par certains auteurs : une meilleure connaissance de la musculature pouvant venir en aide à la systématique et éclairer la phylogénie. Pour Daly (1964, p. 304) qui s'est basé sur les Hyménoptères, les arrangements et les types histologiques de muscles offrent une grande promesse d'être utiles dans l'établissement des relations entre les taxa les plus élevés. Une plus grande similitude est observée dans la musculature d'un taxon donné qu'entre deux taxa de même niveau. Des descriptions détaillées du muscle dans les taxa concernés permettront probablement de décider quels groupes ont un ancêtre commun. Cependant un doute quant à une origine commune peut surgir lorsque deux espèces de la même famille ou deux familles voisines possèdent un muscle homologue mais de type histologique différent. Un exemple nous est donné par Grant (1960) : dans la famille des Simuliïdes, *Simulium* possède un trochantéro-notal fibrillaire et dans la famille voisine des Psychodides, le muscle homologue est tubulaire chez *Psychoda* et fibrillaire chez *Pericoma* ; l'auteur trouve qu'il serait intéressant de savoir s'il y a dans le comportement des deux derniers Diptères des différences qui pourraient être attribuées aux différences de structure de leur muscle « starter ». Grant ne cherche pas à établir de filiation entre ces espèces. Pringle (1957) pensait que l'évolution histologique s'est faite à partir du muscle tubulaire vers le muscle fibrillaire en passant par le type microfibrillaire (« close packet »). Les Hyménoptères ont amené Daly (1964) à concevoir que le muscle fibrillaire a précédé le muscle tubulaire.

Une convergence due à la perte indépendante d'un muscle déterminé dans différentes espèces voisines peut également jeter un doute quant à une origine commune (Daly, 1964, p. 304). C'est la difficulté qu'a rencontrée Smart dans ses tentatives (1958, 1959) d'établir une classification phylogénétique des Diptères en se basant surtout sur la présence ou l'absence du trochantéro-notal. La perte de ce dernier s'est présentée à plusieurs moments de l'évolution, dans des lignées différentes. Smart l'observe surtout chez des formes à comportement très spécialisé. Il a pu améliorer la classification en tenant compte du fait qu'une espèce dépourvue du muscle doit dériver d'une espèce qui le possède, mais l'auteur conclut (1959, p. 360) qu'il n'est pas actuellement possible d'établir des subdivisions dans les grands groupes de Diptères en se basant sur le muscle trochantéro-notal.

Addendum

La présente note étant depuis longtemps sous presse, j'ai reçu récemment de Mr M. BAEHR (Tübingen) son très beau travail, qui m'était inconnu, sur le thorax du Cupévide *Priacma serrata* (Z. Morph. Tiere, 81, 55-101, 1975). J'y ai trouvé confirmation de mon observation personnelle sur *Cupes* (voir Coléoptères Archostemata, à la note 16).

Travaux consultés

1. AKBAR S.S. 1957. — *Aligarh Musl. Univ. Publs. (Zool. Ser.), Ind. Ins. Type 5* : 1-53.
2. ASAHINA S., 1954. — *Jap. Soc. Promotion Sci., Tokyo*, 153 pp.
3. BADONNEL A., 1934. — *Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl.* 18, 241 pp.
4. BARLET J., 1947. — *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXXIII, 219-220.
5. BARLET J., 1954. — *ibid.*, XC, 299-321.
6. BARLET J., 1967. — *Bull. Ann. Soc. r. Ent. Belg.*, 103, 110-157.
7. BARLET J., 1974. — *ibid.*, 110, 91-141.
8. BAUER R., 1910. — *Z. Wiss. Zool.*, 95, 594-646.
- 9a. BERLESE A., 1909a. — *Gli Insetti*, vol. 1, Milano.
- 9b. BERLESE A., 1909b. — *Monographia dei Myrientomata - Redia*, 6.
10. BITSCH J. et RAMOND S., 1970. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.*, 87, 63-93.
11. BOCHAROVA-MESSNER O.M., 1965. — *Zoologischesky Zhurnal*, 44 (12), 1790-1800.
12. BOETTIGER E.G. et FURSHPAN E., 1952. — *Biol. Bull.*, 102.
13. BONHAG P.F., 1949. — *Mem. Cornell Univ. agric. Exper. Stn.*, n° 285, 3-39.
14. BRODSKIY A.K., 1970. — *Ent. Rev., URSS*, XLIX, 2, 184-188.
15. CARPENTIER F., 1923. — *Mém. in 8°, Acad. r. Belg., sér. 2*, 7 : 1-56.
16. CARPENTIER F., 1929. — *Ann. Soc. scient. Brux.*, (B), 49 : 355-376.

17. CARPENTIER F., 1936. — *Mém. Mus. r. Hist. Nat. Belg., sér. 12*, 4, 1-86.
18. CARPENTIER F. et BARLET J., 1959. — *Smiths. misc. Coll.*, 137 : 99-115.
19. CARBONELL C.S., 1947. — *Smith. misc. Coll.*, 107 (2) : 1-23.
20. CHADWICK L.E., 1957. — *Smiths. Miscell. Colls.*, 131 (11) : 1-30.
21. CHADWICK L.E., 1959. — *Smiths. Miscell. Colls.*, 137 : 117-156.
22. CLARK H.W., 1940. — *J. Morph.*, 67 : 523-565.
- 23a. CZIHAK G., 1953. — *Öst. Zool. Z.*, 4, 421-448.
- 23b. CZIHAK G., 1956. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 75 : 401-432.
24. DALY H.V., 1963. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 56 : 295-306.
25. DALY H.V., 1964. — *Univ. Calif. Publs. Ent.*, 39 : 1-77.
26. DAVIS N.T., 1977. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 70 : 377-386.
27. DEMOULIN G., 1949. — Thèse de Doctorat, non publiée, Univ. Liège.
28. DIERL W., 1964. — *Zool. Jb. (Syst.)*, 91 : 201-270.
29. DIRKES L., 1928. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 11 : 182-228.
30. HASKEN W., 1939. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 65 : 295-338.
31. EATON J.L., 1971. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 64 (2) : 437-445.
32. EHRlich P.R. et DAVIDSON S.E., 1961. — *Microentomology*, 24 : 87-133.
33. EWER D.W., 1958. — *J. Ent. Soc. S. Afr.*, n° 21, 132-138.
34. EWER D.W., 1963. — *Ibid.*, n° 26, 411-437.
35. EWER D.W. et NAYLER L.S., 1967. — *Ibid.*, n° 30, 18-33.
36. FÜLLER H., 1955. — *Zool. Jb. (Anat.)* 74 : 189-210.
37. GOVIND C.K. et DANDY J.W.T., 1970. — *Can. Ent.*, 102, 1057-1074.
38. GRANT V.J.I., 1960. — *Proc. ent. Soc. London (A)*, 35 : 168-169.
39. HASKEN W., 1939. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 65 : 295-338.
40. HATCH G., 1966. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 59 : 702-714.
41. HEIDE G., 1971. — *Zool. Jb. (Zool. Physiol.)*, 76 : 87-137.
42. IMMS A.D., 1957. — *General Textbook of Entomology*, London.
43. JEZIORSKI L., 1918. — *Z. Wiss. Zool.*, 117 : 727-815.
44. JOESTING E.A., 1942. — *Zool. Jb. (Anat.)* 67 : 381-460.
45. KELSEY L.P., 1954. — *Mem. Cornell Univ. Exp. Stn.*, n° 334, 51 pp.
46. KELSEY L.P., 1957. — *ibid.*, n° 346, 31 pp.
47. KHANA S., 1963. — *Ind. Journ. Ent.*, 102, 1057-1074.
48. KINZELBACH R.K., 1971. — *Zoologica*, 119.
49. KLEINOW W., 1966. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 56 : 363-416.
50. KNOX V., 1935. — *In* : Needham, Traver and Hsu's *Biology of Mayflies*, Ithaca, 135-178.
51. KORN W., 1943. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 68 : 273-330.
52. LA GRECA M., 1938. — *Arch. Zool. Ital.*, 27 : 217-318.
53. LA GRECA M. et RAUCCI A., 1949. — *Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 1 (3) : 1-41.
54. LARSEN O., 1945a. — *Lunds Univ. Arsskr., N.F., Avd. 2*, 41 (3) : 1-96.
55. LARSEN O., 1945b. — *ibid.*, (11) : 1-83.
56. LARSEN O., 1948. — *Opusc. Ent.* 13 : 27-35.
57. LARSEN O., 1966. — *ibid., suppl.*, 30, 242 pp.
58. LEVEREAULT P., 1938. — *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 25 (11) : 577-633.
59. LEWIS R.E., 1961. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 54 : 387-397.
60. MÄKEL M., 1942. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 67 : 461-512.
61. MAKI T., 1935. — *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku imp. Univ.*, 12 : 181-279.

62. MAKI T., 1936. — *ibid.*, 16 : 117-243.
63. MAKI T., 1938. — *ibid.*, 24 : 343 pp.
64. MALOEUF N.S., 1932. — *Bull. Soc. ent. Egypte*, (N.S.) 16 : 161-203.
65. MALOEUF N.S., 1935. — *J. Morph.*, 58 : 87-106.
66. MANTON S.M., 1965. — *Journ. Linn. Soc. London*, 46, 251 pp.
67. MÄRKL H., 1966. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 83 : 107-184.
68. MARQUARDT F., 1939. — *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 66 : 63-128.
- 69a. MATSUDA R., 1956a. — *Microentomology*, 21 : 1-65.
- 69b. MATSUDA R., 1956b. — *J. Kansas ent. Soc.*, 29 : 92-113.
70. MATSUDA R., 1970. — *Mem. Ent. Soc. Canada*, n° 76, 431 pp.
71. MAYER C., 1954. — *Zool. Jb. (Anat.)* 74 : 77-131.
72. MICKOLEIT G., 1961. — *Zool. Jb. (Anat.)* 79 : 1-92.
73. MICKOLEIT G., 1962. — *ibid.*, 80 : 213-244.
74. MICKOLEIT G., 1965. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 82 : 521-531.
75. MICKOLEIT G., 1966. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 83 : 483-496.
76. MICKOLEIT G., 1968. — *ibid.*, 85 : 386-410.
77. MICKOLEIT G., 1969. — *Z. Morph. Tiere*, 64 : 151-178.
78. MILLER E.W., 1933. — *J. Morph.*, 55 : 29-52.
80. MORISON G.D., 1928. — *Q. Jl. Microsc. Sci.*, 71 : 563-651.
81. MURRAY F.V. et TIEGS O.W., 1935. — *Q. Jl. Microsc. Sci.*, 77 : 405-495.
82. NÜESCH H., 1953. — *J. Morph.*, 93 : 589-604.
83. NUSSBAUM R., 1960. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 78 : 313-368.
84. PARSONS M.C., 1960. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 122 (7) : 299-357.
85. PARSONS M.C., 1963. — *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 115 : 1-37.
86. PARSONS M.C., 1968. — *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 43 (312) : 349-406.
87. PRINGLE J.W.S., 1957. — Cambridge Univ. Press, 133 pp.
88. RÄHLE W., 1970. — *Zool. Jhb. (Anat.)*, 87 : 248-330.
89. ROUSSET A., 1969. — *Ann. Sc. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 12e série, T. XI, 97-138.
90. SHORT J.R.T., 1953. — *Proc. R. ent. Soc. London*, (A), 28 : 31-35.
91. SNODGRASS R.E., 1929. — *Smith. misc. Coll.*, 82 (2) : 1-111.
92. SNODGRASS R.E., 1946. — *ibid.*, 104 (18), 89 pp.
- 93a. SMART J., 1958. — *Proc. Xth int. Cong. Ent.*, 551-555.
- 93b. SMART J., 1959. — *Smiths. misc. Coll.*, 137 : 331-364.
94. SPEYER W., 1921. — *Z. Wiss. Zool.*, 119 : 423-492.
95. SRIVASTAVA K.P., 1961. — *Indian J. Ent.*, 23 : 202-213.
96. SRIVASTAVA K.P., 1962. — *ibid.*, 24 : 114-134.
97. STORCH R.H., 1968. — *J. Morph.*, 126 : 107-122.
98. STORCH R.H. et CHADWICK L.E., 1967. — *Can. Ent.*, 99 : 113-143.
99. STORCH R.H. et CHADWICK L.E., 1968. — *J. Morph.*, 126 : 199-210.
100. TERMIER M., 1975. — *Ann. Soc. ent. Fr.*, (N.S.), 11 : 411-423.
101. THOMAS J.G., 1952. — *Proc. R. ent. Soc.*, 27 (1-3) : 1-22.
102. TIEGS O.W., 1955. — *Philos. Trans. Lond.*, (B), 238, 221-348.
103. TINDALL A.R., 1963. — *Trans. R. ent. Soc. London*, 115 : 409-477.
104. TINDALL A.R., 1964. — *ibid.*, 116 : 151-210.
105. TINDALL A.R., 1965. — *ibid.*, 117 : 127-166.
106. TREAT A.E., 1959. — *Smiths. Miscell. Coll.*, 137 : 365-379.
107. TSUI T.P. et PETERS W.L., 1972. — *J. Zool. London*, 168 : 309-367.
108. ULRICH H., 1971. — *Veröff. Zool. Staatssamml. München*, 15 : 1-44.
109. VASVARY L.M., 1966. — *Jl. N.Y. ent. Soc.*, 74 (1) : 2-55.
110. VOSS F., 1905. — *Z. wiss. Zool.*, 78.

111. WALKER E.M., 1938. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 31 : 588-640.
112. WEBER H., 1925. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 47 : 1-100.
113. WEBER H., 1927. — *Z. Wiss. Insekt. Biol.*, 22 : 204-310.
114. WEBER H., 1928a. — *Z. Wiss. Zool.*, 131 : 181-254.
115. WEBER H., 1928b. — *Zoologica, Stuttg.*, 28 : 1-116.
116. WEBER H., 1929. — *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 14 : 60-165.
117. WEBER H., 1935. — *Zoologica, Stuttg.*, 33 : 1-71.
118. WILLIAMS C.M. et WILLIAMS M.V., 1943. — *J. Morph.*, 72 : 589-599.
119. WILSON D.M., 1962. — *J. exp. Biol.*, 39 : 669-677.
120. WINKLER D., 1959. — *Dt. ent. Z.*, 6 : 112-128.
121. WITTIG G., 1955. — *Zool. Jb. (Anat.)*, 74 : 491-570.
122. WU C.F., 1923. — *Bull. Lloyd Library*, 23 : 1-81.
123. ZALOKAR M., 1947. — *Revue Suisse de Zool.*, 54, n° 2, 17-53.