

Sur la classification et la phylogénie de la superfamille Notodontoidea (F. D'ALMEIDA) KIRIAKOFF (Lépidoptères)

par S.-G. KIRIAKOFF (Gand)

Après la publication des résultats de mes recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères, comprenant jusqu'ici les Thyretidae (KIRIAKOFF 1948b), les Thaumetopoeidae (KIRIAKOFF 1949b), les Diopsideae (KIRIAKOFF 1950a) et les Notodontidae (KIRIAKOFF 1950b), il importait non seulement de récapituler ces résultats — ces quatre familles formant ensemble la superfamille Notodontoidea — mais d'élargir en quelque sorte le sujet par une discussion 1° sur la classification des groupes en question, fondée non plus uniquement sur la structure des organes tympaniques, mais sur l'ensemble des caractères de ces groupes; et 2° sur la phylogénie possible de la superfamille Notodontoidea.

La présente étude est donc destinée à présenter une discussion des points ci-dessus, et à justifier en même temps l'établissement de la superfamille Notodontoidea *sensu* KIRIAKOFF.

A. Classification

Comme je l'ai fait remarquer dans ma « Classification of the Lepidoptera and some related groups » (KIRIAKOFF 1948a), il me semble qu'une application — plus ou moins nuancée — du principe des « true diagnostic characters » de WARREN 1947 s'impose pour la différenciation des unités taxonomiques. L'application de ce principe se réduit dans la pratique à l'emploi d'un seul caractère pour chaque échelon hiérarchique de la classification; ceci n'implique, cependant, pas d'exclusive contre l'emploi de deux ou plusieurs caractères là où c'est possible, c'est-à-dire dans les cas où ces caractères répondent à certaines conditions. Ils doivent notamment être: a) importants, b) constants dans le groupe, c) propres

à ce dernier, d) ne pas se croiser avec d'autres caractères, ce qui, en fait, découle des points b) et c).

D'un autre côté, une trop grande rigidité dans l'application du principe de WARREN peut mener à des absurdités dans des cas définis, comme c'est, entre autres, le cas de certains détails des classifications fondées sur un seul caractère, par exemple la nervation. On pourrait citer de nombreux cas où l'application stricte du principe de WARREN pourrait mener à des conclusions fautives; des cas de ce genre sont d'ailleurs cités dans la discussion qui suit. C'est alors que l'emploi d'autres caractères, ou mieux d'ensembles de caractères, doit être recommandé.

L'étude des organes tympaniques thoraciques que je poursuis, depuis plusieurs années, m'a amené à admettre un diphyllétisme secondaire de ces organes. Ceux-ci se présentent, en effet, sous deux formes différentes, sans qu'il m'ait été possible de trouver jusqu'à présent des structures intermédiaires. L'aspect phylogénétique de la question sera examiné plus loin, dans le chapitre approprié; il suffira de dire ici que je distingue deux types d'organes tympaniques thoraciques, soit le type notodontoïde et le type phalénoïde.

Il n'est plus nécessaire de souligner ici l'importance relative des caractères structurels empruntés au squelette chitineux des insectes et de la plupart des caractères utilisés généralement dans la classification des Lépidoptères: nervation, structure des épérons, présence ou absence de la trompe, etc.; il semble, en effet, hors de doute que la structure d'un organe tel que celui dont il est parlé plus haut, présente pour la classification une signification infiniment plus profonde que celle offerte par les caractères énumérés ci-dessus.

Des différences de structure aussi importantes que celles constatées d'un côté parmi les formes possédant des organes tympaniques abdominaux et d'un autre côté parmi celles dotées d'organes tympaniques thoraciques, doivent être extériorisées dans la classification par l'emploi d'échelons hiérarchiques de valeur au moins superfamiliale. Ceci m'a amené à procéder, dans les groupes qui nous occupent, à une scission de la superfamille Phalaenoidea (appelée aussi quelquefois Noctuoidea) en deux tronçons, chacun de ceux-ci occupant le rang superfamilial.

Nous avons ainsi les superfamilles Notodontoidea et Phalaenoidea, caractérisées chacune par son type propre d'organes tym-

paniques, ces derniers occupant une position thoracique dans les deux groupes.

Avant de passer à la révision systématique des unités supérieures des Notodontoidea, il est utile de souligner que les rapports entre les deux groupes nommés ci-dessus sont très étroits, et qu'ils constituent ensemble, à mon sens, une unité taxonomique que j'appelle « complexe phalénoïde ». Ce complexe fait partie de la supercohorte Noctuiiformes (cf. KIRIAKOFF 1948a), avec les Zygaenoidea. Si l'on désire déterminer plus exactement la valeur taxonomique de ces deux groupes, on peut faire de chacun une cohorte.

Les groupes que j'ai été amené à réunir dans la superfamille Notodontoidea, et qui ont été généralement considérés jusqu'ici comme des familles, sont : Diopitidae, Notodontidae, Thaumetopoeidae et Thyretidae, j'ai séparé ces derniers des Ctenuchidae (KIRIAKOFF 1948b, 1949a). Le nom Notodontoidea a déjà été employé par F. D'ALMEIDA, en 1932, dans un sens quelque peu différent. La superfamille sera donc correctement désignée comme Notodontoidea (F. D'ALMEIDA) KIRIAKOFF.

J'ai déjà eu l'occasion (KIRIAKOFF 1949a) de caractériser les quatre groupes en question et d'émettre en même temps quelques considérations au sujet de leurs rapports mutuels et en particulier de l'évolution de leurs organes tympaniques. Une étude beaucoup plus complète des organes tympaniques des Notodontidae, Diopitidae et Thaumetopoeidae, qui était à peine entamée au moment de la rédaction de mon travail ci-dessus, a apporté quelques modifications dans mes vues sur certains aspects de la question, quoique mes conclusions générales se soient révélées exactes.

Afin de pouvoir assigner à chacun des quatre groupes sa place propre — et, espérons-le, définitive, dans la classification, il est indispensable de reprendre ici, en les encadrant de considérations appropriées, les diagnoses données dans mon ouvrage cité; quelques lignes seront, en outre, consacrées aux états imparfaits des insectes considérés.

Rappelons d'abord que, ainsi que les autres membres du complexe phalénoïde, les familles en question se distinguent par un œuf vertical du type considéré comme « évolué ».

Les chenilles ont, en règle générale, des crochets disposés en une seule rangée aux fausses-pattes. Ce caractère est aussi offert par les Anthroceroidea (= Zygaenoidea); notons en passant que

BÖRNER 1939 estime que ces derniers appartiennent à la même tendance évolutive que ses « Noctuoidea » (= complexe phalénoïde), et que j'ai également admis une proche parenté de ces deux groupes dans ma classification (KIRIAKOFF 1948a). D'un autre côté, des exceptions peuvent être notées ici (quelques Noctuidae ont des crochets biordinaux). La parenté des familles constituant notre complexe phalénoïde a été, d'autre part, soulignée par HINTON 1946: ces familles possèdent seules deux soies microscopiques (MD de HINTON) au métathorax; à remarquer, en outre, que les Thaumetopoeidae et les Notodontidae se distinguent par la présence de deux MD sur le premier segment abdominal.

La plupart des chenilles des Notodontoidea (Diopitidae, Notodontidae) n'ont que des verrues rudimentaires ou absentes, et la dernière paire de leurs fausses pattes est plus ou moins modifiée ou réduite; en fait, les chenilles des Diopitidae sont très voisines de celles des Notodontidae, s'en distinguant surtout par la texture de leur peau qui est comme chagrinée. On avait séparé les Thaumetopoeidae des Notodontidae surtout à cause des caractères divergents de leurs chenilles qui sont pourvues de verrues à longues soies, et dont la biologie est différente. Il faut cependant noter que, parmi les Notodontidae, il y a des formes se rapprochant beaucoup de ce type particulier. Grâce à l'obligeance de M. Ch. SEYDEL, j'ai pu examiner les chenilles de plusieurs genres de Notodontidae éthiopiens, qui montrent une grande diversité: *Rigema* possède, par exemple, à chaque segment de longues soies terminées en massue, et une touffe de soies pareilles à l'avant du premier segment thoracique; *Desmeocraera* et *Antheua* ont des rangées de verrues plates à longues soies; *Diastemina* a une chenille rappelant de près celle d'*Anaphe* et des genres voisins. Plusieurs genres, comme *Scrancia*, ont, d'un autre côté, des chenilles dont la dernière paire de fausses pattes est remplacée par de longs « fouets » comme chez *Cerura*. Cette variabilité des chenilles des Notodontidae permet un rapprochement des diverses familles du complexe: car, en effet, les chenilles des Thyretidae diffèrent à peine de celles des Thaumetopoeidae; toujours grâce à M. SEYDEL, j'ai pu obtenir des chenilles de *Balacra* et de *Metarctia* et constater que si elles rappellent les chenilles des Ctenuchidae, elles peuvent aussi être rangées à côté de celles des Thaumetopoeidae (*Anaphe*, *Paradrallia* que j'ai aussi examinées). De trop nombreuses chenilles des Notodontidae sont inconnues pour qu'on

puisse avoir une vue complète de leur structure, mais les données disponibles mènent à la constatation d'une variabilité dans la principale famille (Notodontidae) conduisant à des types rencontrés dans les autres groupes. Du point de vue taxonomique, il devient difficile à maintenir encore la séparation des Thaumetopoeidae fondée sur les caractères larvaires; d'autre part, la modification de la paire anale des fausses pattes est suffisamment caractéristique dans les genres comme *Cerura* et quelques autres pour qu'elle puisse influencer dans une certaine mesure la classification. J'y reviendrai plus loin.

Quant aux chrysalides, le principal caractère différenciant les Ctenuchidae des Diopitidae et des Notodontidae réside en une réduction des palpes dans ces deux dernières familles. Au moment où j'écris, je ne possède pas encore des pupes de Thyretidae; comme ces derniers ont une trompe réduite et des palpes souvent réduits ou absents, on serait tenté d'en déduire que leurs pupes ressemblent à celles des Notodontidae sous ce rapport, n'était-ce pour le fait que les palpes des Diopitidae sont bien développés chez l'imago, mais réduits chez les chrysalides. En tout état de cause, les pupes des groupes en question sont toutes du type le plus évolué et, du reste, trop imparfaitement connues pour un établissement de coupes taxonomiques importantes fondées sur leur structure.

Passant aux caractères imaginaires, nous pouvons constater d'abord que depuis longtemps la proche parenté des groupes en question a pu être établie dans la plupart des classifications, si l'on ne tient pas compte des Thyretidae. Une exception est offerte par la classification de TURNER 1947 qui, en prenant la nervation comme caractère différentiel de base, est arrivé à des résultats surprenants: il rapproche les Notodontidae des Saturniidae, Bombycidae, Brahmaeidae et Cymatophoridae dans une superfamille Bombycoidea, qui forme, dit-il, un groupe naturel; et il considère les Notodontidae comme la famille la plus primitive de ce dernier complexe. Ceci illustre d'une façon convaincante l'erreur qui consiste à accorder la primauté aux caractères de nervation.

Je donne ci-dessous la traduction des diagnoses des quatre groupes faisant l'objet de cette étude, qui ont été données dans ma contribution à la phylogénie des Thyretidae (KIRIAKOFF 1949a):

Diopitidae: Trompe présente. Palpes bien développés, courbés vers le haut. Antennes simples, parfois pectinées chez les $\sigma\sigma$.

Anale et média réduites; aux antérieures, $R_{2,5}$ ou $R_{3,5}$ tigées; M_2 à égale distance des M_1 et M_3 ; aux postérieures, deux anales présentes, Sc divergeant fortement, reliée à sa base au secteur radial; M_1 tigée avec ce dernier. Tibias postérieurs à deux paires d'éperons; griffes généralement dentelées.

Notodontidae: Trompe généralement plus ou moins réduite. Palpes maxillaires rudimentaires, palpes labiaux plus ou moins réduits, à premier article dirigé en avant. Antennes pectinées ou ciliées. Première anale incomplètement développée, média parfois présente en partie; aux antérieures, $R_{2,5}$ tigées; M_1 souvent tigée avec le tronc commun des radiales; M_2 à égale distance des M_1 et M_3 ou plus rapprochée de M_1 ; aux postérieures, deux anales présentes, Sc rapprochée du secteur radial avant l'extrémité de la cellule, mais n'anastomosant pas avec lui et divergeant ensuite; M_1 tigée avec le secteur radial. Tibias postérieurs avec une ou deux paires d'éperons; griffes le plus souvent dentelées.

Thaumetopoeidae: Différent des Notodontidae par l'atrophie de la trompe et des palpes maxillaires (*Epanaphe* possède, cependant, une trompe). Antennes pectinées dans les deux sexes.

Thyretidae: Trompe très réduite ou absente. Palpes minces, dirigés vers l'avant ou courbés vers le bas, parfois très réduits ou absents. Antennes denticulées ou pectinées, parfois ciliées chez les ♀♀ . Première anale et média atrophiées; aux antérieures, $R_{1,5}$ ou $R_{2,5}$ tigées, M_2 plus rapprochée de M_1 que de M_3 ; aux postérieures, Sc complètement fusionnée avec le secteur radial; M_2 parfois absente, parfois du même point que M_1 . Tibias postérieurs avec une paire d'éperons très petits, parfois sans éperons.

Il est facile de constater de ces diagnoses qu'il s'agit en effet de groupes fort voisins, avec une spécialisation plus nettement perceptible chez les Thyretidae. Ces derniers ont été considérés jusqu'ici comme faisant partie des Ctenuchidae (=Euchromiidae, Amatidae ou Syntomidae); en fait, leur nervation est pratiquement identique à celle de ces derniers, et ils en diffèrent surtout par la réduction des pièces buccales (et, naturellement, par la structure des organes tympaniques).

L'évolution constatée dans la série des familles énumérées ci-dessus est du plus haut intérêt, car elle montre la même tendance, en ce qui concerne la nervation, que celle que l'on remarque dans la série Phalaenoidea. Ceci prouve conclusivement, semble-t-il, que des branches phylétiques, évoluant parfois dans des directions

divergentes, finissent par se rapprocher par leurs caractères de nervation, ce phénomène s'expliquant par l'existence d'une tendance générale vers un type de nervation spécialisé commun (voir aussi à ce sujet KIRIAKOFF 1945).

Le caractère commun distinctif propre à toutes les familles considérées ici est la structure de leurs organes tympaniques, qui sont du type notodontoïde. Ce caractère suffit, à lui seul, pour une diagnose de la superfamille Notodontoidea, et il me semble superflu d'y ajouter ici d'autres caractères la distinguant, d'autant plus que la plupart de ces caractères se retrouvent dans la superfamille voisine Phalaenoidea.

Il n'entre pas dans le cadre de cette étude de discuter la question d'une monophylie possible des organes tympaniques thoraciques et abdominaux. Celle-ci est admise par BÖRNER 1939, qui se fonde sur le fait que le scolopaire desservant le tympan dépend dans les deux cas du ganglion métathoracique; il pense que les organes tympaniques sont contrôlés par le même gène dans tous les cas, et que leur position thoracique ou abdominale est secondaire. Je reviendrai brièvement sur cette question dans le chapitre consacré à la Phylogénie, et il me suffira de dire ici qu'une monophylie primaire des organes tympaniques *thoraciques* me semble hors de doute; pour une raison quelconque, cependant, une différenciation en deux types s'est manifestée dans le complexe phalénoïde presque au moment de l'apparition des organes tympaniques, et l'évolution subséquente s'est poursuivie dans deux voies parallèles ou, mieux, légèrement divergentes. Aussi bien, la reconnaissance, au sein du complexe phalénoïde, des deux superfamilles Notodontoidea et Phalaenoidea me semble parfaitement justifiée.

Les organes tympaniques étant le caractère principal sur lequel je fonde l'arrangement systématique des groupes en question ici, il est utile de passer en revue, en complément aux diagnoses ci-dessus, quelques particularités de structure de ces organes relevées chez les représentants de ces groupes.

Le phragme scutal, caractère de grande importance, attendu qu'il présente chez les Notodontoidea une structure d'un type particulier (le type notodontoïde), est très uniforme dans la famille Notodontidae, à l'exception de quelques genres, mais tellement aberrant dans certains de ces derniers (*Tarsolepis*, *Dudusa*), que la création d'une sous-famille Tarsolepidinae m'a paru nécessaire (KIRIAKOFF 1950b). Chez les Thaumetopoeidae, le phragme

scutal de *Thaumetopoea* rappelle beaucoup celui de *Pygaera* (Notodontidae), étant placé dans sa partie caudale haut sur la paroi du postscutum et découvrant une portion triangulaire de ce dernier; *Anaphe* et *Paradrallia* ont un phragme scutal du type normal notodontoïde; *Epanaphe* montre une transition entre *Thaumetopoea* et les autres genres. Chez les Diopsideae, la plupart des genres présentent un phragme scutal du type normal notodontoïde, parfois plus étroit, très étroit même chez *Polyboetes*; même chez *Diopsidea*, qui ont des organes tympaniques tout à fait rudimentaires, un phragme scutal est présent, mais étroit, à bord ventral droit, à bord dorsal convexe, et se rattachant en définitive au type notodontoïde.

Enfin, il est utile de s'étendre un peu sur les détails de structure des organes tympaniques des genres reconnus comme appartenant aux Thyretidae, ces détails ayant été en grande partie omis dans mes ouvrages précédents concernant cette famille (KIRIAKOFF 1948b, 1949a). Le phragme scutal y présente des diversités remarquables: il est nettement notodontoïde chez *Meganaclia* et *Metarctia* très étroit caudalement, puis élargi et incurvé chez *Thyretes* et *Apisa*, où il tient le milieu entre les types notodontoïde et phalénoïde, tout en étant plus près du premier; enfin, chez *Balacra*, il est très étroit, plutôt du type phalénoïde, laissant à découvert une bande de la paroi du postscutum, dorsalement du sclérite subalaire. Le support postérieur de la timbale est toujours présent, simple, sauf chez *Metarctia*, où il possède une courte branche; le support antérieur est absent dans la plupart des genres examinés, présent mais très faiblement développé chez *Metarctia*, distinct et simple chez *Balacra*. Les poches de la plaque sont partout présentes; chez *Thyretes*, *Apisa* et *Eressades* la poche I est seule distincte, ailleurs une deuxième poche (poche II) existe; la plaque même est plus latérale que d'habitude chez les Notodontidae. Le contre-tympan est relativement étendu, comme c'est le cas partout où la structure à timbale est présente: il offre une surface allant du double (*Meganaclia*) au quadruple (*Balacra*) de celle du tympan; chez *Meganaclia*, ce dernier forme un angle de 45° avec la paroi épimérale. Le post-épimère est généralement incolore, un peu pigmenté antérieurement; mais chez *Thyretes*, seule une étroite bande bordant le sclérite subalaire est incolore.

Si nous évaluons l'ensemble des caractères imaginaires propres

aux divers groupes considérés, nous constaterons que les différences entre les Notodontidae et les Thaumetopoidae ne justifient pas une séparation de ces deux groupes; d'autre part, la reconnaissance des familles Dioptidae et Thyretidae semble recommandable.

Nous devons maintenant tirer des conclusions de ce qui a été dit plus haut sur les caractères distinctifs larvaires, pupaux et imaginaires des groupes en question, afin d'obtenir une vue d'ensemble sur les relations de ces derniers, et de pouvoir leur assigner à chacun la position taxonomique qui lui revient.

Sauf dans quelques genres des Notodontidae, la structure larvaire se prête difficilement à un établissement de coupes taxonomiques dans les familles notodontoïdes. BÖRNER 1939 divise les Notodontidae en deux sous-familles: Notodontinae (comprenant *Thaumetopoea*), à chenille possédant une paire anale de fausses pattes, et Cerurinae, où cette paire est absente. Il semble que, si ce caractère devait être retenu pour la classification, la valeur taxonomique des groupes fondés sur lui, ne pourrait en aucun cas être celle d'une sous-famille, les coupes subfamiliales devant plutôt être fondées sur d'autres caractères plus importants (voir plus loin). Pour le surplus, aucune tentative n'a été faite jusqu'ici de subdiviser les autres familles des Notodontoidea, en se fondant sur la structure larvaire.

Faute de mieux connaître les chrysalides, il ne m'est pas possible de m'étendre davantage sur leurs caractères pouvant servir à la classification des Notodontoidea; il semble d'ailleurs, que les caractères pupaux peuvent être difficilement employées pour des coupes taxonomiques de valeur inférieure à celle de la famille.

Passons maintenant à l'arrangement des groupes mineurs dans le sein des Notodontoidea, fondé sur leurs caractères imaginaires. Comme déjà souvent répété, la variabilité de la structure des organes tympaniques est heureusement de telle nature, que des coupes bien fondées peuvent être établies si l'on se fonde sur ce caractère à l'exclusion des autres. Ainsi, il ne semble pas nécessaire d'aller plus loin dans la division des Dioptidae que ne l'ai fait en y établissant deux sous-familles Diopatinae et Josiinae, la première à organes tympaniques rudimentaires, la seconde à ces mêmes organes bien développés. Les autres caractères énumérés plus haut ne peuvent certes servir à des coupes taxonomiques importantes dans cette petite famille.

En ce qui regarde les Notodontidae (comprenant les Thaumeto-

poeidae), des tentatives d'arrangements ont été faites, fondées sur les caractères imaginaires, dont quelques-unes ont été mentionnées dans mon ouvrage sur cette famille (KIRIAKOFF 1950b). Citons encore la classification de TURNER 1947 qui reconnaît deux sous-familles: les Cnethocampinae (=Thaumetopoeidae) à caractères suivants: trompe absente, palpes petits ou rudimentaires, abdomen à grosse touffe apicale, la Sc des postérieures parfois largement séparée de la cellule, le plus souvent y rapprochée au quart du parcours de cette dernière ou plus loin; et les Notodontinae, à caractères suivants: trompe bien développée, faible ou absente, palpes toujours présents, la Sc des postérieurs généralement rapprochée de la cellule près de l'extrémité de celle-ci, et toujours au moins à mi-chemin de son parcours, rarement la touchant ou anastomosant avec elle. Il est vraiment difficile de fonder des sous-familles sur des caractères aussi variables et s'intergradant entre eux. Le caractère de la structure du phragme scutal dont je me suis servi (KIRIAKOFF 1950b) me paraît être beaucoup plus important, et l'établissement des sous-familles Tarsolepidinae (phragme scutal du type phalénoïde) et Notodontinae (phragme scutal du type notodontoïde) me semble être plus acceptable.

Le genre *Pygaera* et quelques autres avaient déjà été séparés comme la sous-famille Pygaerinae (e.a. GAEDE). Aussi, la nécessité de créer pour *Pygaera* un groupe taxonomique fondé sur la structure de son phragme scutal (KIRIAKOFF 1950b) confirme ce point de vue. Il est à remarquer, cependant, que, comme je l'ai déjà signalé (l.c.), la composition de la nouvelle tribu Pygaerini reste incertaine, divers genres associés à *Pygaera* dans la sous-famille Pygaerinae (*Rosema*, *Datana*) s'en écartent par la structure de leur phragme scutal, d'autres (*Pygopteryx*, *Plusiogramma*) n'ont pas encore été étudiés sous ce rapport.

J'ai ensuite divisé (l.c.) la tribu Notodontini, comprenant la grosse majorité des genres Notodontides, en trois groupes, selon la présence ou l'absence, et la conformation du support antérieur de la timbale. Comme déjà indiqué dans l'ouvrage cité, je n'ai pas cru devoir donner à ces groupes un status taxonomique défini. Il convient d'ajouter que dans l'ancienne famille Thaumetopoeidae, seul *Thaumetopoea*, parmi les genres examinés, n'a pas de support antérieur (KIRIAKOFF 1949b). Les caractères tympaniques s'entrecoupent ici avec les particularités larvaires, et, quoiqu'il convienne de donner à ceux-là la préséance sur ceux-ci, et que, d'autre part,

des chenilles rappelant celles des anciens Thaumetopoeidae se rencontrent parmi les Notodontidae typiques (voir plus haut), — un arrangement systématique de la tribu Notodontini fondé sur la conformation des supports ne peut être employé qu'avec prudence. Il n'est d'ailleurs pas indispensable d'aller, dans le morcellement du groupe en question, plus bas hiérarchiquement que jusqu'à la catégorie de tribu. Les constatations faites ci-dessus et ailleurs permettront, cependant, certainement des rapprochements le jour où tant les chenilles que la structure des supports de tous les genres seront connues.

Reste à examiner la position du genre un peu aberrant *Gluphisia*, dont PACKARD, en 1895, avait déjà fait une sous-famille. Certains de ses caractères anatomiques ont déjà été énumérés ailleurs (KIRIAKOFF 1950b); les plus importants sont la crête chitineuse de la paroi postscutale, parallèle au phragme scutal, et la présence d'une bulle spiraculaire du premier pleurite abdominal. Les autres particularités morphologiques peuvent être citées comme suit: yeux poilus; antennes courtes, longuement pectinées; palpes petits, faibles; pas d'aréole; pattes densément écaillées; une seule paire d'éperons aux tibias postérieurs. De plus, la chenille est nue, sans ornements ni verrues, et la chrysalide n'a pas de cremaster. La paire unique d'éperons aux tibias postérieurs et l'absence d'aréole se retrouvent dans d'autres genres. Selon PACKARD 1895, ce genre représente une lignée non primitive, mais divergente. Le genre *Hoplitis*, qui lui ressemble à bien des points par sa morphologie externe, a non seulement une structure différente du phragme scutal (type normal notodontoïde), mais aussi une chenille différente. De tous les caractères du genre *Gluphisia* énumérés ici, les particularités du phragme scutal occupent, à côté de la bulle spiraculaire, la première place; aucun de ces deux caractères n'a été trouvé jusqu'ici chez d'autres Notodontidae (*Plilophora* possède sur le premier pleurite abdominal non pas une bulle, mais une plaque plus chitinisée que l'espace l'entourant). On peut cependant considérer certains des autres caractères: réduction des palpes, absence d'aréole, paire unique d'éperons aux tibias postérieurs, ainsi que les particularités citées plus haut des états imparfaits, — comme formant un ensemble qui, en combinaison avec les caractères du squelette chitineux propres au genre, possède une valeur taxonomique suffisante pour la création d'une troisième tribu des Notodontinae, celle des Gluphisiini, compre-

nant le genre en question. Ceci nous donne la classification suivante de la famille des Notodontidae:

Sous-famille Tarsolepidinae

Sous-famille Notodontinae: tribus Notodontini (comprenant l'ancienne famille Thaumetopoeidae), Pygaerini et Gluphisiini.

Il nous reste à examiner la famille des Thyretidae. En plus des genres cités plus haut, celle-ci doit certainement comprendre encore quelques autres parmi les genres éthiopiens classés actuellement comme des Ctenuchidae; j'espère pouvoir un jour entreprendre une monographie des Thyretidae.

Aux caractères des organes tympaniques énumérés plus haut, nous pouvons ajouter encore quelques autres, à savoir:

Meganactia: Trompe absente; palpes minces; pas d'éperons aux tibias postérieurs.

Thyretes: Trompe absente; palpes très petits; éperons terminaux seulement et très petits.

Apisa: Trompe absente ou rudimentaire; palpes droits, poilus; éperons terminaux seulement et très petits.

Metarctia et *Balacra*: Trompe absente; palpes courts, droits, poilus; aux tibias postérieurs, éperons terminaux seulement.

Eressades: Trompe et palpes absents; petits éperons terminaux seulement.

La distinction entre les genres *Metarctia* et *Balacra* reposait jusqu'ici sur la structure des antennes des ♂♂, celles-ci étant longuement bipectinées chez *Metarctia* et seulement dentées en scie chez *Balacra*. C'est là un caractère à peine subgénérique, et en ne se fondant que sur cette différence, on ne devrait logiquement reconnaître qu'un seul genre (*Metarctia* WALKER, 1855) avec des sous-genres ou, mieux, des sections correspondant aux deux groupes en question. Le genre *Balacra* diffère cependant (du moins ses espèces que j'ai pu examiner) de *Metarctia* assez nettement par la structure de son phragme scutal et par le support antérieur de la timbale bien plus distinct. Aussi bien, me semble-t-il que la distinction de ces deux genres pourrait être maintenue, en attendant que toutes les espèces connues soient examinées pour leurs organes tympaniques.

La famille Thyretidae occupe une position certainement bien définie parmi les Notodontidae. Elle possède plusieurs caractères considérés comme dénotant un degré avancé d'évolution: nervation simplifiée, parties buccales et éperons des tibias postérieurs secon-

dairement réduits. Même les différences assez notables dans la structure des détails des organes tympaniques doivent être considérés ici comme résultant de l'origine relativement récente de cette famille, contrairement à ce qui a pu être constaté chez les Diopsideae (cf. KIRIAKOFF 1950a). Il ne me semble pas qu'il soit désirable de procéder à un arrangement des genres des Thyretidae. Ce qui importe actuellement, c'est définir exactement quels sont les genres qui doivent y être assignés. C'est une tâche à laquelle j'espère pouvoir me consacrer dans un avenir rapproché.

B. Phylogénie

Il résulte des considérations émises plus haut, que la superfamille Notodontoidea forme un ensemble de groupes étroitement apparentés et d'origine commune. La structure de leurs organes tympaniques — caractère différenciel le plus important de tous ceux pris ici en considération — montre que le complexe en question s'est séparé, à un moment donné de son histoire, de la branche phylétique commune qui a produit, d'autre part — et vraisemblablement à peu près en même temps — la superfamille Phalaenoidea. Il a ensuite poursuivi son évolution dans une voie parallèle à celle suivie par cette dernière, montrant une séquence de caractères de spécialisation propres à l'ordre des Lépidoptères, séquence parallèle à celle déployée par la branche voisine, celle des Phalaenoidea, tout en restant cependant différencié de celle-ci par la structure de ses organes tympaniques.

Dans les pages qui suivent je m'efforcerai de présenter un tableau de l'évolution des Notodontoidea, telle que je me la représente. Cette question a déjà été brièvement discutée dans mon ouvrage sur les Diopsideae (KIRIAKOFF 1950a); il importe maintenant d'élargir cette discussion en faisant intervenir des éléments non encore examinés, afin que l'aperçu de la phylogénie des Notodontoidea présenté ici soit plus complet.

Il est nécessaire de donner d'abord un court résumé de la distribution géographique des groupes composant la superfamille Notodontoidea.

Les Diopsideae sont néotropicaux, un genre (*Phryganidia*) s'avancant au nord jusqu'en Californie.

Les Thyretidae sont africains — régions éthiopienne et malgache — une ou deux espèces atteignant au nord la limite de la région paléarctique.

Les Notodontidae sont répandus dans toutes les régions, et quelques espèces ou races sont même signalées de l'extrême nord. Les membres de l'ancienne famille Thaumetopoeidae se rencontrent dans les régions paléarctique et éthiopienne. Parmi les autres Notodontidae, certains genres comptent des représentants dans deux ou plusieurs régions zoogéographiques. Les genres représentés en Afrique et dans la région orientale sont les plus nombreux: *Euhamponia*, *Cerasana*, *Stauropus*, *Desmeocraera*, *Hoplitis*, *Cleapa*, *Gargetta*, *Turnaca*, *Norraca*, *Dinara*, *Aniheua*, *Pydna*, *Ramesa*, *Zana*. Les genres *Notodonta*, *Lophopteryx*, *Pheosia*, *Gluphisia* ont une répartition holarctique; *Fentonia* a en outre des représentants dans les régions orientale, éthiopienne et néotropicale; *Cerura* n'est pas représenté dans les régions orientale et australienne, mais se trouve partout ailleurs; *Hyperaeschra* compte des espèces en Asie Orientale et dans les deux Amériques, *Chadisra* se trouve en peu partout, sauf en Europe; *Spatalia*, paléarctique, a un représentant à Java. Quelques genres sont communs aux régions orientale et australienne. Les genres *Dasylophia*, *Lophodonta*, *Symmerista*, *Dicentria*, *Schizura*, *Litodonta*, *Misogada*, *Disphragis* se retrouvent dans les deux Amériques.

Une quarantaine de genres sont paléarctiques, une douzaine néarctiques, plus de 60 orientaux, une vingtaine australiens, au moins 130 néotropicaux et près de 80 éthiopiens et/ou malgaches. On peut constater que la famille a son développement maximum dans la région néotropicale, où elle compte non seulement le plus de genres, mais aussi les deux genres les plus nombreux (*Disphragis* et *Hemiceras*).

Les chiffres cités plus haut doivent être considérés comme des maxima, car, comme je l'ai déjà fait remarquer (KIRIAKOFF 1950b), un nombre considérables de prétendus « genres » est appelé à disparaître lors d'une révision taxonomique sérieuse des Notodontidae.

Si nous nous rapportons d'un côté aux relations entre eux des groupes en question, établies sur la base de leur morphologie, et d'un autre côté, à la distribution géographique actuelle de ces groupes, il nous sera possible de procéder à un essai d'une phylogénèse probable de la superfamille Notodontoidea.

Comme signalé plus haut, j'ai déjà eu l'occasion de discuter en bref cette question (KIRIAKOFF, 1949a, 1950a), et l'étude des organes tympaniques des Notodontidae, achevée depuis, n'a fait

que me confirmer dans les opinions exprimées dans les ouvrages cités. Il me semble donc éminemment probable qu'à un moment de son histoire, le rameau, déjà relativement évolué dans une direction déterminée, d'une lignée phylétique vraisemblablement voisine des Anthroceroidea — et d'origine commune avec ces derniers — donna naissance à deux branches de formes, munies toutes les deux d'organes tympaniques thoraciques, mais se développant dans deux directions, sinon divergentes, du moins parallèles. Quant à la question du monophylétisme des organes tympaniques, que semble admettre BÖRNER 1939, sa discussion nous mènerait, comme dit plus haut, trop loin. Il suffira de dire ici que cette théorie me paraît peu vraisemblable, et qu'il est impossible, à mon avis, d'imaginer un ancêtre commun *immédiat* des groupes aussi différents que les Pyralidae, les Uraniidae et les Phalaenoidea. Il est clair, d'autre part, que l'ancêtre immédiat des formes ayant engendré le « complexe phalénoïde » (comme dans mes travaux cités ici, je désigne sous ce nom l'ensemble des formes à organes tympaniques thoraciques, c'est-à-dire les superfamilles Notodontoidea et Phalaenoidea) n'était porteur d'organes tympaniques d'aucun type ; cette assertion me paraît découler logiquement de l'étude des organes tympaniques des Dioptidae (KIRIAKOFF 1950a). Il faut voir dans certains Dioptinae actuels des formes probablement extrêmement voisines des premiers phaléniformes à ébauche d'organes tympaniques. Une fois matérialisé ce nouvel organe éminemment avantageux, sa survivance ne devait plus faire aucun doute, et son évolution subséquente s'était probablement poursuivie à un rythme tachytélique. Par là il faut entendre que la mise au point et le perfectionnement des organes tympaniques ont été effectués à un rythme plus rapide que celui auquel s'est poursuivie par exemple l'évolution de la nervation. Le terme tachytélie est dû à SIMPSON 1950 et s'oppose à celui de bradytélie ou rythme évolutif lent. Il semble que, dans certains cas, l'évolution de divers caractères propres à un groupe ne s'effectue pas au même rythme, comme cela ressort de ce qui précède. Chez les Lépidoptères, par exemple, on peut admettre une évolution tachytélique des organes tympaniques et une évolution horotélique (= à un rythme moyen) de la nervation.

La branche notodontoïde se développa donc à partir de formes voisines des Dioptinae ; d'autres formes, elles aussi apparentées de près à ces derniers, mutèrent dans une direction un peu diffé-

rente : l'enfoncement épiméral resta chez eux peu profond, et leur évolution ultérieure fut plutôt caractérisée par un développement et une spécialisation du cadre tympanique. Ces formes furent les ancêtres directs des Phalaenoidea actuels, dont nous n'avons pas à nous occuper ici.

Remarquons, en passant, qu'il paraît vraisemblable que les premières formes munies d'organes tympaniques menaient un genre de vie nocturne. Les nombreuses formes volant de jour, rencontrées parmi les représentants du complexe phalénoïde, doivent leur genre de vie — en partie du moins — à la tendance mimétique observée chez les Dioptidae, les Ctenuchidae et quelques autres. Le genre de vie ne paraît donc pas avoir d'influence sur le développement des organes tympaniques.

Quant à l'évolution des Notodontoidea, elle me semble avoir eu lieu suivant les grands traits reproduits dans le schéma phylogénétique présenté dans mon étude sur les Dioptidae (KIRIAKOFF 1950a). Une différenciation eut donc lieu qui affectait moins la structure des organes tympaniques que le développement d'autres caractères morphologiques. Les organes tympaniques évoluèrent partout dans la même direction, d'une façon un peu désordonnée dans le groupe plus primitif — et resté tel — ayant produit les Josiinae, plus uniformément chez les ancêtres immédiats des Notodontidae actuels. Les Dioptinae paraissent être plus anciens que chacun des groupes comprenant respectivement les Josiinae et les Notodontidae. La distinction des Thaumetopoeidae, fondée presque exclusivement sur les particularités de l'état larvaire (les caractères imaginaires étant peu tranchés, cf. plus haut), ne me semble, comme je l'ai déjà dit, pas justifiée. Enfin, les Thyretidae sont la branche la plus jeune du groupe, et semble devoir évoluer encore dans une direction propre.

Il résulte des diverses considérations ci-dessus, que l'origine des Notodontoidea doit être cherchée en Amérique du Sud. Cette opinion est contraire à celles exprimées par les quelques auteurs s'étant occupés de la question. PACKARD 1895 (l.c. : 47) plaçait l'origine des Notodontidae en Amérique Septentrionale. ARLDT 1938 croyait que leur origine était holarctique, plus exactement nord-atlantique. Mon hypothèse se justifie par l'étude des organes tympaniques et est la seule tenable si l'on admet d'un côté la proche parenté des Notodontidae avec les Dioptidae, et d'un autre

côté le fait que ces derniers sont plus généralisés et forment le point de départ de l'évolution de la superfamille.

L'Amérique du Sud étant considérée comme le berceau des Notodontoidea, la très grande richesse en genres et espèces trouvés dans la région néotropicale s'explique aisément. Reste à examiner l'expansion et la distribution géographique actuelle des Notodontoidea.

Parmi les familles composant cette superfamille, nous ne connaissons aucun fossile. Nous connaissons, par contre, des Noctuidae de plusieurs couches tertiaires : le Bernstein balte, l'Oligocène, le Miocène inférieur et le Pleistocène, et des Ctenuchidae du Pleistocène ou du quaternaire. Il n'est évidemment pas connu si les Noctuidae les plus anciens (de l'Oligocène inférieur) possédaient déjà des organes tympaniques développés ; nous pouvons cependant raisonnablement l'admettre ; et si nous l'admettons, nous devons en déduire que la différenciation des ancêtres des phaléniformes s'était déjà produite à l'Eocène ; la longue durée de cette période (28 millions d'années suivant HOLMES 1937) rend évidemment cette constatation relativement peu précise. Elle est néanmoins précieuse, car elle nous permet des hypothèses au sujet de la manière dont la dispersion des Notodontoidea eût pu se faire.

Il me semble peu probable que le début de l'expansion des Notodontidae — car c'est de cette famille qu'il s'agira dans les lignes qui suivent, les autres familles considérées étant localisées — ait eu lieu déjà à l'Eocène inférieur ou Montien. J'admettrai plutôt que l'évolution des protonotodontoïdes s'étant effectuée au cours de l'époque citée, une expansion des genres en partie récents aura pu se faire au cours de quelque époque de l'Eocène moyen ou supérieur. Pour déterminer les voies suivies par cette expansion, je ne puis faire autrement que de me servir de l'hypothèse de WEGENER. Je sais bien que celle-ci est de plus en plus critiquée ces derniers temps et mise en doute non seulement par les géologues, mais même par les biologistes ; elle a cependant déjà rendu des services insignes à ces derniers. Il suffira de citer ici les recherches de JEANNEL 1942 sur l'origine des faunes terrestres, avec de nombreux exemples pris parmi les Coléoptères, et l'étude de VAN OYE 1944 sur la distribution géographique des Rhizopodes. Je me range donc de l'avis de MORET 1947 qui écrit (l.c. : 435) : « ... cette théorie explique d'une façon très satisfaisante la répar-

tition passée et actuelle de bien des plantes et des animaux ». J'envisage donc la répartition des continents telle qu'elle fut suivant WEGENER et, en partant de cette supposition, et en plaçant le début des migrations peu après le Montien, je constate que les lignes de migration possibles à ces époques étaient les suivantes :

Une première voie ouverte était celle menant du berceau des Notodontidae situé en Archiguyane (climat tropical) ou peut-être, quoique moins probablement, en Archibrésil (climat chaud tempéré), vers le nord. La répartition des genres actuels indique que cette voie fut celle employée, et que c'est par elle que fut formé le gros des faunes actuelles néarctique et paléarctique. La migration fut nécessairement lente étant donné le morcellement des continents au nord de l'équateur. Par la voie compliquée Archigalénis — Laurentie — Russo-Scandinavie-Angarie, des formes atteignirent la Malaisie. L'émigration vers l'Australie se fit beaucoup plus tard, peut-être seulement au Pliocène. Mais en tous cas il faut considérer une partie de la faune notodontienne orientale — austro-malaise — comme étant d'origine nordique, ou, plus exactement, comme ayant emprunté la voie du nord pour ses migrations. Quant à l'Afrique et l'Inde, il est plus vraisemblable d'admettre qu'elles furent peuplées par une autre voie, notamment celle de l'ouest à l'est, du continent sud-américain vers le complexe Afrique-Inde qui n'en était séparé alors que par des détroits de faible largeur. La présence en Afrique de quelques éléments venant du nord (*Stauropus*, *Hoplitis*) paraît cependant indiquer que quelques migrants utilisèrent la voie passant par les petites étendues de terre ferme existant alors entre la Laurentie et l'Angarie. Il est difficile de dire si les genres assez nombreux répartis actuellement tant en Afrique que dans la région orientale ont une origine orientale ou éthiopienne ; cette dernière supposition semble néanmoins être la plus vraisemblable. Car l'Inde et l'Afrique formaient à l'Eocène presque un bloc, elles étaient même complètement réunies au Montien, s'étant un peu séparées plus tard. Il est donc plus probable que les formes afro-indiennes de l'Eocène se répandirent plus tard — au Miocène, par exemple — vers l'est. La faune notodontienne orientale actuelle est donc d'origine double : une partie venue, comme dit plus haut, du nord, une autre partie constituée par des éléments habitant l'Inde qui commencèrent leur expansion après le déplacement de l'Inde au Miocène ; il est évident qu'un mélange de formes venant du nord et indiennes se

produisit après la réunion de l'Inde au continent eurasiatique. La plupart des genres à répartition actuelle éthiopienne-orientale doivent cependant être considérés d'origine éocène indo-éthiopienne.

Un peuplement de l'Australie venant par une voie autre que celle du nord, doit être emphatiquement exclu: il est, en effet, inconcevable que des migrations aient eu lieu à l'Eocène ou plus tard par la voie méridionale, étant donné les circonstances climatiques de l'époque.

La différenciation des Thyretidae se fit à une époque plus récente — au Miocène, peut-être plus tard, alors que l'Afrique et l'Inde étaient déjà bien séparées.

Il est difficile d'expliquer pourquoi les Dioptidae n'ont jamais franchi les limites de la région néotropicale (à l'exception d'un genre californien, probablement très récent). On pourrait invoquer comme raison la faiblesse de leur vol, le genre de leur vie, leurs propensions mimétiques, etc., mais, évidemment, d'autres raisons devraient pouvoir s'y ajouter. Il est d'ailleurs parfaitement raisonnable, selon moi, d'admettre, dans certains cas, l'existence de groupes à distribution géographique limitée, sans pour cela supposer que ces groupes soient d'une origine toute récente, ou, au contraire, de simples survivants de lignées autrefois plus répandues. Dans la superfamille Notodontoidea, nous avons précisément l'exemple de deux groupes à faible dispersion géographique, l'un (Dioptidae) d'origine plus ancienne, l'autre (Thyretidae) d'origine plus récente que les autres grandes unités de la superfamille.

Juin 1950.

Laboratoires de Zoologie
de l'Université de Gand
Section : Systématique
Directeur : Prof. Dr P. van Oye.

OUVRAGES CITES

- ARLDT, Th., 1938. — Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt, 2. Aufl., I. Bd., Berlin 1938.
BÖRNER, C., 1939. — Die Grundlagen meines Lepidopterensystems, VII. Intern. Kongr. Ent. 1938, II (1939), 1372-1424, 51 fig.
—, 1944. — Schmetterlinge, in: Brohmer's Fauna von Deutschland, 5. Aufl., 1944, 382-421, fig. 638-750.
HINTON, H.E., 1946. — On the Homology and Nomenclature of the setae of Lepidopterous larvae, with some notes on the Phylogeny of the Lepidoptera, *Trans. R.E.S. London*, 97, I, 1946, 37 pp., 24 fig.
HOLMES, A., 1937. — The Age of the Earth, Edinburgh 1937.
JEANNEL, R., 1942. — La Genèse des faunes terrestres. *Éléments de biogéographie*, Paris 1942.

- KIRIAKOFF, S.-G., 1945. — Principes généraux et critères de la classification des Lépidoptères, *Lambillionea*, 45, 4-5, 1945, 51-64.
—, 1948a. — A classification of the Lepidoptera and the related groups, with some remarks on Taxonomy, *Biol. Jaarb.* 15, 1948, 118-143.
—, 1948b. — Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification. I. Ctenuchidae, *Bull. Ann. Soc. Entom. Belgique* 84, 1948, 231-276, 21 fig.
—, 1949a. — Over de Phylogenie van de Thyretidae f. nov. (Lep.), *Natuurwet. Tijdschr.* 31, 1949, 3-10, 1 pl., 1 fig.
—, 1949b. — Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification. II. Thaumetopoeidae, *Biol. Jaarb.* 16, 1949, 195-205, 5 fig.
—, 1950a. — Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification. III. Dioptidae, *Bull. Ann. Soc. Entomol. Belgique* 86, 1950, 67-86, 12 fig.
—, 1950b. — Recherches sur les organes tympaniques des Lépidoptères en rapport avec la classification. IV. Notodontidae, *Biol. Jaarb.* 17, 1950.
MORET, L., 1947. — Précis de Géologie, Paris 1947.
OYE, P. van, 1944. — Au sujet de la distribution géographique des Rhizopodes, *Biol. Jaarb.* 11, 1944, 83-91, 3 fig.
PACKARD, A.S., 1895. — Monograph of the Bombycine Moths of America North of Mexico, *Mem. Nat. Aca. Sci.*, VII, 1895, 291 pp., 88 fig., 49 pl., 9 cartes.
SIMPSON, G.G., 1950. — Rythme et modalités de l'évolution, trad. P. de Saint-Seine, Paris 1950.
TURNER, A.J., 1947. — A review of the Phylogeny and Classification of the Lepidoptera, *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 71, 1947, 303-338, 96 fig.
WARREN, B.C.S., 1947. — Some principles of classification in Lepidoptera, with special reference to the Butterflies, *The Entomologist* 80, 1947.
WEGENER, A., 1937. — La genèse des continents et des océans, trad. A. Lerner, Paris 1937.