

res, le pronotum est sensiblement plus transverse que ne le laisse supposer le « transversin subquadrato » de la diagnose originale.

12. *Malthodes pinnatus* KIESENWETTER : ITALIE (Abruzzes) : Berge (au sud de Castel di Sangro), 1 ♂ (Str.). Cette espèce est assez caractéristique par la forme du dernier sternite abdominal, en forme de style élargi à l'extrémité et triangulairement incisé à l'apex.

13. *Malthodes trifurcatus* KIESENWETTER : FRANCE (Haut-Rhin) : Munster, 1 ♀ (Str.) ; (Haute Savoie) : Chamonix, 1 ♂ (id.). (Les antennes de cet exemplaire sont un peu plus courtes que la normale) ; SUISSE (Valais) : Zermatt, 2 ♂♂, 4 ♀♀ (id.).

var. *atramentarius* KIESENWETTER : SUISSE (Valais) : Fionney, 2 ♂♂, 1 ♀ (id.).

Nous avons vu une femelle se rapportant à la forme typique, normalement ailée et colorée mais à pronotum très transverse comme dans la variété aptère *atramentarius*.

Université de Liège, Laboratoires de Biochimie  
et Institut royal des Sciences naturelles  
Bruxelles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAUDI, F., 1873. — *Ann. Mus. civ. Storia Nat. Genova*, IV, p. 226.  
 FRENNET, L. et GUILLAUME, F., 1920, 1922. — *Bull. Soc. Ent. Belgique*, II, p. 103 et IV, p. 129.  
 FAGEL, G., et GUILLAUME, F., 1945. — *Bull. Ann. Soc. Ent. Belgique*, LXXXI, p. 51.  
 GANGLBAUER, L., 1931. — Die europäischen und kaukasischen Arten der Gattung *Podistra* s. lat. *Koleopt. Rundschau*, XVI, 1930, p. 244.  
 MARSEUL, S. A. DE, 1864. — Monographie des Téléphorides. *L'Abeille*, I.  
 NORMAND, H., 1949. — Contribution au Catalogue des Coléoptères de la Tunisie (3<sup>me</sup> supplément). *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie*, II, p. 65.  
 PIC, M., 1911. — Descriptions ou diagnoses et notes diverses (suite). *L'Echange*, XXVII, p. 177.  
 PIC, M., 1914. — Note diverses, descriptions et diagnoses (suite). *L'Echange*, XXX, p. 77.  
 PORTEVIN, G., 1931. — Histoire Naturelle des Coléoptères de France, T. II. *Encycl. Ent.*, XIII, Paris, P. Lechevalier.  
 ROUSSEAU, E., 1890. — *Ann. Soc. Ent. Belgique*, XXXIV, p. 136.  
 SAINTE-CLAIRE DEVILLE, J., 1935. — Catalogue raisonnée des Coléoptères de France. *L'Abeille*, LXXXVI, 264 pp.  
 SHARP, D. et MUIR, F., 1912. — The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. R. Ent. Soc. London*, p. 477.

## Le Système phylogénétique :

### Principes et méthodes

par S. G. KIRIAKOFF

Ma classification des Lépidoptères et des groupes voisins, publiée en 1948 (KIRIAKOFF 1948), se trouva, comme d'usage, être l'objet de critiques assez vives, notamment de la part de REMINGTON (1949) et de HINTON (1952). Il m'a toujours semblé que les critiques formulées à l'égard des divers points de ma classification avaient leur fondement en grande partie dans cette différence de principe, portant sur les approches mêmes au problème, et qui divise les systématiciens en deux écoles : celle des typologues et celle des phylogénéticiens.

J'ai déjà assez souvent insisté sur cette différence et sur cette question en général, pour ne plus devoir y revenir. Je me bornerai donc, dans les lignes qui suivent, à donner, en manière de réponse à mes critiques, les principales considérations qui doivent à mon avis guider les recherches qui ont pour but de constater les liens de parenté phylétique et d'exprimer ces liens par un système. Les divers travaux de HENNIG (1950, 1953, 1954), parus ultérieurement à ma classification, m'ont permis de constater que mes propres vues étaient en grande partie parallèles à celles du « père de la phylogénie moderne » ; constatation réconfortante attendu que les travaux de HENNIG fournissent une base théorique solidement assise aux travaux ultérieurs, base qui me manquait à l'époque où ma classification vit le jour. Malgré cela, cette classification répond, dans ses grandes lignes, aux exigences posées par la phylogénie moderne ; aussi, fut-elle utilisée par HENNIG (1953) qui accepta la plupart de mes grandes divisions comme phylogénétiquement justifiées.

Cela me met à l'aise pour donner ici un aperçu des considérations qui doivent se trouver à la base d'un système phylogénétique. Le

sujet est, d'ailleurs, loin d'être épuisé, car les considérations ci-dessous sont destinées avant tout à servir de réponse aux critiques dont il a été question au début de cette contribution.

Lorsqu'on a en vue l'établissement d'une classification phylogénétique, et cela dans un esprit purement phylogénétique, et non dans cet esprit pseudo-phylogénétique qui n'est en somme qu'un camouflage du penser typologique encore si répandu, — on s'inspirera utilement, entre autres, de ce qui suit.

1. Il n'est pas possible de construire, sur un plan à deux dimensions, un schéma phylogénétique. Celui-ci revêt en vérité la forme d'un arbre touffu, dont la cime serait coupée transversalement. La position réciproque, *sur le papier*, des divers groupes phylétiques n'a donc que peu d'importance, car une disposition linéaire est une fiction sans plus.

2. L'évaluation des caractères morphologiques n'a une importance décisive que dans une classification typologique. En phylogénie, l'holomorphe entière doit être prise en considération, là où c'est possible, avec utilisation des facteurs temps, espace, direction et mode de l'évolution.

3. L'emploi des critères préconisés par WARREN (1947) n'est applicable intégralement qu'en classification typologique (c'est une corollaire de 2°). Ses « true diagnostic characters » n'ont qu'une valeur (qu'il ne faut d'ailleurs pas minimiser) d'indicateurs en phylogénie. Ainsi, le caractère « structure des fausses-pattes des chenilles », critiqué par HINTON (*l. c.*), est un indicateur qui sert à distinguer deux séries évolutives et qui a été choisi parce que presque universellement présent, mais qui n'a, en lui-même, pas de valeur phylogénétique. Le reproche que me fait HINTON de l'avoir employé comme caractère important phylogénétiquement, est fondé sur une confusion entre les méthodes typologique et phylogénétique.

4. En vertu de la règle de la déviation et de son corollaire : la non-continuité des espèces, aucune forme récente ni aucun groupe récent ne peuvent « dériver », dans un schéma phylogénétique, d'autres formes ou groupes récents. Un tel procédé relève de la typologie pure. Tous les formes ou groupes récents apparentés entre eux, ont des ancêtres communs à divers degrés, et c'est là leur seul lien de parenté.

En résumé, les critiques de ma classification sont bien fondées si

l'on se place à un point de vue typologique ; elles n'ont pas d'objet si l'on se réclame de l'esprit phylogénétique. Elles n'auraient peut-être pas été formulées si la systématique phylogénétique avait été codifiée, à l'époque.

L'ouvrage capital de HENNIG paru en 1950 a été suivi en 1953 par l'essai d'une application pratique des principes y énoncés sous la forme d'une critique des classifications existantes des Insectes (HENNIG 1953) ; en 1954, enfin, le même auteur publia une classification des Diptères fondée sur les mêmes principes (HENNIG 1954). Ces trois ouvrages constituent, à mon sens, la base même sur laquelle devraient reposer toutes les recherches à venir sur la phylogénie animale.

Je n'énumérerai plus les grands principes de la phylogénie moderne, clairement formulés par HENNIG : car, en premier lieu, tout phylogénéticien devrait se familiariser avec les ouvrages de cet auteur ; et en second lieu, j'ai déjà émis moi-même quelques considérations, suivies d'exemples, sur les diverses facettes de la phylogénie moderne (KIRIAKOFF 1953, 1954a, 1954b). Je me bornerai donc à donner ici un court résumé du rôle joué par les diverses disciplines biologiques dans la recherche phylogénétique, et ensuite un aperçu des principales règles qui doivent régir cette recherche.

A. *Paléontologie*. L'importance de cette science est surtout apparente lorsqu'il s'agit de Vertébrés. La valeur du record fossile est par ailleurs fort inégale : elle est douteuse pour les Mollusques dont on ne connaît que les coquilles, et généralement nettement insuffisante pour les Insectes. Quant aux Lépidoptères, le record fossile est pratiquement sans valeur pour les recherches sur la phylogénie de ce groupe.

B. *Géographie*. Bien que n'étant pas une science biologique, la géographie intervient dans une large mesure dans les considérations phylogénétiques. Deux facettes sont à distinguer : a) *La paléogéographie*. Sa connaissance, ou plutôt la connaissance des hypothèses sur la distribution passée des terres et des mers, est tout-à-fait indispensable au phylogénéticien. Il y a, d'ailleurs, un lien intime entre B. et C. — b) *La géographie moderne*. Une bonne connaissance de la géographie physique, avec ses branches auxiliaires (climatologie etc.) est souvent nécessaire pour la compréhension de la distribution géographique des formes.

C. *Chorologie*. Cette science présente deux aspects principaux.

a) *La distribution géographique.* Combinée avec B., la distribution géographique des groupes animaux peut servir de fondement à des hypothèses acceptables quant aux « berceaux » et à l'expansion de beaucoup de ces groupes (cf. par exemple, les Notodontoidea in KIRIAKOFF 1950). D'autres hypothèses peuvent être formulées lorsqu'il s'agit de petits groupes endémiques, etc. La détermination des lieux d'origine est utilisée dans l'établissement des degrés de parenté phylétique entre les diverses lignées (cf. KIRIAKOFF 1954b).—  
 b) *La distribution écologique.* Bien que les deux modes de distribution se chevauchent souvent, il y a lieu de les considérer séparément. La distribution écologique peut être utilisée aux fins de la recherche phylogénétique sans l'intervention du facteur géographique; cette intervention est parfois même impossible, par exemple lorsqu'il s'agit de cas de parasitisme. Le facteur distribution écologique est surtout important lorsque l'on a affaire aux taxa inférieurs; ce n'est toutefois pas une règle absolue.

D. *Morphologie.* Il est clair que le facteur morphologique joue toujours un rôle prédominant, quoique non plus exclusif, en recherche phylogénétique. La différence fondamentale entre les deux conceptions, celle de la typologie et celle de la phylogénie, réside dans l'interprétation des données morphologiques, interprétation qui, en phylogénie, est influencée dans de nombreux cas par les divers facteurs énumérés plus haut. Ces facteurs peuvent même jouer un rôle décisif; de plus, l'interprétation phylogénétique est influencée, parfois également d'une manière décisive, par les notions fondamentales de la phylogénie moderne, à savoir la règle de la déviation et la règle de VAVILOV complétée par la notion des convergences (cf. KIRIAKOFF 1953), avec tous les développements y associés. Les données morphologiques se trouvent donc enveloppées dans un réseau complexe dont elles deviennent une partie intégrante; comme corollaire, les similitudes et les différences morphologiques peuvent revêtir, aux yeux du phylogénéticien, des significations différentes, selon les cas, et n'ont donc plus la même valeur, uniformément positive ou négative, que leur reconnaît la doctrine typologique.

E. *Génétique.* Cette science n'en est qu'à ses débuts, et son application à la recherche phylogénétique est encore restreinte à quelques cas, se rapportant uniquement aux taxa inférieurs. Nul doute que la phylogénie de l'avenir n'en fasse un usage de plus en plus large; actuellement, cependant, le rôle de la génétique est minime;

il est même nul là où il s'agit de relations phylétiques entre taxa supérieurs.

F. et G. *Sérologie et Biochimie.* Encore deux sciences toutes récentes. Contrairement à la génétique, il ne semble toutefois pas qu'elles puissent jamais jouer un rôle important en phylogénie, surtout la première nommée qui a déjà fourni dans ce domaine des résultats peu encourageants. Le champ d'action de la biochimie est, par ailleurs, trop restreint pour influencer considérablement les résultats obtenus et à obtenir par l'ensemble des sciences citées plus haut. Appliquée à la phylogénie, la biochimie se borne, en somme, à confirmer plus ou moins les conclusions déjà obtenues, et elle manque de moyens là où il s'agit de finesse. A ce propos, il est utile de mettre les biochimistes en garde contre la précipitation dans leurs conclusions et contre les généralisations insuffisamment fondées — péché mineur de la jeunesse.

En résumant ce qui précède, nous constaterons que la systématique phylogénétique moderne utilise dans ses recherches la masse des données morphologiques interprétées suivant les considérations diverses fondées sur la paléontologie, la géographie, la chorologie, parfois la génétique, et suivant les règles phylogénétiques fondamentales.

Il convient d'examiner de plus près ces dernières.

A. *Règle de la déviation.* Sans revenir à l'énoncé de cette règle (que je suppose être déjà connue de la majorité des systématiciens), je m'arrêterai immédiatement à la notion (qui en est le corollaire) des « ressemblances » et des « dissemblances » morphologiques, que l'on appelle en systématique phylogénétique les *plésio-* et les *apomorphoses*. Il n'entre pas non plus dans mes intentions de résumer ici le brillant exposé de HENNIG 1953 et 1954; il suffit, pour les fins de la présente contribution, de préciser que deux ou plusieurs lignées dont il s'agit de déterminer les relations phylétiques, montrent inévitablement un ou plusieurs caractères qui leur sont communs, et d'autres qui sont particuliers à certains d'entre elles. Il faut se garder de confondre les premiers de ces caractères avec des plésiomorphoses, et les seconds avec des apomorphoses. Un caractère n'est pas jugé être plésio- ou apomorphe selon qu'il est commun à un nombre plus ou moins grand de lignées. Les critères d'un pareil jugement sont connus, du moins pour leurs groupes spéciaux, de tous les systématiciens. Ainsi, la réduction de la

trompe; celle des palpes; des veines anales; de la vélation costale de l'aile postérieure; des éperons, — sont autant de caractères apomorphes chez les Lépidoptères, du moins là où ces réductions se manifestent secondairement. Ce n'est qu'après avoir bien établi, pour le ou les groupes impliqués, une liste de caractères tant plésiomorphes qu'apomorphes, présentés par les membres de ces groupes qu'on pourra considérer la signification de ces caractères du point de vue de la phylétique.

Une première considération est la suivante: les caractères plésiomorphes communs à des membres du groupe en question n'ont qu'une valeur restreinte de ce point de vue. La disparition de l'aile postérieure chez les Insectes est un caractère apomorphe; or, chez les Lépidoptères, aucune forme n'a vu s'atrophier totalement ses ailes postérieures, bien que chez certaines (par exemple quelques Arctiidae, particulièrement les Ctenuchines) ces ailes soient réduites à un petit lobe. Le caractère plésiomorphe de la tétraptérygie est donc commun à tous les Lépidoptères et ne peut servir de base à une distinction phylétique en dedans du groupe. D'autres caractères plésiomorphes ont une portée plus restreinte, mais le principe reste le même. HENNIG désigne cette présence de caractères plésiomorphes dans plusieurs groupes auxquels ils sont communs, sous le nom de *Symplésiomorphie*, que je modifie légèrement en *symplésiomorphose*.

Autre chose lorsqu'il s'agit de caractères apomorphes présentés en commun par des groupes différents, donc du phénomène de la *synapomorphose* (*Synapomorphie* de HENNIG). C'est la présence de synapomorphoses qui peut être un indicateur de rapports phylétiques plus étroits. Je souligne « peut » car ce n'est point une règle générale. Nous arrivons ici à la notion de la *convergence*, notion souvent employée dans un sens trop général (cf. KIRIAKOFF 1953).

B. Et c'est ici également qu'une autre règle fondamentale de la phylétique, la *Règle de VAVILOV*, ou la Règle des séries homologues de variations, qui intervient dans nos considérations. C'est cette règle qui nous permet de faire la distinction théorique entre les synapomorphoses conditionnées par une origine commune récente et celles causées par le phénomène de la convergence. Entre parenthèses, les deux cas sont des synapomorphoses, strictement parlant; HENNIG (1954: 248) parle d'une « echte Synapomorphie » et d'une « Konvergenz »; pour la clarté de l'exposé il vaut mieux limiter le terme synapomorphose à des cas où une proche parenté phylé-

tique est à supposer. Plusieurs auteurs qui ne s'inspirent pas des travaux de HENNIG parlent d'« homologues » et d'« analogues » dans un sens assez proche de celui que nous attribuons aux termes « synapomorphoses » et « convergences »; comme le fait remarquer HENNIG (ib.), ces termes ne sont pas synonymes avec ceux qu'il a proposés, et je crois que, dans le but bien précis d'une classification phylogénétique, il vaut mieux se limiter aux termes de HENNIG et ne pas employer les termes « homologie » et « analogie », plus larges, plus vagues et qui ont parfois une signification légèrement différente.

Si chaque systématicien saura, en somme assez facilement, attribuer à certains caractères une nature plésiomorphe, à d'autres apomorphe, il n'est pas toujours facile de distinguer entre synapomorphoses et convergences; cette distinction est cependant capitale pour l'établissement des parentés phylétiques. Les données chorologiques, paléographiques et autres peuvent être ici souvent d'un grand secours; des cas se présenteront, cependant, où le systématicien devra s'en rapporter à son jugement, et à ce « sixième sens » qui est, dit-on, l'attribut d'un vrai systématicien.

L'établissement (ce mot vaut mieux ici que « constatation » un peu trop affirmatif) de la parenté phylétique n'est qu'une étape dans la construction d'une classification phylogénétique. L'étape suivante — et finale — est l'évaluation du degré de cette parenté: c'est la facette taxonomique, *sensu* PARAMONOV 1934, de la recherche, car elle trouve son expression concrète dans l'attribution des grades taxonomiques coordonnés aux diverses lignées phylétiques.

Dans l'attribution de ces grades, il conviendra de s'inspirer, encore une fois, de la règle de la déviation, qui veut que chaque lignée phylétique, à partir de l'espèce, se scinde, au cours de son évolution, en deux branches: ces dernières sont des *branches-sœurs*, car en se scindant, la lignée cesse d'exister telle quelle, et ne survit que dans ses deux descendantes, l'une de ces dernières étant plésiomorphe, l'autre — apomorphe. Elle doit donc être considérée comme l'*ancêtre immédiat* de ces deux branches, lesquelles possèdent par conséquent la même valeur taxonomique. Il résulte de ce procès constant de scission, de remplacement d'une lignée par deux autres lignées-filles, que chaque lignée donnée possède, ou a possédé à un moment donné de son existence, — une lignée-sœur. C'est ce que HENNIG résume lapidamment en la phrase: « Suche nach der Schwester-gruppe » (HENNIG 1953: 10). La constatation

ci-dessus conduit à un principe fondamental de la taxonomie phylogénétique (le mot taxonomie encore une fois dans le sens de PARAMONOV), principe énoncé par HENNIG (ib.) comme suit : « On ne peut assigner de place dans le système à aucun groupe reconnu comme monophylétique, avant de connaître son groupe-sœur » (ma traduction). Je renvoie pour les détails aux trois ouvrages cités de HENNIG, en me bornant à dire ici que la méthodique de la recherche des groupes-sœurs peut être résumée en ces deux phrases lapidaires de HENNIG : (ib.) : « wie kann die Schwestergruppe aussehen » ? et « wie und wo lebt sie » ?

Comme le fait remarquer l'auteur cité, la reconnaissance du principe des groupes-sœurs doit mener, dans la construction d'une classification phylogénétique, à l'utilisation de catégories taxonomiques dites « vides ». Cela résulte de l'impossibilité, malheureusement assez fréquente, de désigner un « couple phylétique » composé de deux groupes récents et connus ; cette impossibilité peut être motivée, le plus souvent, par l'admission qu'un des groupes-sœurs a disparu de la surface du globe, et ce pour une raison dont un phylogénéticien n'a pas à s'occuper ; lorsqu'il s'agit de groupes encore relativement mal connus, comme les Insectes, on peut aussi admettre que les représentants d'un des membres du « couple » ne sont pas encore connus. L'utilisation de catégories taxonomiques « vides » n'est en réalité pas un subterfuge, ni un artifice destiné à donner un système un aspect symétrique et bien ordonné, bien que dans le passé un emploi pareil en ait été fait, quelquefois. En phylogénie, l'emploi de ces taxa résulte d'un principe fondamental, notamment de la scission des lignées phylétiques en deux. Les taxa « vides » ne doivent même pas apparaître dans une classification : leur utilisation sert, lors de l'établissement du système, à assigner le rang taxonomique et la position (cette dernière n'apparaît d'ailleurs pas exactement dans une classification linéaire, comme déjà dit au début de cette contribution) des membres connus des « couples », qui, seuls, sont repris dans le système.

La construction des systèmes phylogénétiques est plus compliquée et plus difficile que celle d'un simple schéma typologique (affublé le plus souvent du nom de « classification naturelle ») ; HENNIG montre cependant (1953 et surtout 1954) qu'un tel système peut être, le plus souvent, élaboré d'une manière satisfaisante. L'imperfection de nos connaissances et celle de nos méthodes font qu'un système phylogénétique n'est encore jamais parfait ; mais,

sans parler d'améliorations que le progrès dans nos connaissances et dans nos méthodes pourra apporter, un pareil système reste néanmoins vastement supérieur au système typologique.

Dans les lignes qui suivent, quelques remarques sur les grandes lignées phylétiques des Lépidoptères sont présentées, remarques inspirées par les principes fondamentaux de la systématique phylogénétique énumérés plus haut.

En rappelant qu'un de ces principes est la règle de la déviation, il convient de faire remarquer que l'application de cette règle à la recherche de parenté phylétique entre les diverses lignées prend, en fait, une forme dichotomique. Ce n'est point là un artifice de la classification, mais une résultante du postulat déjà discuté ici et qui veut que chaque lignée — quel que soit son rang dans la hiérarchie taxonomique — est sujette, à un moment donné de son évolution, à une scission en deux lignées-filles (en ce qui concerne les espèces, ce procès de scission est connu sous le nom de *spéciation*). Par conséquent, chaque lignée récente possède une lignée-sœur (Schwestergruppe de HENNIG), existante ou éteinte. De là, l'aspect dichotomique d'un schéma phylogénétique.

J'ai déjà fait remarquer plus haut, que ma classification de 1948 a été adoptée en grande partie par HENNIG 1953 (l. c. : 47-48 et fig. 8). Cet auteur, en reconnaissant mon ordre Amphiesmenoptera, composé à son avis du couple Trichoptera — Lepidoptera, dispose comme suit les couples phylétiques d'ordre supérieur (la présentation ci-dessous est adaptée de sa fig. 8 ; la branche plésiomorphe se trouve chaque fois à gauche) :

Zeugloptera — Glossata  
 Dacnonypha — Neolepidoptera  
 Aplostomatoptera — Frenata  
 Nannolepidoptera — Eulepidoptera  
 Incurvariina — Ditrysia

HENNIG emploie les noms les plus anciens pour les divers groupes ci-dessus, ce qui explique la présence de noms tombés plus ou moins, ou entièrement, en désuétude, comme Frenata, Glossata et Neolepidoptera.

Le tableau ci-dessus doit être interprété de la façon suivante : le sous-ordre Lepidoptera s'est scindé en deux branches primaires : Zeugloptera et Glossata ; cette dernière branche a donné origine au couple Dacnonypha — Neolepidoptera ; les Neolepidoptera se sont

scindés en Aplostomatoptera et Frenata; les Frenata ont produit, à leur tour, les Nannolepidoptera et les Eulepidoptera; et enfin les Eulepidoptera ont été à l'origine, d'un côté, des formes plésiomorphes à orifice génital femelle simple (*Incurvariina*), d'un autre côté, d'une lignée apomorphe possédant un second orifice génital femelle (*Ditrysia*).

Les principales modifications apportées par HENNIG à mon schéma de 1948 consistent en ce que: 1° les Zeugloptera sont rattachés aux Lepidoptera, dans l'ordre Amphiesmenoptera, le membre plésiomorphe duquel est représenté par les Trichoptera; 2° les quatre divisions primaires des Lepidoptera: *Dacnonypha* HINTON 1946 (= *Hoplostomatoptera* KIRIAKOFF 1948), *Aplostomatoptera* KIRIAKOFF 1948, *Nannolepidoptera* KIRIAKOFF 1948 et *Eulepidoptera* KIRIAKOFF 1948, sont placées sur trois échelons hiérarchiques différents; 3° le caractère de l'ouverture génitale femelle simple ou double est utilisé pour la division primaire des Eulepidoptera en lignées-sœurs.

L'arrangement de HENNIG 1953, strictement fondé sur les principes de la systématique phylogénétique, doit être adopté; je le fais d'autant plus volontiers que tous les groupes primaires reconnus dans ma classification de 1948 y sont représentés. En ce qui concerne la division des Eulepidoptera, je m'en tiendrai, cependant, à mon ouvrage cité. Ma division répond, en fait, aux exigences de la systématique phylogénétique moderne: en effet, deux lignées-sœurs y sont reconnues, une plésiomorphe (*Stemmatoncopoda*), une apomorphe (*Harmoncopoda*). Le fait même de la présence de fausses-pattes couronnées chez les premiers instars de quelques chenilles des *Harmoncopoda* — fait utilisé par HINTON 1952 comme argument contre mon arrangement — prouve qu'il s'agit ici d'un caractère plésiomorphe. Il est vrai que, comme le fait remarquer HINTON, les quelques espèces dont les jeunes chenilles ont des fausses-pattes couronnées, devraient être placées parmi les *Stemmatoncopoda*, ce qui serait absurde; mais des conclusions semblables relèvent de la pure typologie; elles n'ont pas de place en systématique phylogénétique. Les *Harmoncopodes* dont les chenilles ont, dans des cas isolés, des fausses-pattes couronnées dans les premiers instars, n'offrent que des cas de néoténie partielle, sans signification pour le stade évolutif dont il s'agit; de plus, chacune des deux séries phylétiques comprend une gamme de lignées de plus en plus apomorphes, et subit un mode d'évolution propre à

chacune de ces deux séries. Certains des représentants des *Stemmatoncopoda* sont, en fait, plus apomorphes que des représentants des *Harmoncopoda* à évolution bradytélétique: citons, parmi les premiers, les *Pyralididae* qui possèdent des organes tympanaux, et, parmi les deuxièmes, les *Zygaenidae*; à noter que dans ces cas, les états imparfaits des premiers restent plésiomorphes, par rapport aux états correspondants des deuxièmes.

Dans notre tableau, le couple *Incurvariina* — *Ditrysia* doit donc être remplacé par le couple *Stemmatoncopoda* — *Harmoncopoda*.

Je n'irai pas, dans cette contribution, au delà des subdivisions principales figurant dans notre tableau, en me réservant de revenir un jour éventuellement à l'arrangement phylogénétique des diverses lignées des Eulepidoptera. La composition de ces diverses lignées et leurs rapports devront nécessairement être réexaminés du point de vue de la phylogénie moderne, c'est-à-dire en premier lieu à l'aide d'une évaluation des diverses synapomorphoses présentées par les lignées en question. Parmi ces caractères apomorphes, certains ne semblent pas présenter de signification phylogénétique: ce sont ceux dont l'origine peut être raisonnablement considérée comme polyphylétique et conditionnée soit par l'action de la règle de VAVILOV (prise dans sa signification extrême; dans ce cas, à l'échelle ordinale), soit par simple convergence. Ces caractères sont pour la plupart asthénogénétiques: simplification de la véneration alaire, surtout périphérique, réduction des parties buccales, des éperons etc. D'autres, qui ne sont pas le résultat d'une asthénogénèse, doivent être attribués aux mêmes causes, considérant leur présence irrégulière dans divers groupes à affinités phylétiques manifestement de degrés différents: ici, sont à placer beaucoup des caractères étudiés et utilisés par BÖRNER 1939: structure des plaques abdominales, des papilles proboscidales etc. Il convient d'ajouter, par ailleurs, que ces derniers caractères sont encore trop peu connus, ce qui pourrait expliquer en partie la manière désordonnée qui caractérise leur présence; il est, en tous cas, pour le moins prématuré de vouloir s'en servir lorsqu'il s'agit de taxa supérieurs.

Parmi les synapomorphoses réellement importantes comme indicateurs phylogénétiques positifs, signalons les organes tympanaux. Ce caractère ayant fait l'objet d'une quinzaine de mes publications, je ne m'y arrêterai pas, en ajoutant cependant que la découverte d'organes tympanaux chez des *Cossidae*, que j'ai eu la chance de faire tout récemment (ouvrage en préparation), est de nature à

jeter une lumière nouvelle sur le mode d'évolution des Lépidoptères.

Signalons enfin, que l'étude approfondie faite par TURNER 1947 de la véneration alaire, tant imaginaire que pupale, a remis en évidence l'importance de ce caractère, quelque peu négligé par les auteurs récents, comme BÖRNER 1939, HINTON 1946 et KIRIAKOFF 1948. L'évolution de la véneration pupale semble être un excellent indicateur phylogénétique, pour autant, évidemment, qu'il s'agisse des tracts primaires, soit le radius, la média, le cubitus, l'anale et la chorde; la modification de la véneration périphérique a, comme dit plus haut, une signification beaucoup moindre.

Reste à dire un mot de l'aspect taxonomique du tableau phylogénétique donné plus haut. Les Lépidoptères n'étant qu'un sous-ordre (branche-fille apomorphe de l'ordre Amphiesmenoptera), leurs divisions primaires les Zeugloptera et les Glossata sont à considérer comme des infra-ordres. Nous avons ensuite: les super-légions Dacnonypha et Neolepidoptera; les légions Aplostomatoptera et Frenata; les sous-légions Nannolepidoptera et Eulepidoptera; et enfin les super-cohortes Stemmtoncopoda et Harmoncopoda, qui n'avaient dans ma classification de 1948 que le rang de cohortes. Ce rehaussement dans l'échelle hiérarchique a l'avantage de permettre une évaluation taxonomique plus nuancée des groupes subordonnés composant les deux taxa en question.

Février 1955.

Laboratoire de Zoologie systématique  
de l'Université de Gand  
(Directeur: Prof. P. VAN OYE).

#### REFERENCES

- BÖRNER, C., 1939. — Die Grundlagen meines Lepidopterensystems, VII. *Int. Kong. Ent.*, 1939: 1372-1424, 51 fig.  
HENNIG, W., 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, Berlin, 1950.  
— 1953. — *Beitr. Entomol.*, 1953, Bd. III, Sonderheft, 1-85.  
— 1954. — *ib.*, 1954, Bd. IV, n° 3/4: 245.  
HINTON, H. E., 1952. — *The Lepidopterists' News*, 1952, VI: 1.  
KIRIAKOFF, S. G., 1948. — *Biol. Jaarb.*, 1948, XV: 118.  
— 1950. — *Bull. Ann. Soc. entom. Belg.*, 1950, 86: 236.  
— 1953. — *ib.*, 1953, 89: 126.  
— 1954a). — *ib.*, 1954, 90.  
— 1954b). — *ib.*, vol. cit.: 185.  
PARAMONOV, S. J., 1934. — *Tr. Mus. Zool. Aca. Sci. Ukraine*, 1934, IV, 13: 3.  
REMINGTON, C. I., — *The Lepidopterists' News*, 1949, III: 50.  
TURNER, — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 1947, LXXI, 5/6: 303.

#### BIBLIOGRAPHIE

JEANNEL, Dr René, *L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères*. (Publications du Muséum National d'Histoire Naturelle, n° 16, 1955, Editions du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5<sup>e</sup>), 155 pp., 94 fig.).

Bien que l'importance de l'organe copulateur mâle dans la taxonomie des Insectes soit connue depuis 1821 et que plusieurs études de l'anatomie comparée de cet organe aient été publiées depuis 1893, le Dr JEANNEL fut cependant le premier, en 1911, à baser la systématique d'un groupe important de Coléoptères sur la conformation de l'édéage. C'est dans sa révision des *Bathysciinae* que l'éminent entomologiste fit apparaître, pour la première fois, en suivant l'évolution des organes copulateurs, les véritables caractères phylogénétiques d'espèces classées auparavant seulement d'après leurs convergences de formes extérieures, et en faisant connaître la valeur taxonomique de certaines pièces dont l'importance avait été jusqu'alors méconnue. Depuis lors, dans ses nombreuses monographies de groupes divers (*Trechinae*, *Calosomiens*, *Pselaphidae*, etc...), le Dr JEANNEL a prouvé l'importance primordiale de cet organe pour l'établissement d'une classification rationnelle et naturelle, appuyée sur la phylogénèse.

Si l'étude des organes copulateurs est maintenant utilisée par tous les systématiciens et si nul ne met plus en doute l'importance taxonomique de l'édéage, l'interprétation et la signification morphologique des diverses pièces ne sont souvent pas suffisamment mises en valeur. Il n'est pas toujours aisé, en effet, de faire la distinction entre les caractères néogénétiques dus à des évolutions récentes et ordinairement plus apparents, et les caractères paléogénétiques, hérités de souches primitives et permettant d'établir les rapports phylogénétiques des lignées et des espèces. C'est pourtant cette distinction qui rendra possible de trouver les véritables caractères de filiation, toujours paléogénétiques, car des convergences se produisent souvent dans les caractères d'origine récente et adaptatifs. Une connaissance approfondie des différentes pièces composant l'armure génitale, une interprétation correcte de l'orthogénèse de ces pièces et l'évaluation exacte de l'importance à donner à chacune de ces évolutions, sont nécessaires pour tirer des conclusions précises et établir la phylogénèse d'un groupe, voire même d'une famille.

Nul mieux que le Dr JEANNEL ne pouvait concrétiser en un seul ouvrage tout ce que l'on doit savoir de l'édéage des Coléoptères et nous montrer où en sont nos connaissances sur la signification et l'évolution de cet organe, ainsi que le rôle qu'il joue dans l'établissement d'une classification systématique de ces Insectes. Après un bref historique de l'étude de l'édéage et un glossaire des termes employés par les principaux auteurs, liste extrêmement précieuse quand on connaît la diversité de la terminologie utilisée jusqu'à présent, l'auteur nous dit quelques mots sur la technique de l'extraction et de la préparation, puis se livre à une étude très fouillée de l'anatomie de l'armure génitale et des fonctions de chaque pièce, et passe en revue les différents types d'édéages.

Ensuite, le Dr JEANNEL consacre un chapitre aux modalités évolutives, dans lequel il expose ses vues sur la classification générale de l'ordre, qui est à peu près la même que celle déjà publiée avec R. PAULIAN en 1944, puis dans le *Traité de Zoologie* de GRASSÉ. Il va sans dire que la conformation de l'organe copulateur y joue un rôle prépondérant. Même si l'on ne partage pas entièrement les vues de l'auteur sur cette systématique, il n'en reste pas moins qu'une multitude de renseignements précieux s'y trouve enregistrée.

Viennent ensuite les chapitres les plus intéressants de l'ouvrage, les plus originaux aussi, ceux dans lesquels JEANNEL nous livre toute sa

longue expérience personnelle sur cette question, qu'il connaît assurément mieux que quiconque. Ils sont consacrés successivement aux mutations structurales, aux mutations évolutives et aux adaptations, aux caractères sexuels de l'édeage et à la ségrégation génitale. Enfin, le dernier chapitre traite de la valeur taxonomique de l'édeage ; l'auteur y montre le parti à tirer de l'étude de l'organe pour mener à bien des révisions méthodiques des nombreuses familles de l'ordre, en se basant sur ses propres recherches sur les Psélaphides, les Bathysciides et les Tré-chines.

Tout l'ouvrage est imprégné des conceptions de l'auteur sur l'évolution, conceptions exposées déjà dans son livre passionnant : « La marche de l'évolution » (1950). Et bien que le lamarckisme ne soit pas actuellement très en vogue chez de nombreux zoologistes, je ne doute pas, et j'espère, que plus d'un lecteur trouvera difficile de ne pas suivre le Dr JEANNEL quand il attribue « aux influences exercées par le milieu externe sur les individus pendant la vie un retentissement sur les cellules sexuelles, inscrivant de nouveaux caractères dans le patrimoine héréditaire ».

Sous un faible volume, le Dr JEANNEL est parvenu à condenser non seulement tout ce que l'on connaissait de l'organe copulateur des Coléoptères, mais encore à synthétiser ce qu'il a déjà écrit dans de nombreux travaux et à nous montrer la voie à suivre pour des recherches futures. Est-il nécessaire d'ajouter que cet ouvrage est illustré de façon parfaite ? L'auteur nous y a habitué de longue date et ses talents de dessinateur sont bien connus de tous. Ce nouveau livre de notre membre d'honneur prendra une place de choix dans la bibliothèque de chaque entomologiste soucieux d'apprendre et de se perfectionner dans un domaine qui ne peut le laisser indifférent, même s'il n'est pas systématiste. Il faut donc remercier chaleureusement le Dr JEANNEL de nous avoir donné, une fois de plus, une vue d'ensemble sur une question qui acquiert tous les jours plus d'importance.

P. BASILEWSKY.

BECHYNE, J. und B., *Welcher Käfer ist das ?* (Kosmos-Gesellschaft, 1954, Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart-O, Pfizerstrasse 5-7, 133 pp., 59 figs. dans le texte, 33 planches en noir, 6 planches en couleurs).

Ce petit livre est un bien bel ouvrage de vulgarisation mettant à la portée de chaque bon naturaliste une identification aisée des Coléoptères qu'il rencontre le plus souvent lors de ses promenades. Conçu sous la forme de tableaux déterminatifs, utilisant des caractères relativement faciles à observer, il n'a pas la prétention d'amener le lecteur à une détermination définitive et précise de toutes les formes, mais seulement des plus caractéristiques et de celles qui se trouvent le plus fréquemment. Toutes les formes rares et même peu communes ont été délibérément omises, ce qui a permis de réduire remarquablement le volume de l'ouvrage, de le rendre très maniable et d'un usage facile en plein air, grâce à son petit format. Les cinquante premières pages sont consacrées à des éléments de morphologie, d'anatomie et d'ontogénie ; la biologie, la nomenclature et la systématique y sont également traitées et des conseils pour la recherche, la récolte et la conservation y sont aussi donnés, le tout d'une manière claire et concise.

L'illustration, due au grand talent de M<sup>me</sup> BECHYNE, aura une grande part dans le succès que ce livre est appelé à rencontrer auprès de tous les amis de la nature. Elle est particulièrement bien réussie et d'une véracité irréprochable ; les planches en couleurs sont à tous points remarquables.

Le prix modique de l'ouvrage (DM 7,50) est également à signaler.

P. B.

## SOCIÉTÉ ROYALE D'ENTOMOLOGIE DE BELGIQUE

### Assemblée mensuelle du 2 juillet 1955

Présidence de M. E. JANSSENS, *Vice-Président*.

*Décisions du Conseil.* — Est admis en qualité de membre correspondant, le R. P. J. M. CELIS, E. A. A., Butembo (Kivu), Congo Belge, présenté par MM. P. BASILEWSKY et N. LELEUP (*Entomologie générale*). D'autre part, est admis en qualité de membre associé, M. Noël HUART, 43, rue Mouligneau, Ghlin, présenté par MM. R. MAYNÉ et A. DUFRANE.

*Correspondance.* — M. A. BRUSCHI, Via Ippocrate, 92, Rome, Italie, souhaite entrer en correspondance pour échange de Coléoptères Cicindelidae.

*Bibliothèque.* — *Dons.* — Nous avons reçu de notre collègue M. l'abbé J. HEYNDERYCKX, de Mont-Saint-Amand, le volume suivant : A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pest, Section 1, Parasite Host Catalogue, Part 3, Parasites of the Hemiptera, par W. R. THOMPSON, Belleville, Ont., Canada, 1944.

Nous avons également reçu 3 separata de M. J. M. VRYDAGH. (*Remerciements*).

*Divers.* — Lecture est faite par le Vice-Président d'une communication présentée par M. F. CARPENTIER, portant pour titre : « Pleurites thoraciques de Lépismes et pleurites de Blattes ». Ce travail, comportant des figures, sera publié dans le corps des Bulletin et Annales.

— M. R. DAMOISEAU fait ensuite une communication sur un Tortricide parasite des Conifères d'Engadine. Cette étude fera l'objet d'une publication ultérieure.

### Assemblée mensuelle du 6 août 1955

Présidence de M. R. MAYNÉ, *Président*.

Monsieur le Président R. MAYNÉ, au retour d'un voyage de mission en Norvège, où il avait été invité par les organismes de protection de la nature de ce pays, reprend sa charge présidentielle