

jusqu'au Caucase, de *Rhyacophila obscura*, *Dolophilodes ornata*, de certains *Goerodes*, *Dinarthrum*, *Apsilochorema*, *Pseudostenophylax*, *Stenopsyche* et de *Stactobia* des groupes de *martynovi* et *nielsenii*.

J'incline même de plus en plus à penser que la présence de nombreuses formes monticoles dans les Western Ghats et à Ceylan, *Rhyacophila* des groupes de *naviculata*, *curvata* et *castanea*, *Doloclanes*, *Gunungiella*, *Synagapetus*, *Stenopsyche*, ne sont pas des événements miocènes comme on l'a affirmé (ROSS et HORA), mais pléistocènes.

Il est donc clair, qu'en Europe et en Asie, les glaciations quaternaires ont été la cause d'une des plus grandes aventures zoogéographiques dont ont été témoins ces continents, ou en tous cas celle qui nous paraît dominer leur histoire, à cause de son occurrence récente, aucun événement ultérieur n'étant venu en modifier ou en effacer les effets.

A comparative study of the genitals segments and their appendages in male Trichoptera

Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 9, no 5, 1957

PAR

ANKER NIELSEN

Il est un fait que les pièces génitales du mâle jouent un rôle primordial dans les études taxonomiques sur les Trichoptères, car elles fournissent non seulement la seule base possible pour les distinctions spécifiques, mais aussi des éléments très importants pour les classifications génériques et même familiales. Mais, à parcourir la littérature consacrée aux Trichoptères, on constate que la majorité des descriptions et des figures de génitalia sont insuffisantes pour servir à des études morphologiques et phylétiques et ne sont guère utiles à autre chose qu'à des déterminations de collections.

Pour contribuer à combler cette lacune, NIELSEN a entrepris une vaste étude morphologique et anatomique sur les génitalia du ♂ d'une trentaine d'espèces danoises appartenant à des familles variées. Le but de cet ouvrage était d'établir des homologies entre les appendices des divers groupes et éventuellement une comparaison avec ceux d'ordres voisins, de même que d'éclairer quelque peu nos connaissances sur la phylogénie de l'ordre et de reconstituer ce qu'a pu être l'armature génitale du Trichoptère primordial.

Par ses travaux récents, NIELSEN s'est imposé comme un habile et brillant morphologiste. L'ouvrage commenté ici ne le cède en rien à ses prédécesseurs, ni par la qualité du travail effectué, ni par la somme de connaissances originales qu'il apporte dans un champ de recherches entièrement nouveau. On ne peut manquer d'être émerveillé en imaginant l'habileté et la patience de l'auteur qui est parvenu à comprendre et à interpréter les connections sclérotiques complexes qui réunissent les appendices entre eux, de même que la musculature d'armatures

génitales ne dépassant pas deux-dixièmes de millimètre de longueur. Il est certain que NIELSEN était le trichoptérologue actuel le plus capable d'entreprendre une telle oeuvre, d'autant plus que, n'ayant visiblement pas de connaissances très étendues sur la systématique des Trichoptères, ses interprétations de la nature des appendices n'ont pas été gênées par des préjugés pouvant dériver de larges connaissances purement taxonomiques.

Les armatures génitales des Trichoptères montrent des appendices qui varient énormément non seulement par leur forme, mais aussi par leur position et par leur nombre. Les variations présentent tant de diversité et de fantaisie qu'il est difficile d'homologuer les appendices les uns aux autres par des comparaisons superficielles. Mais il semble probable que la musculature pourrait constituer une source de caractères plus stables et sujets à des variations moindres.

Une étude attentive de l'ouvrage de NIELSEN montre que, malheureusement, ce n'est pas le cas. A première vue, il semble normal que l'assortiment des muscles ne soit pas invariable, mais que ces derniers se spécialisent parallèlement aux appendices, puisque la fonction de ceux-là est précisément de permettre celle de ceux-ci. Or, les muscles semblent bien montrer des variations à peine moins irrégulières et moins fantaisistes que les appendices. Certaines espèces, telles *Rhyacophila nubila* ont des appendices inférieurs primitifs dont la morphologie semblerait permettre des mouvements multiples, mais leur musculature est réduite à une paire seulement, alors que *Orthotrichia tetensi* a des appendices inférieurs réduits et peu mobiles, mais pourvus d'une musculature complète. En fait, un tableau de la musculature des espèces étudiées montre que de nombreux muscles ont disparus ou se sont incorporés à d'autres ou ont modifié leur position et leur fonction. Ainsi, passablement de muscles des appendices inférieurs sont devenus des muscles phalliques.

Des muscles dont l'étude semble pleine de promesses sont les muscles paraproctaux. Or, sur 26 espèces étudiées, seuls *Polycentropus flavomaculatus* et *Holocentropus dubius* ont des paraproctes musclés. *Rhyacophila nubila* a des paraproctes bien développés, mais dépourvus de muscles. *Tinodes waeneri* a des paraproctes et des muscles paraproctaux, mais ceux-ci ne sont pas insérés sur ceux-là. *Lype phaeopa* et *Hydropsyche angustipennis* n'ont pas de paraproctes, mais des muscles paraproctaux qui ont secondairement acquis la même fonction que les muscles intersegmentaires VIII-IX. Chez tous les Intégripalpes, les muscles paraproctaux ont disparus ou se sont incorporés aux muscles IX-X et ne fournissent aucune donnée sur l'identité des appendices du X^{me} segment, ce qui serait pourtant souvent fort désirable.

A mon avis, les muscles des genitalia constituent principalement une nouvelle source de caractères, presque aussi inconstants que ceux des appendices, c'est-à-dire une nouvelle source de problèmes et d'erreurs possibles. Par exemple, pour les études phylétiques, se pose la question de savoir quels sont les caractères primitifs et spécialisés de la musculature. Néanmoins, la présence de certains muscles a permis à NIELSEN des déductions intéressantes, spécialement dans l'interprétation de la morphologie de l'appareil phallique, où le «retractor of the aedeagus» indique la position de l'aedéage. De même, la fusion du premier article des appendices inférieurs avec le IX^{me} segment

chez *Psychomyia pusilla* — chose qui aurait été douteuse à première vue — est certainement démontrée par la présence du «flexuor of the harpago», de même que la présence d'un harpago difficilement identifiable chez plusieurs Intégripalpes.

Le pessimisme que je montre ici me semble justifié par la considération des résultats auxquels est arrivé NIELSEN et dont, pour l'instant, je ne retiendrai que certaines erreurs.

Il n'est certainement aucun systématicien qui admettra avec NIELSEN que le pincement de la partie dorsale du IX^{me} segment de *Hydropsyche angustipennis* ou une carène sur le X^{me} segment de *Wormaldia occipitalis* trahi un appendice dorsal disparu, que les lobes latéraux du IX^{me} segment de *Agraylea multipunctata* sont des paraproctes intégrés au IX^{me} segment et que l'échancrure apicale de la branche dorsale des appendices inférieurs de *Sericostoma pedemontanum* montre que l'harpago qui est y est possiblement soudé était bifide! De nombreuses erreurs d'interprétation commises par l'auteur, sur la seule base de l'étude de la musculature, auraient facilement pu être évitées par la comparaison des génitalia étudiés avec ceux d'autres espèces appartenant aux mêmes genres. Ainsi, le «dorsal process» du X^{me} segment de *Rhyacophila nubila* se trouve être constitué par les deux appendices praeaux fusionnés, les «dorsal rods, 9» de *Psychomyia pusilla* résultent de la fusion des appendices praeaux et des paraproctes et les «lateral horns, 3» de *Beraea maurus* sont les appendices praeaux, prenants et musclés chez cette espèce.

Mais, c'est surtout dans l'interprétation des pièces du X^{me} segment des Intégripalpes que NIELSEN me paraît avoir erré de la façon la plus grave. A côté des appendices praeaux, l'auteur affirme que le X^{me} segment est trilobé, c'est-à-dire composé d'un lobe médian, occasionnellement bifide, et de deux lobes latéraux. Il voit dans celui-là l'épi-procte et dans ceux-ci les paraproctes. Or, le fait est que les Intégripalpes n'ont pas de lobe médian au sens où l'entend NIELSEN. Faisant une critique de mon interprétation des branches du X^{me} segment, NIELSEN a rejeté ma notion de «corps du X^{me} segment». En fait, il l'a mal comprise. Par ces mots, j'entendais non pas la partie membraneuse du X^{me} segment, mais le X^{me} segment *lui-même*, en tant que volume, qu'unité de la segmentation abdominale, afin de le distinguer morphologiquement de l'armature d'appendices qu'il porte. Or, NIELSEN a précisément confondu le X^{me} segment et son armature, dont les formes sont parfois assez complètement intégrées. Laisant de côté pour l'instant les Limnophilides et les Goérides, je considère que les «lateral process» des autres Intégripalpes sont bien les paraproctes, comme l'affirme NIELSEN, c'est-à-dire les appendices intermédiaires. Mais, le «median process» de NIELSEN n'est autre que le X^{me} segment lui-même, formant un toit échancré à l'apex chez *Agrypnia pagetana*, *Lasiocephala basalis* et *Beraea maurus*, dont les paraproctes ont disparu. Le X^{me} segment est fortement intégré avec la base des paraproctes chez *Leptocerus cinereus* et *Sericostoma pedemontanum*, quoique son apex demeure visible entre les paraproctes chez ce dernier, sous forme de «median process». Le X^{me} segment est virtuel chez *Molanna angustata* où il n'est plus représenté que par son armature.

Chez les Limnophilides et les Goérides — ces derniers sont des Limnophilides par origine, mais pas par définition, distinction non com-

prise par NIELSEN — le corps du X^{me} segment peut être volumineux (*Silo nigricornis*, *Apatania zonella*) ou virtuel (*Limnophilus flavicornis*) mais son extrémité n'est pas libre. Les paraproctes, chose que ni NIELSEN, ni moi-même auparavant, n'ont reconnu sont bifides, c'est-à-dire ont la forme de U disposés côte à côte dans un plan horizontal. Les branches externes des deux U ou des paraproctes, doublent les appendices praeaux (*Apatania zonella*) ou les remplacent (*Silo nigricornis*), alors que les branches internes des mêmes appendices sont distinctes et subparallèles, caractère primitif (*Silo nigricornis*) ou sont secondairement soudées l'une à l'autre (le «median process» de *Apatania zonella* et de *Ecclisopteryx guttulata*). Chez les Limnophilines, la partie courbe des U a disparu, isolant les branches internes, qui ont pris la forme d'ergots divergents, des branches externes qui ont pris l'aspect et peut-être la fonction des appendices praeaux disparus et que j'ai appelés appendices supérieurs, afin d'éviter des confusions¹. Le «median process» de NIELSEN n'est donc pas toujours la même pièce chez toutes les espèces et, je crois, ne représente jamais l'épiprocte.

A mon avis, la comparaison des pièces génitales du plus grand nombre possible d'espèces reste la façon la meilleure — et la plus commode — de déterminer la nature des appendices, sauf dans certains cas particuliers. Très souvent, les appendices des différentes paires ont une texture qui leur est propre : les appendices praeaux sont toujours velus, pas très fortement sclérotisés et ont une surface granulée lorsqu'ils sont de petite taille ; les appendices intermédiaires ne portent le plus souvent ni poils, ni soies et sont toujours fortement chitineux.

Si la plupart des figures de génitalia dispersées dans la littérature ne sont pas utilisables pour les études phylétiques c'est parce que les auteurs ne figurent pas la base des appendices et leurs connections, travaillant sur du matériel conservé en alcool, ou traité à la glycérine et dont les pièces sont à demi invaginées dans les segments précédents. Or, en traitant les génitalia au KOH, les pièces s'évaginagent complètement et il est possible d'en faire des dessins parfaits et utilisables à des buts phylétiques, même s'ils n'ont pas été effectués à cette fin, comme le sont tant de dessins de ROSS et de KIMMINS.

Dans le dernier chapitre de son ouvrage, NIELSEN s'applique à prouver deux hypothèses : les Psychomyides sont intermédiaires entre les Rhyacophilides et les autres Annulipalpes ; les Glossosomatides et Hydroptilides sont intermédiaires entre les Rhyacophilides et les autres Intégripalpes. Ne partageant pas ces idées, j'ai essayé d'en régider une critique. Mais, après plusieurs essais lors desquels, j'ai tenté de trouver un «angle d'attaque», j'ai renoncé, l'entreprise m'étant apparue impossible. L'auteur part d'un point de vue faux et s'appuie sur des arguments également faux pour démontrer deux faits à mon avis inexacts.

En considérant qu'une famille est intermédiaire entre deux autres, NIELSEN envisage le problème du point de vue statique, alors que la phylogénie doit traiter les questions sur un plan dynamique, comme l'a

1. Sans succès d'ailleurs, car NIELSEN appelle «appendices supérieurs» mes «appendices praeaux». Mes «appendices intermédiaires» sont donc correctement déterminés, mais je suis d'avis avec NIELSEN que mes «branches inférieures» pourraient être de simples lobes sans importance morphologique.

fort bien montré ROSS dans l'ouvrage dont il est aussi question dans ce travail. D'autre part, les exemples que NIELSEN donne à l'appui de sa thèse et qu'il tire soit de sa propre étude, soit de la littérature, sont dans la majorité des cas des faits inexacts et ces erreurs tantôt additionnent, tantôt compensent leurs effets, si bien qu'il n'est plus possible d'en commenter les résultats. Pour ma part, je n'hésite pas à rejeter en bloc les considérations phylétiques de NIELSEN.

J'ajouterai que ces essais phylétiques étaient d'avance voués à l'échec du seul fait qu'il est évidemment impossible d'obtenir une vue, même partielle, de la phylogénie d'un ordre comptant une vingtaine de familles et quelque 5.000 espèces à l'aide de l'étude des génitalia du ♂ d'une trentaine de formes danoises seulement. Les raisons en sont multiples, mais je n'en retiendrai qu'une. A l'aide d'un matériel si restreint il est impossible d'évaluer l'importance phylétique des caractères à disposition; dans le cas de *Rhyacophila nubila*, par exemple, NIELSEN élève au rang familial des caractères qui sont particuliers au groupe de *vulgaris* seulement.

Aussi bien que les considérations phylétiques et pour les mêmes raisons, la reconstitution de l'armature génitale du ♂ du Trichoptère ancestral hypothétique me paraît à rejeter entièrement, car elle est invraisemblable de complication. Elle n'est que la synthèse de la majorité des caractères présentés par les espèces danoises qu'a étudiées NIELSEN.

A côté des lacunes dont il a été question dans les pages précédentes, l'ouvrage de NIELSEN apporte de nombreuses contributions à nos connaissances de la morphologie des Trichoptères, qui se révéleront très utiles pour de futures études phylétiques. Je n'en retiendrai ici que trois :

1. *Rhyacophila* semble bien être le seul genre, pour autant que nous le sachions, qui possède un XI^{me} segment relativement bien individualisé, pourvu d'un épiprocte, de deux paraproctes et de trois muscles. Ceci conforme l'opinion générale, basée sur d'autres caractères, que *Rhyacophila* est le genre le plus primitif de l'ordre et, à mon avis, encore assez proche de l'ancêtre théorique de ce dernier.

2. Lors de mes études antérieures sur les Hydroptilides, j'ai été frappé de constater que de nombreux genres de cette famille ont l'appareil pénial situé entre deux pièces du X^{me} segment, une dorsale et une ventrale. Et la présence de la pièce ventrale m'était inexplicable. Or, NIELSEN montre de façon convainquante que cette dernière n'appartient nullement au X^{me} segment, mais aux appendices inférieurs et qu'elle est tantôt paire (*Stactobia*, *Hydroptila* des groupes de *occulta* et *forcipata* par exemple), tantôt impaire (*Oxyethira*, *Orthotichia* et *Microptila*). Ce caractère est fort intéressant. Quoique absent chez de nombreux genres, il est présent dans tant de lignées, qu'il apparaît certainement être un caractère primitif dans le cadre de la famille. Cela montre que les Hydroptilides sont beaucoup plus différents des Agapétines qu'on ne l'a soupçonné jusqu'ici. L'armature génitale de certaines espèces himalayennes du genre primitif *Microptila*, montrent une ressemblance frappante avec celle des *Agapetus*, mais il est clair maintenant que cette similitude est superficielle et nullement un indice de parenté étroite.

3. Aucun auteur, jusqu'ici, ne s'était appliqué à interpréter la morphologie de l'appareil pénial. NIELSEN montre que les variations considérables de cet appareil s'expliquent par trois modifications possibles, à partir du type primitif qui est le plus complexe. C'est là, à mon avis un des apports de l'ouvrage de NIELSEN qui se révélera le plus fécond pour de futures études phylétiques.

Dévolam (Kerala), décembre 1961