

LES ORGANES TYMPANIQUES DES LÉPIDOPTÈRES  
COMME CARACTÈRE SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNÉTIQUE

(The Structure of Tympanic Organs of the Lepidoptera as a  
Systematic and Phylogenetic Character)

par S. G. KIRIAKOFF

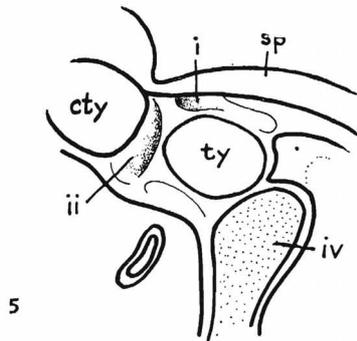
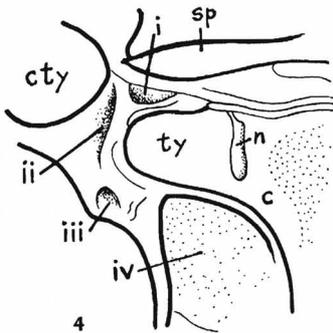
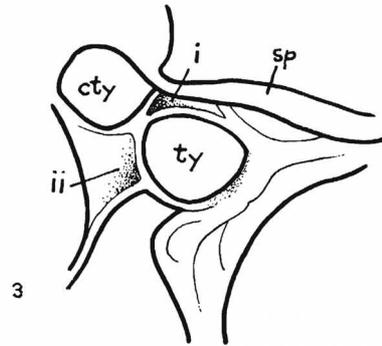
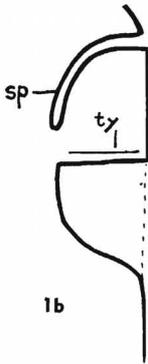
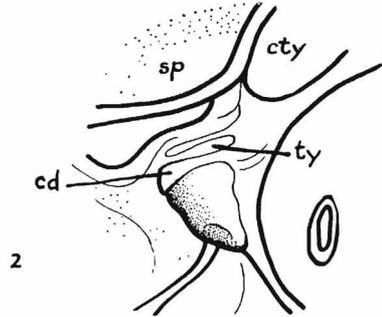
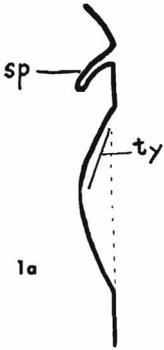
Les organes tympaniques ou tympanaux, observés dans plusieurs groupes des Lépidoptères, constituent sans aucun doute un caractère différenciel de tout premier ordre, dont on commence seulement à saisir l'importance tant au point de vue de la classification que de celui de la phylogénie. L'importance de ce caractère réside dans deux faits: en premier lieu c'est un organe de sens, très compliqué, dont la présence entraîne une modification souvent profonde des régions intéressées. En second lieu, sa présence n'a été jusqu'ici constatée que dans des groupes plus ou moins évolués, pour la plupart étant des "chefs de file" dans leurs séries phylétiques respectives.

Comme on sait, deux types principaux d'organes tympaniques ont pu être établis jusqu'ici, soit le type abdominal et le type thoracique. L'étude des formes possédant des organes tympaniques de l'un ou de l'autre de ces deux types, ainsi que l'étude des affinités de ces formes, nous mène à la conviction d'une origine polyphylétique des organes tympaniques. Il nous semble, en effet, que ces derniers ont dû se développer indépendamment tout au moins dans certains des groupes les plus évolués des diverses lignées phylétiques des Lépidoptères. Nous admettons, par exemple, l'origine indépendante des organes tympaniques des Pyralididae, qui forment le groupe le plus progressiste de la série des Stenmatocopodes. Nous admettons, ensuite, la possibilité d'une origine commune des organes tympaniques des Geometridae et des Uraniidae, ces deux groupes étant relativement rapprochés l'un de l'autre et occupant la tête de la série phylétique qui comprend, entre autres, les "Rhopalocères". Nous rapprocherons les deux familles Thyatiridae et Drepanidae, qui, quoiqu'assez différents d'aspect, possèdent des organes tympanaux du même type. Quoiqu'appartenant à la même série phylétique que les Geometridae et les Uraniidae, les Thyatiroidea (= Cymatophoroidea) sont probablement le résultat d'une apomorphose secondaire.

L'origine des organes tympaniques des divers groupes appartenant à la sous-cohorte Papilioniformes est probablement monophylétique, avec divergences secondaires survenues très tôt, ou alors s'étant développées à un rythme tachytélique. Les Axioidea, encore peu étudiés, forment probablement un groupe apparenté, mais à affinités encore obscures.

Quant aux organes tympanaux thoraciques, rencontrés dans la plupart des groupes composant la sous-cohorte Noctuiiformes, l'origine des ces organes est, semble-t-il, monophylétique, présentant également des divergences développées très tôt.

Les classifications modernes reconnaissent des groupes hiérarchiques d'un rang assez élevé (superfamilles) comprenant les formes à organes tympaniques des divers types énumérés plus haut. Ainsi, nous trouvons dans la plupart



des classifications récentes les superfamilles Pyralidoidea, Cymatophoroidea (ou Thyatiroidea), Geometroidea, Uranioida (quelquefois réunie à la précédente), Axioidea et Noctuoidea.

La suite de cet exposé ne concernera que les formes munies d'organes tympanaux thoraciques que j'étudie spécialement depuis plusieurs années. Par une série d'exemples, je tâcherai de montrer que l'utilisation des organes tympanaux comme caractère différentiel peut mener à des changements parfois importants dans la classification.

Rappelons d'abord que les organes tympaniques sont en principe constitués par une membrane vibratile reliée au système nerveux central. Des expériences ont établi sans doute possible que ces organes jouent en effet le rôle d'"oreilles" chez les Lépidoptères. Dans le type thoracique, la membrane vibratile se trouve sur le troisième segment, dans une région modifiée et intéressant tant l'épimère que le post-notum.

Au cours de mes recherches, j'ai été amené à reconnaître une différenciation secondaire des organes tympaniques thoraciques en deux groupes, l'un à membrane tympanale plus ou moins verticale, s'écartant peu de la surface épimérale et supportée par un large cadre chitineux à sculptures souvent compliquées (type phalénoïde), l'autre à membrane plus ou moins horizontale et formant comme le couvercle d'un enfoncement épiméral profond; le cadre est ici étroit et peu sculpté (type notodontoïde) (fig. 1). La raison principale m'ayant amené à faire cette distinction réside dans le fait qu'un petit groupe éthiopien, très spécialisé et rapporté jusqu'ici à la famille Ctenuchidae, s'est trouvé posséder des organes tympanaux du même type que les familles Diopitidae et Notodontidae; ce groupe, par l'ensemble de ses caractères, doit être placé en tête d'une série phylétique comprenant les deux familles que je viens de nommer, et fournit donc la preuve d'une évolution rectilinéaire (ou orthogénétique) divergente dans le complexe Noctuide. Le groupe en question devint donc une famille (Thvretidae) (fig. 2). et le complexe Noctuide a été scindé en deux superfamilles: les Notodontoidea (Diopitidae, Notodontidae et Thvretidae) et les Phalaenoidea (les autres familles du complexe).

Voici maintenant quelques autres exemples.

Dans la famille Notodontidae, déjà citée, une sous-famille nouvelle, les Tarsolepidinae, a dû être créée; elle est caractérisée par un phragme scutal d'un

#### EXPLANATION OF PLATE II

- Fig. 1a. Diagram of section of phalaenoid type of tympanic organ.  
 Fig. 1b. Diagram of section of notodontoid type of tympanic organ.  
 Fig. 2. *Balacra erubescens* Joicey & Talbot: interior aspect of right tympanic organ (notodontoid, or "type à timbale").  
 Fig. 3. *Comacla senex* Hbn. (Lithosiidae, Endrosinae): interior aspect of right tympanic organ.  
 Fig. 4. *Gnophbria quadra* (Lithosiidae, Lithosiinae): interior aspect of left tympanic organ.  
 Fig. 5. *Atolmis rubricollis* (Lithosiidae, Endrosinae): interior aspect of left tympanic organ.

ABBREVIATIONS: c = conjonctive; cd = cadre; cty = contre-tympan; n = nodule; sp = phragme scutal; ty = tympan; i - iv = poches du cadre.

type aberrant, pratiquement identique à celui trouvé chez les Phalaenoidea, étroit, à peine convexe; rappelons que le phragme scutal du type notodontoïde, caractéristique de la superfamille, est large, bombé, rappelant en forme la timbale tympanique, à laquelle il correspond parfaitement, et assurant ainsi la fixation du sac aérien. Les Tarsolepidinae, petit groupe assez différencié et à distribution géographique plutôt localisée, semble être d'origine assez récente; il est le résultat d'une apomorphose et mérite comme tel une place à part dans le système et un rang équivalent à celui des autres Notodontidae.

La nouvelle sous-famille des Rhodogastrinae offre un autre exemple d'apomorphose; ces Arctiidae possèdent des organes tympaniques d'un type s'écartant considérablement de celui observé communément dans la famille et rappelant à première vue le type dit "à timbale" des Notodontoidea; en réalité, il n'y a pas de parenté proche entre ces derniers et les Rhodogastrinae, et la ressemblance observée est le résultat d'une convergence. A côté des *Rhodogastria* de l'ancien monde, le même type particulier des organes tympanaux a été trouvé chez *Pelochyta* (et se retrouvera probablement dans quelques genres voisins), qui sont des Phegopterinae, sous-famille exclusivement américaine. Les Rhodogastrinae sont donc répandus dans les régions chaudes du monde, leurs origine devant être considérée comme relativement ancienne; la vicariance supposée des *Rhodogastria* avec les Phegopterinae n'existe donc pas, et l'isolement des formes en question dans une sous-famille distincte semble être justifiée phylogénétiquement.

Citons encore un ou deux exemples montrant que l'étude des organes tympanaux peut provoquer des changements dans la position non seulement des groupes hiérarchiques supérieurs (comme on pourrait le croire), mais aussi dans celle de simples genres.

Le genre *Eressa* Walker comprend, en outre des espèces orientales, quelques espèces africaines, de découverte plus récente: sur la base de quelques caractères secondaires, les espèces africaines ont été isolées dans le genre *Eressades* Bethune-Baker, mais ce dernier nom a été très généralement considéré comme un simple synonyme. Cependant, alors que les espèces orientales du genre *Eressa* ont des organes tympaniques rudimentaires comme les *Amata* et appartiennent donc à la famille Ctenuchidae, sous-famille Amatinae, les espèces africaines se trouvent en possession d'organes tympanaux identiques à ceux des *Balacra*, *Metarctia*, *Thyretes* etc., c'est à dire du type notodontoïde ou à timbale. Le nom *Eressades* peut donc être appliqué à ces formes, et ce genre doit se placer non seulement dans une autre famille (Thyretidae), mais même dans une autre superfamille (Notodontoidea).

Un dernier exemple est tiré d'un travail non encore publié et traitant de la famille Arctiidae (à remarquer que les noms utilisés dans les divers chapitres de mes recherches: Nyctemeridae, Lithosiidae, Arctiidae, n'impliquent pas la reconnaissance des familles ainsi nommées: les relations réciproques de ces divers groupes demandent encore une étude, mais il semble, d'ores et déjà, peu probable que le rang familial puisse être conservé à la plupart de ces groupes). Il s'agit d'*Atolmis rubricollis* L. (fig. 5) Ce papillon a été généralement considéré comme un Lithosiid et réuni le plus souvent dans le même genre avec *Gnophria* (= *Lithosia quadra* L. (fig. 4). Il fut cependant rattaché aux Arctiidae par Hampson et, la grande autorité de cet éminent savant aidant, il y est resté dans les classifications récentes. Or, les organes tympaniques d'*Atolmis rubricollis*

sont pratiquement du même type que ceux de nombreux genres des Lithosiidae que j'ai été amené à réunir dans une nouvelle sous-famille Endrosinae (fig. 3). Ces genres sont caractérisés par une membrane tympanique plus ou moins circulaire, à fleur de l'épimère et totalement encerclée par le cadre, position qui n'a été observée jusqu'ici nulle part ailleurs. Les autres genres des Lithosiidae ont des organes tympaniques du type normal phalénoïde, quoique souvent à caractères primitifs. Notre *Atolmis rubricollis* doit donc reprendre son ancienne place parmi les Lithosiidae; elle doit y être rangée dans la sous-famille Endrosinae, alors que son ancien congénère *Lithosia quadra* appartient au genre typique de l'autre sous-famille, les Lithosiinae, qui ne s'écarte que peu des Arctiidae.

Ces exemples pourraient être multipliés. Ils montrent de quelle importance pour la systématique et la phylogénie est l'étude des organes tympanaux. Se prêtant admirablement à la différenciation des unités taxonomiques supérieures jusque et inclus le genre, ces structures peuvent servir aussi à la différenciation spécifique, par l'étude complète de certains de leurs détails: poches du cadre, supports, étendue de la conjonctive etc. L'étude des organes tympaniques n'en est qu'à ses débuts; elle a néanmoins apporté déjà des changements importants dans la classification des Lépidoptères. Comme il existe plusieurs dizaines de milliers de formes possédant ces organes, un travail des plus fructueux attend les spécialistes qui voudront bien s'y attaquer.

#### SUMMARY

The significance of the tympanic organs of the Lepidoptera is based on two facts: 1) they are sense organs of great complexity; 2) they have been hitherto found only in some of the more specialized groups of the order. It is known that two main types of tympanic organs have been recognized, viz. the thoracic and the abdominal tympanic organs. The structure varies greatly within each of those types, and a number of secondary types have been recognized. This leads us to consider the probability of a polyphyletic origin of the tympanic organs. For instance, the tympanic organs of the Pyralidae ("pyralidoid" secondary type) seem to have evolved independently from those found in such groups as the Geometridae ("geometroid" secondary type), the Uraniidae ("uranoid" secondary type) and the Thyatiridae ("cymatophoroid" secondary type), while a common origin seems probable where the three latter groups are concerned. A secondary diphyletism also seems probable among the groups with thoracic tympanic organs. One series (Superfamily Notodontoidea) seems to have evolved from ancestral forms not unlike the modern Dioptidae; the most specialized group of this series are the African Thyretidae; the other series (Superfamily Phalaenoidea) seems to have originated from ancestral forms similar to the "primitive" Lithosiidae of the new Subfamily Endrosinae.

A few examples are given to illustrate the significance of the tympanic organs for classification and phylogeny of both the higher (Subfamily Tarsolepidinae of the Family Notodontidae; Subfamily Rhodogastrinae of the Family Arctiidae) and the lower (genus *Eressades* of the Family Ctenuchidae and the genus *Atolmis* of the Family Lithosiidae) groups.

Laboratory of Systematic Zoology, University of Ghent, Belgium

## DISCUSSION OF MR. KIRIAKOFF'S PAPER

Dr. A. DIAKONOFF asks whether the tympanic organs must be regarded as being of monophyletic or of polyphyletic origin? In the latter case their value for systematics becomes somewhat dubious: if these organs developed independently several times in different groups, their presence is of course no indicator to the relationship of those groups.

Mr. KIRIAKOFF: Dans mon opinion, l'origine des organes tympaniques est au moins diphylétiq: a) o.t. thoraciques, b) o.t. abdominaux. Je ne vois cependant pas en quoi cela puisse diminuer leur importance pour la systématique et la phylogénie. Dans chaque groupe développé indépendamment une évolution subséquente s'est produite, assez importante pour pouvoir être utilisée dans les buts précités.

Prof. M. HERING says: Ich glaube dass die Gruppierung des Herrn KIRIAKOFF Korrekt ist. Man kann die genannten "Familien" des Phalaenoida als eine einzige Familie betrachten — ausgenommen vielleicht die Lymantriidae, deren Larven constant durch das Besitz der "Trichterwarzen" gekennzeichnet sind. Auch die Agaristidae stehen abseits, bei ihnen kann der "Museums-Mann", wenn er sie gegen das Licht hält, an der Basis eine Art "Fenster" beobachten, was auf eine Verschiedenheit des Tympanalorgans hinweist.

Mr. KIRIAKOFF: Tout à fait d'accord. Je vais étudier prochainement les Agaristidae et suis persuadé que mes résultats correspondront avec votre opinion.

Prof. LORKOVIC remarks: Wenn Sie die beiden Typen als monophyletisch entstanden glauben, haben Sie den Versuch gemacht den einen Typ aus dem anderen auszuführen, das heist, nur bildlich, welche Umformungen des einen Typus in den anderen führen können. Das ist wichtig, da man manchmal sieht, dass sehr einfache Umformungen zum erheblichen Unterschieden im Aussehen führen können.

Mr. KIRIAKOFF: Comme je l'ai dit, je considère les deux types — abdominal et thoracique — comme s'étant développés tout à fait indépendamment l'un de l'autre. Il ne peut donc être question de changement structurel menant d'un de ces types à l'autre. D'autre part, les deux types secondaires des o.t. thoraciques (type phalénoïde et type notodontoïde) doivent être considérés comme l'étant différenciés très tôt, à un moment de l'évolution de leur ancêtre commun où la structure des o.t. était voisine de celle trouvée actuellement dans la sous-famille Diophtinae. Phylogénétiquement parlant, le type notodontoïde doit donc être considéré comme étant plésiomorphe, quoique s'écartant en fait davantage du type primitif observé chez les Diophtinae.