

## CONSIDÉRATIONS SUR LE MÂLE D'*ORNITHOPTERA ALLOTTEI* ROTHSCHILD ET SUR LA PHYLOGÉNIE DES ORNITHOPTÈRES

F. SCHMID

Institut de la Recherche entomologique, K. W. Neatby Bldg., C.E.F., Ottawa, Canada

### ABSTRACT

*Ornithoptera allottei* is a species that shows a large number of characters that are intermediate between *priamus* and *victoriae*. A detailed examination has showed that these species do not form a progressive sequence of unilinear specialisation as it might seem, but that *priamus* and *victoriae* have evolved in opposite directions, with *allottei* representing an intermediate and more primitive condition. An explanation is given of the gradual changes in wing patterns throughout *Troides*, *Trogonoptera*, *Schoenbergia* and *Ornithoptera*. A new phyletic tree of the latter is presented.

Le mâle d'*Ornithoptera allottei* a été décrit de Bougainville (Archipel des Salomons) par Rothschild en 1914 (p. 275). En 1916, Niepelt en a figuré les deux sexes (a: 20, pl. 17, fig. 1-2), alors que Peebles et Schmassmann, en 1917 (p. 426-427) en ont décrit la femelle en détail. Avec une courte note de Niepelt parue en 1916 (b: 31) et les considérations phylétiques de Zeuner (1943), c'est-là toute la littérature qui a été consacrée à cette espèce.<sup>1</sup>

A tort ou à raison, *Ornithoptera (Orn.) allottei* passe pour être l'espèce la plus rare du sous-genre et nous verrons dans les pages qui suivent qu'il présente un intérêt phylétique exceptionnel. J'ai eu récemment la bonne fortune d'en obtenir un ♂ provenant de Monoitu (Bougainville) et éclos en janvier 1969. Ce spécimen mesure 149 mm. d'envergure. Sur le dessus des ailes, la couleur métallique est bleu vert, assez terne, dans la moitié basale des ailes antérieures et la base et le centre des postérieures, alors que la moitié apicale de la bande radiale des antérieures et tout le pourtour externe des postérieures sont teintés d'un vert jaunâtre assez vif. Le dessous est uniformément vert franc. Malheureusement, à l'éclosion, l'aile antérieure gauche a été fortement endommagée et une abondante hémorragie a largement souillé les deux ailes antérieures. La figure 1 a donc été assez fortement retouchée. Je donne aussi un dessin des genitalia (fig. 8). Ceux de mon spécimen sont un peu différents de la figure 54 de Zeuner: les valves sont moins longues, la tête de la harpe non recourbée vers le bas et sa garniture d'épines hémicirculaire seulement.

*Orn. allottei* présente la particularité remarquable d'être "presque exactement intermédiaire" entre *priamus* Linné et *victoriae* Gray. Le Père

<sup>1</sup> On pourrait y ajouter quelques considérations parues dans "Yadoriga" (47, 1966: 19-20; 57, 1969: 4-6) sur les prix fabuleux atteints par cette espèce aux ventes de l'Hotel Drouot, des collections Le Moullet et Rousseau-Decelle.

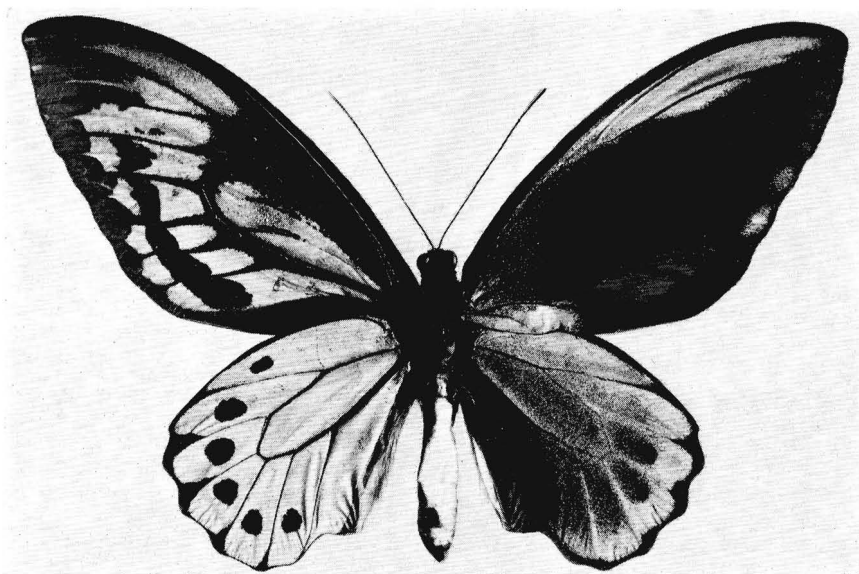


Fig. 1. *Ornithoptera allottei*, mâle, légèrement réduit.

Allotte qui l'a capturé le premier affirmait d'ailleurs à Rothschild qu'il avait découvert un hybride entre ces deux espèces. Mais l'auteur anglais publia une note (*in* Peebles et Schmassmann 1917: 427) réfutant cette opinion, à cause de l'existence de deux mâles identiques.

Pour commencer, nous allons examiner en détail les caractères extérieurs d'*allottei* en les comparant à ceux des sous-espèces les plus primitives de *priamus* et de *victoriae*, respectivement *priamus* Linné et *regis* Rothschild. Nous verrons que le nombre des caractères intermédiaires est étonnamment élevé et pourtant la liste qui suit est bien loin d'être complète. Il n'y a que quatre caractères communs avec *priamus*, 4, 23, 33 et peut-être 25. Avec *regis* il y en a neuf, 1, 2, 3, 5, 8, 9, 16, 22 et 26, alors que tous les autres, soient non moins de 28 sont intermédiaires.

La première impression qui se dégage d'une telle comparaison est que nous avons affaire à une série de trois espèces présentant des caractères graduellement accusés et spécialisés en une "orthogénèse" approximative. De tels cas sont d'ailleurs fréquents chez les Insectes et même la plupart d'entre eux comprennent en général un nombre plus grand d'unités. J'en connais une belle série de huit espèces chez les Trichoptères. Mais dans le cas qui nous occupe ici, c'est le nombre des caractères intermédiaires qui est étonnamment élevé.

Toutefois, il se pourrait que cette première impression, une série rectiligne de trois espèces graduellement spécialisées, soit fallacieuse et que la

TABLE I. Caractères comparés des *Ornithoptera priamus*, *allottei* et *regis*.

<b>Caractères du corps</b>			
	<i>priamus</i>	<i>allottei</i>	<i>regis</i>
1) Bordure post-oculaire blanche	présente	absente	absente
2) Tache métallique du mésonotum	présente	absente	absente
3) Pilosité rouge des pleures	présente	absente	absente
4) Coloration de l'abdomen	jaune vif	jaune vif	blanc grisâtre
5) Bandes latérales noires des premiers segments	minces sur le premier segment	larges sur les deux premiers segments	larges sur les deux premiers segments
6) Faces latérales des segments III à V	uniformément jaunes	avec de petites taches noires	avec d'assez grandes taches noires
7) Face dorsale des tergites III à VII	uniformément jaune	avec une zone décolorée	avec une zone rosée
8) Pleurites abdominales	jaunes sauf les stigmates noirs	largement tachetées de noir	largement tachetées de noir
9) Bord apical du VIIIe tergite et bord supérieur des valves	étroitement noirs	largement noirs	largement noirs
<b>Forme des ailes</b>			
	<i>priamus</i>	<i>allottei</i>	<i>regis</i>
10) Ailes antérieures	en larges triangles rectangles	en triangles elliptiques, pas très larges	assez étroitement et régulièrement elliptiques
11) Ailes postérieures	subcirculaires, à peine plus longues que larges	1,5 fois plus longues que larges	2 fois plus longues que larges
12) Bord apical des ailes postérieures	fortement crénelé	faiblement crénelé	non crénelé
13) Echancre de la cellule I	à peine indiquée	assez faible	très nette
14) Pilosité de l'aire anale	longue, brun clair	longue, beige	courte, blanchâtre
<b>Coloration du dessus des ailes</b>			
	<i>priamus</i>	<i>allottei</i>	<i>regis</i>
15) Bande radiale des antérieures	régulièrement étroite et continue	évanescence sur sa moitié basale, un peu élargie sur sa moitié apicale	présente à l'extrémité de l'aile seulement, où elle est très large
16) Bande cubitale	occasionnellement présente	absente	absente
17) Bande anale	régulièrement étroite et très longue	assez large à sa base où elle est unie à la bande radiale par un sablé métallique, puis interrompue et réduite à deux nuages intermédiaires	assez courte mais presque aussi large que l'aile
18) Coloration des ailes antérieures	verte, unicolore	légèrement bicolore, moitié basale vert-bleu, moitié apicale vert-jaune	nettement bicolore, verte et vert-or
19) Coloration des ailes postérieures	verte, unicolore	faiblement bicolore, vert-bleu au centre, vert-jaune au pourtour	fortement bicolore, verte au centre, avec une bande apicale dorée

TABLE 1. *Suite.*

<b>Coloration du dessus des ailes</b>			
20) Base des ailes postérieures	<i>priamus</i> faiblement saupoudrée de noir	<i>allottei</i> nettement sablée de noir	<i>regis</i> non noircie
21) Taches discales noires	grandes, circulaires	réduites et peu nettes occasionnellement absentes	exceptionnellement présentes, nettes ou non
22) Cellule I des postérieures	métallique	noire	noire
<b>Coloration du dessous des ailes</b>			
23) Taches discales noires des antérieures	<i>priamus</i> en ligne régulière dans les cellules II à VIII	<i>allottei</i> en ligne régulière dans les cellules II à VIII	<i>regis</i> en ligne irrégulière dans les cellules V à VIII
24) Taches discales noires des postérieures	six, grandes et nettes	six plus petites et nettes	1 à 4, exceptionnellement présentes nettes ou non
25) Taches submarginales dorées	assez souvent présentes	non signalées	presque toujours présentes
26) Bord noir des postérieures	fortement réduit	disparu	disparu
27) Taches marginales noires de l'apex des M et Cu	à peine indiquées	en assez grands triangles	en grands rectangles
28) Tornus	fortement jaune et noir	faiblement jaune	très faiblement jauni
29) Cellule et nervures qui en radient	nettement bordées de noir	cellule étroitement bordée de noir	cellule à peine bordée de noir
30) Coloration générale	non métallisée	faiblement métallisée	fortement métallisée
<b>Nervulation</b>			
31) Cellule des antérieures	<i>priamus</i> ovale, plus de trois fois moins large que longue	<i>allottei</i> aplatie à l'apex, 2,5 fois moins large que longue	<i>regis</i> presque cordiforme, deux fois moins large que longue
32) M3 et Cu des antérieures	longues et normalement espacées	plus courtes et un peu rapprochées	très courtes et rapprochées
33) Naissance de R3	de la périphérie de la cellule	de la périphérie de la cellule	de la base de R4 & 5
34) Croissant androconial	large, proche de la cellule	plus étroit, à mi-chemin entre la cellule et le bord	étroit, proche du bord de l'aile
35) Cellules des postérieures	3 fois plus longue que large	3,5 fois plus longue que large	4 fois plus longue que large
<b>Génitalia</b>			
36) Valves	<i>priamus</i> subcirculaires	<i>allottei</i> légèrement ovales	<i>regis</i> nettement ovales
37) Dents basales de la harpe	deux, peu marquées	une, assez grêle	une, effilée
38) Forme de la harpe	assez large	étroite	étrée
39) Col de la harpe	pas indiqué	peu marqué	bien net
40) Tête de la harpe	triangulaire, dirigée vers le haut	circulaire, dirigée vers l'arrière ou le bas	triangulaire, dirigée vers le bas
41) Position de l'armature d'épines	apicale	apicale et supérieure	circulaire

situation soit plus complexe. En effet, *allotiei* montre aussi des caractères communs avec *croesus* Wallace, *alexandrae* Rothschild et les *Schoenbergia*, caractères que l'on ne trouve pas chez *priamus* et *regis*. Avec *croesus*, *allotiei* montre des ailes antérieures en triangles assez elliptiques, à bord externe oblique et une bande anale très courte. Avec *alexandrae*, *allotiei* présente une bande radiale étroite et nuageuse sur sa moitié basale et d'une couleur jaune-vert sur sa moitié apicale. La bande cubitale très courte et la bande radiale très étroite à sa base se retrouvent aussi chez l'ensemble des *Schoenbergia*. Ceci suggère qu'*allotiei* pourrait être plus primitif que *priamus* et que *victoriae*.

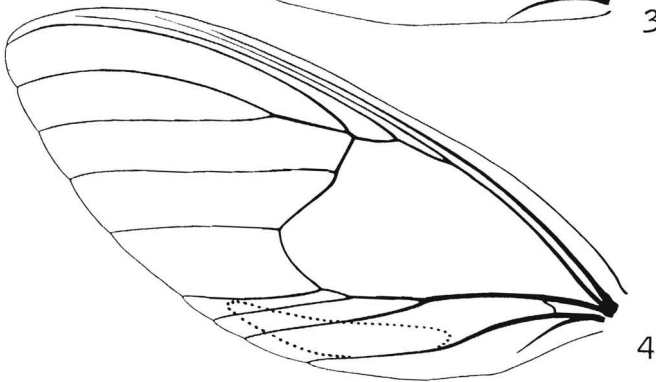
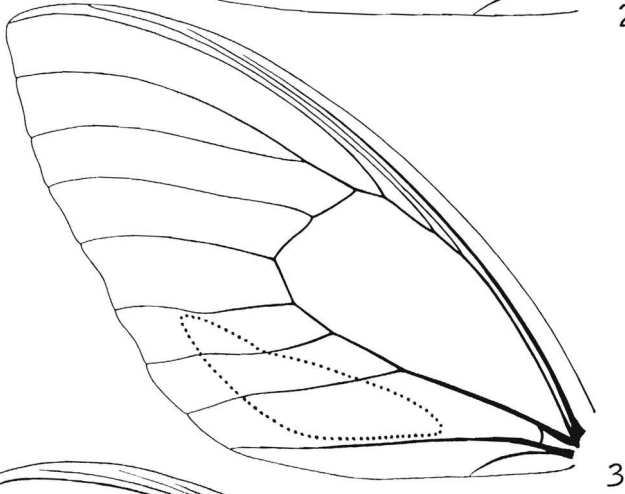
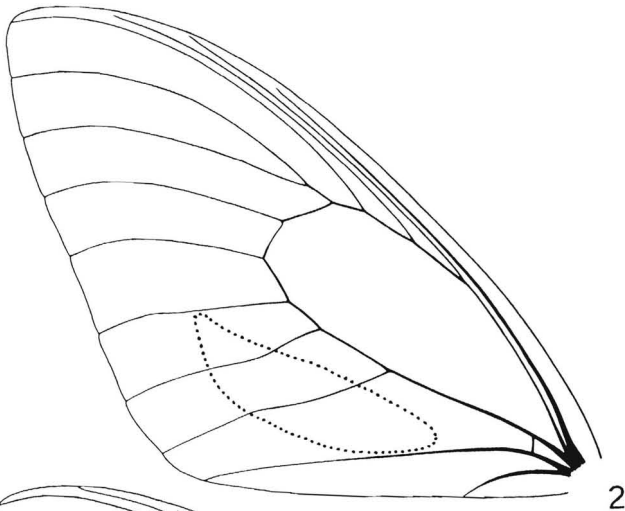
Pour déterminer la position et le statut d'*allotiei*, nous allons tenter de reconstituer l'évolution et la différenciation des espèces constituant le sous-genre *Ornithoptera*. Pour ce faire, nous passerons d'abord succinctement en revue les sous-genres *Troides*, *Trogonoptera* et *Schoenbergia*, qui sont plus primitifs qu'*Ornithoptera*. Cela nous permettra de nous faire une idée de ce qu'était l'ancêtre de ce sous-genre, qui à son tour nous servira de point de départ pour reconstituer la phylogénie de la lignée à laquelle il a donné naissance.

Une telle étude n'est pas la première qui ait été entreprise. En 1943, Zeuner (p. 147) a déjà analysé la phylogénie de ces lignées. Mais il s'est placé dans une perspective synchronique, c'est-à-dire statique, position aujourd'hui dépassée. L'auteur anglais a cité les caractères communs et les différences des diverses espèces, a évalué quantitativement leur importance relative et en a déduit l'ordre de différenciation des espèces, qu'il a exprimé en divisions arbitrairement quoique volontairement géométriques (Fig. 10). Nous allons essayer ici d'aller plus loin, en nous plaçant dans une perspective que la linguistique appelle diachronique. Nous ne verrons alors plus les caractères comme des structures seulement, mais comme des signes et les résultats d'évènements que nous tenterons de classer en séquences et en ordre successifs, d'où apparaîtront plus clairement les parentés relatives des espèces. Nous verrons alors que, quoique les raisonnements de Zeuner soient corrects et convaincants, il y a lieu d'effectuer des changements à son arbre phylétique. Ne connaissant pas encore la femelle de plusieurs espèces, j'ai été réduit à utiliser les caractères du mâle seulement, ce qui diminue malheureusement la valeur des spéculations qui suivent.

---

→

Fig. 2, 3, 4. Nervulation des ailes antérieures de *Orn. priamus*, *allotiei* et *regis* respectivement.



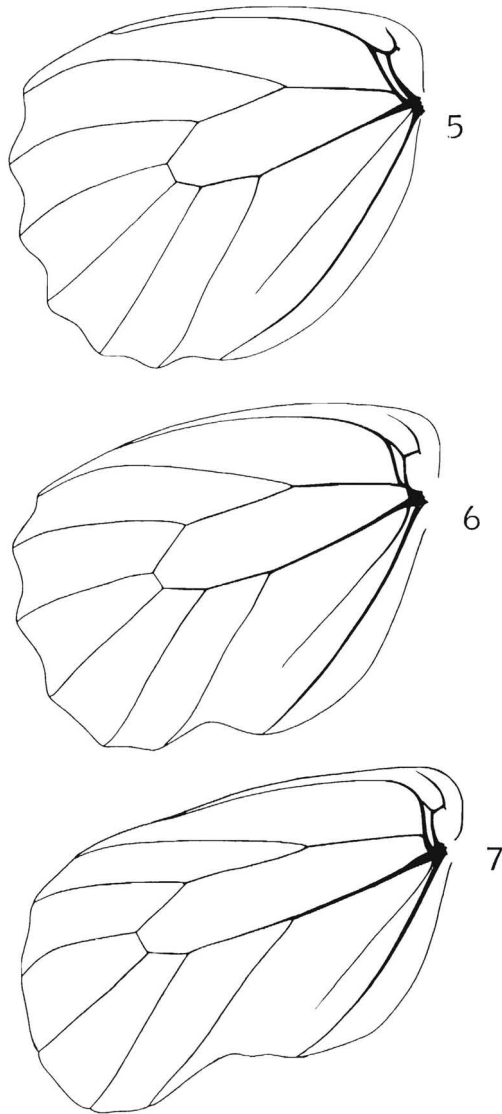


Fig. 5, 6, 7. Nervulation des ailes postérieures de *Orn. priamus*, *allotiei* et *regis* respectivement.

*Troides* apparaît comme la lignée la plus primitive par beaucoup de caractères qui ont été indiqués par Zeuner. Nous n'en retiendrons que peu. Les ailes ont une coupe primitive. Les antérieures sont noires et zébrées de longues lignes claires, nuageuses, situées dans les cellules et longeant les

nervures. Ces lignes soulignent simplement les nervures et leur ensemble ne forme pas de motifs. Les ailes postérieures sont largement jaunes translucides et montrent primitivement six taches discales noires. Les valves sont assez longuement ovales et la harpe bien allongée et avec une tête nettement indiquée.

*Trogonoptera* vient ensuite. Aux ailes antérieures, certaines des lignes claires du groupe précédent sont devenues vertes métalliques et sont groupées deux à deux pour former une série de dents triangulaires régulières, constituant un élégant motif submarginal se prolongeant en travers des ailes postérieures qui ont entièrement perdu les écailles jaunes translucides. Les antérieures ont acquis une forme très allongée, spécialisation propre à cette lignée. Les génitalia ne nous seront guère utiles, car ils sont spécialisés dans une direction très particulière: les valves sont plus hautes que longues et la harpe en rectangle concave dirigé vers le bas.

Parmi les *Schoenbergia*, *goliath* Oberthür apparaît comme l'espèce la plus archaïque par l'extension maximale de la zone jaune des ailes postérieures. La forme des ailes est primitive. La coloration des antérieures s'est enrichie et consiste en une bande radiale, apparue soudainement, continue, mais très mince à sa base et une large zone cubitale et anale en triangle rectangle. La première bande dérive certainement de la série de lignes claires que certains *Troides* et *Trogonoptera* possèdent contre le bord costal, au niveau de l'extrémité de la cellule. C'est pourquoi elle est primitivement plus large à cet endroit que plus antérieurement. Son bord interne profondément incisé de noir dans les cellules montre clairement que la zone cubito-anale dérive, par élargissement et coalescence, d'une série de triangles submarginiaux homologues de ceux des *Trogonoptera*. La cellule I des ailes postérieures est noire.

Les autres *Schoenbergia* montrent une spécialisation en commun: la large zone cubito-anale est maintenant plus ou moins complètement scindée en deux, ce qui fait que les ailes antérieures sont ornées de trois bandes longitudinales: une radiale, complète mais toujours fine ou évanescence à sa base, une cubitale en large triangle aux deux extrémités effilées et une anale courte et étroite. Les ailes postérieures ont l'aire jaune un peu réduite mais encore importante et la cellule I reste constamment noire. Les valves sont assez longuement ovales, caractère primitif et forment en général deux pointes apicales inférieures, structure spécialisée. La harpe est longue et mince, particularité primitive, mais étalée à sa base et très grêle à son extrémité, deux indices de spécialisation. A sa base, elle est accompagnée de deux dents, structure primitive, qui sont devenues grêles et barbelées par spécialisation.

Zeuner indique que la seule différence constante entre les *Schoenbergia*



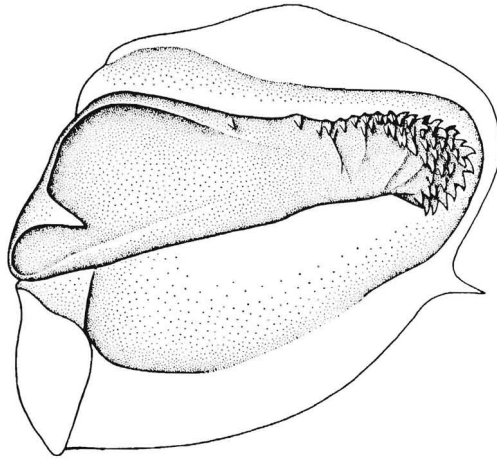


Fig. 8. Valve et harpe de *Orn. allottei*.

et les *Ornithoptera* est la présence, chez ces derniers, d'un croissant androconial aux ailes antérieures. Je puis donc en ajouter un second, d'ailleurs lié au premier: *Schoenbergia* possède une bande cubitale triangulaire, beaucoup plus large que les deux autres et bien distincte, sauf chez *goliath* chez qui elle est encore fusionnée à la bande anale. Chez *Ornithoptera*, en conséquence de l'acquisition du croissant androconial, la bande cubitale est primitivement linéaire ou secondairement perdue. Des ailes antérieures trifasciées sont donc un caractère primitif pour *Schoenbergia* et *Ornithoptera*. Il est remarquable que nous puissions suivre les changements progressifs et continus de la coloration des ailes antérieures depuis *Troides* jusque, nous le verrons à nouveau plus bas, chez *priamus* et *victoriae* problème que n'a pas pu résoudre Zeuner (p. 134).

Ceci étant posé, nous avons suffisamment d'éléments pour reconstituer les caractères de l'ancêtre théorique d'*Ornithoptera* et en déduire la différenciation des espèces selon le tableau des pages qui précèdent.

L'*Ornithoptera* ancestral théorique (1, fig. 9) possède une bande post-oculaire blanche et de la pilosité rouge sur les pleures thoraciques. Il est probablement dépourvu de bande métallique sur le mésonotum, car cette dernière n'est présente que chez *croesus* et *priamus*, *Ornithoptera* moyennement spécialisés et chez *paradisea* et *meridionalis* qui sont les deux *Schoenbergia* les plus évolués. Ceci indique une spécialisation par convergence. L'abdomen est jaune vif, assez largement teinté de noir latéralement à sa base et sur les pleurites et probablement dépourvu de tache dorsale sur les segments III et IV. Le bord apical du VIII<sup>e</sup> tergite et le bord supérieur des valves sont largement bordés de noir.

Les ailes antérieures sont triangulaires et anguleuses et les postérieures subcirculaires, avec leur bord apical crénelé et nettement échancré dans la cellule I. La frange anale est longue.

La coloration du dessus des ailes antérieures est du même type trifascié que celle des *Schoenbergia*. Mais, à cause du croissant androconial qui s'étend en travers des cellules 2, 3 et 4, la bande cubitale est réduite à un mince liseré longeant le bord de la cellule et envoyant peut-être des prolongements le long de la base des nervures médianes et cubitales, comme chez *Ihecuba* actuel. La bande radiale est étroite et très fine ou absente à la base et la bande anale étroite et très courte. La coloration est uniformément verte.

Le dessus des ailes postérieures est toujours largement jaune translucide dans sa partie antérieure, avec quelques taches submarginales concolores et 5 taches discales noires. La couleur métallique est verte, mais la cellule I est noire et la base de l'aile peut être sablée de noir.

Les dessins du dessous des ailes sont probablement fort semblables à ceux de la ♀ de *lydius*. Les antérieures montrent une bordure marginale noire assez large et une série de taches discales confluentes en une ligne assez régulière au milieu des cellules 2 à 8. Aux ailes postérieures, le bord est également margé de noir, les taches discales grandes, rondes et au nombre de six, le tornus teinté de jaune et peut-être de noir et la cellule et les nervures médianes et cubitales bordées de noir. L'ensemble des deux ailes n'est pas métallisé.

La cellule des ailes antérieures est relativement large, c'est-à-dire environ 2,5 fois moins large que longue alors qu'aux ailes postérieures, elle est au moins 3,5 plus longue que large.

Les valves sont légèrement ovales, la harpe assez grêle et bien allongée, avec un col et une tête faiblement indiqués et des épines en position apicale. Il y a deux dents basales assez longuement triangulaires.

Cet ancêtre paraît avoir donné naissance à deux formes représentant le début de deux directions d'évolution différentes: la lignée de *croesus* contenant ce dernier, *aesacus* et *priamus* et la lignée d'*allottei*, comprenant en outre celui-ci, *victoriae* et *alexandrae*.

L'ancêtre théorique 2 (fig. 9), progéniteur de la lignée de *croesus* a assez peu changé extérieurement, mais acquis de nombreuses spécialisations de détail. Le mésonotum est orné d'une bande métallique verte longitudinale. Aux ailes antérieures, la bande radiale s'est un peu renforcée: elle est étroite mais bien régulière dès sa base. La bande cubitale est présente mais linéaire et la bande anale toujours courte. Les ailes postérieures sont comme celles de l'ancêtre I, avec l'aire jaune translucide réduite et localisée à la moitié antérieure de l'aile, mais elles ont acquis une

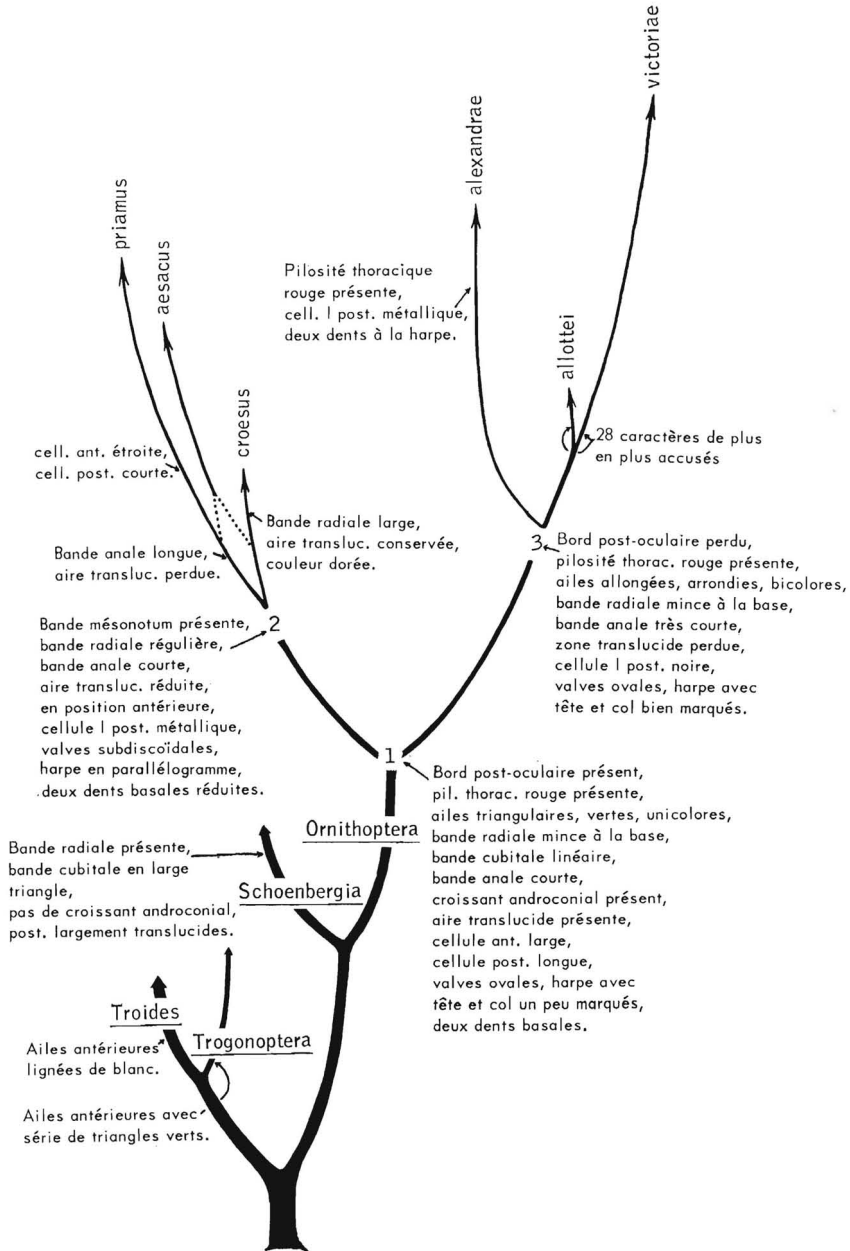


Fig. 9. Arbre phylétique du sous-genre *Ornithoptera*. La divergence relative des tiges indique les directions différentielles d'évolution. Les niveaux où se situent les espèces signifient très approximativement les degrés relatifs de spécialisation de ces dernières.

importante spécialisation, la cellule I est entièrement métallique en-dessus. La nervulation reste inchangée, avec la cellule des ailes antérieures assez large et celle des postérieures plutôt courte. Les génitalia, par contre, sont assez modifiés: les valves sont subcirculaires, la harpe courte, assez massive, en forme de parallélogramme, avec un col et une tête à peine marqués. Les deux épines basales sont très peu proéminentes.

Cet ancêtre 2 a donné naissance aux trois espèces actuelles *croesus*, *aesacus* et *priamus*, occupant des seuils de spécialisation fort inégaux. *Croesus* n'a acquis que peu de particularités nouvelles, mais ces dernières sont telles que l'aspect de l'insecte a beaucoup changé. Les ailes antérieures se sont étirées vers l'extérieur en triangles assez obliques. La bande radiale s'est considérablement élargie, la bande cubitale a entièrement disparu, alors que la bande anale a conservé son aspect primitif et reste courte, sauf chez certains individus chez qui elle se prolonge en une traînée sablée jusqu'à M1 (*lydius berchmansii* vd. Bergh). Le caractère le plus frappant est que la lumière interférencielle primitivement bleue des aires métalliques, qui se combine avec le pigment jaune sous-jacent pour donner une couleur apparante verte, a viré au rouge et produit ce flamboiement orange qui a tant ému Wallace et valu son nom à l'espèce. Par conséquence, l'abdomen qui était primitivement jaune, a aussi viré à l'orange. Seule la bande du mésonotum reste verte.

*Priamus* est considérablement spécialisé et a acquis une série de particularités qui pourraient faire figure de caractères primitifs comparés à ceux d'*alottei* et de *victoriae*, mais qui sont en réalité des spécialisations dans une direction d'évolution opposée. Les zones noires de la base de l'abdomen, des pleurites, du VIIIe tergite et des valves sont nettement réduites. Les ailes antérieures sont en triangles rectangles, caractère primitif, mais le bord apical des postérieures est fortement crénelé. Sur le dessus, les bandes radiale et cubitale sont inchangées, mais la bande anale se prolonge de façon continue tout le long du bord anal, jusqu'à l'apex de l'aile devenant remarquablement symétrique de la bande radiale, spécialisation importante qu'on ne trouve que chez *priamus* et *aesacus*. Les ailes postérieures ont perdu la large zone jaune translucide, mais en ont retenu des traces, inconstamment présentes, sous forme de petites taches submarginales, dans l'aire sous-costale et les cellules III à VI. Les spécimens possédant ces taches ont reçu des noms variés: *triton* Felder chez *poseidon*, *flavomaculata* Przegendza et Ribbe chez *hecuba* et *urvilleanus* respectivement et *flavopunctata* Rousseau-Decelle chez *caelestis*. La base de l'aile postérieure a tendance à se sabler de noir. Les dessous des ailes sont inchangés, de même que les génitalia. Enfin, la cellule des

ailes antérieures est nettement rétrécie et celle des postérieures raccourcie, spécialisation exclusive à *priamus*.

La différenciation des nombreuses sous-espèces de *priamus* a été bien étudiée par Zeuner (p. 138, 148). Je n'y reviens donc pas ici.

Il m'est difficile d'assigner une place précise à *aesacus*, car il m'est resté inconnu. Je puise donc les renseignements qui suivent chez Zeuner (p. 137, 149). *Aesacus* s'est probablement différencié d'une forme voisine de *croesus* et occupe un seuil de spécialisation moins élevé que *priamus*, ce qu'indiquent clairement la cellule des ailes antérieures restée large et celle des postérieures toujours longue, comme chez *croesus*. La bande radiale des antérieures est large quoique moins que chez *croesus* et la bande anale très longue comme chez *priamus*. Aux ailes postérieures, la cellule I est métallisée. La coloration générale est bleu verte. Les valves sont subcirculaires et les dents basales de la harpe sont réduites, mais celle-ci est amincie à son extrémité et avec une armature spineuse apicale sub-circulaire comme dans la lignée d'*alottei*.

L'ancêtre théorique 3 de la lignée d'*alottei* (Fig. 9) montre peu de spécialisations fondamentales à partir de l'ancêtre I, mais de nombreux changements de détail. Les bandes post-oculaires blanches sont perdues, mais la pilosité rouge des pleures thoraciques est conservée. L'abdomen est toujours jaune vif avec les zones noires basales et latérales bien développées et sur les segments 3 et 4 apparaît une ligne décolorée. Les ailes antérieures sont en triangles obliques comme chez *croesus*, avec leur angle apical postérieur arrondi. Les postérieures s'allongent légèrement et l'échancrure de la cellule I s'approfondit. La coloration des antérieures est primitive, avec la bande radiale très mince à la base de l'aile, la bande cubitale toujours présente mais vestigiale et la bande anale courte. Aux ailes postérieures, la coloration du dessus a changé dans le même sens que celle de *priamus* et ressemble beaucoup à celle de ce dernier. La zone basale, jaune translucide a entièrement disparu, mais les point submarginaux de la même couleur sont retenus. La cellule I est toujours noire. Aux deux ailes, la coloration bipartite apparaît: à la partie apicale, le vert se teinte nettement de jaune. En dessous, la bordure marginale noire se réduit, mais le noir a tendance à remonter l'extrémité des nervures. Les taches discales sont légèrement réduites et la couleur de fond se métallise. La nervulation est primitive, de même que les génitalia.

*Allottei* montre des changements assez nombreux mais légers à partir de l'ancêtre 3. Il est plus proche de ce dernier que *croesus* l'est de son ancêtre 2. La pilosité thoracique rouge est maintenant perdue. Les ailes antérieures se sont rétrécies et arrondies, alors que les postérieures se sont un peu allongées. La bande radiale des ailes antérieures est évanescence sur toute

sa moitié basale, comme c'est parallèlement les cas chez *chimaera* et *tithonus*. La bande anale est nettement élargie et se prolonge en un sablé jusqu'au bord costal. Les taches discales des ailes postérieures sont réduites en nombre et de taille. Mais surtout la couleur métallique du dessus des deux ailes est maintenant nettement bipartite: aux antérieures, l'apex de la bande radiale et aux postérieures le pourtour de l'aile sont vert-jaune assez brillant. Sous les deux ailes, les dessins sont toujours d'un type nettement primitif, sauf que le long du bord des postérieures le noir forme de nets triangles à l'apex des nervures et la couleur générale se métallise. Aux antérieures, la cellule a continué de s'élargir alors qu'elle s'est encore allongée aux postérieures. Les génitalia sont peu changés sauf qu'une des dents basales de la harpe a disparu, alors que l'autre s'est un peu allongée.

*Victoriae* est une espèce très remarquable, qui représente l'aboutissement de l'évolution de la lignée d'*alottei*, et, comme telle, occupe un palier de spécialisation nettement plus élevé que *priamus*. Elle apparaît très spécialisée par tous ses caractères et cela dans la même direction d'évolution qu'*alottei*. Ceci indique qu'elle est issue soit de ce dernier soit d'un ancêtre extrêmement semblable à celui-ci. *Victoriae* et *alottei* représentent donc deux étapes d'une spécialisation linéaire. J'ai noté non moins de 28 caractères qui sont moyennement spécialisés chez le premier et très accentués chez le second. Ce sont: 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40 et 41. Comme ils sont cités dans la table qui précède, je ne les énumérerai pas une seconde fois, mais commenterai un petit nombre des plus intéressants. Les plus frappants sont évidemment l'élongation et l'arrondissement de la forme des deux ailes et l'exagération des proportions des deux cellules. Le plus intéressant est certainement la forte modification du développement des bandes métalliques des ailes antérieures. La bande radiale n'est pas interrompue en son milieu comme il pourrait le sembler et comme Zeuner l'a cru (p. 139). Mais une comparaison avec *alottei* et les divers *Schoenbergia* montre que cette bande s'est retirée, comme en une sorte de mouvement amoebien, de presque toute la longueur de l'aile et qu'elle s'est groupée et considérablement élargie à son extrémité pour former un triangle doré remplissant l'intérieur de la partie apicale de l'aile. La bande anale s'est considérablement développée, non en longueur comme chez *priamus*, mais en largeur et occupe toute la base de l'aile, atteignant l'aire radiale où elle a pris la place de la bande de ce nom. La bande cubitale, qui a été perdue par *alottei* déjà, n'est pas comprise dans cette large aire basale.

Notons aussi que les taches submarginales jaunes translucides, jamais

signalées chez *allotiei*, sont presque toujours présentes chez *victoriae* et atteignent parfois une taille considérable. Si, chez *allotiei*, tout le pourtour de l'aile postérieure est vert jaune, chez *victoriae*, seul l'apex est doré et il peut être très brillant.

Certaines des variations intra-subspécifiques de *victoriae* sont intéressantes, car elles se font dans une direction opposée à celle de leurs homologues de *priamus*. Chez ce dernier, les taches discales noires et les points jaunes submarginaux du dessus des ailes postérieures décroissent de taille d'avant en arrière et, lorsque le centre de l'aile est poudré de noir, c'est à la base de l'aile qu'il l'est le plus fortement. Chez *victoriae*, le gradient d'évanescence a renversé sa direction: c'est près du tornus que les taches noires et jaunes sont les plus développées et elles décroissent en direction de l'avant. De même, lorsque la surface s'ennuage de noir, c'est à partir de la bande dorée apicale.

Je ne crois pas inutile d'ajouter quelques commentaires sur les différentes sous-espèces et aberrations de *victoriae*. Les sous-espèces décrites jusqu'ici sont les suivantes:

*regis* Rothschild, de Bougainville.

*isabellae* Rothschild, de Santa Isabel.

*reginae* Salvin, de Malaita

*victoriae* Gray, de Guadalcanal, Tulagi et Florida.

*rubianus* Rothschild, de Rubiana et Kolombangara.

*resplendens* Ehrmann, de Choiseul.

La description d'une septième sous-espèce récemment découverte à San Cristobal est annoncée.

A mon avis, *resplendens* est certainement synonyme de *regis* comme c'est probablement le cas d'*isabellae*. Des quatre espèces bien connues *regis* et *victoriae* sont certainement les plus primitives, ce qu'indiquent le maximum d'extension de la couleur métallique sur le dessus des deux ailes et les deux couleurs vert et or bien contrastées. *Victoriae* toutefois montre une réduction en longueur de la bande radiale, ce qui est une légère spécialisation par rapport à *regis*. Ces deux sous-espèces sont extrêmement variables, surtout *regis* et cela aussi bien par les couleurs que par les dessins. J'ai vu des spécimens dont le dessus des deux ailes est d'un vert uniforme, acide et agressif. Chez certains autres, la bande apicale des ailes postérieures a le brillant lumineux de l'or en fusion ou l'éclat adouci du vieil or patiné ou même la nuance rougeâtre du cuivre oxydé. Chez quelques exemplaires, le centre des ailes postérieures peut être d'un bleu ciel très clair. De nombreux spécimens de chacun des deux *regis* et *victoriae* présentent les caractères de l'autre, ce qui fait que ces dernières ne sont guère identifiables que statistiquement.

Il n'est pas impossible que *regis* aussi ne soit pas valide et ne soit qu'une simple race de *victoriae*. *Reginae* est nettement plus spécialisé que les deux précédents, par ses ailes postérieures largement envahies de noir à partir de la bande dorée, qui est elle-même réduite. *Rubianus* enfin est la forme de fin de lignée et la plus modifiée par sa coloration appauvrie. La bande radiale des ailes antérieures est fortement réduite de taille dans sa partie antérieure, ce qui fait qu'elle se trouve maintenant au milieu de la largeur de l'aile et elle est retournée au vert primitif. La bande apicale dorée des ailes postérieures de même que les points jaunes submarginaux sont perdus.

Il est intéressant de noter que, comme chez *priamus*, les mêmes variations sont visibles chez chacune des sous-espèces: la couleur noire peut envahir plus ou moins largement les ailes postérieures, le vert et l'or sont plus ou moins contrastés et les deux bandes des ailes antérieures peuvent être réunies par un sablé métallique.

Un certain nombre de formes individuelles ont été décrites. *Buinensis* Le Moul et *infanta* Bryk et Peebles désignent tous deux des *regis* dont les deux bandes des ailes antérieures sont réunies. *Sanguinea* Rousseau-Decelle, *brabanti* Le Moul et *gabrielli* Le Moul s'appliquent à des *regis* dont certaines régions des deux ailes, en général les aires dorées, portent "une surcharge rouge-brun, couleur de sang séché". Cette couleur a également été signalée chez *chimaera draceana* ab. *sanguifluens* Rousseau-Decelle. J'ai moi-même vu des *regis* pourvus de zones rougeâtres, variables en intensité et en extension, parfois réduites à de petites taches irrégulières et asymétriques aux deux ailes. Ces irrégularités pourraient indiquer une malformation ou une affection pathologique des écailles métalliques. *Alexisi* Le Moul désigne des *regis* dont le vert a entièrement tourné au doré sur les deux faces des deux ailes. *Lanieli* Le Moul, enfin, est intéressant car il définit des *regis* qui ont retenu sur ou sous les ailes postérieures de deux à quatre taches discales noires, homologues de celles de *priamus* et *allottei*.

Reste à placer la troisième et dernière espèce de la lignée d'*allottei*, *alexandrae*. Cette forme étant célèbre et ses caractères bien connus, il me paraît inutile de m'y attarder longuement. Elle est vraisemblablement issue de l'ancêtre 3 et non d'une forme voisine d'*allottei*, car elle a conservé quelques caractères primitifs perdus par ce dernier, comme la pilosité thoracique rouge, une bande cubitale vestigiale et les deux dents de la base de la harpe. Elle possède aussi quelques particularités en commun avec *allottei*, comme la bande radiale des ailes antérieures nuageuse à sa base et vert-jaune à son extrémité, les proportions des cellules des deux ailes et l'abdomen resté jaune vif. Avec *victoriae* elle montre en commun



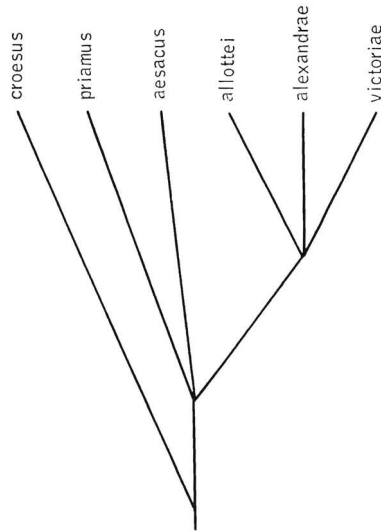


Fig. 10. Arbre phylétique du sous-genre *Ornithoptera* d'après Zeuner.

la forme longuement elliptique des ailes et la courte frange anale blanchâtre. Mais *alexandrae* a développé un bon nombre de caractères de son crû et des plus importants, ce qui montre qu'elle s'est très fortement différenciée de l'ancêtre 3 dans une direction particulière. Citons le gigantisme, la perte presque complète du pigment jaune sur les deux ailes, la bande anale élargie, très allongée et englobant le croissant androconial, les dessins très particuliers des ailes postérieures, dont la cellule I est colorée comme dans la lignée de *priamus* et la perte de toutes les taches discales sous les deux ailes. Le dessous des ailes est très largement coloré et l'une des dents basales de la harpe est barbelée, caractères acquis par convergence avec les *Schoenbergia*.

Nous référant à nouveau à l'arbre phylétique de Zeuner (Fig. 10), nous voyons maintenant les changements qui s'imposent. Cet auteur a reconnu l'existence des deux lignées du sous-genre, celle de *priamus* et celle d'*allottei*. Pourtant, il indique que *croesus* s'est différencié le premier du tronc de l'arbre, avant l'apparition des deux lignées. Ensuite seraient apparus simultanément *priamus*, *aesacus* et l'ancêtre de la lignée d'*allottei* qui à son tour aurait produit simultanément *allottei*, *alexandrae* et *victoriae*.

En réalité, il semble assez évident que l'ancêtre du sous-genre a donné naissance d'abord aux deux ancêtres 2 et 3, à partir desquels se sont différenciées les deux lignées. *Croesus* semble en effet être apparu le premier dans la lignée de *priamus*, mais dans celle d'*allottei*, il est probable qu'*alexandrae* se soit différencié avant *allottei*.

## Bibliographie

- ROTHSCHILD, W. 1914. Description of a New *Troides*. Nov. Zool. 21:275.  
 NIEPELT, W. 1916a. Lepidoptera Niepeltiana 2, p. 20–21, pl. 17, fig. 1–2.  
 NIEPELT, W. 1916b. Beitrag zur Kenntnis der *Ornithoptera alottei* Rothschild. Ent. Rundsch. 33:31.  
 PEEBLESS, H. M., W. SCHMASSMAN. 1917. Description of the female of *Troides alottei* Rothschild. Nov. Zool. 24:426–427.  
 ZEUNER, F. E. 1943. Studies in the Systematics of *Troides* Hübner and its Allies. Trans. Zool. Soc. 25. (3), 184 pp.

---

STUDIES ON THE *CATOCALA* (NOCTUIDAE) OF SOUTHERN  
 NEW ENGLAND. I. ABUNDANCE AND SEASONAL OCCURRENCE  
 OF THE SPECIES, 1961–1969

THEODORE D. SARGENT

Department of Zoology, University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts  
 and

SIDNEY A. HESSEL

Entomology Section, Peabody Museum, Yale University, New Haven, Connecticut

The *Catocala* moths pose an interesting evolutionary enigma. This large genus, consisting of some 200 species in the broadest use of the generic name, is characterized by extensive sympatry throughout most North Temperate regions of the world, and its members occupy a relatively narrow ecological niche, the larvae being oligophagous and the adults being cryptically marked when at rest on tree trunks. In New England alone, at least 52 *Catocala* species are known to occur (Forbes 1954), and we have taken as many as 21 species on a single night at one location.<sup>1</sup> Nevertheless, natural hybrids are unknown. This tremendous array of sympatric and rather closely related species immediately raises the question as to what sorts of mechanisms operate to limit natural hybridization within the genus. One long-range goal of these studies is to describe such mechanisms through detailed analyses of the behavior, ecology, and genetics of these moths.

Despite the popularity of the North American *Catocala* moths with collectors, relatively little of their total biology is known. They have been treated taxonomically by Grote (1872, 1873, 1876), Hulst (1880,

---

<sup>1</sup> 20 August 1961, Washington, Connecticut: *C. epione*, *antinympa*, *badia*, *habilis*, *flebilis*, *obscura*, *residua*, *retecta*, *dejecta*, *palaegama*, *subnata*, *neogama*, *ilia*, *parta*, *concombens*, *sordida*, *andromedae*, *ultronia*, *grynea*, *praecleara*, and *amica*.