

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Herausgeber:</b>	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
<b>Band:</b>	80 (1990-1991)
<b>Heft:</b>	2
<b>Artikel:</b>	Propositions pour une révision de la classification des Diptères Psychodidae Psychodinae
<b>Autor:</b>	Vaillant, François
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-279556">https://doi.org/10.5169/seals-279556</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Propositions pour une révision de la classification des Diptères Psychodidae Psychodinae

PAR

FRANÇOIS VAILLANT<sup>1</sup>

*Résumé.*—VAILLANT F., 1990. Propositions pour une révision de la classification des Diptères Psychodidae Psychodinae. *Bull. Soc. vaud Sc. nat.* 80.2: 141-163.  
En utilisant des caractères inédits de la tête des imagos des deux sexes, ainsi que d'autres concernant les genitalia mâles, l'auteur montre que la tribu des Psychodini, telle qu'il l'avait définie (1971 et 1982c), forme un ensemble homogène et nettement séparé des autres tribus de Psychodidae Psychodinae. Les genres *Threticus* EATON, *Philosepedon* EATON, *Trichopsychoda* TONNOIR, *Feuerborniella* VAILLANT, *Quatiella* VAILLANT et *Nielseniella* VAILLANT font partie de la tribu des Telmatoscopini sensu VAILLANT 1971, et non de celle des Psychodini. Les relations phylogénétiques entre les différentes tribus de Psychodinae sont discutées. L'auteur propose une répartition des genres de Psychodinae en tribus et fournit des arguments en faveur de celle-ci.

*Abstract.*—VAILLANT F., 1990. Proposals for a revision of the classification of the Diptera Psychodidae Psychodinae. *Bull. Soc. vaud Sc. nat.* 80.2: 141-163.  
The author shows that the tribe Psychodini, such as he defined it previously (1971, 1982c) represents an homogeneous assemblage, perfectly distinct from the other tribes of Psychodidae Psychodinae. To show this, he uses new arguments concerning the structure of the head for imagines of both sexes, and also that of the male genital parts; he considers likewise characters of the last-stage larvae. Genera *Threticus* EATON, *Philosepedon* EATON, *Trichopsychoda* TONNOIR, *Feuerborniella* VAILLANT, *Quatiella* VAILLANT and *Nielseniella* VAILLANT belong to tribe Telmatoscopini sensu VAILLANT 1971, and not to tribe Psychodini. The phylogenetic relationships between the different tribes of Psychodinae are discussed briefly. The author makes a proposal for the distribution of genera of Psychodinae among the different tribes.

---

<sup>1</sup>1118, Allée de Pont Croissant - 38330 Montbonnot-Saint-Martin - France

ISSN 0037-9603  
CODEN: BSVAAG

© Société vaudoise des Sciences naturelles  
Droits de reproduction réservés

## 1. INTRODUCTION

A l'intérieur de la famille des Psychodidae, la sous-famille des Psychodinae, définie par ENDERLEIN (1937), a des limites bien précises; celles-ci ont été acceptées jusqu'à nos jours par les différents entomologistes qui ont étudié ces insectes.

Les Psychodidae Psychodinae ont une très grande uniformité d'aspect et les espèces présentent entre elles remarquablement peu de caractères distinctifs. Ainsi, la classification de ces diptères a-t-elle été plusieurs fois remaniée au cours des dernières décennies et les relations phylogénétiques entre espèces ont-elles été beaucoup discutées. Si les limites de cette sous-famille sont nettement marquées, il n'en est pas du tout de même pour les tribus qu'elle renferme. Voici un bref historique concernant les classifications successives des Psychodinae qui ont été adoptées, et les caractères qui ont été utilisés.

Une subdivision des Psychodinae a été tentée pour la première fois par ENDERLEIN en 1937. Celui-ci distingue les deux tribus des Psychodini, renfermant les sous-tribus des Psychodina et des Clytocerina, et des Mormiini, renfermant les sous-tribus des Mormiina et des Paramormiina. Cet auteur crée un grand nombre de genres, qu'il répartit dans les quatre sous-tribus. La classification de ENDERLEIN s'est révélée chaotique; pour le choix et la caractérisation des tribus et des sous-tribus, cet auteur a utilisé en effet presque uniquement des différences, parfois minimes, de la nervation alaire, très accessoirement l'ornementation des antennes et exceptionnellement des caractères particulièrement apparents et d'ordre biométrique de l'appareil génital mâle; il n'a vraisemblablement étudié que du matériel sec.

A quelques années d'intervalle, FREEMAN (1950), QUATE (1955) et JUNG (1956) reprennent la classification des Psychodinae, mais sans distinguer de tribus ni de sous-tribus et en abandonnant la plupart des genres créés par ENDERLEIN; ils regroupent les genres et les espèces d'une façon satisfaisante en faisant intervenir des caractères autres que ceux utilisés par cet auteur, en particulier la forme des articles antennaires, celle de leurs ascoïdes et les caractères des pièces génitales mâles.

En 1965, QUATE réintroduit une subdivision des Psychodinae en tribus, mais bien différente de celle d'ENDERLEIN, en ce qui concerne le nombre et la répartition des genres; il divise les Psychodinae en trois tribus, celle des Pericomini, avec les genres *Pericoma* WALKER, *Breviscapus* QUATE, *Telmatoscopus* EATON et *Brunettia* Annandale, celle des Psychodini, avec *Trichopsychoda* TONNOIR, *Philosepedon* EATON<sup>2</sup>, *Threticus* EATON et *Psychoda* LATREILLE, enfin celle des Maruinini, avec le seul genre *Maruina* MULLER.

Dès 1971, j'entreprends une classification des Psychodinae paléarctiques, qui n'est pas encore achevée et dans laquelle plusieurs modifications sont apportées à celle de QUATE (1965). Tout d'abord la tribu des Pericomini est

---

<sup>2</sup>*Eurygarka* Quate est synonyme de *Philosepedon* Eaton.

scindée en trois, celle des Pericomini *s. str.*, celle des Brunettiini et celle des Telmatoscopini; d'autre part un certain nombre de genres, dont *Philosepedon*, *Threticus* et *Trichopsychoda*, sont retirés des Psychodini et placées dans la tribu des Telmatoscopini; plusieurs espèces de *Psychoda* sont également déplacées, mises dans cette même tribu, et attribuées aux genres nouveaux *Feuerborniella*, *Quatiella* et *Nielseniella*<sup>3</sup>.

En 1972 (p. 35), HENNIG estime que ma classification est dépourvue de fondements et que je ne fournis aucune raison valable pour déplacer de la sorte une partie des espèces de Psychodini et pour les classer avec les Telmatoscopini.

DUCKHOUSE (1985) reprend et développe les critiques de HENNIG et donne un certain nombre d'arguments «prouvant» que *Philosepedon*, *Threticus* et *Feuerborniella* ont leur place parmi les Psychodini et non parmi les Telmatoscopini. En 1987, il reprend complètement la classification des Psychodinae, que j'avais faite en 1971, en déplaçant les genres entre les tribus et en modifiant les noms de la plupart de ces dernières.

Depuis qu'a été publié l'article de HENNIG en 1972, je me suis procuré des spécimens de nombreuses espèces de Psychodinae provenant de différentes parties de l'Europe, d'Amérique du Nord et de régions orientales (Sri Lanka, Thaïlande). A l'aide d'élevages, j'ai obtenu les larves d'une quantité de Psychodinae identifiées spécifiquement. Je suis actuellement en mesure de fournir un certain nombre d'arguments permettant de réfuter ceux de DUCKHOUSE.

L'objet de la présente note est donc essentiellement de situer la limite entre les Psychodini et les Telmatoscopini. Mais je propose également de rechercher les relations phylogénétiques entre certains genres de Psychodinae.

Comme je l'ai fait remarquer, la sous-famille des Psychodinae est d'une très grande uniformité, en ce qui concerne en particulier la nervation alaire; les pattes ne sont pas ornementées, excepté pour le seul genre *Paramormia* ENDERLEIN, et la distribution des soies sur le corps ne fournit aucun caractère distinctif. Il ne reste que les particularités des antennes et celles des pièces génitales mâles. Les caractères des genitalia femelles ne peuvent être d'aucune utilité pour le taxonomiste, sauf chez les espèces du genre *Psychoda*. J'ai eu donc recours à des caractères anatomiques, beaucoup plus fiables que les caractères morphologiques, et en particulier à la structure du squelette interne de la tête, qui est la même pour le mâle et la femelle d'une même espèce. La forme des apodèmes à la partie antérieure du thorax fournit également d'excellents caractères, mais ceux-ci ne peuvent être employés d'une manière courante, car il faut, pour les mettre en évidence, étaler d'une façon très spéciale la paroi du thorax et l'examiner par sa face interne; je reviendrai sur ces derniers caractères dans une note ultérieure.

QUATE (1959) avait attiré l'attention sur un caractère qu'il jugeait, avec raison, particulièrement important et qui concerne la structure du labium aussi bien chez l'imago mâle que chez l'imago femelle: chez certaines espèces de

---

<sup>3</sup>QUATE (1955) avait réuni toutes les espèces de *Psychoda*, de *Philosepedon*, de *Threticus* et de *Trichopsychoda* dans le seul genre *Psychoda*.

*Psychodini sensu* QUATE 1965, les labelles du labium, aplatis, ont l'aspect de plaques (fig. 1, 13, 20 et 22) et sont garnis, sur leur bord distal, de soies épaisses et tronquées, en forme de dents, alors que, chez d'autres espèces de cette même tribu, les labelles sont élargis en coussinets, charnus et garnis seulement de longues soies (fig. 10, 12 et 16); il n'y a, semble-t-il, aucune forme de passage entre ces deux types de labium. Tous les Pericomini sensu VAILLANT 1971 et tous les Telmatoscopini sensu VAILLANT 1971 ont un labium du type charnu, alors que tous les *Psychodini* VAILLANT 1971 ont un labium du type aplati. C'est essentiellement cette opposition si nette de caractères qui m'a amené au transfert de genres dont il a été question plus haut. Or, DUCKHOUSE (1985) affirme de façon catégorique que ces caractères ne sont pas significatifs. A mon sens ils sont fondamentaux, d'autant plus que, comme je vais le montrer, ils accompagnent toujours d'autres caractères de l'armature bucco-pharyngienne, du tentorium céphalique, de la face postérieure de la tête; tous ces caractères sont identiques chez une même espèce pour les deux sexes. Ils accompagnent certaines particularités du thorax, ainsi que certains caractères importants de l'armature génitale mâle. La connaissance des larves IV vient apporter encore d'autres arguments confirmant ce point de vue. Je me propose de développer ceci plus loin.

## 2. LA TETE DES PSYCHODINI ET DES TELMATOSCOPINI

Les caractères de la tête les plus intéressants peuvent être observés seulement après que celle-ci ait été détachée avec grand soin du corps, de préférence en même temps que les quatre sclérites cervicaux. Mais les pigments oculaires et les parties charnues dissimulent en partie ces caractères, de sorte qu'il faut faire séjourner la tête dans un bain de potasse, puis dans de l'acide acétique; la tête est montée ensuite à plat, face ventrale vers le haut, le plan de symétrie étant rigoureusement perpendiculaire à la surface de la lame; le tentorium et l'appareil bucco-pharyngien apparaissent alors par transparence (fig. 2).

Je prendrai comme exemple parmi les *Psychodini* l'espèce *Psychoda cinerea* BANKS. La tête est plus large que longue (fig. 1), de sorte que la partie occipitale (située en arrière des yeux) est remarquablement réduite. Le foramen occipital (fo, fig. 2) est grand, entièrement ventral et son bord est prolongé par la partie membraneuse du cou; sur celle-ci sont quatre pièces scléritifiées, les deux sclérites cervicaux dorsaux (sd, fig. 4), qui s'articulent l'un et l'autre à l'extrémité d'une des deux branches postérieures du tentorium (bp, fig. 2) et les deux sclérites cervicaux ventraux (sv), qui s'articulent sur une saillie (en noir sur la figure 2) marginale du foramen. Les yeux, sur la face ventrale de la tête, s'étendent sur plus des 2/3 de la longueur de celle-ci et apparaissent de même largeur, avec trois rangées de facettes, sur la figure 2; toujours ventralement, ils sont bordés par un épaissement chitineux, la plaque post-oculaire (pp, fig. 2). Le labre (le), pointu, est flanqué des deux maxilles (mx, fig. 1) et des palpes maxillaires (pa), formés de quatre segments, dont seul le premier est figuré, sauf sur la figure 3. Les labelles (la) du labium, en lames dentées, apparaissent sur les figures 1 et 2. Le tentorium est représenté sur les figures 2 et 4; il comprend deux branches postérieures

(bp) incurvées et situées de part et d'autre du pharynx postérieur (hx) et deux branches ascendantes (ba), atteignant chacune une fosse tentoriale antérieure (ft), qui se trouve dorsalement sur le bord interne de l'œil (fig. 1 et 4) du même côté. Le cibarium, avec une paroi chitinisée en gouttière (ci), dépasse en longueur le tiers de celle de la tête. De chaque côté du cibarium est un apodème de la maxille (am, fig. 2). Un épaississement chitineux marque la limite entre le front et le clypeus (fig. 1 et 3).

Prenons maintenant un exemple parmi les Telmatoscopini, celui de *Phyllotelmatoscopus acutus* (KREK). L'occiput est proportionnellement beaucoup plus étendu que chez l'espèce précédente et se prolonge par une saillie bifide postérieure (fig. 14). Le cou, nettement plus grêle que chez *Psychoda cinerea*, est à l'arrière de la tête, avec ses quatre sclérites cervicaux (voir aussi fig. 6). Les yeux, sur la face ventrale de la tête, apparaissent seulement sur la 1/2 antérieure de celle-ci (fig. 14) et comprennent de nombreuses (ici cinq) rangées de facettes. Il n'y a pas de plaques post-oculaires. Le labium est du type charnu (voir aussi fig. 21), les labelles ayant chacun un sclérite chitineux latéral; il y a une furca cibariale (fu, fig. 12), dont la branche impaire proximale renforce le plancher du cibarium et dont les branches distales s'engagent dans les labelles.

### 3. CARACTÈRES DISTINCTIFS DES PSYCHODINI ET DES TELMATOSCOPINI, D'APRÈS L'AUTEUR

Il est bien entendu que les Psychodini sensu VAILLANT comprennent seulement les espèces du genre *Psychoda* sensu lato (VAILLANT 1988) et celles du genre *Copropsychoda* VAILLANT et que les Telmatoscopini sensu VAILLANT comprennent les espèces des quinze genres suivants: *Telmatoscopus* EATON, *Panimerus* EATON, *Crenopanimerus* VAILLANT, *Jungiella* VAILLANT, *Mormia* ENDERLEIN, *Paramormia* ENDERLEIN, *Phyllotelmatoscopus* VAILLANT, *Clogmia* ENDERLEIN, *Peripsychoda* ENDERLEIN, *Threticus* EATON, *Philosepedon* EATON, *Quatiella* BOTOSANEANU & VAILLANT, *Nielseniella* VAILLANT, *Feuerborniella* VAILLANT et *Trichopsychoda* TONNOIR. Afin de rendre les comparaisons plus faciles, j'ai désigné les espèces des six derniers genres sous le nom commun de «Telmatoscopini à ascoïdes en Y». Ceux-ci sont distincts, par certains caractères de leurs antennes, des Telmatoscopini des neuf premiers genres, qui ont des ascoïdes d'un autre type.

#### Psychodini sensu VAILLANT 1971

##### *Imagos mâles et femelles:*

- 1) Il n'y a pas de suture interoculaire ou, chez les très rares espèces qui en ont une, elle est extrêmement ténue.
- 2) Sur la face ventrale de la tête, les yeux ont une largeur uniforme, avec une (fig. 17), deux (fig. 18) ou trois (fig. 2) rangées de facettes; les yeux s'étendent sur au moins les deux tiers de la longueur de la tête.
- 3) Il y a, en arrière de chaque œil, une plaque postoculaire distincte (fig. 2, 18 et 19).

- 4) En vue dorsale, la partie occipitale de la tête est réduite et toujours arrondie en arrière (fig. 1 et 30).
- 5) Le cou est fort et le foramen occipital est, chez toutes les espèces, entièrement sur la face ventrale de la tête (fig. 2).
- 6) Le labium est grêle et les labelles sont représentés par deux plaques (fig. 20 et 22) garnies de dents distales et de quelques soies.
- 7) Le cibarium, généralement allongé et grêle, n'a jamais de fourche cibariale.
- 8) Les branches postérieures du tentorium apparaissent, en vue ventrale, fortement écartées l'une de l'autre et incurvées.
- 9) Les branches ascendantes du tentorium remontent toujours de l'avant vers l'arrière, pour atteindre finalement la fosse tentoriale antérieure; elles ont parfois un trajet sinueux (fig. 1 et 2).

*Imagos mâles:*

- 10) Les gonocoxites<sup>4</sup>, très écartés l'un de l'autre, n'ont jamais de prolongement dorso-interne; il y a toujours une épaisse bande sternale IX, qui s'engage entre eux et qui est fortement incurvée. Ces caractères m'ont paru particulièrement importants, car ils se retrouvent chez toutes les espèces de la tribu des Psychodini sans exception. DUCKHOUSE veut les ignorer complètement.
- 11) Chaque cercopode est pointu à son extrémité (fig. 35 et 36).
- 12) Chaque cercopode n'a qu'un seul rétinacle relativement court.
- 13) Chez tous les Psychodini, l'aedeagus est fortement asymétrique; toutefois, chez quelques espèces comme *Psychoda crassipennis* TONNOIR et *Ps. phalaenoides* L., il y a une asymétrie rudimentaire ne touchant que les ductores; ceux-ci ont subi une torsion de 90° à leur base, de sorte que l'un d'entre eux est dorsal, alors que l'autre est ventral (VAILLANT 1988). Il semblerait que cette disposition des ductores soit maintenue chez les autres espèces de Psychodini.
- 14) La valvule subgénitale (segment abdominal X) est toujours grande et s'étend sur presque toute la longueur du tergite abdominal IX.

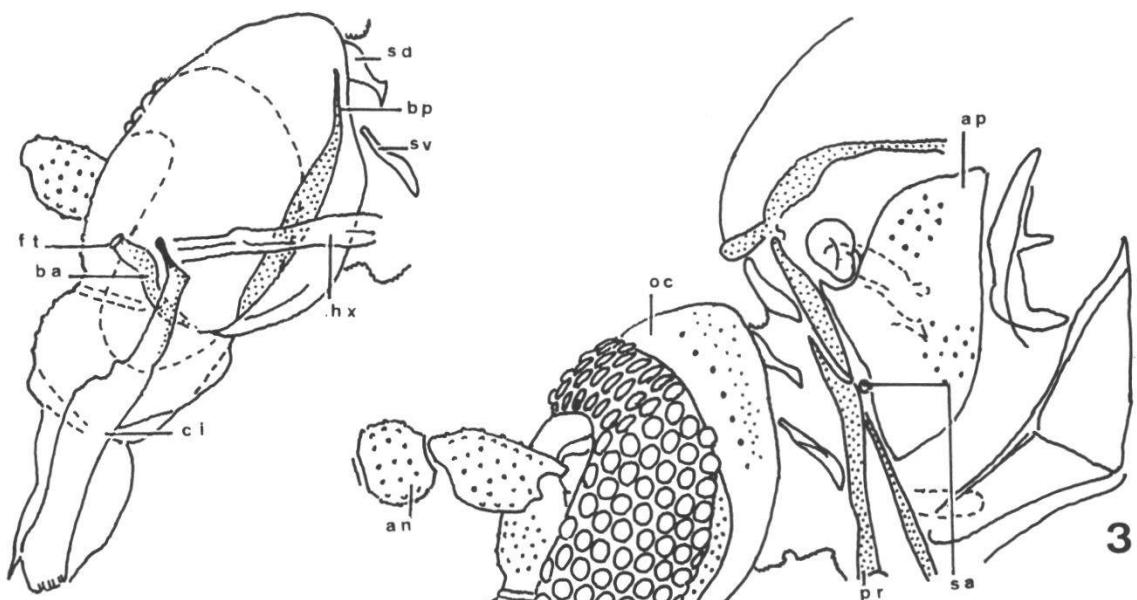
---

<sup>4</sup>La nomenclature adoptée pour les genitalia mâles est celle de VAILLANT (1982a).

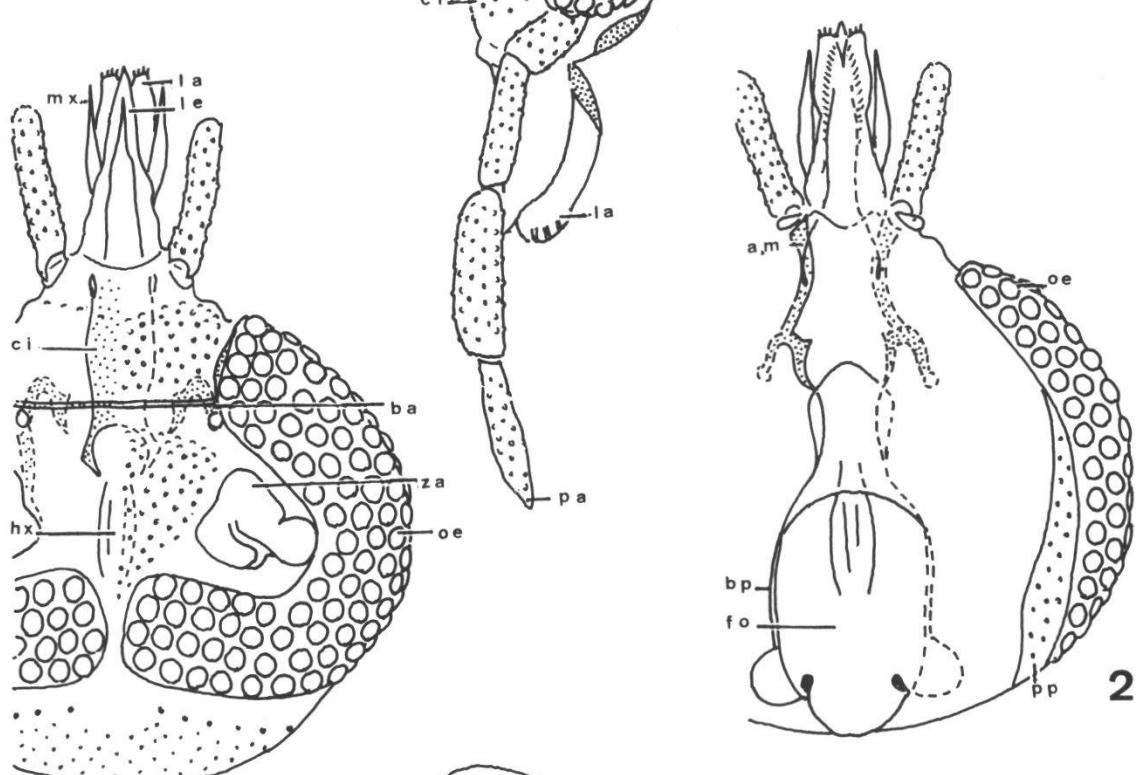


Figures 1-5 .- Imagos mâles. 1-4: *Psychoda cinerea* BANKS. 1: tête, face dorsale. 2: tête, face ventrale. 3: tête, profil. 4: moitié droite de la tête, profil, montrant les parties internes chitinisées. 5: *Phyllotelmatoscopus acutus* (KREK), moitié droite de la tête, profil.

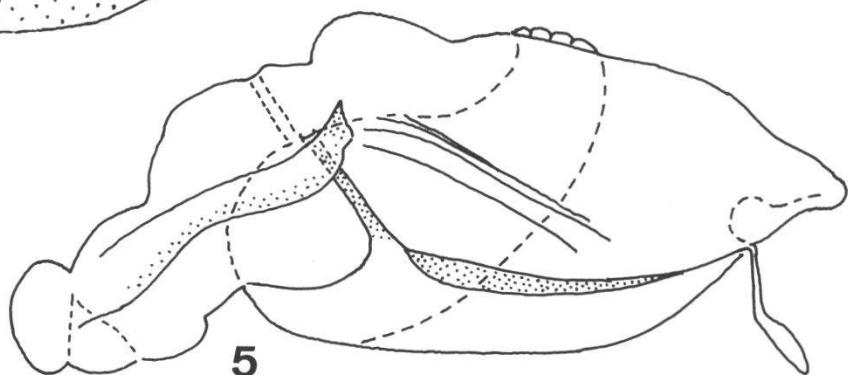
am: apodème de la maxille; an: antenne; ap: anepisternum; ba: branche ascendante du tentorium; bp: branche postérieure du tentorium; ci: cibarium; cl: clypeus; fo: foramen occipital; ft: fosse tentoriale antérieure; hx: pharynx postérieur; la: labelle du labium; le: labre; mx: maxille; oc: occiput; oe: œil; pa: palpe maxillaire; pp: plaque postoculaire; pr: propleuron; sa: pore stigmatique; sd: sclérite cervical dorsal; sv: sclérite cervical ventral; za: zone d'insertion de l'antenne.

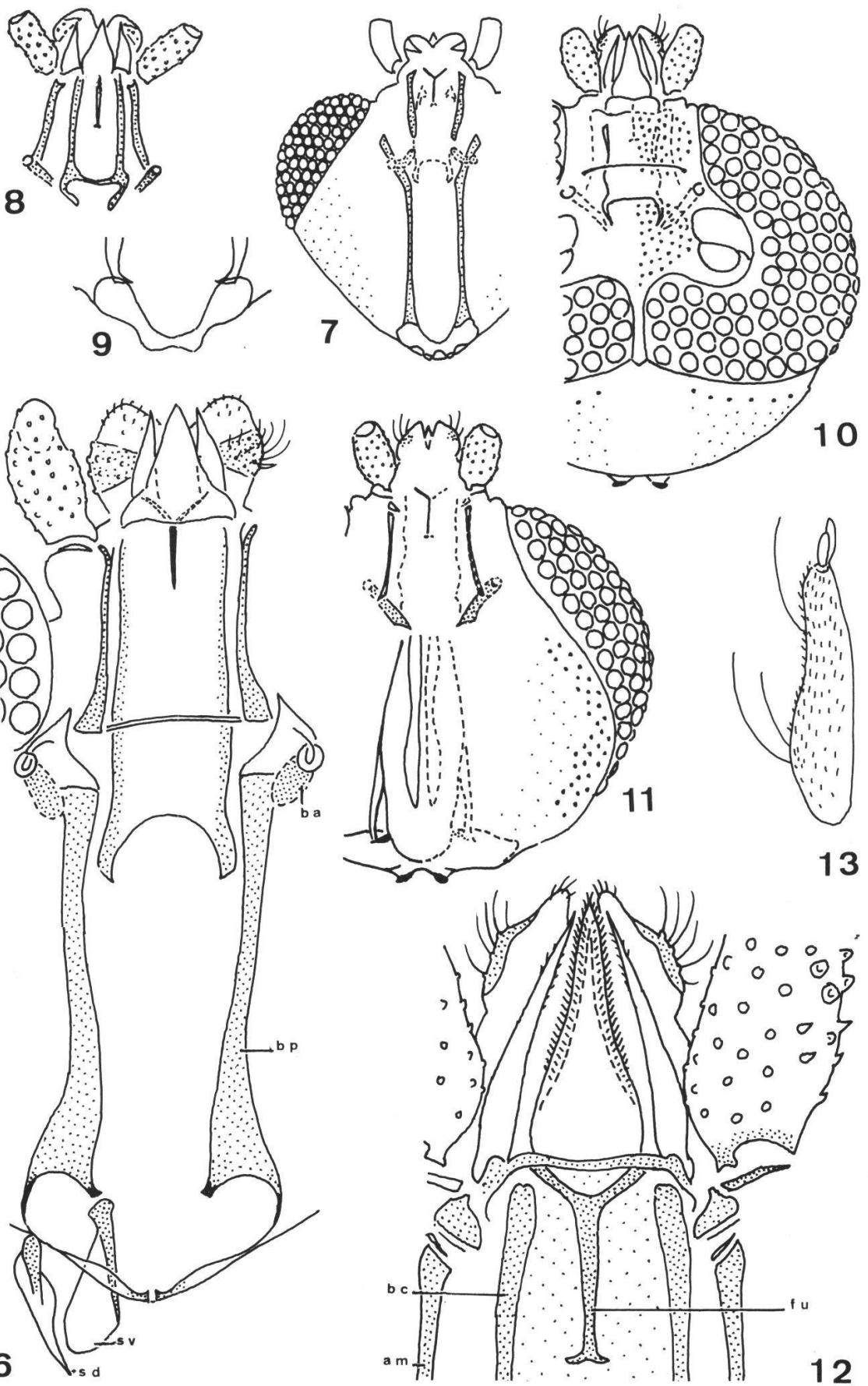


4



1





*Larves de dernier stade:*

- 15) Chaque antenne porte une seule grande sensille festonnée et en outre plusieurs petites sensilles, dont le nombre et la position varient suivant les espèces (fig. 41, 42 et 43).
- 16) L'hypostomium a un bord rectiligne (fig. 45) ou légèrement incurvé (fig. 46), mais est toujours dépourvu de dents.
- 17) Les plaques tergales du tronc et la plaque siphonale n'ont jamais de soies accessoires, mais ont parfois des épines marginales.
- 18) Sauf pour les *Copropsychoda*, la plaque siphonale a une forme tronconique ou presque telle, avec une échancrure ventrale, dans laquelle se trouve un tubercule anal.
- 19) Il n'y a pas de plaque préanale, mais parfois il y a des soies préanales. Chez les *Copropsychoda* toutefois, un organe membraneux en forme d'écu tient lieu de plaque préanale.

Telmatoscopini sensu VAILLANT 1971

*Imagos mâles et femelles:*

- 1) Il y a toujours une suture interoculaire bien marquée.
- 2) Sur la face ventrale de la tête, les yeux s'étendent largement en direction du plan de symétrie, mais seulement sur la moitié antérieure de la tête, plus rarement sur les 3/5 antérieurs de celle-ci; le bord interne de chaque œil est presque toujours oblique par rapport au bord de la tête (fig. 14, 15 et 16).
- 3) Il n'y a pas de plaques postoculaires.
- 4) En vue dorsale, la partie occipitale de la tête est étendue, progressivement rétrécie vers l'arrière (fig. 7 et 15) ou avec une saillie postérieure bilobée (fig. 14, 16 et 24).
- 5) Le cou est grêle et le foramen occipital est, chez toutes les espèces, à l'arrière de la tête (fig. 25).
- 6) Le labium est généralement épais et les labelles sont toujours charnus, avec seulement des soies, qui sont nombreuses.
- 7) Le cibarium est généralement court et épais et a toujours une fourche cibariale.
- 8) Les branches postérieures du tentorium sont rapprochées l'une de l'autre et peu ou pas incurvées.
- 9) Les branches ascendantes du tentorium remontent de l'arrière vers l'avant



Figures 6-13.- Imagos. 6: imago femelle, *Clogmia albipunctata* (WILLISTON) partie médiane de la tête, face dorsale. 7-13: imagos mâles. 7: *Mormia banatica* VAILLANT, tête, face ventrale. 8: *Philosepedon helicis* (DYAR), pièces et armature buccales, face dorsale. 9: *Panimerus britteni* (TONNOIR), partie postérieure de l'occiput, face dorsale. 10-12: *Quatiella interdicta* (DYAR). 10: tête, face dorsale. 11: tête, face ventrale. 12: pièces et armature buccales, face dorsale. 13: *Psychoda alternata* SAY, labelle gauche du labium, profil.

am: apodème de la maxille; ba: branche ascendante du tentorium; bc: bord latéral du cibarium; bp: branche postérieure du tentorium; fu: furca cibariale; sd: sclérite cervical dorsal; sv: sclérite cervical ventral.

pour atteindre finalement la fosse tentoriale antérieure (fig. 10), sauf pour quelques espèces de *Mormia*.

*Imagos mâles:*

- 10) Les gonocoxites sont toujours rapprochés l'un de l'autre et ont chacun un prolongement dorso-interne, sauf chez les *Clogmia* et les *Peripsychoda*, dont le cas sera discuté plus loin. La bande sternale IX ne s'engage jamais entre les gonocoxites.
- 11) Chaque cercopode est arrondi à son extrémité (fig. 34).
- 12) Chaque cercopode a plusieurs rétinacles, sauf pour les *Quatiella* et pour les *Nielseniella*; lorsqu'il n'y en a qu'un seul, il est très allongé.
- 13) La plupart des *Telmatoscopini* ont un aedeagus à symétrie bilatérale parfaite et les ductores, n'ayant subi aucune torsion, sont de part et d'autre du plan de symétrie (fig. 26 et 33). La symétrie peut être légèrement imparfaite, en particulier chez les *Philosepedon*, mais les ductores demeurent de part et d'autre du plan de symétrie. Chez les espèces dont l'aedeagus est fortement asymétrique (*Threticus*, *Trichopsychoda*...), les ductores sont plus ou moins arqués ou sinueux.
- 14) La valvule subgénitale (segment abdominal X) est étroite, sauf pour certaines *Mormia*, mais toujours assez courte.

*Larves de dernier stade:*

- 15) Les antennes sont de type assez divers, avec ou bien plusieurs sensilles digitiformes, comme chez les *Pericomini*, ou bien avec une seule grande sensille globuleuse et plusieurs petites (fig. 37), ou bien avec deux grandes sensilles courtes et non festonnées et plusieurs petites (fig. 40), ou bien encore avec deux grandes sensilles courtes et festonnées, une sensille digitiforme et plusieurs petites sensilles (fig. 38 et 39).
- 16) L'hypostome a un bord antérieur fortement saillant, avec au moins trois dents (*Clogmia*, *Peripsychoda*, *Trichopsychoda*, *Feuerborniella*) pointues ou arrondies, mais avec généralement une rangée (fig. 44) ou plusieurs rangées de dents (*Mormia tenebricosa*).
- 17) Les plaques tergales du tronc et de la plaque siphonale, sauf pour les *Jungiella*, les *Philosepedon*, les *Threticus*, les *Trichopsychoda* et les *Feuerborniella*, ont des soies accessoires.
- 18) Sauf pour les *Clogmia*, les *Peripsychoda*, les *Philosepedon*, les *Threticus*, la plaque siphonale n'a pas une forme tronconique. Il n'y a pas de tubercule anal, sauf pour les *Philosepedon* et les *Quatiella*.
- 19) Il y a toujours une plaque préanale, portant quatre soies préanales, sauf pour *Quatiella interdicta*.

Les imagos de *Copropsychoda* ont tous les caractères des autres Psychodini indiqués ci-dessus; certains de ces caractères sont même exagérés; c'est ainsi que, sur la face ventrale de la tête (fig. 19), les yeux apparaissent plus larges en arrière qu'en avant; le cou est plus antérieur que chez les *Psychoda* sensu lato (VAILLANT 1988) et les plaques postoculaires sont particulièrement étendues.

Par contre, les *Quatiella* semblent constituer un intermédiaire entre les Psychodini et les Telmatoscopini, car les yeux s'étendent très en arrière sur les côtés et sont plus larges en avant qu'en arrière sur une tête en vue ventrale (fig. 11), et l'occiput est relativement petit; d'autre part chaque cercopode n'a qu'un seul rétinacle. La larve IV n'a pas de plaque préanale, mais seulement des soies préanales (VAILLANT 1968). Ceci mis à part, ils ont tous les caractères des Telmatoscopini cités plus haut. Il y a lieu de noter que les labelles du labium sont, chez les *Quatiella*, charnus, mais particulièrement étroits (fig. 12).

Il m'est bien entendu impossible de représenter ici la tête de toutes les espèces de Psychodini et de Telmatoscopini figurant dans mes collections. Je me bornerai à donner seulement des indications concernant la forme de l'œil sur une tête en vue ventrale pour quelques espèces de genres différents: l'œil de *Panimerus britteni* (TONNOIR) est, en vue ventrale, semblable à celui de *Phyllotelmatoscopus acutus* (fig. 14), ainsi que celui de *Clogmia albipunctata* (WILLISTON), mais avec seulement trois rangées de facettes pour cette dernière; l'œil de *Feuerborniella obscura* (TONNOIR) est, en vue ventrale, semblable à celui de *Trichopsychoda hirtella* (TONNOIR) (fig. 25); l'œil de *Philosepedon humeralis* (MEIGEN) est semblable à celui de *Threticus pyrenaicus* VAILLANT (fig. 16), mais avec seulement trois rangées de facettes.

Précisons que les Telmatoscopini partagent avec les Pericomini tous les caractères 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 et 13, de sorte que la limite entre les Telmatoscopini et les Psychodini est en fait beaucoup mieux tranchée qu'entre les Telmatoscopini et les Pericomini.

#### 4. ARGUMENTS CONTRADICTOIRES

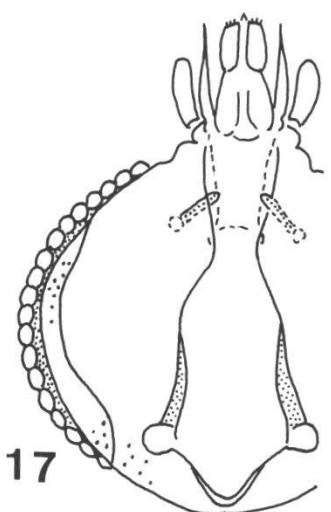
Comme je l'ai dit plus haut, DUCKHOUSE (1985) affirme que les Telmatoscopini à ascoïdes en Y, c'est à dire les *Threticus*, les *Philosepedon*, les *Quatiella*, les *Nielseniella*, les *Feuerborniella* et les *Trichopsychoda*, font partie des Psychodini. Ceci vient en contradiction avec ce que j'ai déjà précisé en 1971 et avec ce que je soutiens, avec de nouveaux arguments à l'appui, dans le présent article. DUCKHOUSE (1985) cite, page 613, dix caractères apomorphes communs à ces derniers et aux Telmatoscopini à ascoïdes en Y. Je vais citer l'un après l'autre ces caractères et faire quelques commentaires à leur sujet.

- 1) Chez les imagos, les trois derniers articles antennaires sont sans col, plus étroits que les précédents et dépourvus d'ascoïdes, un ou deux de ces articles pouvant être réduits, voire absents. C'est de beaucoup le caractère le plus important parmi ceux cités par DUCKHOUSE et dont ont fait état avant lui QUATE (1955) et HENNIG (1972). On peut toutefois très bien supposer que ce caractère a été acquis à deux reprises et conservé dans deux lignées évolutives indépendantes. Précisons que, chez les Telmatoscopini à ascoïdes en Y, les antennes ont toujours seize articles bien développés, sauf dans des cas tératologiques, alors que, chez de nombreuses espèces de Psychodini, il y a réduction ou disparition des articles 14 et 15, l'article 16 étant toujours conservé.

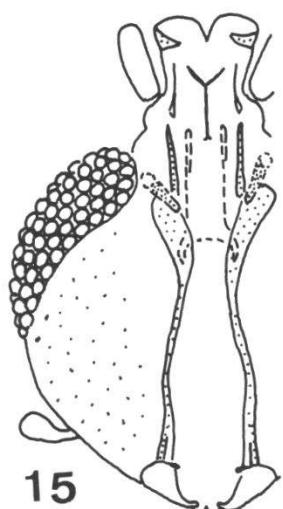
- 2) Les ascoïdes sont en Y, avec éventuellement perte de l'une des branches directes (*Threticus*) ou adjonction d'une troisième branche directe. Alors que tous les Pericomini ont des ascoïdes du type petit, simple et digitiforme, les Telmatoscopini ont des ascoïdes de types extrêmement divers (VAILLANT 1982b), avec, suivant les espèces, deux jusqu'à un grand nombre d'ascoïdes par article. Pourquoi certains de ces Telmatoscopini n'auraient-ils pas acquis des ascoïdes en Y soit à partir du type simple, soit à partir du type bifide que l'on rencontre encore chez certaines espèces actuelles de la même tribu? Chez les Psychodidae Phlebotominae, il semble bien y avoir eu passage, plusieurs fois et de façon indépendante, du type simple au type bifide, avec une branche directe et une branche réfléchie (RISPAIL 1990).
- 3) L'aile est pointue et  $r_5$  se termine à l'apex de l'aile. Chez les Psychodinae pris dans leur ensemble, l'apex de l'aile se déplace entre l'extrémité de  $r_4$ , avec un angle apical supérieur à 95°, et l'extrémité de  $r_5$ , avec un angle apical inférieur à 65°. Lorsque  $r_4$  est à l'apex, le caractère est très plésiomorphe; lorsque c'est  $r_5$  qui est à l'apex, le caractère est très apomorphe; lorsque l'apex est entre  $r_4$  et  $r_5$ , comme c'est le cas chez la plupart des Pericomini, le caractère est de type intermédiaire. Il semblerait qu'au cours de l'évolution, dans toutes les lignées de Psychodinae, l'extrémité de la nervure  $r_5$  ait toujours rencontré une «butée», constituée par l'apex de l'aile et qui n'a été franchie apparemment chez aucune espèce connue. Un positionnement de  $r_5$  à l'apex de l'aile représenterait une apomorphie maximale concernant la nervation alaire et s'accompagnant par ailleurs presque toujours de nombreuses apomorphies touchant d'autres parties du corps. Or aussi bien les Psychodini sensu VAILLANT que les Telmatoscopini à ascoïdes en Y sont particulièrement évolués, avec pour la plupart un aedeagus asymétrique et bien d'autres caractères apomorphes; il paraît tout à fait naturel par conséquent que la nervure  $r_5$  de leur aile aboutisse à l'apex de celle-ci. D'autres Psychodinae pourtant moins évolués, présentent ce caractère également.
- 4) Nervure sc courte et épaisse. Ce caractère, bien peu significatif, accompagne souvent le précédent.
- 5) Ailes disposées en toit au repos. Elles le sont en effet chez toutes les espèces de Psychodini sensu VAILLANT, mais, parmi les Telmatoscopini à ascoïdes en Y, seules les *Feuerborniella* partagent ce caractère.
- 6) Il y a un minuscule stigmate ou pore sur chaque mesopleurite thoracique. Il est en réalité sur la membrane articulaire entre le propleuron et l'anepisternum correspondant. Un conduit trachéen relie celui-ci à un tronc trachéen plus important, qui part du gros stigmate promésothoracique situé

→

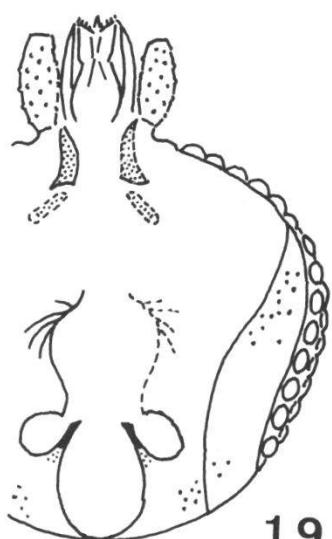
Figures 14-22.- Imagos mâles. 14-19: tête, face ventrale. 14: *Phyllotelmatoscopus acutus* (KREK). 15: *Jungiella soleata* (WALKER). 16: *Threticus pyrenaicus* VAILLANT. 17: *Psychoda alternata* SAY. 18: *Psychoda zetterstedti* JEZEK. 19: *Copropsychoda brevicornis* (TONNOIR). 20-21: pièces et armature buccales, face dorsale. 20: *Copropsychoda brevicornis* (TONNOIR). 21: *Peripsychoda auriculata* (CURTIS). 22: *Psychoda alternata* SAY, labelle gauche du labium, face dorsale.



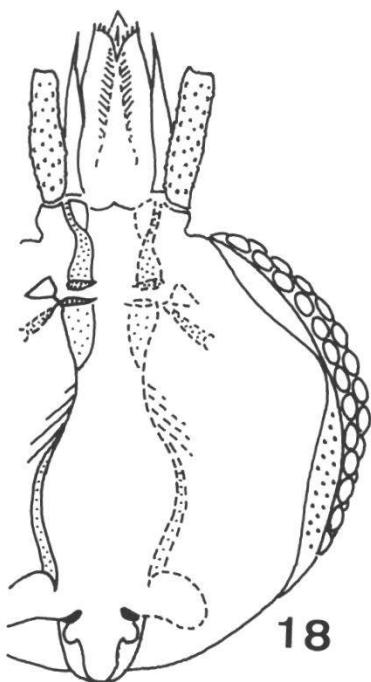
17



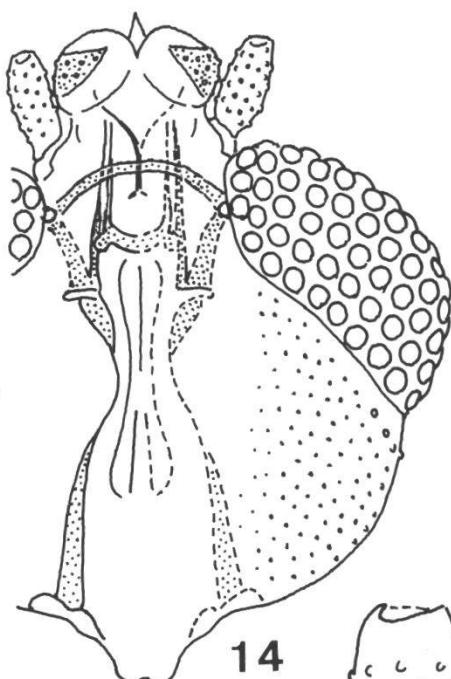
15



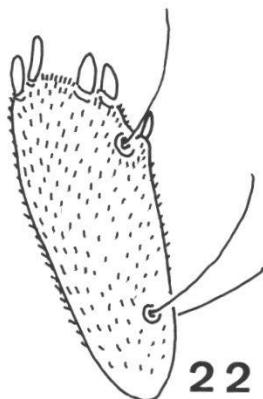
19



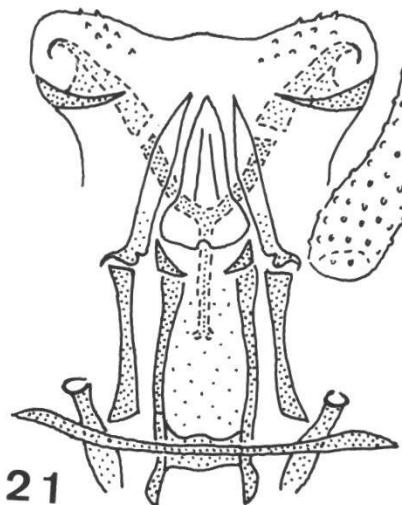
18



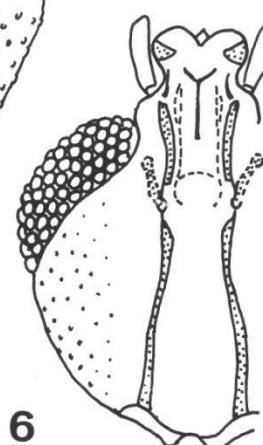
14



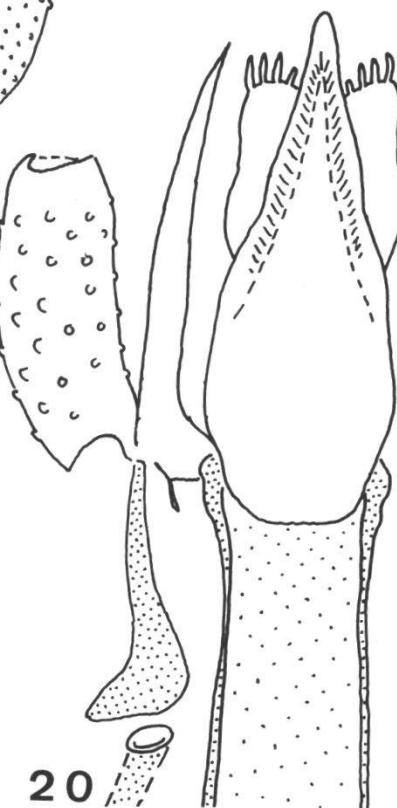
22



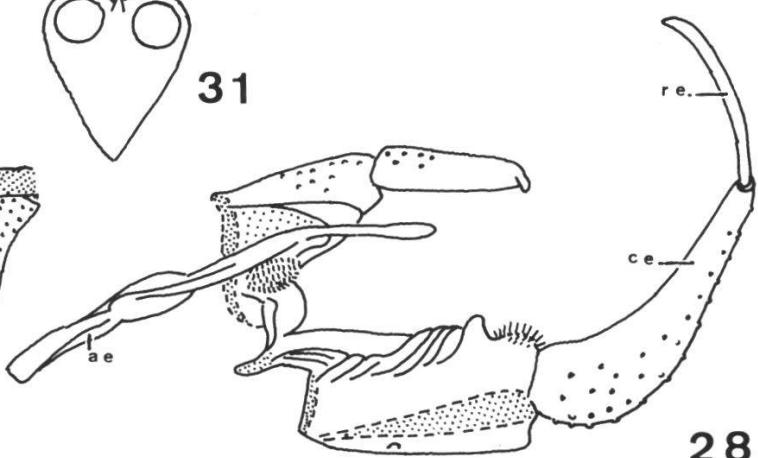
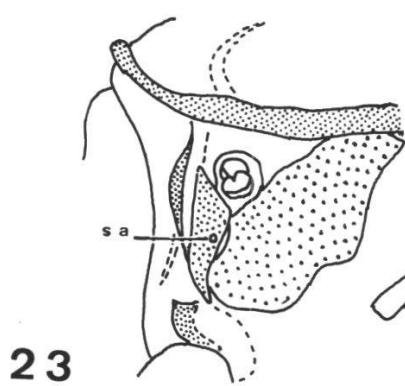
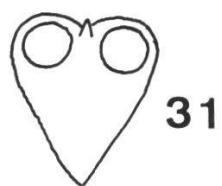
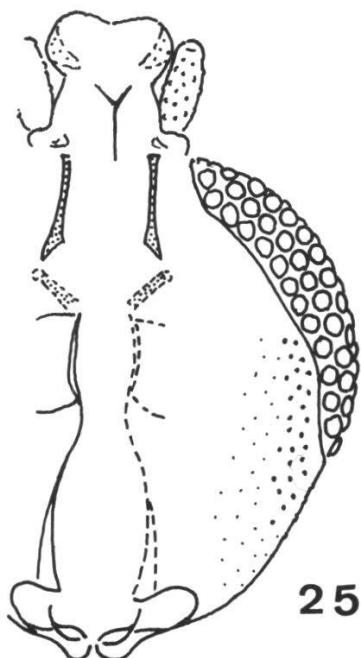
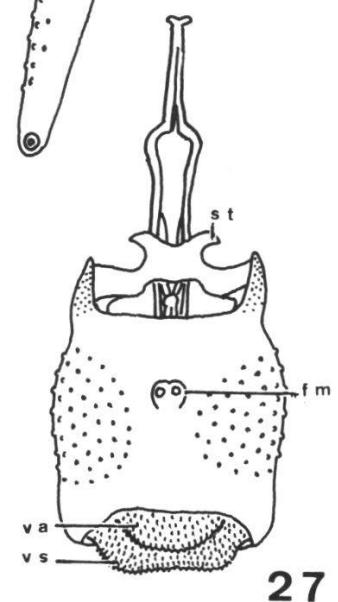
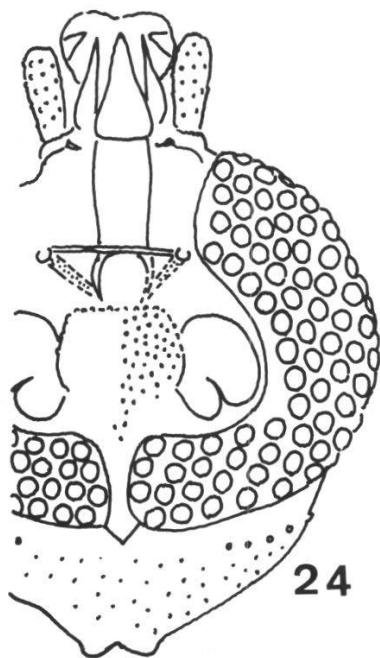
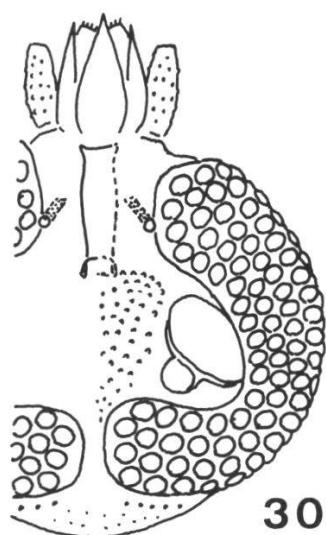
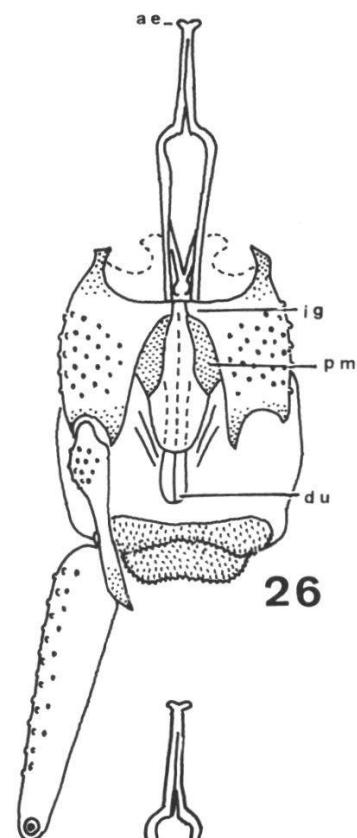
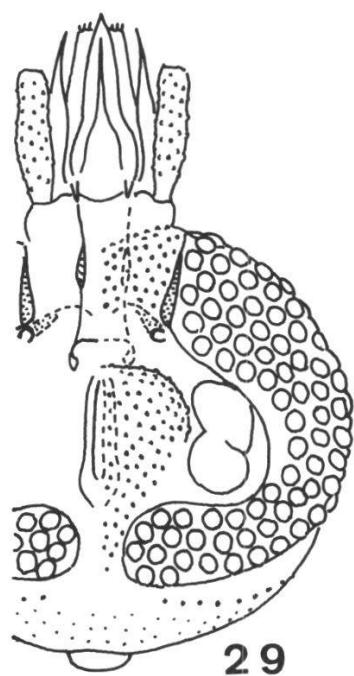
21



16



20



entre le postpronotum et l'anepisternum (fig. 3, 23 et 32). Mais les pores stigmatiques, présents chez les Psychodini et chez les *Threticus*, font défaut chez *Quatiella interdicta*, chez *Feuerborniella obscura* et chez *Trichopsychoda hirtella*; par contre ils sont représentés chez *Clogmia albipunctata* (WILLISTON), chez *Cl. rotchildi* (EATON), chez *Cl. tristis* (MEIGEN), chez *Peripsychoda auriculata* (CURTIS) et chez *P. fusca* (MACQUART). Ce caractère est fort intéressant, car il est d'ordre anatomique, mais, si l'on en tenait compte, on devrait inclure dans les Psychodini les cinq dernières espèces dont il vient d'être question, qui toutes appartiennent à la tribu des Telmatoscopini sensu DUCKHOUSE, et par contre rejeter bon nombre d'espèces de Telmatoscopini à ascoïdes en Y.

- 7) Une soie dressée sur la nervure  $r_1$ . Ce caractère, peu significatif, ne s'applique qu'à deux genres de Telmatoscopini à ascoïdes en Y.
- 8) Neuvième tergite abdominal du mâle avec une seule ouverture pseudostigmatique. KEMPER (1925) a fait une étude détaillée de l'appareil trachéen chez *Psychoda phalaenoides* L. et montré que les troncs trachéens longitudinaux aboutissaient dans une fenêtre membraneuse du tergite abdominal IX. L'argument présenté par DUCKHOUSE ne peut être retenu, car cette fenêtre, toujours entière et de forme assez diverse suivant les espèces et parfois réduite à une fente transversale (*Psychoda zetterstedti*), renferme toujours deux stigmates (fig. 31); ceux-ci sont assez proches l'un de l'autre chez les *Psychoda*, fort éloignés chez les *Mormia* et à une distance intermédiaire chez la plupart des autres Psychodinae.
- 9) DUCKHOUSE cite l'apomorphie représentée par les labelles aplatis, commune aux Psychodini sensu VAILLANT et à deux espèces de *Threticus*. Je reviendrai plus loin sur ce caractère.
- 10) L'apomorphie suivante concerne les larves: l'antenne a deux éléments en forme de champignon ainsi qu'une baguette sensorielle (*Threticus*), ou bien un seul élément en forme de champignon (*Psychoda*). Ce caractère apomorphe s'oppose au caractère plésiomorphe de l'antenne des Telmatoscopini sensu DUCKHOUSE, qui a plusieurs longues sensilles et est semblable ou presque à l'antenne des Pericomini. Or, nous l'avons vu, les antennes larvaires des Telmatoscopini à ascoïdes en Y peuvent être de trois types:



Figures 23-31.- Imagos mâles. 23: *Clogmia albipunctata* (WILLISTON), partie antérieure du thorax, profil. 24-25: *Trichopsychoda hirtella* (TONNOIR). 24: tête, face dorsale. 25: tête, face ventrale. 26-28: *Quatiella interdicta* (DYAR). 26: genitalia, face dorsale; le gonostyle et le cercopode droits n'ont pas été figurés. 27: genitalia, face ventrale; les gonopodes et les cercopodes n'ont pas été figurés. 28: moitié droite des genitalia et aedeagus, profil. 29-30: tête, face dorsale. 29: *Psychoda zetterstedti* JEZEK. 30: *Copropsychoda brevicornis* (TONNOIR). 31: *Psychoda alternata* SAY, détail de la fenêtre membraneuse du tergite abdominal IX.

ae: aedeagus; ce: cercopode; du: ductor; fm: fenêtre membraneuse du tergite abdominal IX; ig: prolongement dorso-interne du gonostyle; pm: paramère; re: rétinacle du cercopode; sa: pore stigmatique; st: sternapodème transverse; va: valvule anale; vs: valvule subgénitale.

- a) type proche de celui des Telmatoscopini sensu DUCKHOUSE (*Philosepedon*, fig. 37)
- b) type avec deux grandes sensilles courtes et non festonnées et sans longue sensille (*Quatiella*, fig. 40)
- c) type avec deux grandes sensilles courtes et festonnées, avec une longue sensille (*Feuerborniella*, fig. 38, *Trichopsychoda*, *Threticus*, fig. 39).

La structure des antennes des types a, b et c, tout comme celle des antennes des Psychodini, représentent des apomorphies, mais il est impossible de savoir si elles ont été acquises de façon indépendante ou si elles sont dérivées les unes des autres. Tout ce que l'on peut affirmer, c'est que les antennes larvaires des Telmatoscopini à ascoïdes en Y ne sont pas d'un type uniforme, comme chez les Psychodini d'une part et chez les Telmatoscopini à ascoïdes non en Y d'autre part.

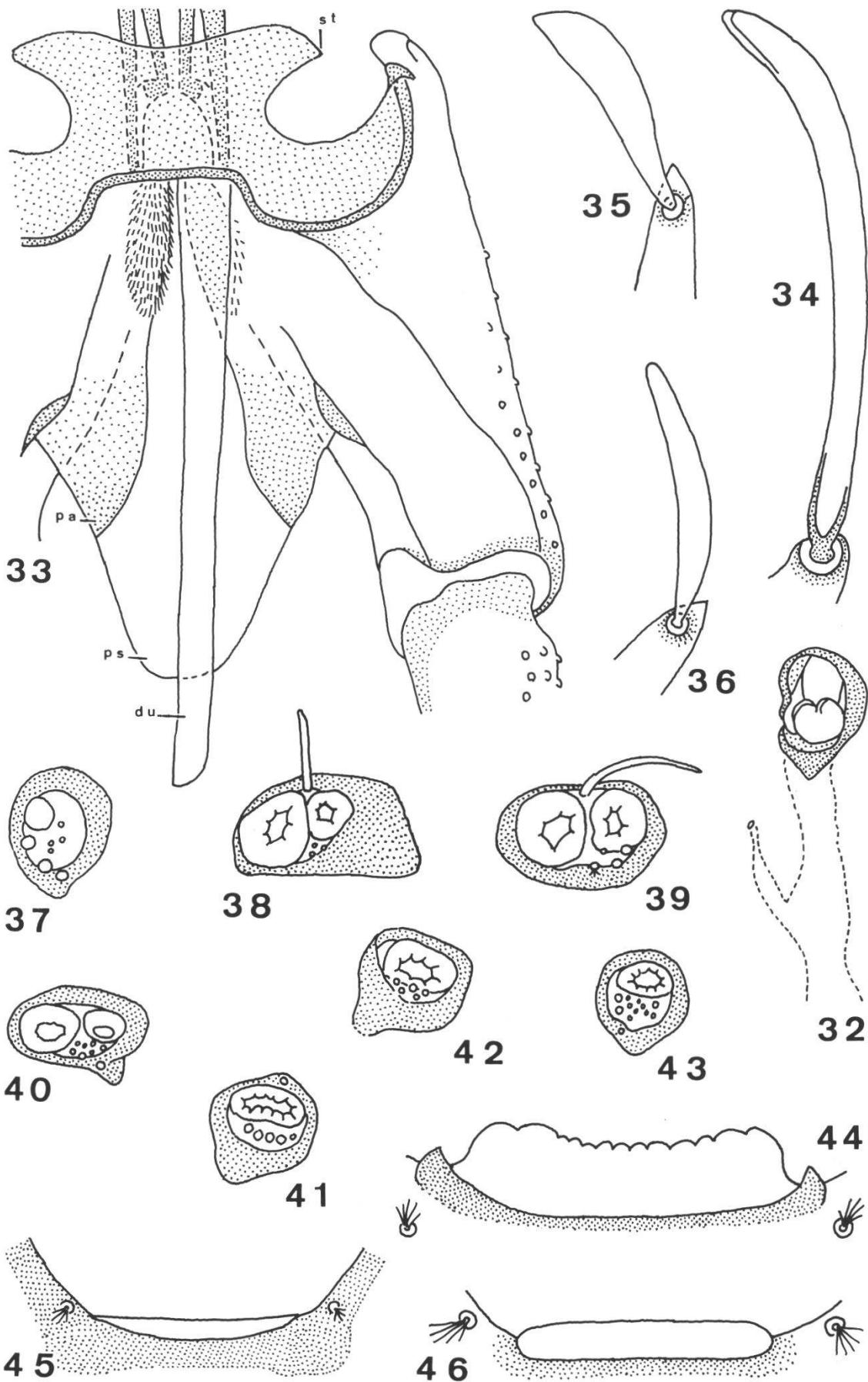
- 11) DUCKHOUSE mentionne des soies particulières sur la plaque siphonale des *Psychoda* et des *Threticus*. Or, chez toutes les larves de Pericomini, de Telmatoscopini et de Psychodini, il y a six paires (seulement cinq paires chez quelques espèces de *Mormia*) de soies principales sur la plaque siphonale, et parfois deux autres paires lorsque la plaque siphonale a incorporé les plaques latéroanales. Ce caractère n'est donc pas valable.
- 12) Les mandibules des larves de la plupart des Psychodini sensu DUCKHOUSE ont leur premier article quadrangulaire et leur deuxième segment en recul par rapport à lui. En fait, aussi bien chez les Psychodini sensu VAILLANT (VAILLANT 1988) que chez les Telmatoscopini sensu VAILLANT, il y a une grande diversité dans la forme des mandibules.

Parmi les neuf apomorphies que cite DUCKHOUSE (1985) concernant les imagos des Psychodini sensu DUCKHOUSE, deux s'appliquent aux antennes, et quatre aux ailes. Cet auteur concentre toute son attention sur ces deux parties du corps des Psychodinae. Or les caractères des ailes se sont révélés excellents pour distinguer les différentes sous-familles de Psychodidae; ils sont également utiles pour séparer les espèces d'un même genre parmi les Psychodinae. Par contre, il me semble qu'elles ont beaucoup moins d'intérêt pour séparer les tribus et les genres, du fait que les différences des caractères sont si faibles.



Figures 32-46.- Imagos mâles. 32: *Clogmia albipunctata* (WILLISTON), stigmate promésothoracique gauche et pore stigmatique gauche, profil. 33-34: *Quatiella interdicta* (DYAR). 33: partie grossie de la figure 26, montrant les détails de l'aedeagus et ses relations avec les gonocoxites, face ventrale; le ductor droit n'a pas été figuré afin de laisser à nu la base du paramère droit. 34: rétinacle du cercopode droit, profil. 35-36: rétinacle du cercopode droit, profil. 35: *Psychoda zetterstedti* JEZEK. 36: *Psychoda cinerea* BANKS. 37-46: larves IV. 37-43: antenne droite, face dorsale. 37: *Philosepedon scutigerus* VAILLANT. 38: *Feuerborniella obscura* (TONNOIR). 39: *Threticus arvernicus* VAILLANT. 40: *Quatiella interdicta* (DYAR). 41: *Psychoda cinerea* BANKS. 42: *Psychoda zetterstedti* JEZEK. 43: *Psychoda limicola* VAILLANT. 44-46: hypostome, face ventrale. 44: *Threticus arvernicus* VAILLANT. 45: *Psychoda zetterstedti* JEZEK. 46: *Psychoda cinerea* BANKS.

du: ductor; pa: paramère; ps: plaque poststernale; st: sternapodème transverse.



## 5. DISCUSSION

Les Psychodini sensu VAILLANT seraient les seuls parmi les Psychodinae à avoir un labium aplati sans furca cibariale, un foramen occipital ventral, des yeux marginaux en vue ventrale, ainsi que d'autres caractères moins importants en commun. Ils forment donc un ensemble parfaitement distinct au sein de la sous-famille et ont fort probablement une origine monophylétique. Quelle peut être cette origine? Ceci nous conduit à revenir sur certains caractères cités plus haut et qui m'ont paru particulièrement importants.

Tout d'abord un caractère de l'appareil génital mâle. Chez tous les Psychodini sensu VAILLANT, sans la moindre exception, les gonocoxites sont très écartés l'un de l'autre et sont totalement dépourvus de prolongement dorso-interne (voir fig. 26). De plus la bande sternale IX est épaisse et fortement incurvée vers l'arrière entre les deux gonocoxites. Ces caractères, sans doute apomorphes, ne se retrouvent chez aucune espèce de Telmatoscopini à ascoïdes en Y (fig. 26), mais par contre sont présents chez presque tous les Brunettiini sensu VAILLANT 1986. Ces derniers ont une larve très particulière (VAILLANT et WITHERS 1990), extrêmement différente de celles des autres Psychodinae et il est fort probable que, de façon très précoce, les Brunettiini ont formé une lignée indépendante. Les Psychodini et les Brunettiini se sont-ils détachés d'un tronc commun? C'est fort peu probable. Les caractères que j'ai cités ne se retrouvent chez aucune espèce parmi les Pericomini. Chez Les Telmatoscopini sensu VAILLANT, seuls les *Clogmia* et les *Peripsychoda* ont au moins l'un des deux caractères, à savoir l'absence de prolongements dorso-internes des gonocoxites. Or, aussi bien les *Clogmia* que les *Peripsychoda* ont, comme les Psychodini, des pores stigmatiques promésothoraciques. A vrai dire, des pores semblables sont présents chez plusieurs espèces de *Satchelliella*, d'*Ulomyia* et de *Saraiella*, qui sont des Pericomini particulièrement primitifs (VAILLANT 1982d). Il s'agit donc non d'un caractère apomorphe, comme le dit DUCKHOUSE, mais d'un caractère plésiomorphe qui s'est transmis dans certaines lignées. Les larves des *Clogmia* et des *Peripsychoda* se rapprochent par de nombreux caractères de celles des Psychodini, en particulier par la forme générale de leur corps.

Tous les Telmatoscopini sensu VAILLANT auraient une même origine parmi les Pericomini et proviendraient d'une espèce ayant un cou postérieur à la tête, des labelles charnus et des pores stigmatiques. Une transformation des antennes, avec formation d'articles bulbiformes, aurait été à l'origine de l'individualisation de la tribu. Sur ces articles antennaires à large surface, des ascoïdes de types très divers auraient remplacé les ascoïdes simples des Pericomini. Plus tard se serait séparée, au sein des Telmatoscopini, sans transformation aucune de la tête, ni déplacement du cou, ni disparition des prolongements dorso-internes des gonocoxites, une lignée phylétique à partir d'une espèce ayant acquis des ascoïdes en Y et qui aurait été à l'origine des genres *Threticus*, *Philosepedon*, *Quatiella*, *Nielseniella*, *Feuerborniella* et *Trichopsychoda* actuels.

L'origine des Psychodini sensu VAILLANT aurait été différente. Les *Clogmia* et les *Peripsychoda* sont parmi les plus évolués des Telmatoscopini,

quelques espèces du premier genre ayant un aedeagus asymétrique. Les Psychodini seraient issus d'une espèce de *Clogmia* ou d'une forme plus archaïque ayant déjà perdu les prolongements dorso-internes de ses gonocoxites; une telle transformation, irréversible, n'a vraisemblablement pas pu s'effectuer de nombreuses fois. Des modifications radicales et très importantes de l'appareil bucco-pharyngien et le déplacement sans doute simultané du cou vers l'avant, précédés ou suivis d'une transformation des ascoïdes, passant du type bifide au type trifide, se seraient bien entendu effectués une seule fois, entraînant l'individualisation de la tribu des Psychodini sensu VAILLANT, laquelle se serait ensuite répandue dans le monde entier en occupant, au cours de leurs stades immatures, tout d'abord des habitats aquatiques, puis plus tard, des milieux terrestres.

On pourrait être tenté de croire que les *Quatiella* représentent un maillon entre les Telmatoscopini et les Psychodini; cela me paraît fort improbable, du fait que ces diptères sont dépourvus de pores stigmatiques et qu'ils ont conservé les prolongements dorso-internes de leurs gonocoxites. Les *Quatiella* sont très proches, par les caractères de leur armature génitale mâle, des *Rhadinoscopus* d'Indonésie (QUATE et QUATE 1967), qui appartiennent bien évidemment aux Telmatoscopini.

Certes il reste des contradictions et des questions auxquelles on ne pourra répondre de manière définitive qu'après avoir examiné les types de certaines espèces. Je n'ai étudié en effet que les spécimens de ma collection personnelle, qui est importante mais qui a été réunie dans des régions limitées et dispersées de l'hémisphère boréal. Voici quelques-unes de ces questions:

- 1) Deux espèces de *Threticus*, *T. fissipes* QUATE et QUATE, d'Indonésie, et *T. nana* (TONNOIR), d'Afrique Centrale, auraient des labelles aplatis, avec des dents. Ceci est en contradiction évidente avec ce que j'ai avancé. Mais s'agit-il bien de véritables *Threticus*? Il semble, d'après les figures fournies par les descripteurs et qui sont peu précises, que les gonocoxites de ces diptères sont dépourvus de prolongement dorso-interne et que leur bande sternale est fortement incurvée. Ces insectes sont probablement des Psychodini dont les cercopodes ont chacun plusieurs rétinacles, ce dernier caractère ayant occasionné la méprise; une étude minutieuse de leur tête et de leurs genitalia serait nécessaire pour pouvoir s'en assurer. Alors que la tribu des Psychodini sensu lato venait de s'individualiser, elle comprenait sans doute surtout ou uniquement des espèces dont chaque cercopode portait plusieurs rétinacles, et il en resterait quelques-unes aujourd'hui.
- 2) Nous avons vu que tous les imagos mâles des *Psychoda* sensu lato et des *Copropsychoda* n'avaient qu'un seul rétinacle par cercopode. Quant aux Telmatoscopini à ascoïdes en Y, ils en ont soit un (*Quatiella*, *Nielseniella*), soit, le plus souvent, plusieurs, voire un grand nombre (*Paramormia*). Est-ce que la présence d'un seul rétinacle par cercopode représente un caractère apomorphe? C'est certainement vrai car les *Psychoda*, les *Maruina*, les *Arisemus* et les *Neoarismus*, qui présentent ce caractère, sont tous particulièrement évolués. Pourtant il s'agit là probablement d'une adaptation réversible, les rétinacles n'étant que de grands chètes incurvés, formés sans doute par modification de chètes ordinaires; lorsqu'il ne reste

plus qu'un rétinacle par cercopode, d'autres peuvent apparaître secondairement par transformation de chètes ordinaires. De sorte qu'il peut fort bien y avoir des Psychodini avec plusieurs rétinacles par cercopode, d'origine ou bien formés secondairement.

- 3) Bien évidemment les *Psychoda* à aedeagus asymétrique proviennent d'espèces à aedeagus parfaitement symétrique, qui ont sans doute disparu aujourd'hui. Existe-t-il encore actuellement des espèces de *Psychoda* dont l'aedeagus est d'une symétrie bilatérale parfaite? Nous avons vu (VAILLANT 1988) que ce n'était pas le cas pour les deux espèces européennes *P. crassipennis* et *P. phalaenoides*. Or TONNOIR (1939), décrit quatre espèces africaines de *Psychoda*, *P. maxima*, *P. undulata*, *P. amphorica* et *P. bilobata*, dont les paramères sont bien distincts et dont les ductores sont réunis. Pour seulement une de ces espèces (*P. maxima*), la forme aplatie des labelles est mentionnée et il s'agit sans doute bien en effet de quatre espèces de *Psychoda*. QUATE et QUATE (1967) décrivent sept espèces de *Psychoda* d'Indonésie, dont l'aedeagus est apparemment à symétrie bilatérale. Pour les onze espèces que je viens de citer, il semble, sur certaines figures, que le phallapodème soit tordu sur lui-même et il est fort possible que les ductores soient superposés, l'un étant au-dessus de l'autre; ceci mériterait d'être précisé.
- 4) En 1985, DUCKHOUSE décrit trois espèces africaines de Psychodinae, qu'il attribue, à tort ou à raison (VAILLANT 1989) au genre *Neomaruina* VAILLANT. Nous supposerons qu'il ne s'est pas trompé et maintiendrons le nom générique et les noms spécifiques donnés dans sa publication. DUCKHOUSE affirme que *Neomaruina* appartient aux Psychodini, mais ceci mérite d'être discuté. Chez les deux espèces nouvelles de ce genre qu'il a décrites, les yeux sont largement séparés, il y a une suture interoculaire, l'occiput est court et large, les antennes sont semblables à celles des *Psychoda*; les labelles du labium sont sous forme de lames dentées; il y a un pore stigmatique. L'appareil génital mâle est d'un type très différent de celui des *Psychoda*, du fait que la bande sternale IX, peu incurvée, se prolonge en arrière par une plaque; les ductores, sclérisés et soudés, forment une pièce en gouttière; chaque cercopode, court et massif, porte quatre ou cinq rétinacles.

Il convient de préciser que les larves des *Neomaruina* seraient aplatis, pourvues de ventouses ventrales et peu différentes, par leur aspect extérieur, des larves de *Maruina* américaines. Ces larves vivraient dans des torrents, alors que celles des *Psychoda* et des *Copropsychoda* sont presque toutes terrestres ou peu hygrophiles.

Il est bien évident que le passage du labium charnu au labium aplati, avec toutes les transformations de la tête et du thorax qui ont accompagné ce passage, n'a pu se faire qu'une seule fois chez les Psychodinae. Par conséquent les *Neomaruina* descendent de Psychodini, l'inverse étant bien improbable, et sont apparus très peu après que cette dernière tribu se soit individualisée. Il est également évident que les *Psychoda* sensu lato et les *Neomaruina* proviennent d'un tronc commun. Mais les Pericomini et les Telmatoscopini ont aussi une souche commune, de même les

Telmatoscopini et les Psychodini; pourtant l'individualité de ces trois tribus me paraît évidente. Il me semble naturel et sensé de réunir les *Neomaruina* dans une tribu distincte de celle des Psychodini, en raison de leurs caractères et de leur habitat si particuliers.

Pour la même raison, il me paraît tout à fait illogique de réunir, comme l'a fait DUCKHOUSE en 1987, la tribu des Maruinini sensu QUATE à celle des Setomimini, bien que les deux tribus aient manifestement la même origine, compte tenu des caractères des genitalia mâles.

Qu'est-ce qu'une tribu? C'est un ensemble d'espèces de même origine phylogénétique, groupées en un ou plusieurs genres, ayant des caractères communs qui les distinguent nettement des autres espèces de la même famille. Les Maruinini sensu QUATE remplissent parfaitement ces conditions.

- 5) C'est ENDERLEIN qui, en 1937, a défini et créé la tribu des Mormiini, avec pour type le genre *Mormia* ENDERLEIN. Ce nom de tribu a donc la priorité sur celui de Telmatoscopini, que j'ai introduit seulement en 1971. Ce dernier sera désormais remplacé par le terme de Mormiini.
- 6) Je reviendrais donc à la classification des Psychodinae par tribus telle que je l'avais construite en 1971, mais établie sur des bases plus solides et modifiée en ce qui concerne les Brunettiini (VAILLANT 1986), ainsi que pour certains noms de tribus et de genres non valides.
  - a) tribu des Pericomini WALKER: genres *Satchelliella* VAILLANT, *Ulomyia* WALKER, *Joostiella* VAILLANT, *Thornburghiella* VAILLANT, *Stupkaiella* VAILLANT, *Saraiella* VAILLANT, *Pericoma* WALKER, *Berdeniella* VAILLANT, *Szaboiella* VAILLANT, *Tokunagaiella* VAILLANT, *Bazarella* VAILLANT et *Clytocerus* EATON.
  - b) tribu des Mormiini ENDERLEIN = tribu des Telmatoscopini VAILLANT 1971 = tribu des Paramormiini DUCKHOUSE 1987 + tribu des Psychodini DUCKHOUSE 1987 partim: *Panimerus* EATON, *Crenopanimerus* VAILLANT, *Jungiella* VAILLANT, *Telmatoscopus* EATON, *Mormia* ENDERLEIN, *Paramormia* ENDERLEIN, *Phyllotelmatoscopus* VAILLANT, *Peripsychoda* ENDERLEIN, *Clogmia* ENDERLEIN, *Elsahowia* DUCKHOUSE, *Rhadinoscopus* QUATE et QUATE, *Threticus* EATON, *Philosepedon* EATON, *Trichopsychoda* TONNOIR, *Feuerborniella* VAILLANT, *Quatiella* VAILLANT et *Nielseniella* VAILLANT.
  - c) tribu des Brunettiini ANNANDALE: *Brunettia* ANNANDALE, *Atrichobrunettia* SATCHELL et *Gerobrunettia* QUATE et QUATE.
  - d) tribu des Setomimini ENDERLEIN: *Setomima* ENDERLEIN, *Alepis* ENDERLEIN, *Neoarisemus* BOTOSANEANU et VAILLANT, *Neurosystasis* SATCHELL, *Arisemus* SATCHELL, *Bazara* VAILLANT, *Paratelmatoscopus* SATCHELL, *Parasetomima* DUCKHOUSE et *Tonnoiriella* VAILLANT.
  - e) tribu des Maruinini MULLER: *Maruina* MULLER.
  - f) tribu des Psychodini LATREILLE = tribu des Psychodini DUCKHOUSE 1987 partim : *Psychoda* LATREILLE, *Copropsychoda* VAILLANT
  - g) tribu des Neomaruinini VAILLANT: *Neomaruina* VAILLANT.

## 6. CONCLUSION

Le terme de Telmatoscopini TONNOIR, en tant que nom de tribu, est remplacé par celui de Mormiini ENDERLEIN sensu VAILLANT.

Une étude comparative de l'endosquelette céphalique des imagos m'a permis de montrer que les Psychodini sensu VAILLANT formaient une tribu bien distincte de celle des Mormiini. Les Psychodini partagent d'importants caractères avec les Neomaruinini d'Afrique.

Les Mormiini sensu VAILLANT se seraient individualisés à partir de Pericomini en subissant des transformations de leurs antennes et de leurs ascoïdes. Les Psychodini sensu VAILLANT proviendraient de Mormiini particulièrement évolués et proches des *Clogmia*; des modifications très importantes de l'endosquelette céphalique et de l'appaeril bucco-pharyngien se seraient effectuées au moment de l'individualisation de la tribu et d'une nouvelle lignée phylétique. Cette dernière se serait, peu après sa formation, partagée en deux branches; l'une aurait abouti aux Neomaruinini actuels, adaptés à un milieu torrenticole au cours de leur vie préimaginale; l'autre aurait donné les très nombreuses espèces de Psychodini peuplant de nos jours des milieux non ou peu aquatiques.

## 7. REMERCIEMENTS

La publication de ce travail a été rendue possible grâce à l'aide financière du Fonds Lugeon de la Société vaudoise des Sciences naturelles.

## 8. BIBLIOGRAPHIE

- DUCKHOUSE D.A., 1985. A re-examination of *Neomaruina* (Diptera, Psychodidae), with observations on its life-history and affinities and redefinition of the tribe Psychodini. *Ann. Nat. Mus.* 26 (2) : 601-620.
- DUCKHOUSE D.A., 1987. A revision of Afrotropical *Setomima*, elucidation of their genealogical relationships and description of other Afrotropical Psychodinae (Diptera : Psychodidae). *Ann. Nat. Mus.* 28 (2) : 231-282.
- ENDERLEIN G., 1937. Klassifikation der Psychodiden (Dipt.). *Deutsche Ent. Zeischr.* : 81-112.
- FREEMAN P., 1950. Handbooks for the identification of British insects, Diptera 2. *Roy. Ent. Soc. London.* 9 (2) : 77-96.
- HENNIG W., 1972. Insektenfossilien aus der unteren Kreide. IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebene Fossilien (Diptera). *Stuttgarter Beitr. z. Naturk.* 241 : 1-69.
- JUNG H.F., 1956. Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Europäischen Psychodiden (Dipteren). *Deutsche Ent. Zeitschr.*, 3 : 97-257.
- KEMPER H., 1925. Monogenetische Untersuchung der Tracheensystems von *Psychoda phalaenoides* (Diptera). *Zool. Inst. Westf. Wilhems. Univ. Münster i W., Diss.* : 1-34.
- QUATE L.W., 1955. A revision of the Psychodidae (Diptera) in America North of Mexico. *Univ. Calif. Publ. Ent.* 10 : 103-273.

- QUATE L.W., 1959. Classification of the Psychodini (Psychodidae: Diptera). *Ann. Ent. Sc. America.* 52 (4) : 444-451.
- QUATE L.W., 1965. A catalog of the Diptera of America North of Mexico. *United States Department of Agriculture. Washington* : 91-97.
- QUATE L.W. & QUATE S.H., 1967. A monograph of Papuan Psychodidae, including *Phlebotomus* (Diptera). *Pacific Insects Monograph 15* : 1-216.
- RISPAIL P., 1990. Approche phénotypique et cladistique du genre *Phlebotomus* RONDANI & BERTE 1840 (Diptera : Psychodidae). Apport de caractères morphologiques imaginaux. *Thèse Montpellier* : 1-239.
- TONNOIR A.L., 1939. Psychodidae. in : *Ruwenzori Expedition 1934-5. London. British Museum 1* (4) : 35-80.
- VAILLANT F., 1968. Un Diptère Psychodide nouveau d'Amérique du Nord et ses stades préimaginaux. *Bull. Soc. zool. Fr.* 93 (3) : 423-430.
- VAILLANT F., 1971-1983. Psychodidae Psychodinae in Lindner E. ed. : *Die Fliegen der palaearkt. Region, 9d* : 1-358, pl. I-CXX.
- VAILLANT F., 1982a. Homologies entre les pièces génitales mâles de quelques Diptères Nématocères. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 18 (3) : 419-425.
- VAILLANT F., 1982b. Les antennes des Diptères Psychodidae de la sous-famille des Psychodinae. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble* : 203-210.
- VAILLANT F., 1982c. Les tribus de la sous-famille des Psychodidae Psychodinae (Diptera). *Nouv. Revue Ent.* 12: 189-194.
- VAILLANT F., 1982d. Les larves de *Psychoda cinerea* BANKS et la classification des Psychodidae Psychodinae (Diptera). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble* : 219-229.
- VAILLANT F., 1986. Le genre *Arisemus* SATCHELL et quelques genres voisins (Diptera, Psychodidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)* 3 (3) : 333-340.
- VAILLANT F., 1988. Les Diptères Psychodidae coprophiles et coprobiontes d'Europe. *Bull. Romand d'Ent.* 6 : 1-43.
- VAILLANT F., 1989. Les Diptères Psychodidae Psychodinae dont les larves sont pourvues de ventouses ventrales. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 25 (1) : 17-23.
- VAILLANT F. & WITHERS P., 1990. The fourth-stage larva of *Atrichobrunettia angustipennis* (TONNOIR) (Diptera : Psychodidae Psychodinae). *Dipterists Digest, Sheffield.*, sous presse.

*Manuscrit reçu le 24 septembre 1990*

