

STRUCTURE ET ÉVOLUTION DU COMPLEXE PHALLIQUE DES *GRYLLIDEA* (ORTHOPTÈRES) ET CLASSIFICATION DES GENRES NÉOTROPICAUX DE *GRYLLOIDEA* PREMIÈRE PARTIE

Laure DESUTTER

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Entomologie
(U.A. 42 CNRS), 45, rue Buffon, F - 75005 Paris

Mots-clés : Orthoptères, *Gryllidea*, néotropicaux, classification, phylogénie, genitalia mâles, *Gryllotalpoidea*, *Mogoplistoidea*, *Grylloidea*.

Résumé. — Une classification des *Gryllidea* est proposée, basée principalement sur les caractères des genitalia mâles, dont la structure et l'évolution sont présentées. Les grandes lignes de la phylogénie des *Gryllidea* sont indiquées. Les résultats obtenus sont comparés à ceux publiés par Gorokhov (1984, 1986 a, b). Une liste préliminaire des genres néotropicaux de *Grylloidea* est donnée. Deux familles, trois sous-familles, neuf tribus sont créées.

Les principaux remaniements proposés concernent les *Trigonidiidae* s. Chopard, 1969, les *Eneopteridae* s. Chopard, 1969 et les *Phalangopsidae*, jamais clairement définis jusqu'à ce jour.

Summary. — *Structure and evolution of male genitalia of the Gryllidea* (Orthoptera) and classification of the neotropical genera of *Grylloidea*. *First part.* — A classification of the *Gryllidea* is proposed, principally based on the characters of the male genitalia, whose structure and evolution are presented. The broad outline of the phylogeny of the *Gryllidea* is indicated. These results are compared with those published by Gorokhov (1984, 1986 a, b). A preliminary list of the neotropical genera of *Grylloidea* is given. Two families, 3 subfamilies, 9 tribes are created.

The main modifications proposed concern the *Trigonidiidae* sensu Chopard, 1969, the *Eneopteridae* sensu Chopard, 1969, and the *Phalangopsidae*, never clearly defined up to now.

A partir d'une étude fine de la structure et de l'évolution des genitalia mâles de *Gryllidea* (1) (Orthoptères), la phylogénie de ce groupe a été recherchée, avec pour corollaire l'établissement d'une classification phylogénétique.

Bien que nos observations portent essentiellement sur du matériel néotropical, il nous a été possible, grâce à la très riche collection du MNHN, de nous replacer dans un contexte mondial, et ainsi d'aborder l'élaboration d'une classification à ce niveau.

Sur les 90 genres actuellement connus d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale et des Antilles, 69 ont pu être étudiés (8 non classés). Sur les 21 genres restant, 5 ne sont connus que par des femelles; 6 autres ne sont représentés que par une ou quelques espèces d'Amérique centrale et des Antilles.

Les taxa créés seront décrits dans la seconde partie de cet article.

Manuscrit accepté le 29-VI-1987.

(1) Le terme de *Gryllidea* est employé ici dans le sens défini par Kevan (1977) (cf. également Vickery *et al.*, 1983) : infra-ordre réunissant grillons *s.l.* et courtillières, à l'exclusion des Tettigonides et groupes annexes.

Synthétiquement, la structure de base des genitalia mâles des Gryllidea (fig. 1 et 2) peut s'interpréter comme un ensemble de trois couches concentriques emboîtées (épi-, ecto- et endophalle) et de trois zones d'invagination dorsales (invaginations épiphallique, entre les paraproctes et l'épiphalle; épi-ectophallique, entre l'épiphalle et l'ectophalle; et endophallique, qui porte la sclérisation endophallique et son (ou ses) apodèmes).

Ce schéma de base permet de définir les différents éléments constitutifs du complexe phallique (tableau I) et d'établir les homologies entre les groupes de Gryllidea (fig. 3 à 46; tableau II a et b).

Il est identique à celui (2 ou 3 couches) établi pour les Acridomorpha (Amédégno, 1976) et pourrait être à rechercher dans d'autres groupes.

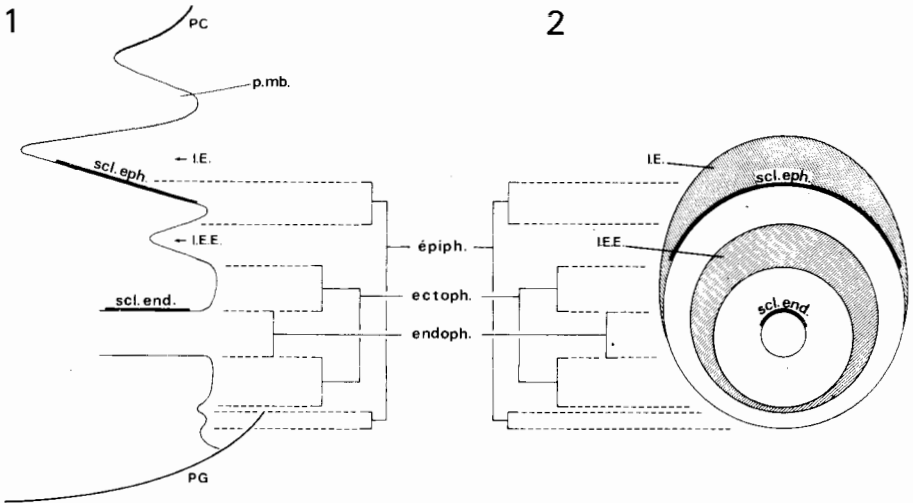


Fig. 1 et 2, Structure fondamentale du complexe phallique des Gryllidea, schématisée en coupe sagittale (fig. 1) et transversale (fig. 2). — Légendes : *ectoph.* : couche ectophallique; *endoph.* : couche endophallique; *épiph.* : couche épiphallique; *IE.* : invagination épiphallique; *IEE.* : invagination épi-ectophallique; *PC* : paraprocte; *PG* : plaque sous-génitale; *p.mb.* : pli membranaire; *scl.end.* : sclérisation endophallique; *scl.eph.* : sclérisation épiphallique.

L'évolution du complexe phallique s'effectue sur trois plans (tableau II a et b) :

a) *Complexification de la sclérisation épiphallique* :

D'une manière générale, la sclérisation épiphallique demeure essentiellement dorsale. On assiste cependant à une différenciation de plus en plus poussée de structures apicales, surtout chez les Grylloidea (lophi médians et paramères épiphalliques; lophi latéraux et lobe ventral, facultatifs).

La figure 47 montre les modifications de l'épiphalle chez les Grylloidea diplo- et monosclérophalles (autres groupes cf. tableau II a et b)

Pour la délimitation des taxa, les caractères de l'épiphalle interviennent aux niveaux sous-familial et tribal.

b) *Développement inégal de lobes ectophalliques* :

L'ectophalle se subdivise en deux sous-ensembles symétriques, l'un dorsal, l'autre ventral, composé chacun de deux lobes latéraux et d'un lobe médian. On distingue ainsi : le repli ectophallique (lobe médio-dorsal), les valves dorsales, les valves ventrales et le lobe médian ventral.

Le repli ectophallique se développe surtout chez les Grylloidea : il tend à s'allonger, et peut être variablement sclérifié (cas extrême : stylet des Gryllidae).

Les structures les plus significatives sont les valves dorsales et le repli ectophallique.

Tableau I. Définition des éléments structuraux des genitalia mâles de Grylloidea. Équivalence avec les termes employés par Chopard (1961 a) pour les Gryllidae. — (Légendes des figures 3 à 46).

	Elements des genitalia	Définitions	Chopard, 1961a (Gryllidae)
IE.	Invagination épiphallique	Invagination dorsale entre les paraprotés et la couche épiphallique	
a.	Ancorae	Sclerites en crochet formés près de la base de la couche épiphallique	
E.	Épiphalle s.str.	Sclérisation dorsale de la couche épiphallique	} Pseudépiphalle
l.med.	Lophi médians	Évaginations apicales sclérifiées ou membraneuses, de la couche épiphallique	
l.lat.	Lophi latéraux	Évaginations latérales de l'épiphalle, entre les lophi médians et les paramères	
l.vent.	Lobe épiphallique ventral	Évagination apicale ventrale de l'épiphalle	
r.	Rami	Baguettes sclérifiées prolongeant latéralement l'épiphalle	Rami
p.eph.	Paramères épiphalliques	Évaginations latérales de l'épiphalle, tendant à migrer sous l'épiphalle et à s'en détacher	Ectoparamères
IEE.	Invagination épi-ectophallique	Invagination séparant les couches épi- et ectophallique	
ap.ect.	Apodèmes ectophalliques	Apodèmes formés à partir de l'invagination épi-ectophallique	} Endoparamères
arc	Arc ectophallique	Sclérite formé sur le fond de l'invagination épi-ectophallique et réunissant entre eux les 2 apodèmes ectophalliques (Grylloidea)	
rep.	Repli ectophallique	Lobe médian dorsal de la couche ectophallique membraneux ou diversement sclérifié	Stylet
l.m.v.	Lobe médian ventral	Lobe médian ventral de la couche ectophallique	
vd.	Valves dorsales	Lobes latéraux dorsaux de la couche ectophallique	
v.v.	Valves ventrales	Lobes latéraux ventraux de la couche ectophallique	Valves membraneuses
p.ect.	Paramères ectophalliques	Sclérisation, évagination sur la face dorsale du repli ectophallique (Podoscirtinae)	
cav.	Cavité dorsale	Cavité formée par le renflement de la membrane endophallique dorsale	Sac spermatophore
s.end.	Sclérite endophallique	Sclérisation de la membrane endophallique dorsale	
ap.end.	Apodème endophallique	Invagination liée au sclérite endophallique	

c) Différenciation de l'endophalle :

Formation du sclérite et de l'apodème endophalliques; développement de la cavité dorsale.

Tableau II a. Schéma en coupe sagittale des genitalia mâles des Gryllotalpidae, Malgasiidae, Myrmecophilidae (d'après *Myrmecophilus albicinctus* Chopard, 1924 b) et Mogoplistidae (d'après *Arachnocephalus breviceps* Chopard 1929 b). — Légendes : *anc.g.* : ancora gauche ; *ap.I.E.* (g.) : apodème (gauche) de l'invagination épi-ectopallique ; *ap.I.E.E.* (g.) : apodème (gauche) de l'invagination épi-ectopallique ; *ap.parm.* : apodème du paramère ; *I.E.* : invagination épi-pallique ; *I.E.E.* : invagination épi-ectopallique ; *l.m.v.* : lobe médian ventral ; *parm.g.* : paramère gauche ; *PC* : paraprote ; *PG* : plaque sous-génitale ; *p.mb.* : pli membraneux ; *rep.* : repli ectopallique ; *scltr.* : sclérite épiphallique transversal ; *v.d.g.* : valve dorsale gauche ; *v.g.* : valve gauche ; *v.v.g.* : valve ventrale gauche.

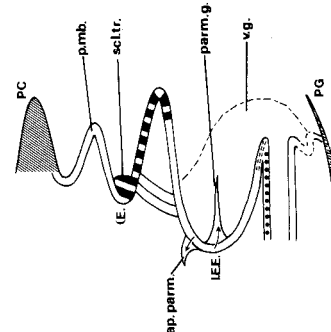
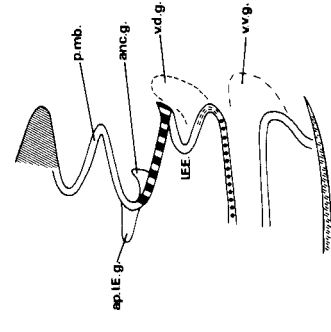
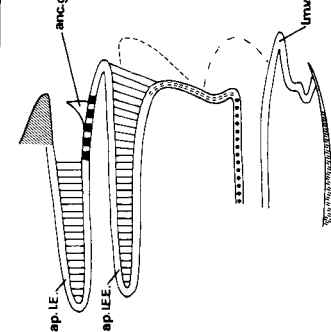
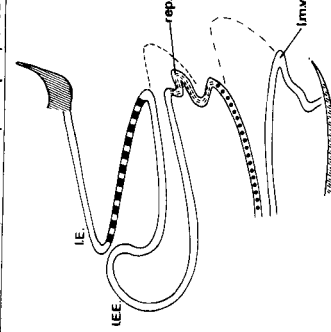
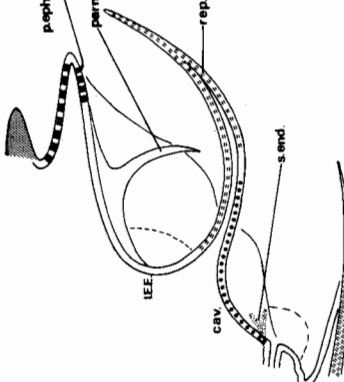
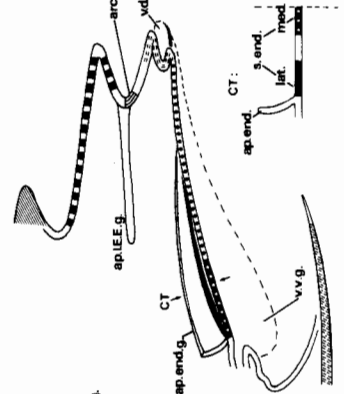
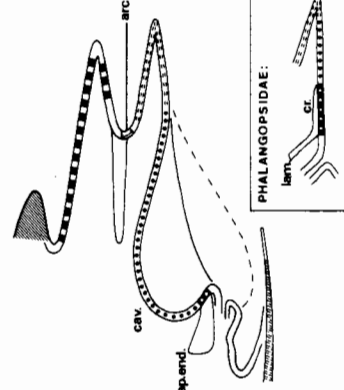
<p>GRYLLOTALPIDAE</p> 	<p>MALGASIIDAE</p> 	<p>MYRMECOPHILIDAE (<i>Myrmecophilus albicinctus</i> Chopard, 1924 b)</p> 	<p>MOGOLIS-IDAE (<i>Arachnocephalus breviceps</i> Chopard, 1929 b)</p> 
<p>Repli membraneux supplémentaire EPIPHALLE : Sclérite transversal sur le fond de l'invagination épi-pallique et prolongement médian (fusion possible entre membrane épiphallique et membrane dorsale de l'invagination épi-ectopallique) INVAGINATION EPI-ECTOPALLIQUE : Très vaste, largement ouverte Formation de 2 paramères en crochet dévaginables (+apodèmes) ECTOPHALLE : Peu différencié. Une seule paire de valves (?) ENDOPHALLE : Indifférencié</p>	<p>Repli membraneux supplémentaire INVAGINATION EPIPHALLIQUE : Formation d'une paire d'apodèmes EPIPHALLE : 2 bandes sclérisées convergeant en un prolongement médian Présence d'ancorae INVAGINATION EPI-ECTOPALLIQUE : Indifférenciée, peu développée ECTOPHALLE : 2 paires de valves ventrales (et le lobe médian ventral) peu développées ; valves dorsales remontées sur l'épiphalle Repli ectopallique non individualisé ENDOPHALLE : Indifférencié</p>	<p>INVAGINATION EPIPHALLIQUE : Bien développée, formant un véritable apodème indivis EPIPHALLE : Présence d'ancorae Apex membraneux, quand il existe INVAGINATION EPI-ECTOPALLIQUE : Excessivement développée (vaste apodème) ECTOPHALLE : 2 paires de valves Lobe médian bien individualisé Repli ectopallique à peine marqué ENDOPHALLE : Indifférencié</p>	<p>(Paraprotées souvent modifiés en crochet) INVAGINATION EPIPHALLIQUE : Bien développée, mais très couverte EPIPHALLE : Tendance à la perte des ancorae Amorce de différenciation de l'apex (Tendance à l'annexion des valves dorsales) INVAGINATION EPI-ECTOPALLIQUE : Bien développée, sous forme d'une cavité plus ou moins enroulée sur elle-même (cf. schéma) ou d'un sclérite massif ECTOPHALLE : 2 paires de valves Lobe médian individualisé Petit repli ectopallique ENDOPHALLE : Indifférencié</p>

Tableau II b. Schéma en coupe sagittale des genitalia mâles des Grylloidea : Pteroplistidae, diplosclerophalles et monosclerophalles. — Légendes : *ap. end.* (g.) : apodème endophallic (gauche); *arc* : arc ectophallic; *cav.* : cavité dorsale; *cr.* : crête médio-dorsale de l'apodème endophallic; *CT* : coupe transversale; *lam.* : lamelle basale de l'apodème endophallic; *p. ph.* : paramère épiphallique; *s. end.* (lat., méd.) : sclérite endophallic (partie latérale, partie médiane). — Autres légendes : *cf.* tableau II a

PTEROPLISTIDAE	GRYLLOIDEA	MONOSCLEROPHALLES
 <p>Diagram illustrating the male genitalia of Pteroplistidae, showing the paramere (poph), paramere (parm.g.), sclerite (rep.), and the endopodeme (cav., s. end.).</p>	<p style="text-align: center;">DIPLOSCLEROPHALLES</p>  <p>Diagram illustrating the male genitalia of Diplosclerophalles, showing the apodeme (ap. end. g.), sclerite (CT), arc (arc), valve (v.v.g.), and endopodeme (s. end.).</p>	<p style="text-align: center;">MONOSCLEROPHALLES</p>  <p>Diagram illustrating the male genitalia of Monosclerophalles, showing the cavity (cav.), apodeme (ap. end.), and the Phalangopsidae subfamily (PHALANGOPSIDAE) with labels lam. and CT.</p>
<p>EPIPHALLE: Paramères présents, mais mal individualisés Rami peu marqués</p> <p>INVAGINATION EPI-ECTOPHALLIQUE: Très vaste, ouverte 2 paramères dissymétriques en crochet, sans apodèmes véritables</p> <p>ECTOPHALLE: Valves ventrales réduites Valves dorsales : plages sclérifiées peu en relief Repli ectophallic fin, très allongé, incurvé vers le haut et sclérifié</p> <p>ENDOPHALLE: Sclérification peu marquée; il ne semble pas exister d'apodème Cavité dorsale très réduite</p>	<p>EPIPHALLE: Présence de lophi médions paramères rami</p> <p>INVAGINATION EPI-ECTOPHALLIQUE: 1 paire d'apodèmes latéraux, réunis dans le plan médian par l'arc ectophallic</p> <p>ECTOPHALLE: 2 paires de valves (les valves dorsales pouvant se sclérifier et devenir hypertrophiées) Zone médio-dorsale dédoublée, le repli inférieur formé de 2 lobes latéraux</p> <p>ENDOPHALLE: Présence de cavité dorsale sclérite et apodème Sclérite couvrant largement la membrane endophallic dorsale 2 apodèmes latéraux, formés par invagination. Le long du sclérite endophallic</p>	<p>EPIPHALLE: Présence de lophi médions paramères rami</p> <p>Sclérification épiphallique plus nettement différenciée</p> <p>INVAGINATION EPI-ECTOPHALLIQUE: 1 paire d'apodèmes latéraux, réunis dans le plan médian par l'arc ectophallic</p> <p>ECTOPHALLE: Perte des valves dorsales Zone médio-dorsale d'aspect indivis</p> <p>ENDOPHALLE: Présence de cavité dorsale sclérite et apodème Sclérite impair et médian Apodème formé par une crête médio-dorsale sur le sclérite endophallic, et éventuellement (Phalangopsidae) par une invagination transversale basale</p>
		<p>----- sclérification épiphallique ----- repli ectophallic ----- valve ectophallic dorsale ----- valve ectophallic ventrale ----- phalange membrane endophallic dorsale ----- sclérite endophallic fusion</p>

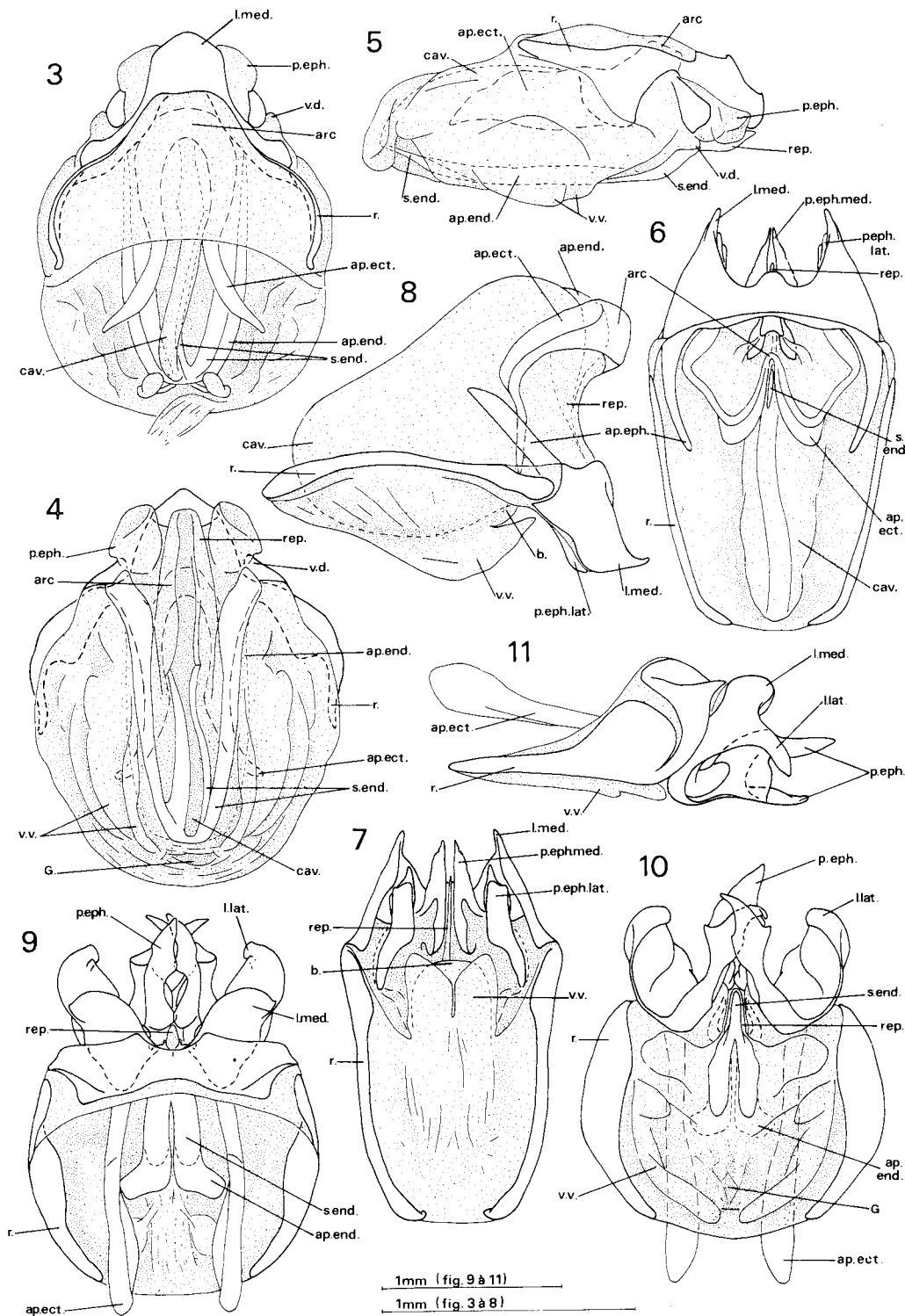


Fig. 3 à 11, Genitalia mâles (en vue dorsale, ventrale et de profil) de : *Neoacla loiselae* n. sp. (Neoacridae, Neoacridini) (fig. 3 à 5), *Miogryllus* sp. (Gryllidae) (fig. 6 à 8) et *Paragryllus temulentus* Saussure, 1878 (Paragryllidae, Paragryllinae, Paragryllini) (fig. 9 à 11). — Légendes : *ap.eph.* : apodèmes épiphalliques formés à la jonction rami-épiphalle; *b.* : base de la cavité dorsale; *p.eph.lat.*, *p.eph.med.* : subdivision des paramères épiphalliques en une branche latérale et une branche médiane; *G.* : gonopore. — Autres légendes : cf. tableau 1.

La différenciation de l'endophalle est caractéristique des Grylloidea. Chez les Gryllotalpoidea et les Mogoplistoidea l'endophalle est simple et membraneux.

Il existe deux types principaux d'endophalle (fig. 48 et 49), permettant de subdiviser les Grylloidea en deux groupes distincts, les Pteroplistidae occupant une position marginale (cf. tableau II b) :

1) Chez les *Grylloidea diplosclérophalles* (fig. 48), le sclérite endophallique couvre initialement une large part de la membrane endophallique dorsale. Sur ses bords, une invagination longitudinale forme deux apodèmes (un de chaque côté). Ces apodèmes peuvent réaliser une vaste « coupelle » chez les Strogulomorphini (Neoacilidae) (cf. annexe 1 et II^e partie).

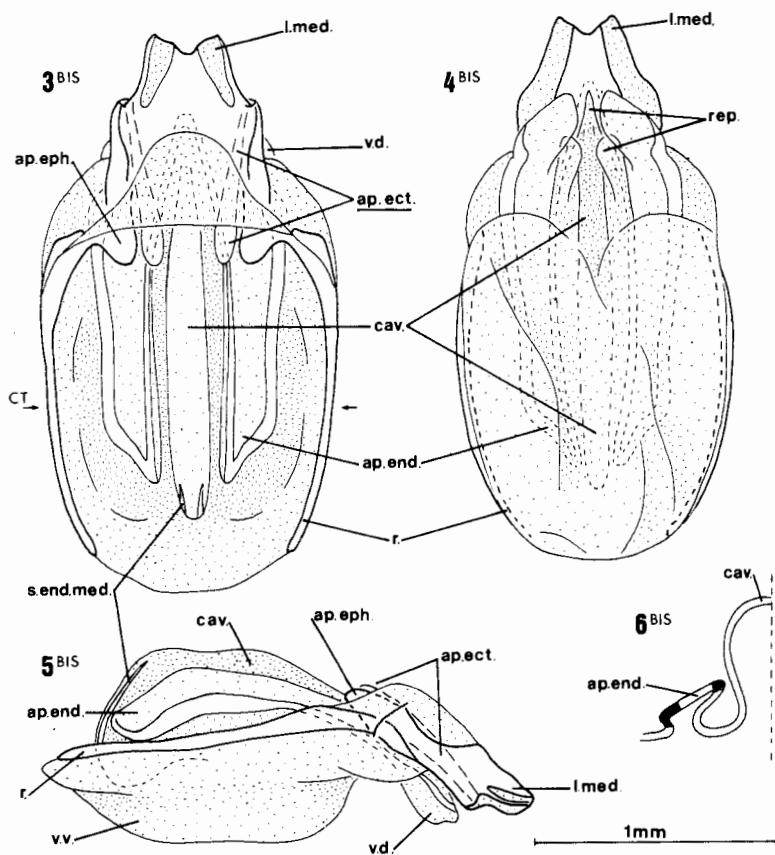


Fig. 3 bis à 6 bis. *Oecanthidae*. — Genitalia mâles (en vue dorsale, ventrale et de profil) d'*Oecanthus varicornis* Walker, 1869 (fig. 3 bis à 5 bis) et coupe transversale de l'endophalle (fig. 6 bis). Remarquer : la régression de l'invagination épi-ectophallique (apodème ectophallique réduit, translucide, collé sous l'épiphalle, peu ou non fonctionnel); la perte des paramères épiphalliques; le développement de l'invagination endophallique (comparer avec *Neoacila*, fig. 3 à 5). — Légendes : *ap.eph.* : apodème épiphallique, formé à la jonction rami-épiphalle; *CT* : coupe transversale; *s.end.med.* : partie médiane du sclérite endophallique, liée à la cavité dorsale. — Autres légendes : cf. tableau I.

Le sclérite endophallique tend à se subdiviser en une partie médiane, liée à la cavité dorsale quand elle existe, et en deux parties latérales, qui rejoignent les valves ectophalliques dorsales.

2) Les *Grylloidea monosclérophalles* (fig. 49) se caractérisent par la perte de la sclérisation endophallique latérale, associée à la perte des valves ectophalliques dorsales : leur sclérite endophallique est impair et médian.

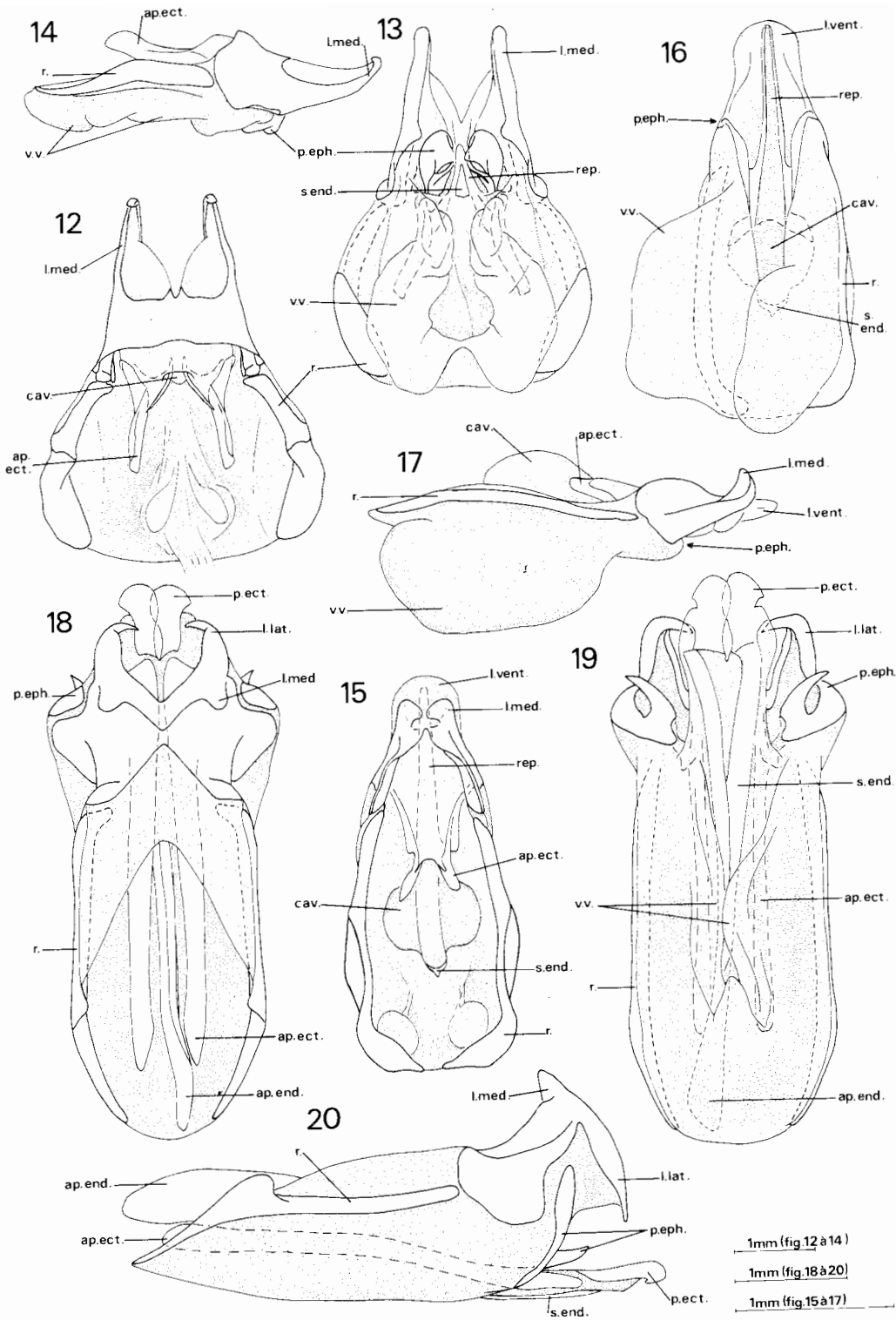


Fig. 12 à 20. Genitalia mâles (en vue dorsale, ventrale et de profil) de : *Tafalisca lurida* Walker, 1869 (Eneopteridae, Tafaliscinae, Tafaliscini) (fig. 12 à 14), *Hapithus* sp. (Podoscirtidae, Hapithinae, Hapithini) (fig. 15 à 17) et *Aphonomorphus mutus* (Podoscirtidae, Podoscirtinae, Aphonomorphini) (fig. 18 à 20). — Légendes : cf. tableau I.

Les caractères de la sclérite endophallique et de son apodème sont essentiels dans la délimitation des taxa. Chez les Grylloidea et monosclérophalles, qui comprennent la vaste majorité des Grylloidea actuellement connus, son évolution peut se retracer de la manière suivante (fig. 50) :

A son stade le moins évolué, le sclérite endophallique des monosclérophalles s'étend largement entre le gonopore et le repli ectophallique. L'apodème, quand il existe, se présente alors comme une crête longitudinale parcourant le sclérite endophallique.

Ce schéma de base se retrouve chez certains Phalangopsidae néotropicaux (cf. *Phalangopsis* Serville, 1831 (Phalangopsinae), fig. 21 à 23) et paléotropicaux (*Parendacustes* Chopard, 1924 a (Homoeogryllinae), fig. 32 à 34).

1) Une première voie d'évolution, caractéristique des Phalangopsidae, est marquée par la formation d'un apodème endophallique en lamelle, invagination transversale localisée à la base du sclérite endophallique, vers le gonopore.

Crête et/ou lamelle peuvent disparaître.

Chez les *Phalangopsinae*, néotropicaux, les Phalangopsini restent proches du schéma de base (cf. fig. 21 à 23 et 27-28). Chez les Luzarini au contraire, la crête médio-dorsale tend à se développer considérablement, véritable pont entre le sclérite endophallique et l'apex du repli ectophallique (cf. fig. 25). La lamelle basale, variable, se subdivise éventuellement dans le plan médian (cf. *Dyscophogryllus onthopagus* (Berg, 1981)).

Chez les *Homoeogryllinae*, sous-famille paléotropical de Phalangopsidae (cf. infra), la lamelle basale connaît parfois un développement important (cf. *Homoeogryllus* Guérin-Méneville, 1847 : fig. 29 à 31); il ne semble pas cependant que la crête médio-dorsale puisse atteindre un degré d'évolution comparable à celui observé chez les Luzarini.

Chez les autres monosclérophalles (sauf les Paragryllidae, de position incertaine (cf. II^e partie), deux voies d'évolution principales apparaissent, déterminées par l'emplacement relatif de la cavité dorsale et du sclérite endophallique (l'apodème endophallique n'est constitué que par la crête médio-dorsale initiale) :

2 a) Développement de la cavité dorsale en arrière du sclérite endophallique, c'est-à-dire entre le sclérite endophallique et le repli ectophallique.

Réduit dans le plan médian, le sclérite endophallique tend à se développer latéralement, le long de la cavité dorsale, prenant une forme en U caractéristique.

Il peut y avoir rupture entre les parties latérales et la partie médiane (qui porte l'apodème endophallique) du sclérite endophallique.

Les groupes concernés sont les Podoscirtidae et les Trigonidiidae.

Chez les *Podoscirtinae* (Podoscirtidae), cette structure apparaît clairement chez les Aphonormorphini (cf. fig. 19). Chez les Podoscirtini, elle est souvent masquée par la rupture du sclérite endophallique (cf. supra). Chez les Hapithinae (Podoscirtidae), le sclérite endophallique tend à disparaître (cf. fig. 15 et 16).

Chez les *Trigonidiidae*, il y a également rupture du sclérite endophallique. La partie médiane est généralement plus développée (évolution secondaire) chez les Nemobiinae (cf. fig. 36 à 46).

2 b) Développement de la cavité dorsale en avant du sclérite endophallique, c'est-à-dire entre le canal éjaculateur et le sclérite endophallique.

Le sclérite endophallique est situé au niveau de l'arc ectophallique, avec lequel l'apodème endophallique, variablement développé, peut plus ou moins fusionner.

Les groupes concernés sont les Eneopteridae et les Gryllidae.

Cette structure se retrouve parfaitement chez les Gryllidae (fig. 6 à 8). Elle est beaucoup moins évoluée et évidente chez les Eneopteridae (fig. 12 à 14). Chez les

Tafaliscinae, elle tend à se modifier considérablement (*cf.* Paroecanthini : régression des structures; Diatrypini : cavité dorsale hypertélique, repli ectophallique court, sclérifié en forme de boutoir).

L'évolution du complexe phallique se traduit également au niveau du développement et de la forme des invaginations épiphallique et épi-ectophallique (niveaux supérieurs, *cf.* tableau II a et b).

Enfin, la dissymétrie dorso-ventrale du complexe est de plus en plus prononcée, par suite de l'allongement de la partie dorsale de la couche épiphallique.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ET CLASSIFICATION

L'étude des genitalia mâles permet d'émettre des hypothèses quant à la phylogénie des Grylloidea et d'envisager leur classification (*cf.* fig. 51).

La classification que nous proposons, basée principalement sur du matériel néotropical, ne saurait englober l'ensemble des genres mondiaux, surtout chez les Grylloidea. Elle prend cependant en compte une large part de la faune de Grylloidea connue, et nous pensons qu'elle pourrait être susceptible de constituer un cadre général où s'inséreront les groupes non inclus ici (*cf.* niveau tribal, ou sous-familial pour les taxa non particulièrement étudiés (*cf.* Gryllidae)).

Infra-ordre des **Gryllidea** (2)

Super famille des *Gryllotalpoidea*

Famille des *Gryllotalpidae* (**mondiale**)

Super famille des *Myrmecophiloidae* ~~Neoglyptistoidae~~

Famille des *Malgasiidae* **stat. n. (Madagascar)**

Gorokhov (1984) définit les Malgasiinae comme une sous-famille des Myrmecophilidae. Les différences existant au niveau des genitalia mâles (*cf.* tableau II a) et de la morphologie externe (Myrmecophilidae caractérisés par un ovipositeur à valves dorsales enveloppantes, le bord du pronotum très réduit, les cerques pseudosegmentés, le fémur postérieur très large recouvrant le tibia postérieur au repos, leur très petite taille, l'aspect arrondi de leur corps,... (*cf.* Chopard, 1949)) nous conduisent à les considérer comme deux familles distinctes.

Famille des *Myrmecophilidae* (**mondiale**, une seule espèce connue d'Amérique du Sud).

Famille des *Mogoplistidae* (**mondiale**)

Super famille des *Grylloidea* **def. n.** (*cf.* liste de genres)

Famille des *Pteroplistidae* (**indo-malaise**)

Grylloidea diplosclérophalles :

Fig. 21 à 34. *Phalangopsidae*. — Genitalia mâles (en vue dorsale, ventrale et de profil) de : *Phalangopsis longipes* Serville, 1831 (*Phalangopsinae*, *Phalangopsini*) (fig. 21 à 23), *Luzara*, n. sp. (*Phalangopsinae*, *Luzarini*) (fig. 24 à 26), *Heterogryllus bordoni* Chopard, 1970 (*Phalangopsinae*, *Phalangopsini*) (fig. 27 et 28 : profil non représenté), *Homoeogryllus xanthographus* Guérin-Méneville, 1847 (*Homoeogryllinae*, *Homoeogryllini*) (fig. 29 à 31) et *Parendacustus cavicola* Chopard, 1924a (*Homoeogryllinae*) (fig. 32 à 34). — Dans une précédente publication (Desutter, 1985) sur le genre *Homoeogryllus*, nous avons employé une terminologie un peu différente pour les genitalia mâles, dont nous abordions juste l'étude. En particulier, le terme d'ancorae doit être remplacé par lophi médians, celui de bras par lophi latéraux et celui d'ectoparamères par paramères épiphalliques. — Légendes : *ap.end.cr.* : crête médio-dorsale de l'apodème endophallique; *ap.end.lam.* : lamelle basale de l'apodème endophallique. — Autres légendes : *cf.* tableau I.

(2) Nous ne reprendrons pas ici les divisions sous-familiales et/ou tribales proposées par les différents auteurs pour le matériel non néotropical : il nous semble en effet qu'il serait prématuré de décider de leur validité et/ou de leur statut en l'absence d'une étude exhaustive de chaque famille ou sous-famille. Cela concerne particulièrement les Myrmecophilidae, Mogoplistidae, Oecanthidae, Nemobiinae (*Trigonidiidae*) et Gryllidae.

gryllus Perkins, 1899 et *Thaumtogryllus* Perkins, 1899 (cf. Otte & Alexander, 1983). Nous ajoutons d'autre part *Paraphasius* Chopard, 1927 (cf. genitalia mâles, caractères de la tête et du pronotum, griffes bifides).

Famille des *Neoacridae* **nov.** (mondiale)

Les coupures sous-familiales sont encore incertaines. Deux tribus néotropicales sont cependant établies, les Neoacridini et les Strogulomorphini. Dans l'ancien Monde, les Neoacridae sont représentés par le genre *Paragryllodes* Karny, 1906.

Grylloidea monosclérophalles :

Famille des *Paragryllidae* **nov.**

Essentiellement néotropical (deux sous-familles, les Paragryllinae **nov.**, (deux tribus : Paragryllini **nov.** et Benoistellini **nov.**) et une nouvelle sous-famille non encore nommée), deux espèces en Afrique appartenant à la tribu des Paragryllini).

Famille des *Phalangopsidae* **def. n.** (mondiale)

Une partie des genres classiquement inclus dans les Phalangopsidae (cf. Chopard, 1968) sont transférés aux Paragryllidae et aux Neoacridae (cf. liste de genres).

Les coupures sous-familiales que nous proposons ici diffèrent également de la vision traditionnelle (cf. Hebard, 1928a, Hubbell, 1938, Kevan, 1982, Vickery, 1977). Nous distinguons en effet une sous-famille néotropical, les Phalangopsinae (2 tribus : Phalangopsini et Luzarini, ces derniers constituant l'élément dérivé de la sous-famille) et une sous-famille paléotropical, qui pourrait s'articuler plus ou moins autour du genre *Parendacustes* Chopard, 1924a, et comprend en outre le genre *Homoeogryllus* Guérin-Méneville, 1847 ainsi que probablement *Phaeophilacris* Walker, 1870 (et genres proches) et les trois genres australiens (cf. Otte & Alexander, 1983).

Pour cette sous-famille, nous proposons le nom d'Homoeogryllinae, *Parendacustes* étant proche d'*Homoeogryllus* (Homoeogryllini Gorokhov, 1986) (cf. fig. 21 à 34).

La famille des Cachoplistidae, créée par Chopard (1949) ne nous semble plus justifiée : par la structure de ses genitalia mâles, le genre *Cacoplistes* Brunner von Wattenvyl, 1873 (= *Cachoplistus* Saussure, 1877) se rapproche en effet des phalangopsidae, et plus particulièrement du genre *Homoeogryllus* (3).

Famille des *Trigonidiidae* **def. n.** (mondiale)

Nous réunissons dans cette famille les Trigoniminiinae (qui comprennent la tribu des Phylloscyrini (cf. Chopard, 1968) et les Nemobiinae, traditionnellement placés dans les Gryllidae.

Famille des *Podoscirtidae* **stat. n.** et **def. n.** (mondiale)

Famille des *Eneopteridae* **def. n.** (mondiale)

Traditionnellement (cf. Chopard, 1968 et Kevan, 1982), les Eneopteridae sont constitués de quatre sous-familles : Eneopterinae, Podoscirtinae, Itarinae (non étudiés ici) et Prognathogryllinae (transférés depuis aux Oecanthidae (cf. Otte & Alexander, 1983)).

Nous proposons d'élever au rang familial Eneopterinae et Podoscirtinae (cf. différences dans la structure de base du complexe phallique). D'autre part, une partie des genres inclus dans les Podoscirtinae sont transférés aux Eneopteridae **def. n.** où ils forment la sous-famille des Tafaliscinae (cf. liste de genres).

Famille des *Gryllidae* (mondiale)

Nous n'avons pas considéré dans notre étude les groupes suivants :

— *Pentacentridae* : Les genres néotropicaux regroupés dans cette famille forment un ensemble hétérogène à répartir dans plusieurs familles distinctes (cf. liste de genres). Les Pentacentridae (tels qu'ils sont définis par leur genre type) ne semblent donc pas présents en Amérique du Sud.

Nous conservons cependant ce groupe en tant que famille paléotropical.

— *Scleropteridae* : Famille non représentée en Amérique du Sud. Les genitalia mâles semblent proches de ceux des Gryllidae.

(3) L'appellation proposée ici pour la sous-famille paléotropical des Phalangopsidae reflète le choix du genre-type nominal : *Homoeogryllus*. Le nom de Cacoplistinae, qui découlerait de la loi de priorité, ne traduirait pas la réalité de la sous-famille, où *Cacoplistes* (pour lequel nous conservons la tribu des Cacoplistini) semble occuper une position marginale.

Du point de vue phylogénétique, les points importants à noter sont les suivants :

1. Le regroupement des Malgasiidae, Myrmecophilidae et Mogoplistidae (cf. genitalia mâles, tableau II a).

2. L'existence de trois lignées distinctes chez les Grylloidea : Pteroplistidae (famille marginale : relictuelle?), diplosclérophalles (incluant les Oecanthidae, dont

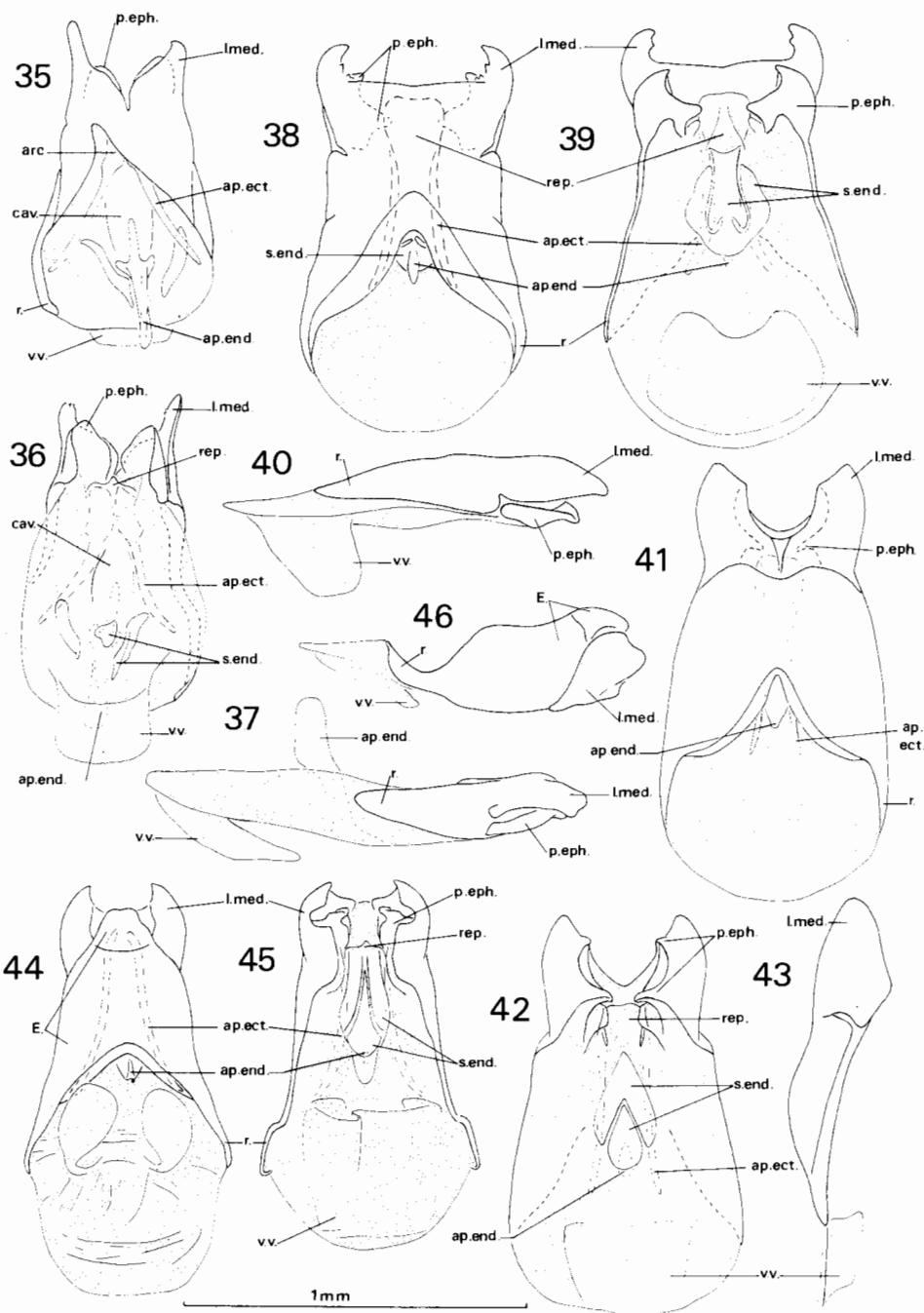


Fig. 35 à 46, *Trigonidiidae*. — Genitalia mâles (en vue dorsale, ventrale et de profil) de : *Cyrtoxipha gundlachi* Saussure, 1874 (*Trigonidiinae*) (fig. 35 à 37), *Cophoscottia palpata* Chopard, 1961 b (*Nemobiinae*) (fig. 38 à 40), *Eunemobius* sp. (*Nemobiinae*) (fig. 41 à 43) et *Pteronemobius longipennis* (Saussure, 1874) (*Nemobiinae*) (fig. 44 à 46). — Légendes : cf. tableau I.

les affinités demeuraient jusqu'à présent problématiques) et Monosclérophalles (compréant l'immense majorité des Grylloidea actuellement connus).

3. Chez les monosclérophalles : l'existence de trois lignées principales non équivalentes : les Phalangopsidae (groupe ancien), l'ensemble Trigonidiidae-Podoscirtidae et l'ensemble Eneopteridae-Gryllidae.

Ces regroupements diffèrent notablement des relations traditionnellement admises.

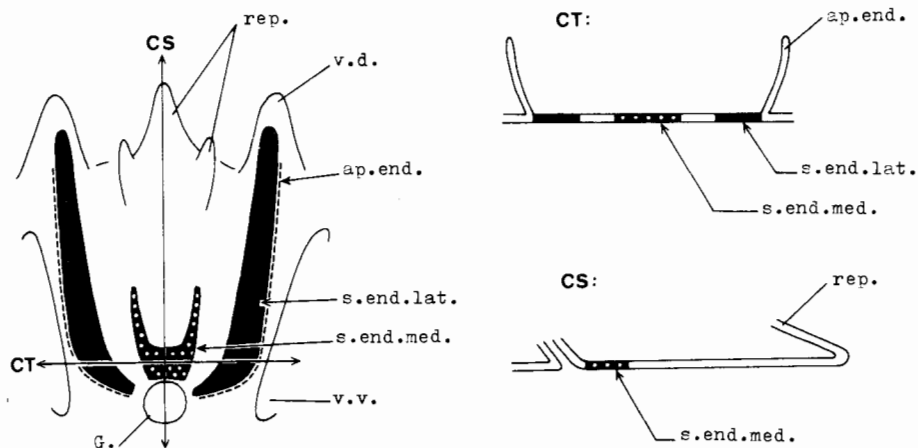


Fig. 48. Structure de l'endophalle chez les *Grylloidea diplosclérophalles* (schémas en vue ventrale, en coupe sagittale et en coupe transversale). — Légendes : *ap.end.* : apodème endophallique ; *CS* : coupe sagittale ; *CT* : coupe transversale ; *G* : gonopore ; *rep.* : repli ectophallique ; *s.end.lat., med.* : sclérite endophallique, partie latérale, partie médiane ; *v.d.* : valve dorsale ; *v.v.* : valve ventrale.

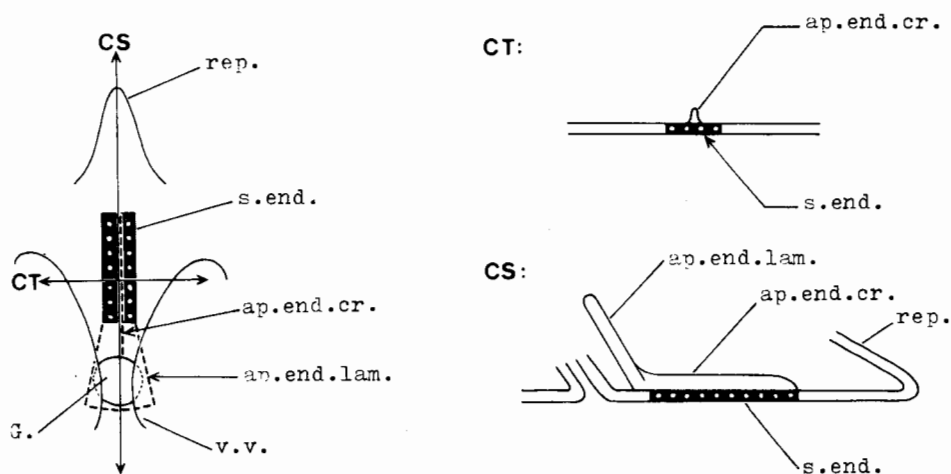


Fig. 49. Structure de l'endophalle chez les *Grylloidea monosclérophalles*, type *Phalangopsidae* (schémas en vue ventrale, en coupe sagittale et en coupe transversale). — Légendes : *ap.end.cr.* : crête médio-dorsale de l'apodème endophallique ; *ap.end.lam.* : lamelle basale de l'apodème endophallique ; *CS* : coupe sagittale ; *CT* : coupe transversale ; *G* : gonopore ; *rep.* : repli ectophallique ; *s.end.* : sclérite endophallique ; *v.v.* : valve ventrale.

DISCUSSION

Gorokhov (1984, 1986 a, b) étudie les genitalia mâles des Ensifères et plus particulièrement des Grylloidea (Grylloidea pour cet auteur) et propose une hypothèse de phylogénie pour ce groupe.

Nous présenterons brièvement les résultats obtenus et les comparerons avec nos propres résultats, en mettant l'accent sur les points communs et les divergences.

a) **Résultats de Gorokhov** (1984, 1986 a, b) :

— *Structure des genitalia mâles* :

Selon Gorokhov (1984), la structure de base des genitalia mâles des Ensifères est un repli annulaire autour du gonopore : le pli dorsal se compose de deux volumineux lobes latéraux, entre lesquels se forment 1 ou 2 lobes plus fins ; le pli ventral comporte 1 à 3 lobes de développement variable. Tous les éléments structuraux des genitalia mâles de Gryllidea se forment à partir de cet unique anneau.

— *Évolution des genitalia mâles* :

Toujours selon Gorokhov (1984), l'évolution des genitalia mâles des Ensifères s'est effectuée dans deux directions différentes :

1. Formation d'un sclérite transversal à la base du pli dorsal. Sur ce sclérite peuvent apparaître des crochets ou des tubercules.

Cette structure se retrouve chez les Gryllotalpidae, certains Mogoplistinae, *Malgasia* Uvarov, 1940 et les Tettigonioidae. La structure des genitalia des Myrmecophilidae dérive de celle de *Malgasia*, avec éventuellement une simplification secondaire.

2. Formation d'un véritable épiphalle, par fusion des lobes latéraux du pli dorsal.

Cette structure serait apparue indépendamment chez certains Raphidophoridae, et chez les Mogoplistinae et les Gryllidae.

— *Phylogénie des Gryllidea* (Grylloidea de Gorokhov) :

1. **Au niveau supérieur** (fig. 52), les Mogoplistidae sont réunis avec les Gryllidae : les Myrmecophilidae sont hypothétiquement regroupés avec les Gryllotalpidae (cf. Gorokhov, 1984).

Les caractères utilisés concernent — les genitalia mâles (cf. supra) — l'appareil stridulatoire (absence du miroir chez les Gryllotalpidae ; *Malgasia* et Myrmecophilidae aptères — la soudure du tergite X et de l'épiprocte (synapomorphie des Gryllidae et Mogoplistidae, selon Gorokhov (op. cit.)).

2. **Au niveau inférieur** (fig. 53), les Grylloidea (Gryllidae de Gorokhov (1986 a, b)) sont divisés en six groupes (composition des groupes : cf. fig. 53) :

— deux groupes à position marginale et à parenté phylogénétique non établie : groupe « Pteroplistidae » et groupe « Cachoplistidae », ce dernier réunissant les Cachoplistinae (Homoeogryllini et Cachoplistini) et les Oecanthinae ;

— quatre groupes issus de deux voies évolutives, la première constituée des groupes « Trigoniidiidae » et « Podoscirtidae », la seconde des groupes « Eneopteridae » (où sont placés les Phalangopsinae) et « Gryllidae ».

Les caractères utilisés sont essentiellement des caractères de morphologie externe (cf. valves de l'ovipositeur, hypopharynx,...), généralement reliés à des phases successives d'adaptation à des milieux différents (les diverses glandes des mâles devraient apporter des informations complémentaires).

Selon Gorokhov (1986 b : 856-858), les points principaux qui caractérisent les genitalia des Grylloidea par rapport au type de base des Ensifères sont la sclérification de l'épiphalle et le développement de ce qui semble correspondre à notre repli ectophallique et qui, pour Gorokhov (1986 b, fig. 2), a pu se former de deux manières différentes. Le type primitif des genitalia des Grylloidea serait assimilable à celui de *Nemobius* Serville, 1839 et il existerait des phénomènes d'évolution parallèle entre diverses sous-familles.

b) **Comparaison des deux études** :

— *Structure et évolution des genitalia* :

Par rapport à la structure de base que nous proposons pour les Gryllidea, une structure en anneau simple autour du gonopore représenterait un stade primitif :

seuls l'épiphalle et l'endophalle seraient en effet présents. L'existence de l'invagination épi-ectophallique chez les Gryllidea (cf. fig. 1 et 2 et tableau II a et b) implique à l'évidence la présence d'une couche intermédiaire ectophallique, qui n'apparaît pas dans l'interprétation de Gorokhov.

La définition des éléments structuraux des genitalia mâles et donc l'étendue des possibilités d'homologation s'en trouvent affectées.

Les phénomènes d'évolution parallèle pour les genitalia mâles (tels que nous les avons étudiés ici) nous semblent excessivement restreints chez les Grylloidea : la majorité des familles, sous-familles et tribus sont caractérisées par la structure de leur genitalia : caractères de l'endophalle (cf. fig. 50) et de l'épiphalle (cf. fig. 47) (cf. également fig. 3 à 46).

— *Relations phylogénétiques :*

Les résultats obtenus par Gorokhov (1984, 1986 a, b) ne concordent que partiellement avec nos propres résultats (cf. fig. 51 à 53) :

ACCORD

DÉSACCORD

Séparation des Gryllotalpoidea.

Relations entre les Mogoplistidae, les Myrmecophilidae et les Malgasiidae.

Subdivision des Grylloidea en trois sous-ensembles :

Affinités des Oecanthidae (1).

— Pteroplistidae;

— Un sous-ensemble restreint comprenant les Oecanthidae;

— Un sous-ensemble comprenant l'immense majorité des Grylloidea connus.

(Gorokhov ne précise pas cependant les relations entre les trois sous-ensembles.

Définition et affinités des Phalangopsidae (2).

Distinction de deux groupes frères :

Définition des Eneopteridae (1) & (2).

— Trigonidiidae et Podoscirtidae;

Place des Paroecanthini (3).

— Eneopteridae et Gryllidae.

Niveau des Hapithinae (Hapithini pour Gorokhov).

Regroupement des Trigonidiinae et des Nemoibiinae.

Interprétation du sens de l'évolution entre ces deux groupes. (4)

(1) Gorokhov (1986 a) reprend la sous-famille des Cachoplistinae (cf. Chopard, 1968) en y incluant le genre *Homoeogryllus* et la réunit aux Oecanthinae (groupe « Cachoplistidae »), les Phalangopsinae constituant une sous-famille des Eneopteridae.

Ces relations sont infirmées par la dichotomie diplosclérophalles-monosclérophalles (cf. supra : évolution de l'endophalle), la place des Phalangopsidae dans les monosclérophalles et les parentés évidentes du genre *Homoeogryllus* (et *Cacoplistes*) avec les autres Phalangopsidae (dont le genre type *Phalangopsis* Serville, 1831; cf. fig. 21 à 34).

(2) Le groupe « Eneopteridae » proposé par Gorokhov (1986 a) nous paraît hétérogène : le problème des Phalangopsidae a déjà été évoqué (cf. (1)). D'autre part, *Landreva* Walker, 1869 et les genres apparentés, qui appartiennent effectivement à la lignée Eneopteridae-Gryllidae, nous semblent plus proches des Gryllidae que des Eneopteridae par la structure de leur épiphalle.

L'étude du matériel néotropical nous a conduit à créer la sous-famille des Tafaliscinae, groupe frère des Eneopterinae, composée des Tafaliscini nov. et de trois autres tribus dérivées (dont les Paroecanthini Gorokhov, 1986 a). Le genre *Hemi-*

gryllus Saussure, 1877 (*incertae sedis*) pourrait y être rattaché. L'équivalence entre nos Tafaliscinae et les Hemigryllinae de Gorokhov (1986 a) n'est pas absolue, étant donné l'inégalité du matériel observé et la signification différente accordée aux deux sous-familles.

(3) Nous plaçons personnellement les Paroecanthini dans les Tafaliscinae. Ils se caractérisent par une forte régression de la structure des genitalia mâles. Cette tendance commence à apparaître chez *Amblyrhetus* Kirby, 1906, qui conserve cependant les caractères des Tafaliscinae (*cf.* sclérite endophallique).

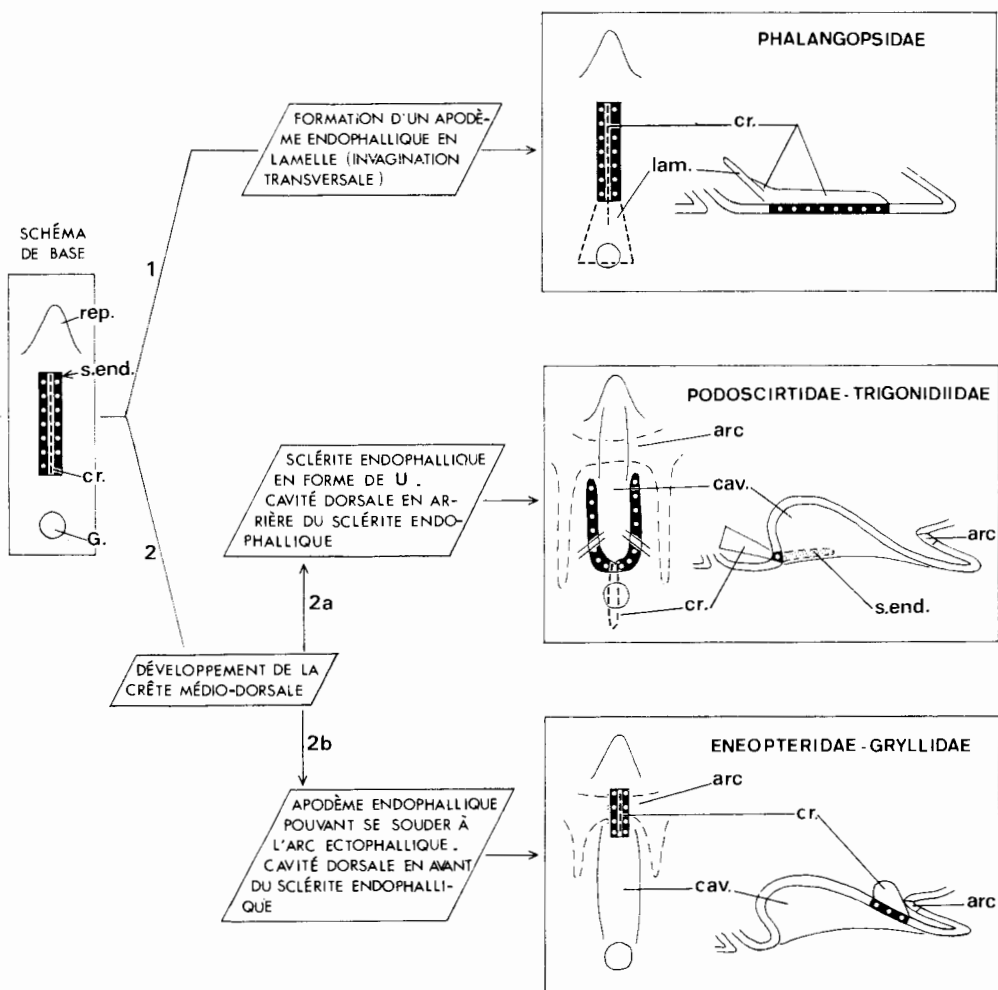


Fig. 50. Évolution de la structure de l'endophalle chez les *Grylloidea monosclerophalles* (*cf.* texte). — Schémas en vue ventrale et en coupe sagittale. — Légendes : *arc* : arc ectophallique; *cav.* : cavité dorsale; *cr.* : crête médio-dorsale de l'apodème endophallique; *G* : gonopore; *lam.* : lamelle basale de l'apodème endophallique; *rep.* : repli ectophallique; *s.end.* : sclérite endophallique.

(4) Outre la similitude de leurs genitalia mâles (*cf.* fig. 35 à 46), les Trigonidiinae et les Nemobiinae se rapprochent par de nombreux caractères de morphologie externe (appareil stridulatoire du mâle : harpe avec une seule nervure longitudinale — tibia postérieur non serrulé — premier tarsomère du tarse postérieur sans épines dorsales — soies drues sur le vertex — ovipositeur aplati latéralement).

L'évolution des genitalia mâles (migration latéroventrale des lophi médians, repoussant les paramères épiphalliques qui tendent à disparaître) semble bien suggérer que les Nemobiinae constituent l'élément dérivé de la famille.

CONCLUSION

Sur la figure 54 nous avons essayé d'élaborer une synthèse entre notre étude et celle de Gorokhov.

Malgré les différences importantes dans l'interprétation de la structure et l'évolution des genitalia mâles, et dans la définition et le regroupement des taxa, certaines constantes se retrouvent dans les deux systèmes phylogénétiques proposés. Il est raisonnable de penser que ces points d'accord constituent une trame de base assurée de la phylogénie des Gryllidea.

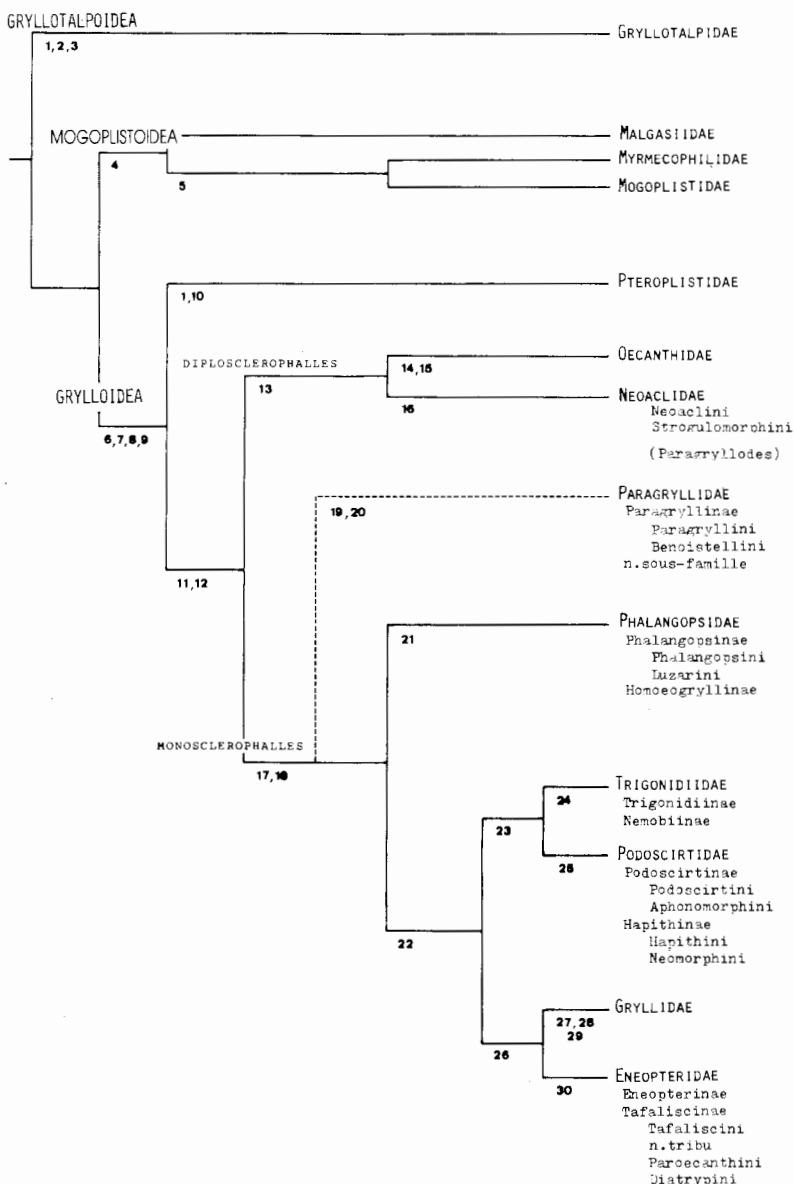


Fig. 51. Phylogénie des *Gryllidea* : Hypothèse résultant de l'étude présente. — Les principaux caractères des genitalia mâles sont indiqués (cf. liste correspondante p. 238-239). Tous ne sont pas assimilables à des apomorphies s.str. — Les niveaux de branchement sont arbitraires.

Les désaccords semblent provenir en partie du matériel étudié par chaque auteur, en particulier de son origine biogéographique et de la variété des formes observées (les Phalangopsidae en sont l'exemple le plus frappant).

Annexe 1 : Liste préliminaire des genres néotropicaux de *Grylloidea* :

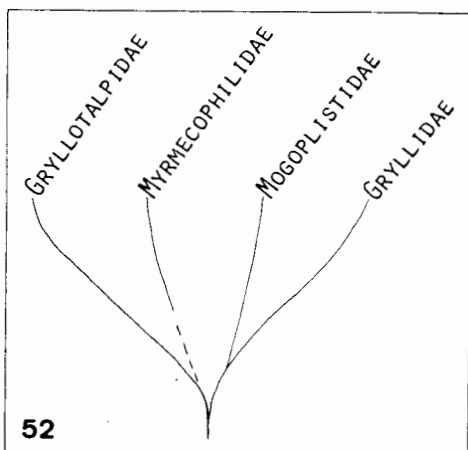
(Pour les genres hétérogènes ou pour les genres dont l'espèce type n'a pu être observée, l'espèce étudiée est citée.)

Diplosclérophalles :

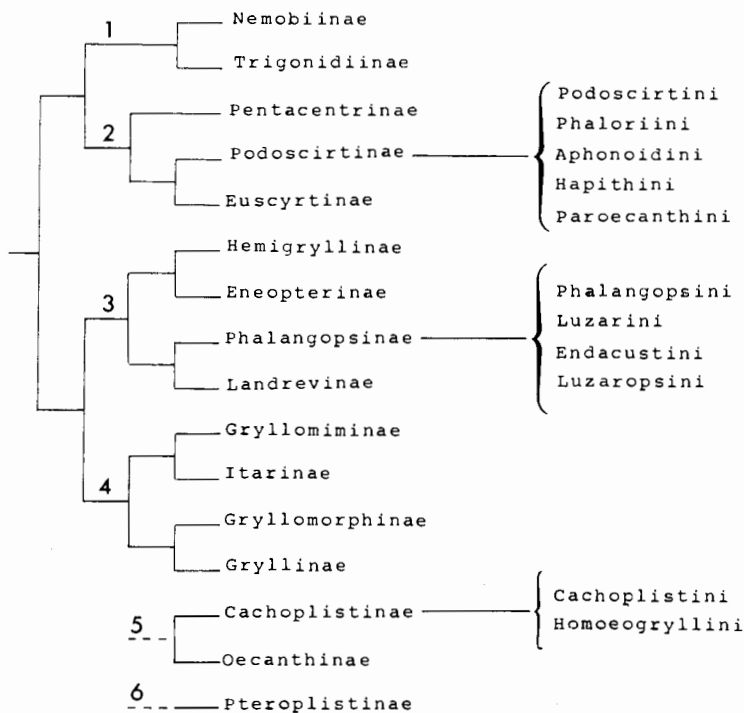
— **Oecanthidae :**

Oecanthus Serville, 1831

Neoxabea Kirby, 1906



1. groupe "Trigonidiidae"
2. groupe "Podoscirtidae"
3. groupe "Eneopteridae"
4. groupe "Gryllidae"
5. groupe "Cachoplistidae"
6. groupe "Pteroplistidae"



53

Fig. 52 et 53, Hypothèse proposée par Gorokhov (1984, 1986 a, b) pour la phylogénie des *Grylloidea* (*Grylloidea* de cet auteur). — Fig. 52 : Niveaux supérieurs (d'après Gorokhov, 1984). Fig. 53 : Phylogénie des *Grylloidea* (*Gryllidae* de Gorokhov) d'après Gorokhov, 1986 b). Les divisions tribales ont été ajoutées pour certaines sous-familles. — Comparer avec l'hypothèse proposée ici (fig. 51).

— **Neoaclidae** nov. :

Neoaclini nov.

Neoacla n. genre

Acla (4) Hebard, 1928 b

quatre nouveaux genres

Strogulomorphini nov.

Strogulomorpha n. genre

quatre nouveaux genres en cours d'étude.

Monosclérophalles :

— **Paragryllidae** nov.

● **Paragryllinae** nov.

Paragryllini nov.

Paragryllus Guérin-Méneville, 1844

deux nouveaux genres

Benoistellini nov.

Benoistella Uvarov, 1939

- Nouvelle sous-famille non encore nommée (un nouveau genre, trois nouvelles espèces).

— **Phalangopsidae**

● **Phalangopsinae**

Phalangopsini

Phalangopsis Serville, 1831

Heterogryllus Saussure, 1874

Uvaroviella Chopard, 1923

Aclodes Hebard, 1928 b

un nouveau genre.

Luzarini

groupe *Lernecae* :

Lerneca Walker, 1869

Tairona Hebard, 1928 a

Gryllosoma Hebard, 1928 a

sept nouveaux genres

groupe *Luzarae* :

Luzara Walker, 1869

Rehniella Hebard, 1928 a

Paracophus Chopard, 1947

Amphiacusta fuscicornis (Serville, 1839)

sept nouveaux genres, dont deux à position incertaine dans le groupe

Endecous itatibensis Rehn, 1918 a

Niquirana Hebard, 1928 a

Dyscophogryllus Rehn, 1901

Palpigera Hebard, 1928 a

Amusina Hebard, 1928 a

Amphiacusta spectrum (Walker, 1869)

cinq nouveaux genres, dont deux à position incertaine dans le groupe

Strinatia Chopard, 1970

Eidmanacris Chopard, 1956

Luzarida Hebard, 1928 a

Position incertaine : *Tohila* Hubbell, 1938 (décrit dans les *Pentacentridae*).

(4) Nous proposons de désigner comme espèce type du genre *Acla* *A. multivenosa* Chopard, 1937 : *Heterogryllus crassicornis* Saussure, 1878, donnée comme espèce type d'*Acla* par Hebard, est voisine d'*Heterogryllus bordoni* Chopard, 1970, elle-même proche, selon Chopard (1970), de l'espèce type du genre *Heterogryllus* Saussure, 1874, *H. ocellaris* (Phalangopsidae, Phalangopsinae, Phalangopsini).

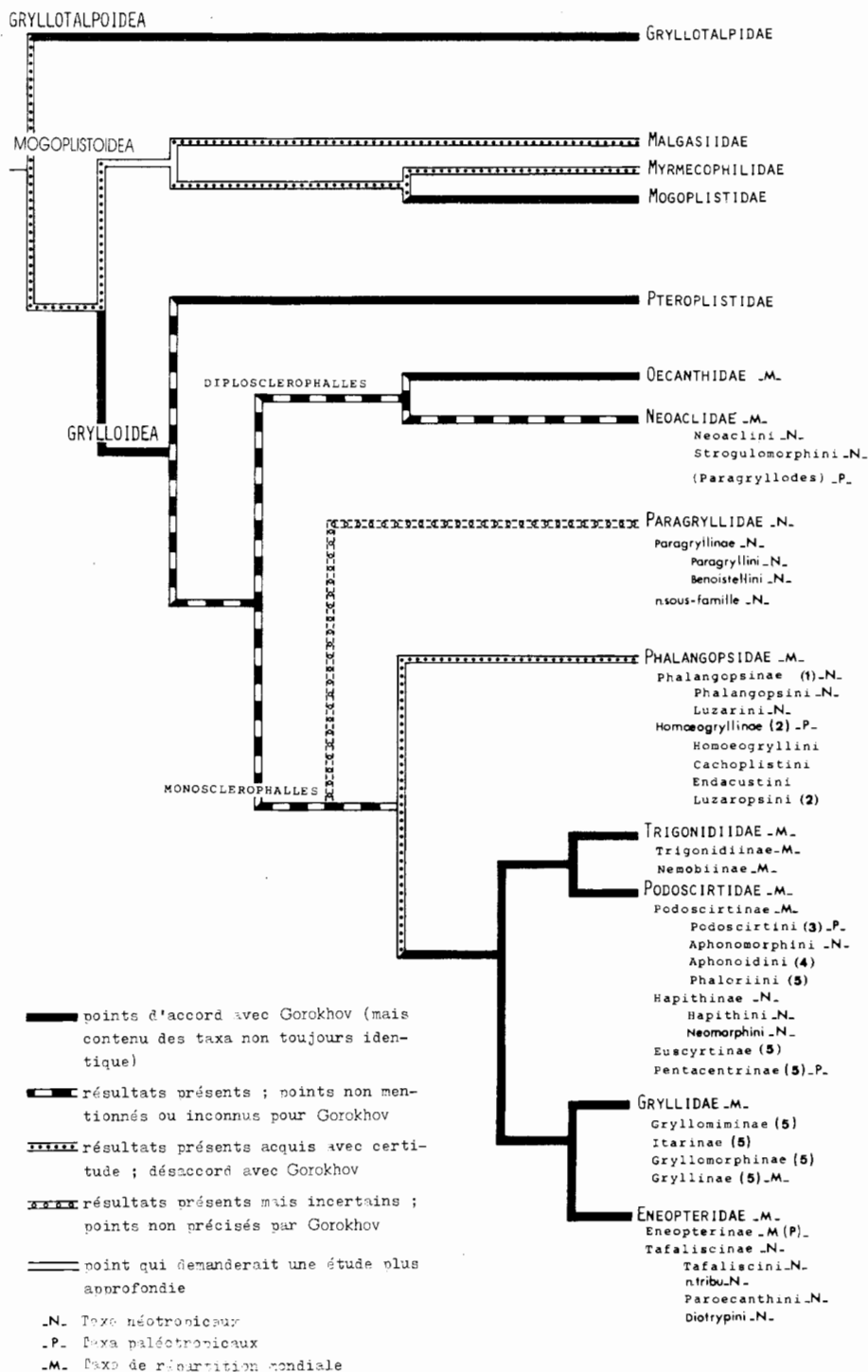
Podoscirtidae :

● Podoscirtinae :

Aphonormorphini nov.

Aphonormorphus Rehn, 1903

deux nouveaux genres.



Le vaste genre *Aphonomorpha* est hétérogène du point de vue structure des genitalia mâles. Dès à présent, les éléments sont réunis pour créer quatre genres nouveaux à partir des espèces : *A. major* Chopard, 1912, *A. obscurus* Chopard, 1956, *A. griseus* Chopard, 1912 et *A. deceptor* Chopard, 1956.

Euaphonus Hebard, 1928 b

un nouveau genre

Paraphonus Hebard, 1928 b

Trois nouveaux genres, dont l'un comprend *Aphonomorpha bicolor* Hebard, 1928 c et *Eneopteroides flavifrons* Chopard, 1956 (décrit dans les Eneopterinae).

● Hapithinae nov.

Hapithini Gorokhov, 1986 a

Hapithus Uhler, 1864

Laurepa Walker, 1869

deux nouveaux genres, dont l'un comprend *Orocharis cayennensis* Saussure, 1877.

Neomorphini nov.

Neomorpha n. genre

espèce type : *Aphonomorpha cearensis* Rehn, 1917 (comprend également *A. novus* Rehn, 1917)

cinq nouveaux genres, dont l'un comprend *Paraphonus vicinus* Chopard, 1956.

Genres à position incertaine :

a) *Orocharis lividus* Chopard, 1912

b) *Podoscirtodes* Chopard, 1956

Laurepa maroniensis Chopard, 1912

Phyllogryllus pipilans Saussure, 1878

un nouveau genre.

— Eneopteridae :

● Eneopterinae :

Eneoptera Burmeister, 1838

Ponca Hebard, 1928 c

Ligypterus Saussure, 1878.

● Tafaliscinae nov. (5)

Tafaliscini nov.

Tafalisca Walker, 1869

nouvelle tribu non encore nommée (trois nouveaux genres)

Paroecanthini Gorokhov, 1986 a

Paroecanthus Saussure, 1859

Amblyrhetus Kirby, 1906

un nouveau genre comprenant les espèces sud-américaines du genre *Paroecanthus*.

Diatrypini nov.

Diatrypa Saussure, 1874

Prodiatrypa n. genre

Fig. 54. Essai de synthèse entre l'étude présente et celle de Gorokhov. — (1) : Tels qu'ils sont définis par le genre type *Phalangopsis* Serville, 1831. — (2) : Divisions sous-familiales des Phalangopsidae : cf. texte. Nous ne sommes absolument pas sûre de la position de *Luzaropsis* Chopard, 1925 a dans les Homoeogryllinae. — (3) : Tels qu'ils sont définis par le genre type *Podoscirtus* Serville, 1839. — (4) : Tels qu'ils sont définis par le genre type *Aphonoides* Chopard, 1940 s.str. : ce genre est en effet hétérogène. Certaines espèces (cf. *A. ocellaris* Saussure, 1878) se rapprochent de *Dolichogryllus griseus* Chopard, 1932 et de *Acrophonus jeanneli* Chopard, 1932 pour former un petit groupe (uniquement africain ?) dont le statut reste à définir. — (5) : Nous n'avons pas suffisamment étudié ces groupes pour nous prononcer sur leur validité et/ou leur statut et nous adoptons donc ici le point de vue de Gorokhov (1986 b). Il nous a cependant été donné d'observer les genitalia du genre *Itara* Walker, 1869 et nous avons de sérieuses réserves quant à sa parenté avec les Gryllinae. D'autre part, ainsi que nous l'avons déjà signalé (cf. texte), les genres voisins de *Landreva* Walker, 1869 nous semblent plus proches des Gryllidae que des Eneopteridae.

(5) Nous préférons appeler cette sous-famille Tafaliscinae, du genre *Tafalisca* Walker, 1869, et non pas Paroecanthinae, comme le préconiserait la loi de priorité (d'après Paroecanthini Gorokhov, 1986 a), en raison du caractère extrêmement dérivé des genitalia mâles des Paroecanthini (structure fortement régressée).

espèce type : *Diatrypa annulicornis* Chopard, 1912
un nouveau genre.

— **Gryllidae :**

Trois groupes de genres à statut indéterminé :

- a) *Anurogryllus* Saussure, 1877
Urogryllus fulvaster (Chopard, 1956)
Aphemogryllus Rehn, 1918 b (décrit dans les Pentacentridae)
un nouveau genre
- b) *Miogryllus* Saussure, 1877
Megalogryllus Chopard, 1929 a
deux nouveaux genres
- c) *Gryllus* Linnaeus, 1758.

— **Trigonidiidae :**

● **Trigonidiinae :**

Anaxipha Saussure, 1874
Cyrtoxipha Saussure, 1874
Hebardinella Chopard, 1931
Symphiloxiphus Rehn, 1906
un nouveau genre.

Identité générique incertaine :

Rhincogryllus Chopard, 1925 b
Metioche Stål, 1877

Phylloscyrtini :

Phylloscyrtus Guérin-Méneville, 1844
Phyllopalpus Uhler, 1864
Cranistus Stål, 1860.

● **Nemobiinae :**

Argizala Walker, 1869
Eunemobius Hebard, 1913
Pteronemobius Jacobson & Bianchi, 1904
Hygronemobius Hebard, 1915
deux nouveaux genres.

Genres à position incertaine :

Eugryllina Hebard, 1928 b
Hapithoides Hebard, 1928 c (Tafaliscinae?)
Hemigryllus Saussure, 1877 (Tafaliscinae)
Laranda Walker, 1869
Nemobiopsis Bolivar, 1890
Odontogryllus Saussure, 1877 (Tafaliscinae)
Stenoecanthus Chopard, 1912 (Tafaliscinae?)
Trigonidomimus Caudell, 1912.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement le Dr C. Amédégnato, qui nous fut d'une aide constante tout au long de la réalisation de notre étude.

Nous remercions également le Dr D.K. McE Kevan (Lyman ent. Museum, Canada), pour la lecture de notre manuscrit, les nombreux commentaires qu'il nous a adressés à son sujet et la communication de son article sous presse, ainsi que : le Pr A.V. Gorokhov (Zoological Institut, Leningrad), pour la communication de ses articles, le Dr B. Hauser (Muséum d'Histoire Naturelle, Genève), le Dr R. Krause (Staatliches Museum für Tierkunde, Dresde), Mme J. Marshall (British Museum (National History), Londres), D.A. Nickle (Smithsonian Institution, Washington), le Dr Otte et D. Azuma (Academy of Natural Sciences, Philadelphie) pour leur aimable collaboration.

- AMÉDÉGNATO C., 1976. — Structure et évolution des genitalia chez les *Acrididae* et familles apparentées. — *Acrida*, 5 : 1-16.
- BERG C., 1891. — *Discophus onthophagus*, un nuovo grillo uruguayo cavernicola. — *An. Soc. cient. Argent.*, 32 : 5-7.
- BOLIVAR I., 1890. — Diagnosis de Ortopteros nuevos. — *An. Soc. españ. Hist. nat.*, 19 : 299-334.
- BRUNNER von WATTENWYL C., 1873. — Systèmes de Gryllides. — *Schweiz. ent. Ges.*, 4 : 163-170.
— 1895. — On the Orthoptera of the Sandwich Islands. — *Proc. zool. Soc. London* : 891-897.
- BURMEISTER H., 1838. — Handbuch der Entomologie. Zweiter Band, zweite Abteilung, Kaukerke. Gymnognatha. — Berlin, Th. Ch. F. Enslin, pp. 397-756.
- CAUDELL A.N., 1912. — A new genus and species of *Gryllidae* from Texas. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, 14 : 187-188.
- CHOPARD L., 1912. — Contribution à la faune des Orthoptères de la Guyane française. — *Annls Soc. ent. Fr.*, 81 : 401-432.
— 1923. — Description d'un Gryllide cavernicole de la Jamaïque (Orthoptères). — *Bull. Soc. ent. Fr.* : 84-86.
— 1924a — Note sur quelques Orthoptères cavernicoles de Sumatra et de Java. — *Annls Soc. ent. Fr.*, 93 : 189-192.
— 1924b — The fauna of an island in the Chilka lake. The Dermaptera and Orthoptera of Barkuda island. — *Rec. Ind. Mus.*, 26, 2 : 165-191.
— 1925a — The *Gryllidae* of Ceylon in the British Museum. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, 9, 15 : 505-536.
— 1925b — Descriptions de Gryllides nouveaux. — *Annls Soc. ent. Fr.*, 94 : 291-332.
— 1927. — Descriptions de Gryllides nouveaux. — *Annls Soc. ent. Fr.*, 96 : 147-174.
— 1929a. — Descriptions de Gryllides américains nouveaux. — *Rev. Chil. Hist. nat.* : 522-531.
— 1929b. — *Spolia Mentawiensa. Gryllidae*. — *Bull. Raffles Mus.*, 2 : 98-118.
— 1931. — Dr. E. Mjöberg's zoological collections from Sumatra. 12. Gryllidae. — *Ark. Zool.*, 23 A/9, 17 p.
— 1932. — Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912) (*Gryllidae*). — *EOS, Rev. españ. Ent.*, 8 (4) : 325-352.
— 1937. — Notes sur les Gryllides et Tridactylides du Deutsches Entomologisches Institut et descriptions d'espèces nouvelles. — *Arb. morph. taxon. Ent. Berlin-Dahlem*, 4, 2 : 136-152.
— 1940. — Results of the Oxford University expedition to Sarawak (Borneo), 1932. *Gryllacrididae* and *Gryllidae* (Orthoptera). — *Ent. monthly Mag.*, 76 : 189-204.
— 1947. — Note sur les Orthoptères cavernicoles du Mexique. — *Ciencia* : 67-70.
— 1949. — Ordre des Orthoptères : 617-722 in P.P. GRASSE (Ed). — *Traité de Zoologie*, tome IX, Masson, Paris.
— 1956. — Some crickets from South America (*Grylloidea* and *Tridactyloidea*). — *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 106 : 241-293.
— 1961a. — Les divisions du genre *Gryllus* basées sur l'étude de l'appareil copulateur (Orthoptères *Gryllidae*). — *EOS, Rev. españ. Ent.*, 37 (3) : 267-287.
— 1961b. — Orthoptères *Gryllidae* et *Gryllacrididae* de l'Angola. — *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 56 : 15-68.
— 1968. — *Orthopterorum Catalogus*, Pars 12. — Ed. M. Beier, Dr W. Junk N.V.'s Gravenhage.
— 1969. — The fauna of India. *Orthoptera*. vol. 2 : *Grylloidea*. — Baptist Mission Press, Calcutta.
— 1970. — Description de Gryllides cavernicoles nouveaux (Orthoptères *Phalangopsidae*). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 75 : 117-123.
- DESUTTER L., 1985. — Étude préliminaire des espèces africaines du genre *Homoeogryllus* Guérin-Ménéville (*Grylloidea*, *Phalangopsidae*). — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (2) : 189-206.
- GOROKHOV A.V., 1984. — A contribution to the taxonomy of modern *Grylloidea* (Orthoptera) with a description of new taxa. — *Zool. Zh.*, 63 (11) : 1641-1651 (en ru.; res. en ang.).
— 1986a. — System and morphological evolution of crickets from the family *Gryllidae* (Orthoptera) with description of new taxa. — *Communication 1 - Zool. Zh.*, 65 (4) : 516-527 (en ru.; res. en ang.).
— 1986b. — System and morphological evolution of crickets from the family *Gryllidae* (Orthoptera) with description of new taxa. — *Communication 2 - Zool. Zh.*, 65 (6) : 851-858 (en ru.; res. en ang.).
- GUÉRIN-MÉNEVILLE F.-E., 1844. — Iconographie du règne animal de G. Cuvier. Paris, J.-B. Baillère, 1829-1844.
— 1847. — in LEFEBVRE, Voyage en Abyssinie, 6, Paris, Bertrand.
- HEBARD M., 1913. — A revision of the species of the genus *Nemobius* (Orthoptera : *Gryllidae*) found in North America north of the Isthmus of Panama. — *Proc. Ac. nat. Sc. Philad.*, 65 : 394-492.
— 1915. — The genus *Hygronemobius*, with the description of one new species (Orthoptera : *Gryllidae*). — *Ent. News*, 26 : 193-199.
— 1928a. — The group *Luzarae* of the subfamily *Phalangopsinae* (Orthoptera : *Gryllidae*). — *Trans. Am. ent. Soc.*, 54 : 1-56.
— 1928b. — Studies of the *Dermaptera* and *Orthoptera* of Colombia. Orthopterous Family *Gryllidae*. — *Trans. Am. ent. Soc.*, 54 : 79-124.

- 1928 c. — Studies in the *Gryllidae* of Panama. — *Trans. Am. ent. Soc.* 54 : 233-294.
- HUBBELL T.H., 1938. — New cave crickets from Yucatan, with a review of the *Pentacentrinae* and studies of the genus *Amphiacusta* (*Orthoptera : Gryllidae*). — *Carnegied Inst. Wash. Publ.*, 491 : 191-233.
- JACOBSON G.G. & BIANCHI V.L., 1904. — *Orthoptera* and *Pseudoneuroptera* of the Russian Empire (Priamokrylyia i lozhnostchatokrylyia Rossiiskoi imperii). — Izdanie A.F. Devriena, St Petersburg.
- KEVAN D.K. McE., 1977. — The higher classification of the orthopteroid insects : a general view. — *Mem. Lym. ent. Mus. Res. Lab.*, 4 : 1-31.
- 1982. — *Orthoptera : 352-379* in S.P. PARKER (Ed) *Synopsis and classification of living organisms*, McGrawHill, New York.
- 1987. — Cricket quibbles. — *Metaleptea* (sous presse).
- KIRBY W.F., 1906. — A synoptic catalogue of *Orthoptera*. — *British Museum, London*, 2 (1) : 562 p.
- LINNAEUS C., 1758. — *Systema Naturae* (Ed. X).
- OTTE D. & ALEXANDER R.D., 1983. — The Australian crickets (*Orthoptera : Gryllidae*). — *Acad. nat. Sc. Philad., Monogr.*, 22 : 477 pp.
- PERKINS R.C.L., 1899. — *Orthoptera : 1-30* in D. SHARP (Ed.) *Fauna Hawaïensis*, 2 (1), Cambridge University Press.
- REHN J., 1901. — Some necessary changes in names of *Orthoptera*. — *Can. Ent.*, 33 : 271-272.
- 1903. — Description of a new genus of *Gryllidae* with a note on the genus *Aphonogryllus*. — *Ent. News*, 14 : 258-260.
- 1906. — Descriptions of three new species of Katadids and a new species of crickets from Costa Rica. — *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 30 : 597-605.
- 1917. — The Stanford Expedition to Brazil, 1911. *Orthoptera* II. — *Trans. Am. ent. Soc.*, 43 : 89-154.
- 1918 a. — On *Dermaptera* and *Orthoptera* from Southeastern Brazil. — *Trans. Am. ent. Soc.*, 44 : 181-222.
- 1918 b. — On a collection of *Orthoptera* from the state of Para, Brazil. — *Proc. Acad. nat. Sc. Philad.*, 70 : 144-236.
- SAUSSURE H., 1859. — *Orthoptera nova americana*. — *Rev. Mag. Zool.*, (2) 11, 16 pp.
- 1874. — Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique centrale, 6^e partie : études sur les Myriapodes et les Insectes. Imprimerie Impériale, Paris : 531 pp.
- 1877. — Mélanges Orthoptérologiques, V^e fasc. Gryllides. — *Mém. Soc. Genève*, 25 : 1-352.
- 1878. — Mélanges Orthoptérologiques, VI^e fasc. Gryllides. — *Mém. Soc. Genève*, 25 : 369-702.
- SERVILLE M.A., 1831. — Revue méthodique des Orthoptères. — *Ann. Sc. nat.*, 22 : 1-262.
- 1839. — Histoire naturelle des Insectes. Orthoptères. Librairie Encyclopédique de Moret. Paris : 776 pp.
- STÅL C., 1860. — Voyage de la frégate Eugénie. Orthoptères. — *Oefv. k. svenska Vet.-Akad.*, n^o 5 : 299-350.
- 1877. — *Orthoptera nova ex Insulis Philippinis*. — *Oefv. k. svenska Vet.-Akad. Förth.*, 34 (10) : 33-58.
- UHLER P.R., 1864. — Orthopterological contributions. — *Proc. ent. Soc. Philad.*, 2 : 543-555.
- UVAROV B.P., 1939. — Twenty four generic names in *Orthoptera*. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 (3) : 457-459.
- 1940. — Twenty-four new generic names in *Orthoptera*. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11 (5) : 112-117.
- VICKERY V.R., 1977. — Taxon ranking in *Grylloidea* and *Gryllotalpoidea*. — *Mem. Lyman ent. Mus. Res. Lab.*, 4 : 32-43.
- VICKERY V.R. & KEVAN D.K. McE., 1983. — A monograph of the Orthopteroid insects of Canada and adjacent regions. — *Mem. Lyman ent. Mus. Res. Lab.*, 13 (1) : 680 pp.
- WALKER F., 1869. — Catalogue of the specimen of *Dermaptera* and *Saltatoria* in the collection of the British Museum, *Gryllidae*. London, 117 pp.
- 1870. — Catalogue of the specimen of *Dermaptera* and *Saltatoria* in the collection of the British Museum, supplément, 24 pp.

Liste des caractères de la figure 51

1. — Paramères formés par évagination sur l'invagination épi-ectophallique (caractère apparu indépendamment chez les *Gryllotalpidae* et les *Pteroplistidae*).
2. — Sclérisation épiphallique transversale.
3. — Glande phallique dorsale (connue seulement chez les *Gryllotalpidae* (cf. Chopard, 1949)).
4. — Existence d'ancorae.
5. — Développement de l'invagination épi-ectophallique (condition primitive : absence ou faible développement de l'invagination ; autre condition plus dérivée : formation d'une paire d'apodèmes latéraux, chez les *Grylloidea*).
6. — Différenciation de l'endophalle (condition primitive : endophalle simple et membraneux).
7. — Formation de paramères épiphalliques (condition primitive : épiphalle sans structure apicale).
8. — Développement des rami (condition primitive : sclérisation épiphallique uniquement dorsale).
9. — Développement du repli ectophallique.

10. — Repli ectophallique hypertélique, sclérifié et incurvé vers le haut.
11. — Caractères 6, 7 et 8 bien marqués.
12. — Formation d'une paire d'apodèmes latéraux à partir de l'invagination épi-ectophallique (*cf.* caractère 5).
13. — Sclérite et apodème endophalliques : *cf.* figure 48.
14. — Tendence à la perte de l'invagination épi-ectophallique.
15. — Développement de la cavité dorsale.
16. — Développement des valves dorsales, souvent sclérifiées.
17. — Sclérite et apodème endophalliques : *cf.* figure 49.
18. — Perte des valves ectophalliques dorsales.
19. — Sclérite endophallique en forme de V renversé.
20. — Réduction de la sclérification épiphallique et développement hypertélique des paramères épiphalliques ou du repli ectophallique.
21. — Développement d'une invagination transversale à la base du sclérite endophallique (*cf.* figure 50 voie 1).
22. — Réduction du sclérite endophallique. Apodème composé uniquement d'une crête médio-dorsale, variablement développée (*cf.* figure 50, voie 2).
23. — Cavité dorsale se formant en arrière du sclérite endophallique (c'est-à-dire entre le sclérite endophallique et le repli ectophallique). Sclérite endophallique situé à la base de la cavité dorsale (*cf.* figure 50 voie 2 a).
24. — Complexe de petite taille, plat et allongé. Rami non séparés de l'épiphalle.
25. — Lophi médians plus ou moins en forme de massue, avec une pointe ventrale apicale.
26. — Cavité dorsale se formant en avant du sclérite endophallique (c'est-à-dire entre le canal éjaculateur et le sclérite endophallique). Sclérite endophallique situé sur le plafond de la cavité dorsale, au niveau de l'arc ectophallique. Fusion plus ou moins possible entre l'apodème endophallique et l'arc.
27. — Cavité dorsale bien à très développée.
28. — Réduction des apodèmes ectophalliques.
29. — Tendence à l'allongement et à la sclérification du repli ectophallique (extrême : « stylet »).
30. — Caractères 28 et 29 présents mais peu marqués.