

## Esquisse phylogénétique du genre *Pimelia* F.

ERIK KWIETON

Société entomologique tchécoslovaque auprès de ČSAV, Praha

Le genre *Pimelia* F. constituant un élément très important de la faune méditerranéenne était sujet par suite aux études de plusieurs auteurs. Cependant, depuis les travaux classiques de Solier et de Sénac, la conception systématique des espèces du genre reste sans un changement fondamental, les auteurs n'apportant que de menues modifications, excepté Antoine (1947). Mais celui-ci n'ayant étudié que les *Pimelia* du Maroc n'a pas pu reconstruire le système du genre, car les espèces marocaines sont tellement spécialisées qu'elles ne peuvent plus renseigner sur les origines et la constitution du genre. Des révisions complètes des *Pimelia* n'existent que deux: celle de Sénac (1884) et celle de Reitter (1915), toutes les deux conservant la base de la classification de Solier, le créateur du sbg. *Homalopus*, fondé sur la modification adaptative des tarses. Ce caractère ainsi que plusieurs autres qui étaient utilisés sont inacceptables pour un système naturel et n'ont rien à voir avec des relations réelles. Une critique des caractères fondamentaux du système cité fut présentée par Schuster (1928), Antoine (l. c.) et Kwieton (1977 a).

Ce travail se propose donc pour son but établir d'abord un nouveau système du genre et à sa base retracer l'évolution des *Pimelia*.

### I. Introduction

#### Évaluation des caractères morphologiques

Pour toute réflexion sur la phylogénèse, il est absolument nécessaire de reconnaître justement la signification évolutive de chaque caractère morphologique. Dans les desseins pratiques, on distinguera ici deux catégories fondamentales. La première sera constituée des caractères orthogénétiques se développant progressivement selon un sens fixé, la deuxième des caractères particuliers, dus en premier lieu à l'isolation géographique, entraînant des changements génétiques plus ou moins fortuits. Les modifications adaptatives chez les *Pimelia* se rangent dans la première catégorie, étant d'ordre commun.

1. La forme corporelle — elle s'avère d'une grande importance étant l'un des principaux caractères orthogénétiques. Il faut cependant prendre garde, car elle peut subir un changement adaptatif ou des modifications particulières (par ex. des conversions régressives dans la lignée de *P. granulata*). Malgré ces déviations — d'ailleurs relativement très rares et n'atteignant jamais la lignée d'une façon plus importante — elle reste un des principaux attributs typiques de chaque lignée.

2. La sculpture. Elle est soumise au cours évolutif général commun à toutes les *Pimelia*, se développant à partir d'une granulation fine et plus ou moins uniforme

dont les éléments tendent le plus souvent plus tard à s'aplatir devenant ainsi écaillés. Les côtes élytrales se forment par la fusion des granules accentués de rangées principales. Sur l'avant-corps l'oblitération de la sculpture peut mener jusqu'à la disparition des granules et leur remplacement par la ponctuation. En somme, la sculpture de l'avant-corps est peu constante et donc peu importante pour les études. Par contre, le type principal de la sculpture élytrale peut résulter de la différenciation phylogénétique dans quel cas il rentre parmi les caractéristiques principales du groupement donné. (Pour la formation sculpturale générale du genre v. Kwieton l. c.)

3. Les appendices. La ciliation des antennes des ♂♂ est un caractère apparaissant assez irrégulièrement. Elle est présente chez quelques genres entiers des *Pimeliini*, mais elle peut être absente chez des genres immédiatement voisins. Chez les *Pimelia*, son apparition est limitée aux quelque peu de groupes — elle s'observe chez les *Chaetotoma*, dans le groupe de *P. gibba* et très irrégulièrement chez les formes occidentales du groupe de *P. mauritanica* et les *Amblyptera*. Il en résulte qu'il s'agit d'une acquisition du type commun et non-obligatoire et on ne la réservera donc que la valeur d'une caractéristique supplémentaire.

Les tibias sont toujours du type des „echte Pimeliidi“ de Reitter, la prononciation de leurs carènes limitantes est cependant un peu variable. Leur utilité phylogénétique à l'intérieur de genre est limitée aux sous-genres anciens à cause du niveau évolutif pratiquement égalisé.

Les modifications des tarses sont purement adaptatives, ne sont aucunement limitées par la parenté des espèces et donc sans valeur taxonomique dépassant le niveau spécifique.

4. Les poils de l'intégument. Les longs cils hérissés des élytres n'ont qu'une valeur taxonomique et phylogénétique restreinte, ainsi que le duvet, fut-ce celui des élytres ou celui des tibias (cf. Schuster l. c.).

5. L'organe copulateur des ♂♂. Tandis que les genitalies des femelles ne présentent que des différences très médiocres et peu constantes, l'organe copulateur mâle peut témoigner une diversification visible. Il faut toutefois souligner immédiatement, que celle-ci est souvent non-parallèle avec la diversification de la morphologie externe; d'autre part les mêmes types peuvent se répéter souvent chez des groupements non-voisins.

Les différences des genitalies mâles externes consistent en premier lieu dans la formation de la gaine paramérique, l'édeague ne portant de modifications particulières que très rarement. Outre la courbure verticale parfois spécifique, des caractères à considérer sont concentrés surtout sur la face dorsale de la gaine. La partie apicale peut présenter des impressions caractéristiques ou c'est son extrémité qui peut être diversément modelée. En ce qui concerne les bords internes de la gaine, on rencontre deux types extrêmes principaux, reliés par tous les passages possibles. L'un d'eux est celui où les paramères cachent une longue partie de l'édeague, leurs bords intérieurs étant tout à fait adjacents et ne s'ouvrant que dans la partie distale (v. fig 1/2); chez l'autre type les paramères sont à la face dorsale largement ouvertes de la partie apicale jusqu'à leur extrémité proximale (fig. 1/3).

Pour toute explication phylogénétique de l'organe copulateur mâle chez les *Pimelia*, il est naturellement nécessaire d'étudier simultanément les genitalies de toute la tribu. On constate alors que les deux types et leurs passages sont répartis plus ou moins irrégulièrement. L'existence simultanée de les deux types dans la plupart des genres de la tribu d'un côté et la présence de chaque d'eux dans les genres divers

et non-apparentés de l'autre, mènent inévitablement à la conclusion qu'il ne s'agit aucunement d'attribus de certains groupements systématiques mais des phases évolutives de la formation morphologique des paramères, commune chez les Pimeliini. Cette opinion se trouve soutenue encore par les nombreux types passagers. On est donc placé devant la résolution du sens du processus évolutif suivi par la gaine paramérique.

Comme l'analyse de la distribution des types principaux en question ne fournit pas un schéma suffisamment clair à cause de la non-parallelité mentionnée de la diversification des organes copulateurs et de la morphologie externe, on essaiera de faire intervenir la formation morphologique de l'organe même. Se basant sur l'origine de la gaine paramérique de deux lobes primairement libres, on tâchera d'utiliser le degré de leur union. On découvre alors que chez le type fermé les bords dorsaux sont à l'apex très souvent seulement adjacents, encore non-fondus ensemble, ou s'ils le sont, c'est généralement surtout sur la fusion des bords ventraux que l'union est fondée, les bords dorsaux y participant à peine. Par contre le type ouvert présente généralement une nette fusion même d'une large portion des bords dorsaux. Cette situation s'accorde parfaitement avec l'image déployée par la formation des paramères dans le cadre de la famille des Tenebrionidae entière. Les groupements archaïques anciens, tels que les Heterobionta ou les Pedobionta primitifs, ont en effet des paramères simplement juxtaposés, non-fondus ensembles, en position plus ou moins latérale. Leurs parties apicales sont le plus souvent totalement libres. Dans tous ces cas il s'agit du type fermé parfaitement exprimé. Chez les Blapimorpha on peut suivre toute l'évolution depuis les paramères isolées (type du pénis trilobé sensu Jeannel), passant par leur apposition avec les pointes libres et se terminant enfin par la gaine du type fermé.

L'ensemble des faits exposés ci-dessus paraît être suffisamment convaincant pour pouvoir établir l'histoire de la formation de la gaine paramérique. En première phase, les paramères isolées se sont jointes par juxtaposition, mais elles ont resté encore libres. Dans la phase suivante la fusion des bords s'est produite — chez les Pedobionta il s'agissait, à l'exception des Blapimorpha, des bords ventraux. Primairement c'était donc le type tubulaire de la gaine. La 3<sup>ème</sup> phase enfin est celle de la regression des bords internes dorsaux et de l'élargissement consécutif de l'ouverture. C'est presque certainement ce cours de l'évolution qui fut suivi chez les Pimeliini; les modifications particulières plus importantes ne sont que des déviations secondaires plus ou moins spéciales.

#### Position du genre dans la tribu

Les études morphologiques sur les larves firent connaître l'inconcevabilité de la division des Pimeliini en „vrais“ et „faux“. Une nouvelle classification synthétique n'étant pas encore faite, on s'attardera ici sur ce point, puisqu'elle est nécessaire pour la compréhension des relations des *Pimelia* avec les autres genres de la tribu. On ressortira du principal travail sur les larves des Pimeliinae élaboré par Skopin (1962). Les genres étudiés s'y trouvent classés d'après 4 caractères choisis comme principaux: le développement de la sclérome distale de l'hypopharynx, la sculpture de 9<sup>ème</sup> tergite, la chaetotaxie des pattes et le développement des structures lobées sur les sternites abdominaux. Les combinaisons de ces caractères ont amené l'auteur à former des groupes génériques suivants: 1. *Trigonoscelis*, *Sternoplax*, *Prionotheca*,

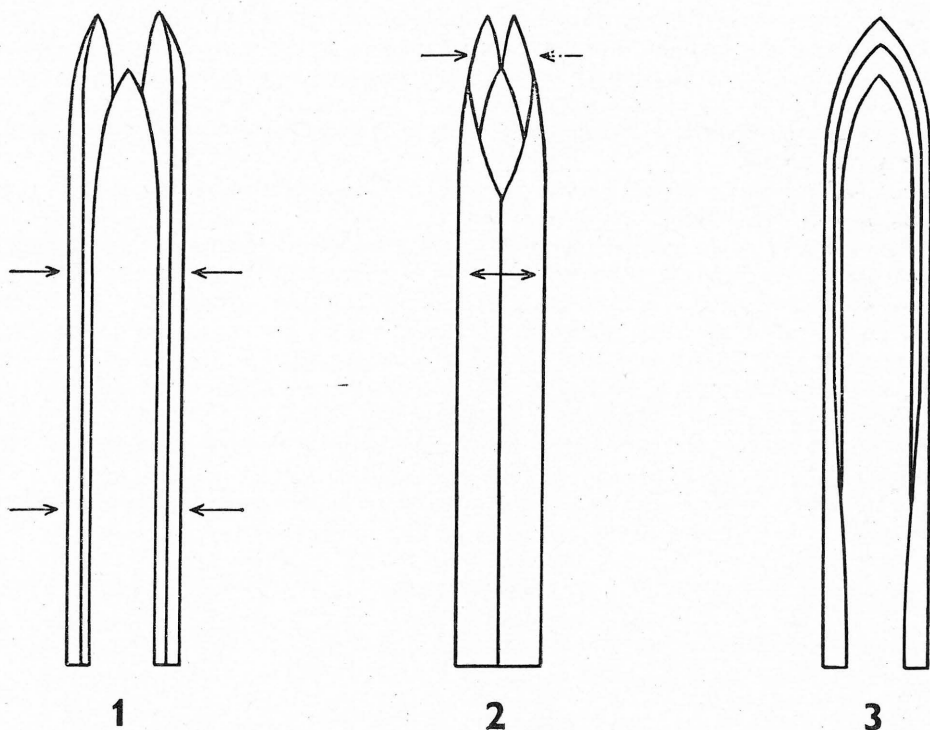


Fig. 1 — 3: Schéma hypothétique de l'évolution phylogénétique de la gaine paramérique du pénis chez les Pimeliini

*Idiesa*, *Diesia*, *Sternocnera*, *Sternodes*, *Pelerocnemis*, *Trachyderma*, *Pimeliocnera*, *Ocnera*, *Pseudopachyscelis*, 2. *Atrachyderma*, 3. genre inconnu, 4. *Pterocoma*, 5. *Pachyscelis*, *Pimelipachys*, *Thriptera*, *Lasiostola*, 6. *Centrocnemis*, *Allotadzhikistania*, *Gedeon*, *Pimelia*, *Podhomala*, *Urielina*, *Polpogenia*, *Pisterotarsa*, 7. *Stalagmoptera*, 8. *Platyope*, *Eorophanta* et 9. *Argyrophana*. Comparant ce système avec la division préliminaire pouvant être faite à la base de la morphologie des imagos, des conclusions suivantes se présentent. Le caractère primordial est le développement de la sclérome distale du hypopharynx qui est soumis à une évolution orthogénétique chez les Pimeliini — la réduction successive. Le type à la sclérome distale pleinement développée doit être considéré comme primitif, ce qui s'ensuit de sa présence chez les autres embranchements des Tenebrionidae (Skopin l. c.), la réduction étant limitée à la sous-famille Pimeliinae sensu Skopin (= Pimeliini & Platyopini s. latiss.). Le fait, que la réduction de la sclérome doit être interprétée comme une évolution orthogénétique et non comme un caractère particulier propre à un certain groupement, est indiqué par l'hétérogénéité extrême des genres à la sclérome réduite, une hétérogénéité qui est bien trop grande pour que ces genres puissent être issus d'un embanchement commun de la sous-famille (il s'agit des genres cités ci-dessus dans les



groupes 5—9). Le second caractère — la sculpture du 9ème tergite — variable même intragénériquement fut abstrait en deux types fondamentaux — chez l'un d'eux les cils spiniformes sont limités aux parties apicales et latérales, chez le deuxième ils occupent même la partie basale du tergite. Encore cette fois il ne semble pas qu'il s'agisse d'un caractère indiquant un groupement délimité, l'hétérogénéité des genres n'étant ici que légèrement moins grande et les genres extrêmement voisins — *Lasiostola* et *Centrocnemis* — en étant franchement séparés l'un de l'autre. Par contre, la chaetotaxie des pattes présente plusieurs types distincts, dont celui aux tous les 3 paires des bases tarsales avec un seul cil est sans doute primitif et principal, car il réunit la majorité absolue des genres, l'exception ne faisant que quelques genres spécialisés dont également les adultes possèdent en principe des modifications particulières. Le dernier des caractères appliqués par Skopin, le développement des structures lobées sur les sternites de l'abdomen, détache les genres *Pterocoma*, *Stalagmoptera* et celui que Skopin suggère comme étant le g. *Argyrophana*; le reste de la sous-famille n'est pas dans ce point différencié.

Comparant alors la morphologie des larves avec les caractères des insectes adultes, on arrive à la division suivante de la tribu: le 1<sup>er</sup> groupe de Skopin, enrichi g. *Atrachyderma* du représente un embranchement des genres plus ou moins spécialisés, issus d'un ancêtre qui se lie étroitement aux *Trachyderma*, le genre dont les imagos sont les plus primitifs du groupe et dont la répartition répond au mieux aux conditions géographiques d'une souche ancestrale. Les groupes 5 et 6 sont à reconstituer, vu les raisons retranchées ci-haut. Dans ces groupes, deux genres présentent des traits incontestablement archaïques — *Thriptera* et *Pachyscelis*. Chez leurs larves, la sclérome distale est nettement visible, bien que petite, tandis que les insectes adultes témoignent leur ancienneté par une spécialisation morphologique basse et ont des tibias non-carénés. Les *Pimelipachys* sont les descendants directs des *Pachyscelis* (cf. Skopin l. c.) et le dernier genre du 5. gr. *Lasiostola*, est à rattacher aux *Thriptera*, également en qualité de descendant direct (larves sans sclérome distale visible, spécialisation morphologique plus avancée des adultes, spécialisation géographique); l'union phylogénétique de ces deux derniers genres est fondée sur des caractères communs des larves (l'oblitération de la dent mandibulaire) et sur la ressemblance accusée des imagos. Aux *Lasiostola* se rajoute le g. *Centrocnemis*, séparé par la sculpture du 9. tergite, mais relié par l'oblitération de la dent mandibulaire, ne s'observant ailleurs que chez le trio *Thriptera* - *Lasiostola* - *Centrocnemis*, et par la proche parenté des adultes des *Centrocnemis* et des *Lasiostola*. Parmi les autres genres du 6. gr., les formes les plus primitives appartiennent au g. *Pimelia* (les *Gedeons* seront considérés comme son sous-genre) et au g. *Polpogenia*, le reste du groupe est à l'état adulte hautement spécialisé. On pourrait donc s'attendre à avoir devant les yeux une formation générique semblable aux précédemment constituées, composée d'un genre ancestral et de ses descendants. Pourtant, il n'en est pas ainsi. Le g. *Polpogenia* est formé par un groupe des espèces morphologiquement et géographiquement spécialisées, bien que relativement peu hautement évoluées. Étant donnée leur exiguité géographique, elles ne peuvent pas représenter la véritable base phylétique. Les *Podhomala* et les *Urielina* sont morphologiquement trop à part pour pouvoir descendre des *Pimelia*. Il se peut qu'elles ont pris la naissance d'une souche commune avec les *Pimelia*, mais cela aurait du se passer avant très longtemps par rapport à la formation du genre *Pimelia* pour arriver au degré de leur spécialisation actuelle, accompagnée en plus d'une différenciation générique ultérieure (genres *Podhomala*,

*Urielina*, *Pseudopodhomala*). L'ancienne séparation de cet embranchement concorde avec l'aspect de la gaine paramérique, qui est par ex. chez *Podhomala heydeni* Kr. du type ouvert, mais bilobée à l'apex, les deux paramères n'étant pas pleinement jointes, ce qui ne s'observe jamais chez les *Pimelia*. Le dernier genre du 6. gr., *Pistertarsa*, peut être au contraire placé dans le voisinage immédiat des *Pimelia*, spécialement du sbg. *Chaetotoma*. A cause de ses tibias médians et postérieurs dont le profil carré est dû à l'aplatissement des faces latérales plutôt qu'à la formation des carènes qui sont indistinctes et à cause des larves différentes de celles de *Pimelia* même ce genre doit être dérivé depuis longtemps, plus précisément sa déviation doit être antérieure à la déviation du sbg. *Chaetotoma* des autres *Pimelia*, par conséquent comme on verra, antérieure à la formation du genre *Pimelia* entier.

Laissant à part le groupe 8, contenant les représentants de la tribu des Platypopini, on peut écarter des groupements précédemment traités également les genres *Pterocomma* et *Stalagmoptera* aux caractères particuliers à l'état adulte aussi bien que larvaire. Le g. *Argyrophana* présente lui aussi des caractères qui le séparent des autres genres de la tribu.

Sur la plupart d'autres genres des Pimeliini, les renseignements sont encore insuffisants pour qu'on puisse établir leur position d'une façon catégorique. Il semble toutefois, que de la souche du genre *Pimelia* soient issues les *Ecphoroma* et les *Doderoella*. Le manque des données rend cependant impossible toute précision.

On a donc constaté jusqu'ici quatre groupements génériques principaux (celui des *Trachyderma*, des *Pachyscelis*, des *Thriptera* et des *Pimelia*, *Polpogenia* & *Podhomala*) en outre quelques genres actuellement isolés. Il s'agit alors d'établir les relations entre ces groupements.

La plus primitive dans la tribu est la base de l'embranchement oceroïde et trigonosceloïde (l. gr. de Skopin), c'est-à-dire le g. *Trachyderma*, qui ne présente en somme d'aucunes modifications progressives, ni chez les larves ni chez les adultes. Par conséquent, c'est dans sa proximité plus ou moins immédiate que se situe la souche de toute la tribu. Il est à noter pourtant que même les *Trachyderma* ne peuvent pas être des ancêtres directs des autres groupements, car leurs perspectives d'évolution morphologique sont trop limitées pour la véritable souche, ce qui est démontré par la conservation du même habitus total au cours d'une diversification interne du genre très intense, qui est prouvée par l'haute hétérogénéité de l'armure génitale mâle.

Plus hautement se placent les embranchements des genres thriptéroïdes et des genres pachysceloïdes. Ils sont réciproquement indépendants, les *Thriptera* ne peuvent pas être ancestrales par rapport aux *Pachyscelis* à cause de l'oblitération de la dent mandibulaire des larves, un caractère secondaire, vice versa étant empêché par l'adaptation des tibias antérieurs des genres pachysceloïdes, ayant pour conséquence leur aplatissement. Les relations de ces deux groupements avec la souche des *Trachyderma* sont très étroites (pour les genres pachysceloïdes rappelons ici le g. *Pseudopachyscelis* Skopin) et ils peuvent en être déduits directement.

Le plus évolué est le groupement complexe formé des genres du 6. gr. de Skopin, les larves ayant la sclérome distale disparue, les adultes tous les 3 paires des tibias modifiées. Les objections contre la dérivation à partir des *Trachyderma* sont les mêmes qui empêchent celles-ci d'être la souche de la tribu. L'embranchement thriptéroïde est exclu par l'oblitération de la dent mandibulaire des larves et il est d'ailleurs d'une tendance évolutive générale orientée vers un autre type, représenté par les

*Lasioskola*. En tant qu'un groupement ancestral ne reste donc que l'embranchement pachysceloïde, qui en effet convienne en tous points comme une formation ancestrale des *Pimelia* et leurs genres voisins. Les seuls pas à faire étaient: pour les larves l'accomplissement définitif de la réduction déjà bien avancée de la sclérome distale et la progression des cils du 9. tergite, pour les adultes le développement des carènes des tibias médians et postérieurs où on observe encore des passages notables.

## II. Reclassification du genre et revue des groupements

### sbg. *Camphonota* Sol.

Le sbg. *Camphonota* est un groupe clos, répondant à la délimitation de ses auteurs (Solier 1836, Reitter 1915). Caractérisé avant tout par les tibias médians et postérieurs à la coupe transversale triangulaire, par le corps plus ou moins suborbiculaire, le groupe est délimité aussi par des caractères morphologiques particuliers des larves (Skopin l. c.) ainsi que par sa distribution géographique.

Du point de vue de la constitution phylogénétique, il s'agit d'un sous-genre de l'origine réellement monophylétique, les caractères qui le déterminent étant à l'exception de la forme suborbiculaire des tendances bien particulières. Il représente un ensemble des formes nées par des déviations individuelles, sans suivre un cours évolutif commun. Une seule progression est généralisée dans le sous-genre, l'aplatissement des tibias médians et postérieurs dans le sens latéral; on remarque que cette modification est propre aux formes européennes et n'advient pas chez les formes asiatiques, sauf *P. verruculifera* Sol. et *P. polita* Sol. qui sont toutefois les seules à occuper les deux bords de la mer Égéeenne. La formation phylogénétique du sous-genre concorde avec sa structure géographique — ses espèces n'ont pas formé des lignées de dispersion, l'aire de répartition des *Camphonota* est composée d'un ensemble non-ordonné des territoires des espèces, qui naissaient aux courtes distances l'une de l'autre.

De la différenciation morphologique prononcée de tous les membres parmi lesquels ne sont plus des formes primitives, ce qui entraîne l'absence de liaisons avec les autres *Pimelia* primitives, des modifications particulières et de la position de l'aire de répartition vis-à-vis le territoire du genre s'ensuit, que le sbg. *Camphonota* est un groupe phylogétiquement très ancien, dérivé au bord de la région mésopotamienne dans un délai minimal après la naissance du genre même, et que sa position taxonomique est au limite entre un sous-genre et un genre particulier.

### sbg. *Chaetotoma* Motsch.

Un groupe bien moins convenablement déterminé, ce qui concerne ses caractères différentiels aussi que l'habitus des espèces, qui est extrêmement hétérogène. Comme des traits typiques sont cités: le type homalopoïde des tarses et la ciliation supplémentaire des antennes des mâles. Les modifications tarsales sont, comme il fut répété, sans une valeur systématique, ceci étant dans une grande mesure aussi le cas de la ciliation supplémentaire des antennes. En plus, la gaine paramérique est d'un côté souvent peu distincte du type banal et de l'autre côté sa formation dans le sous-genre est très diverse. Internement est donc le sbg. *Chaetotoma* un complexe des espèces plus ou moins indépendantes et des groupes d'espèces peu importants en nombre des

formes, tous ces éléments étant sans un trend évolutif unifié ou sans une morphologie commune. On peut se demander quels sont alors les raisons pour conserver le sous-genre. Premièrement c'est la diversification interne des *Chaetotoma* sans des limites exprimées réciproquement tandis qu'envers les autres groupements du genre (à l'exception des *Gedeon*, cf. ci-dessous) elles n'ont pas d'affinités directes. Deuxièmement c'est leur géographie présentant le même aspect, c'est-à-dire que l'aire des *Chaetotoma* est unie, mais distincte des autres lignées (encore ici à l'exception des *Gedeon*). En conservant le sbg. *Chaetotoma*, il faut alors entendre sous son nom un ensemble complexe analogue à la formation summéienne des *Pimelia* s. str. (v. plus loin).

#### sbg. *Gedeon* Reiche

Le groupe des *Gedeon* est à considérer comme un sous-genre des *Pimelia* et dans aucun cas comme un genre propre, car la différence des proportions, la seule envers les *Pimelia*, est loin de dépasser la valeur taxonomique d'une différenciation au niveau des lignées. Le prothorax cordiforme, éventuellement lié au grossissement de la tête s'observe chez maintes *Pimelia* s. str. et ne peut pas exprimer alors une déviation si tranchée, qu'elle nécessite une séparation générique. En vérité, la position systématique des *Gedeon* est tout à fait analogue à celle des *Chaetotoma* dont ils sont très étroitement apparentés. Un véritable passage direct représente *P. (G.) parallela* Sol. qui ne diffère des *Chaetotoma* que par les tarses non-homalopoides et qui, en outre, habite la zone d'intersection des aires principales de deux sous-genres. De l'autre côté les proportions corporelles de certaines *Chaetotoma* témoignent des convergences assez nettes. Enfin encore un autre trait allie les *Chaetotoma* et les *Gedeon* — chez les deux groupe existent des formes dont les tibias postérieurs ne sont qu'indistinctement carénés et les tibias médians n'ont qu'un sillon étroit. Ce dernier caractère, c'est-à-dire la formation des tibias de 2. et 3. paire, exprime en même temps la position phylogénétique de les deux sous-genres, en les qualifiant par suite en tant que deux lignées provenant d'une souche commune qui a dû se former très tôt après la formation des premiers types du genre *Pimelia*.

#### sbg. *Pimelia* s. str.

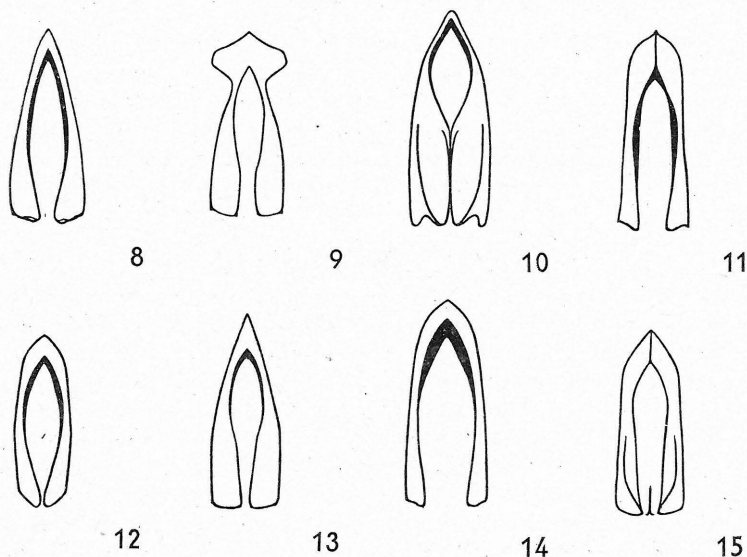
Les *Pimelia* s. str., comprenant dans l'extension actuelle les anciens sous-genres *Pimelia* s. str. sensu Solier, *Homalopus* Sol., *Melanostola* Sén. et *Aphanaspis* Woll., sont visiblement un groupement complexe, composé d'un nombre élevé de lignées. Comme le système est ici incomplet ou faux, toutes les lignées ou groupes d'espèces vont passer en revue. Il est à rappeler immédiatement qu'en écartant de la systématique du genre des caractères tels que la modification des tarses et la tomentosité des tibias, ils vont s'effondrer avec le sbg. *Homalopus* automatiquement ses groupes 2., 4. et 5. chez Gebien et le 1. gr. du sbg. *Pimelia* s. str. du même auteur; ce sont par conséquent ces groupes qui vont être touchés le plus profondément par la reclassification du genre.

#### gr. de *P. inexpectata*\*

Il est formé par trois espèces à la morphologie commune — *P. inexpectata* Sén., *P. barmerensis* Kulzer et *P. pakistana* Kasz. Toutes sont caractérisées par l'avant-corps robuste et les élytres courts, subpentagonaux, à la sculpture formée d'une

\*) les groupements sont traités dans l'ordre phylogénétique





Armure génitale externe des ♂ du genre *Pimelia* F. 8: *P. (Camphonota) akbesiana* Fairm. 9: *P. (C) minos* Luc. 10: *P. (Chaetotoma) semenowi klapperichi* Kasz. 11: *P. (CH) cephalotes* Pall. 12: *P. (Gedeon) hierichontica*. 13: *P. (G.) parallela* Sol. 14: *P. (s. str.) bajula* Klug. 15: *P. (s. str.) spinulosa* Klug.

granulation assez médiocre du type primaire. Toutes les trois espèces sont au niveau évolutif à peu près égal, ne forment aucune lignée avec une tendance orthogénétique apparente. La gaine paramérique est assez caractéristique, rappelant un peu celle du sbg. *Camphonota*. Outre leur morphologie, les trois espèces constituent une unité délimitée également par leur répartition, qui est irano-sindienne.

### **P. bajula Klug**

Une espèce à part, n'ayant absolument rien à faire avec la lignée de *P. gibba* (v. l'analyse de celle-ci). La gaine paramérique est assez banale, ayant encore les bords internes larges à la base, mais déjà bien écartés. L'ancienneté de la *P. bajula* est exprimée par la sculpture élytrale avec les rangées primaires non-développées et variante de l'intégument granulé à l'intégument grossièrement ponctué.

La *P. bajula* est aujourd'hui diversifiée en quelques formes sous-spécifiques, parmi lesquelles il faut compter semble-t-il la *P. zarudnyi* Bogatchev, étant donné que ses différences morphologiques sont d'une valeur restreinte et que les formes de *P. bajula* peuvent présenter tel ou tel caractère de la *P. zarudnyi*.

### **gr. de P. indica**

Le duo irano-sindien composé de *P. balachowskyi* Pierre et *P. indica* Sén. rappelle par l'habitus la *P. bajula*. J'ignore l'armure génitale de ce groupe.

L'orientation de sa progression évolutive et en même temps géographique est démontrée par la spécialisation morphologique plus avancée de l'*indica*: corps plus allongé, granulation élytrale effacée, tarses du type homalopoïde plus accusé.



La *P. indica* était placée près de *P. obsoleta* Sol. à cause de la ressemblance extérieure. Cette union ne peut pas être retenue, car les ressemblances ne tiennent qu'à des convergences et surtout les deux lignées se sont développées à une grande distance respective selon l'orientation centrifuge et par conséquent opposée (cf. Kwieton 1977).

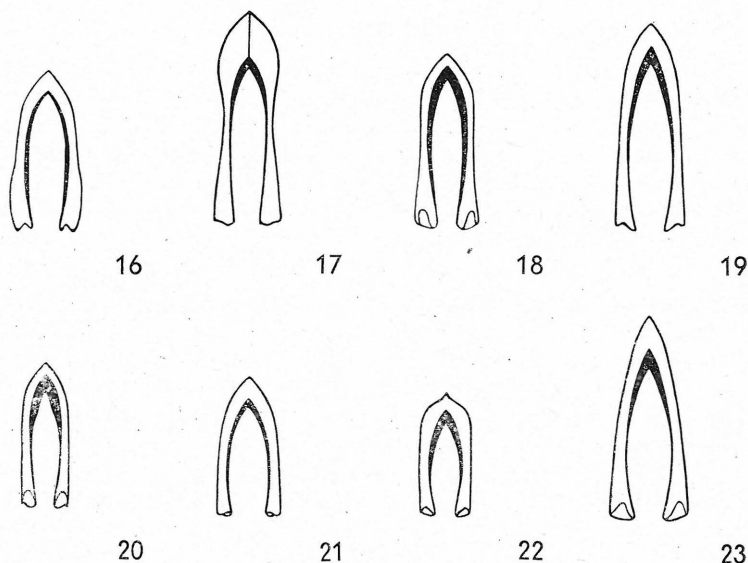
Il serait intéressant étudier les relations du groupe avec *P. bajula*.

#### gr. de *P. gibba*

A condition d'en exclure la *P. bajula*, l'extension du groupe fut présentée par Koch (1939). La *P. bajula* fut rangée dans le groupe malgré l'absence des cils supplémentaires aux antennes des mâles, car sa ressemblance extérieure était jugée par tous les auteurs trop expressive. On a mépris le fait que si le manque des rangées primaires chez la *P. gibba* F. résulte de l'oblitération progressive de la sculpture élytrale, chez la *bajula* il est du au non-développement primaire de celles-ci. La forme du corps à elle seule n'est pas si caractéristique pour indiquer la parenté dans ce cas. La raison décisive de la séparation de la *bajula* est la formation de la gaine paramérique, qui diffère totalement de celle du gr. de *P. gibba*, où elle est très typique et presque constante et où elle représente la caractéristique principale. En ce qui concerne les „*Melanostola*“ décrites de l'Iran par Bogatchev, la *zarudnyi* vient d'être rattachée à la *bajula* pour les espèces *nesterovi* et *titan* il semble bien qu'il ne s'agisse que de variétés de *P. (Gedeon) parallela* Sol., une espèce fort peu constante. Il est donc possible d'affirmer qu'aucune forme du groupe de *P. gibba* ne dépasse vers le nord-est la Mésopotamie.

La *P. oblonga* Sén. enfin a une position problématique. Antoine (l. c.) proclame, que ses paramères portent des différences considérables vis-à-vis la *gibba* et l'*echidna*, et il la place à part. Cependant, „sa ressemblance avec *P. echidna schatzmayri* est frappante“ comme le note Antoine même. Par contre, on ne saurait l'attribuer une autre espèce apparentée. Il ne reste donc que de la traiter en espèce incertae sedis.

La constitution interne du groupe est compliquée et elle a des traits intéressants. La sculpture élytrale indique *P. spinulosa* Klug comme l'espèce actuellement la plus primitive du groupe. Il semblerait logique rechercher l'origine du groupe dans sa proximité. Mais son appartenance phylogénétique est pleinement délimitée et elle se trouve aujourd'hui très spécialisée géographiquement. Le premier de ces faits implique, qu'elles devaient exister quelques formes ancestrales. L'existence de ces formes exigent également *P. ciliaticornis* Koch et *P. priesneri* Koch, très éloignées géographiquement de la *spinulosa* et d'ailleurs de toutes les autres espèces du groupe. Pour ce qui concerne ces deux espèces nommées, il est de toute évidence qu'elles sont des reliquats d'un embranchement géographique du groupe répandu jadis loin vers le sud et occupant à cette époque même certaines régions arabiques, comme l'indique la *ciliaticornis* qui ne peut être aucunement un descendant de la *priesneri* africaine à cause de sa sculpture élytrale nettement plus primitive. Analogiquement s'explique la répartition de la *P. derasoides* Sch., qu'il faut considérer en tant qu'une espèce propre, comme le suggéra Koch (l. c.). L'interposition de la *spinulosa* entre la *derasoides* et la *derasa* typique conteste la relation sous-spécifique de ces formes, d'autant plus que la lignée entière a subi dans ces régions des changements profonds comme il vient d'être démontré. La *P. derasa derasa* Klug est à considérer comme le descendant direct de la *spinulosa*, ceci non seulement à cause de sa répartition continuant celle



Armure génitale externe des ♂♂ du genre *Pimelia* F.

16: *P.* (s. str.) *kraatzii* Sén. 17: *P.* (s. str.) *adriani* Rtttr. 18: *P.* (s. str.) *conjuncta* Kwiet. 19: *P.* (s. str.) *irrorata* Klug. 20: *P.* (s. str.) *scorteccii* Grid. 21: *P.* (s. str.) *subquadrata subquadrata* Sturm. 22: *P.* (s. str.) *raffrayi* Sén. 23: *P.* (s. str.) *grandis latastei* Sén.

de la *spinulosa* mais aussi par suite de ses rangées primaires en côtes hautes, correspondantes à la confluence des granules accusés de la *spinulosa*. La *derasa barcana* Koch est une race prolongeant la progression de la *derasa derasa* vers l'ouest.

Plus compliquée est la situation du complexe sous-spécifique de *P. gibba*. Malgré les aires rapprochées de la *gibba* et de la *derasa barcana*, la *gibba* ne prolonge pas la branche *spinulosa* — *derasa* s. l. Comparant la sculpture élytrale des races de *P. gibba*, on constate que les plus primitives sont les ouest-algériennes qui ont les rangées primaires au moins nettement indiquées et la granulation intervallaire partiellement conservée (*P. gibba simplicior* Esc. et *P. gibba subtriseriata* Koch). La *gibba oasis* Koch a la sculpture élytrale beaucoup plus réduite et chez la *gibba gibba* F. elle est totalement effacée. Bien qu'on pourrait avoir recours à la réapparition de la sculpture précédemment ne présente que sous une forme latente, il faut cette fois une pareille explication rejeter, car les degrés de l'évolution sculpturale forment ici toute une chaîne consécutive et continue. Le complexe sous-spécifique de *P. gibba* est par conséquent originaire de l'Algérie occidentale et la colonisation des territoires plus orientaux s'est déroulée dans le sens ouest - est.

La *P. echidna* Fairm. et ses races sont alors descendantes de ce centre évolutif ouest-algérien.

La repression géographique à l'est et la disparition des liaisons primaires entre la branche cyrénaïque-égyptienne et maghrébienne sont des changements si importants qu'ils nous amènent à accorder au groupe de *P. gibba* un âge élevé, en conformité avec la gaine paramérique du type particulier mais constant, témoignant également l'ancienne dérivation du groupe.

### formation summérienne des *Pimelia* s. str.

Le groupe correspond pratiquement au 5. gr. de *Pimelia* s. str. de Gebien (6. gr. chez Reitter). Outre les espèces décrites après la parution du Catalogue, c'est-à-dire *P. freyi* Sch., *P. roseni* Koch, *P. adramantina* Koch et *P. assirensis* Koch, il faut y ajouter *P. mittrei* Sol. citée dans ce groupe déjà par Reitter, *P. sericea* Ol. qui va être traitée séparément plus loin à cause de son rôle dans la genèse d'une partie de lignées nord-africaines, puis encore *P. robusta* Kr. n'ayant rien à voir avec la lignée de *P. mauritanica* (cf. l'analyse de celle-ci).

La formation est extrêmement hétérogène et n'est pas phylogénétiquement unie, ce qui ressort parmi d'autre d'une forte différenciation selon des tendances diverses. On regroupe ici non des espèces voisines mais des groupements entiers, bien que fortement restreints en ce qui concerne le nombre de leurs représentants, modestes dans leur essor d'évolution orthogénétique et d'une répartition en général très limitée. En revanche, leur spécialisation morphologique atteint souvent de hauts degrés. Ces traits nous amènent à expliquer la genèse de ces espèces par la ségrégation des populations des anciennes formes primaires, vraisemblablement selon la théorie de petites populations présentant l'esquisse suivante: une population se répande sur un territoire pour être supprimée plus tard, ne laissant que des îlots de répartition, qui subissent pendant la période suivante le même processus, ce qui se peut répéter plusieurs fois. Pour la formation summérienne cette image correspond également aux déviations dans les sens divers, non-orientées mais bien prononcées et au nombre relativement élevé des formes sur un territoire peu étendu. La stagnation ou au moins la suppression de l'élan évolutif s'accorde bien avec une telle genèse, caractérisée par la sélection rapide dans les populations détachées, agissant dans le sens centripète.

L'aspect et la sculpture du type souvent très primitif et le manque total des relations avec les sous-genres anciens précédemment traités caractérisent la formation summérienne en tant qu'un ensemble des formes et de courtes lignées d'origine ancienne et primaire, formées, comme on a vu, presque sur place. Par contre le fait, que toutes ont des tibias typiquement formés, indique leur naissance de la souche du genre jusqu'après la séparation des sous-genres anciens cités.

### gr. de *P. arabica*

Le groupe qui se compose des espèces *edura* Rtt., *conjuncta* Kwiet., *arabica* Klug et *thomasi* Blair fut délimité par Kwieton (1976). Outre la morphologie externe voisine, ces espèces possèdent la gaine paramérique du type commun et témoignent une tendance collective consistant en allongement progressif des granules des rangées principales qui mène ainsi au développement des épines reliées par une élévation costiforme chez les formes les plus évoluées du groupe. Cette tendance n'est pas limitée à la lignée de *P. arabica* mais en relation avec la progression géographique qui en est plus ou moins parallèle et étant complétée par la formation de la gaine paramérique entre-semblable elle peut être admise en tant qu'un trait typique de la lignée. Celle-ci commence au nord par la *P. edura* aux granules des rangées primaires encore tout à fait primitifs, continue par *P. conjuncta* dont la sculpture intervallaire est primitive, mais dont les rangées principales se transforment visiblement et se termine par *P. arabica* avec ses races et par *P. thomasi* et *thomasi nefudana*.

Les caractères primitifs de l'espèce initiale du groupe, l'*edura*, démontrent que la lignée de *P. arabica* est un groupement descendant d'une souche primairement non-déviée dont est ici la vaste formation summérienne des *Pimelia* s. str. qui convienne parfaitement du point de vue morphologique aussi que géographique.

#### gr. de *P. irrorata*

Ce groupe contient des formes dont la parenté était reconnue déjà par les anciens auteurs. L'arrière-corps est fortement vouté, brièvement ovale jusque suborbiculaire, l'avant-corps plutôt menu, l'ensemble rappelant souvent le genre *Adesmia*. Jambes et antennes grêles. Paramères de *P. irrorata* v. fig. 19

Ici se rangent: *P. irrorata* Klug, *P. hirtella* Sén., *P. bottae* Sén., *P. marseuli* Sén. et *P. damasci* Sén.

La granulation extrêmement fine de *P. irrorata* est sans doute une sculpture primaire, ce qui ressort de la forme non-aplatie des granules, de leur conservation sur toute la surface de la tête et du pronotum et de la différenciation minime des rangées principales envers la granulation intervallaire. Une telle sculpture nécessite que la *P. irrorata* soit née très tôt de la souche des *Pimelia* s. str. et qu'elle soit l'espèce primaire de son groupe. La sculpture des autres formes de la lignée est à dériver de la manière suivante. L'accusation des granules, surtout ceux des rangées principales caractérisa l'évolution de *P. hirtella*. A part s'est développée la sculpture des autres espèces. L'oblitération forte effaça la sculpture chez *P. bottae*, tandis que chez *P. marseuli* l'oblitération, atteint des éléments sculpturaux élytraux déjà grossis. Indépendante est également l'évolution de la *P. damasci* dont la granulation intervallaire est la plus fine et la plus espacée, sans traces de l'oblitération, les granules des rangées principales sont bien développés, accentués par une saillie en pointe courte.

L'évolution sculpturale à l'intérieur du groupe donc implique que ses membres résultent d'une divergence dès le début de la lignée. Leur répartition situe dans les conditions données la souche du groupe en Mésopotamie occidentale. Ce fait avec la sculpture et l'habitus particulier font compter le groupe parmi les plus anciens embranchements de la formation summérienne.

#### gr. de *P. canescens*

Il se compose des espèces mal caractérisables — elles sont toutes de taille médiocre ou même très petite, aux élytres pentagonaux ou en forme de goutte, à la sculpture intervallaire non-différenciée (sauf *P. semiopaca* Sén. et *P. schusteri* Rtt. où s'observent de grosses granules). La 1. rangée dorsale tend à devenir une côte polie. Paramères v. fig. 20

Le complexe regroupe outre les espèces du 4. gr. de *Pimelia* s. str. de Gebien la *P. comata* Klug et la *P. canescens interstitialis* Sol. du 1. gr. de *Pimelia* s. str. dudit auteur, la différence entre ces groupes consistant en la présence du duvet blanc aux tibias; l'union systématique de toutes ces espèces n'est donc nullement empêchée et l'extension du complexe correspond à la conception généralement connue. S'ajoutent encore des espèces décrites plus récemment, *P. scorteccii* Grid. et *P. remaudieri* Pierre.

L'axe principal du groupement constitue la *P. canescens canescens* Klug et la *canescens interstitialis* Sol., l'axe dont l'orientation de la progression morphologique

et géographique est de l'est à l'ouest, comme il s'ensuit de la spécialisation de l'armure génitale mâle allant de *canescens canescens* à *l'interstitialis*. Cette direction implique que l'origine du complexe est à chercher au moins en Égypte. Comme la *canescens* y apparaît brusquement et déjà nettement différenciée, il est logique de faire reculer l'origine de la lignée encore plus à l'est — on y rencontre en effet quatre formes divergentes, la *tenuitarsis* Rtt. en Égypte, la *comata* Klug en Égypte et en Syrie, la *remaudieri* Pierre en Syrie et la *schusteri* Rtt. en Arabie. Au moins certaines de ces formes ne peuvent pas être des dérivations ultérieures de la *canescens* ou, éventuellement, de la *comata*, et se font déduire indépendamment de la souche du groupe (*P. tenuitarsis* et *P. schusteri* à cause des rangées principales dont aucune n'est encore polie).

À l'ouest, la *semiopaca* Sén. semble pouvoir être une descendante de la *canescens interstitialis*, tandis que la *scorteccii* Grid. devait se former plus tôt, étant par sa sculpture beaucoup plus proche de la *canescens canescens* que de *l'interstitialis* et ayant la gaine paramérique absolument banale. Elle est donc issue de la *canescens canescens* encore typique et est originaire de la Libye où elle fut déviée en tant qu'un embranchement méridional. Comme en Tripolitaine sud-occidentale on rencontre déjà *l'interstitialis*, la *scorteccii* doit être descendue de la Tripolitaine sud-orientale ou même de la région syrtique; on remarque l'exiguité de sa répartition envers la *canescens canescens*, sans liaisons géographiques. L'intersection des aires de la *scorteccii* et de *l'interstitialis* au Tassili est secondaire.

Le complexe de *P. canescens* est donc à déduire dans la proximité immédiate de la formation summérienne; ces éléments sont cependant déjà nettement spécialisés et sans passage réel aux *Pimelia* primitives.

#### gr. de *P. subquadrata*

L'extension du groupe s'accorde avec sa délimitation classique. La caractéristique principale — une longue ciliation tarsale jaune — est pratique mais peu sérieuse et elle doit être complétée par la forme des élytres aplatie et pentagonale ou cordiforme. La sculpture intervallaire est non-spécialisée, fine.

Le complexe de *P. subquadrata* est constitué d'un nombre assez élevé des formes où la valeur taxonomique varie du rang des populations locales au niveau spécifique. La diversification réciproque est due au premier lieu aux déviations particulières de petite importance pour la plupart. Le canevas principal du complexe constitue le trio sous-spécifique *subquadrata* — *valdani* — *anomala*. Les deux dernières races sont dues à la bifurcation du courant de dispersion venant de l'est par l'Atlas saharien, divisant tout au long leurs aires de répartition. Les deux sous-espèces se fondent au sud tunisien. Leur ensemble descend de la *subquadrata subquadrata* Sturm. qui a une sculpture plus primitive (granulation fine et non-aplatie, rangées principales peu accentuées). De là, la *valdani* résulte de l'oblitération, l'*anomala* de l'accusation des granules.

À l'extrémité orientale de cet axe arrive la *P. nazarena* Mill. à la sculpture grossière, plus développée que chez la *subquadrata subquadrata*. Ses adaptations tarsales moins développées que celle de la *subquadrata* et le manque de tout passage vers celle-ci, qui est cependant une espèce plastique, font considérer la *P. nazarena* comme un ancien dérivé latéral et non comme un descendant de la *subquadrata subquadrata*. Indépendamment déviée est aussi *P. raffrayi* Sén., caractérisée par l'élévation



costiforme des rangées principales et possédant une gaine paramérique différente de celle de *subquadrata* s. l. Il en va de même pour la *P. albinea* Rtt. aux élytres épineux. Il s'agit manifestement dans les deux cas des reliquats géographiques de la lignée qui devait occuper jadis au sud des territoires plus étendus. La situation rappelle fortement la constitution du gr. de *P. gibba*, où la *P. priesneri* Koch coïncide géographiquement en partie avec la *raffrayi* et la *ciliaticornis* Koch serait comparable avec l'*albinea*.

La *P. alboepisternalis* Bog. de l'Iran est curieuse à cause de son extraposition géographique importante; une étude plus poussée à son sujet s'impose.

Les autres formes du groupe peuvent être déduites immédiatement de leurs adjacents géographiques, ainsi la *subquadrata microgranulata* Koch de la *subquadrata* typique tandis que la *subquadrata gridellii* Schust., la *subquadrata chudeaui* Koch, le complexe sous-spécifique de *P. cordata* et la *P. velutina* Kl. (vraisemblablement une sous-espèce de la *subquadrata*) sont toutes des descendants de la *subquadrata valdani* Guér. On y voit l'occupation du Sahara du sud par deux courants indépendants, l'un étant formé par la *subquadrata chudeaui* descendant de la *valdani* du Tassili et régions voisines, l'autre par la *velutina*, une forme aux proportions différentes de celles de la *chudeaui*, mais rappelant la *cordata* atlantique avec laquelle converge la *velutina* également par la disparition des rangées dorsales.

On a donc constaté l'origine syrienne (ou éventuellement mésopotamienne) du complexe (bifurcation primaire *nazarena* — *subquadrata*). Sa gaine paramérique est cependant en principe du type banal, en différence des groupements summériens anciens.

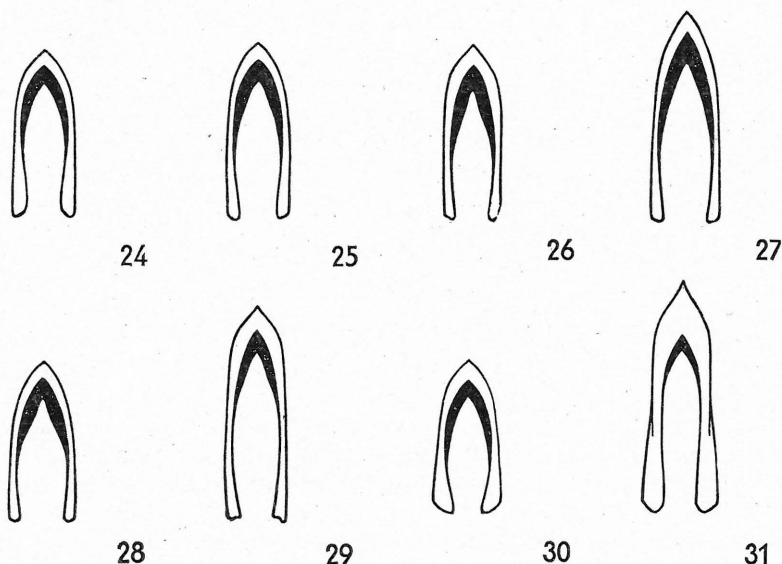
#### gr. de *P. grandis*

Le groupe se compose d'une seule espèce avec ses races: *P. grandis grandis* Kol., *P. grandis latastei* Sén., et *P. grandis mixta* Koch. L'*echidniformis* Rtt. est une simple forme locale de la *latastei* et la *latastei* var. *politidorsum* Koch est un synonyme de *P. obsoleta obsoleta* Sol. (v. Kwieton 1977 b).

Le groupe est soit une lignée jumelle parallèle du groupe de *P. obsoleta* (cf. Kwieton l. c.), soit une lignée non-voisine avec celui-ci, dans quel cas elle serait d'après sa répartition actuelle probablement d'origine égyptienne.

#### *P. sericea* Ol.

L'espèce qui était située dans le voisinage des formes rassemblées dans le 4. gr. de *Pimelia* s. str. de Gebien est en effet apparentée avec beaucoup d'elles. D'autre part, Andres (1927) l'a placée dans la proximité immédiate de *P. urticata* Kl. et *P. letourneuxi*, donc dans la lignée de *P. mauritanica*. J'ai établi (1977 a et 1977 b) ses relations directes avec les lignées de *P. granulata*, *P. angulata* et *P. obsoleta*. Toutes ces lignées nommées ont la gaine paramérique du type commun avec la *P. sericea* Ol., mais comme celui-ci s'observe parfois chez d'autres groupes, l'expression essentielle très expressive de leur union phylogénétique est leur convergence géographique et morphologique vers la *P. sericea*, qui sous ses divers phénotypes peut être la forme ancestrale d'elles toutes. Cette grande plasticité, présentée cependant par des types d'une sculpture et des proportions concrètes, rend possible que ça soit la *sericea* directement qui est leur ancêtre commun.



Armure génitale externe des ♂♂ du genre *Pimelia* F.

24: *P.* (s. str.) *sericea* Ol. 25: *P.* (s. str.) *angulata latreillei* Sol. 26: *P.* (s. str.) *granulata granulata* Sol. 27: *P.* (s. str.) *obsoleta obsoleta* Sol. 28: *P.* (s. str.) *servillei servillei* Sol. 30: *P.* (s. str.) *variolosa* Sol. 31: *P.* (s. str.) *costata* Waltl.

#### gr. de *P. angulata*

La parenté des formes de ce groupe est unanimement reconnue. Les auteurs le caractérisent par les tarses homalopoides avec la ciliation foncée et surtout par les rangées principales des élytres en séries d'épines. Le premier de ces traits est, répétons-le, sans une valeur systématique, l'autre, comme on a vu, est loin d'être un attribut particulier du groupe de *P. angulata*. Il en résulte que se sont des relations de parenté entre ses membres qui délimitent en vérité ce groupe.

La position du centre évolutif du groupe, situé dans le sublittoral d'Égypte (Kwie-ton 1977 a) est confirmée par la constitution interne du complexe. Tout d'abord, on voit deux branches principales, celle du sud, formée par la *nilotica* Sén., *tschadensis* Koch et *angulosa* Ol., et celle du nord, plus importante et dont l'axe constituent la *confalonieri* Grid., *consobrina* Luc. et *scabricollis* Sén. Les deux branches convergent géographiquement et dans une certaine mesure aussi morphologiquement en Basse Égypte, où elles se toucheraient si elles n'étaient pas séparées par l'*angulata angulata* F. qui leur est interposée. Pour expliquer la genèse des sous-espèces dans cette région, il y a à faire intervenir la théorie de petites populations. Le territoire en question devait être occupé par l'ancêtre primitif du complexe, duquel ancêtre s'est détachée ensuite une population qui a du subir une évolution sur place relativement rapide visée aux adaptations (voussure de l'arrière-corps). Elle forma l'*angulata angulata*, qui substitua après l'ancêtre primaire. Des populations périphériques de celui-ci, l'une se spécialisa dans les dunes littorales en tant que la *latreillei* Sol., deux autres ont donné la naissance aux branches boréale et méridionale qui commençaient

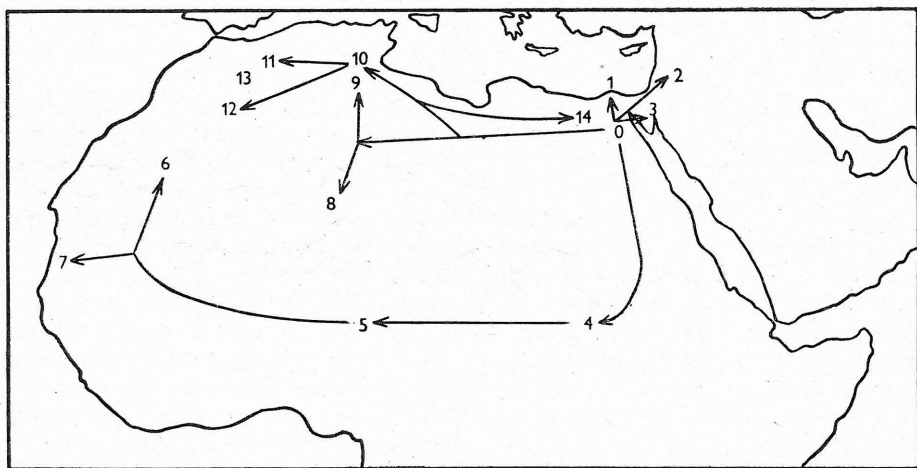


Fig 4: Schéma de dispersion de la lignée de *P. angulata*. 1 — Point de départ de la lignée et en même temps l'aire actuelle de *P. angulata angulata* F., 2 — *P. a. syriaca* Sén., 3 — *P. a. sinaitica* Koch, 4 — *P. a. nilotica* Sén., 5 — *P. a. tschadensis* Koch, 6 — *P. a. angulosa* Ol., 7 — *P. a. berlandi* Ardoïn, 8 — *P. retrospinosa expiata* Peyer., 9 — *P. retrospinosa retrospinosa* Luc., 10 — *P. consobrina consobrina* Luc. et *P. c. confusa* Sén., 11 — *P. c. scabricollis* Sén., 12 — *P. c. lesnei* Peyer., 13 — *P. c. antiaegyptia* Koch, 14 — *P. c. confalonierii* Grid.

après à se répartir dans le sens centrifuge. Les propres dérivés ultérieurs de *l'angulata angulata*, *l'angulata syriaca* Sén. et *l'angulata sinaitica* Koch (d'une valeur d'une population locale plutôt), ont pénétré dans leur domaine actuel en partant de l'Égypte. Leur descendance de *l'angulata angulata* se voit sur leur haute évolution mise en rapport avec la parenté la plus étroite.

Dans la branche méridionale du groupe la descendance des formes est exprimée par l'évolution de la sculpture élytrale qui s'oblitére sur les intervalles en allant de la *nilotica* vers *l'angulosa* (cf. Koch 1940).

Dans la branche boréale la forme morphologiquement la plus archaïque est la *consobrina* Luc. Elle a l'arrière-corps aux proportions non-modifiées et la sculpture la plus primitive. La *confalonierii* Grid., qu'on supposerait d'après la géographie comme étant son ascendant, est au niveau évolutif plus haut, ce qui s'ensuit de la sculpture intervallaire, dont les éléments sont grossis et en même temps raréfiés, et de la forme de l'arrière-corps qui a une voussure plus accentuée. Par conséquent, la *consobrina* n'en peut pas descendre. La situation de la *confusa* Sén., qui est proche-ment voisine de la *consobrina*, est à peu près la même, bien que dans le cadre de sa gamme de variation très large on trouve de nombreux exemplaires qui permettent de la situer en moyenne au niveau évolutif un peu plus bas que celui de la *confalonierii*. La *scabricollis* Sén., elle, est une forme pouvant être déduite des *consobrina* plus richement sculptées; son aire géographique la qualifie en tant qu'une population détachée restreinte. La *lesnei* Peyer. est phylogénétiquement juxtaposée à la *consobrina* de laquelle elle résulte par la voie de l'oblitération de la sculpture intervallaire.

L'occupation du Maroc par la lignée s'est déroulée uniquement dans la direction est-ouest, partant de l'Algérie occidentale: pour la *lesnei* le cas est ici clair, pour

*l'antiaegyptia* Koch rappelons qu'elle ne peut pas descendre de *l'angulosa* parce que celle-ci est d'un type sculpturel terminal dans la lignée et parce qu'elle se développe vers le nord dans un autre sens, vers *l'expziata*.

La forme décrite sous le nom de *P. angulata expziata* Peyer. doit être comprise sous une extension beaucoup plus limitée. La *P. angulata expziata* auct. div. provenant de Tassili et de Fezzan a une origine différente des formes semblables occidentales où il est facile de constater leur descendance immédiate soit de la *lesnei*, soit de *l'angulosa*. L'accentuation de la voussure élytrale dans la lignée est, comme on sait, une adaptation à la température élevée et non un caractère phylogénétique particulier. Pour l'ascendant de *l'expziata* dans le sens présent doit être retenue une forme plus richement sculptée qui habite le sud du Grand erg oriental. Cette forme constitue en même temps une liaison directe entre *l'expziata* Peyer. et la *retrospinosa* Luc. Les deux formes ont en plus la gaine paramérique (bien que peu typique) différente de celle de la *lesnei* ou de la *confusa*, qui pourraient être supposées comme leurs plus proches parents. On peut alors établir, que *l'expziata* et la *retrospinosa* sont d'origine vraiment commune et comme toutes les deux sont des types sculpturaux extrêmes elles doivent descendre d'une souche intermédiaire dont est justement la population citée du sud du Grand erg oriental. Par contre, la constatation des relations phylogénétiques qu'on vient de faire, éloigne définitivement *l'expziata* de la *lesnei* et enfin de toutes les formes du complexe sous-spécifique de *P. angulata*, le duo *expziata* — *retrospinosa* formant ainsi un embranchement sans de liaisons directes récentes.

En résumant la constitution interne de la lignée de *P. angulata* on insistera sur l'existence d'un centre primaire en Basse Égypte et d'un centre secondaire en Tripolitaine occidentale, qui n'a pas pu, comme il résulte des relations internes de la lignée, être colonisé que du centre primaire. La liaison directe est rompue et la Libye est occupée par une forme secondaire, la *confalonierii* Grid., étroitement liée à la consobrina est-algérienne, mais plus hautement évoluée.

gr. de **P. granulata**

V. Kwieton 1977 a.

gr. de **P. obsoleta**

V. Kwieton 1977 b.

gr. de **P. mauritanica**

Le groupe correspond au 7. gr. de *Pimelia* s. str. de Gebien. Sa caractéristique principale est la forme du corps qui est très large et bombé, brièvement ovale ou subsphérique. La voussure de l'arrière-corps est ici un attribut typique de la lignée et n'est pas soumise aux modifications adaptatives. La sculpture élytrale, si elle n'est pas oblitérée et accusée, est constituée d'une granulation pustuleuse.

La lignée est au temps présent géographiquement divisée. D'après la sculpture élytrale — les proportions corporelles étant pratiquement constantes — les formes actuellement les plus primitives sont concentrées dans l'aire occidentale. Les espèces de l'est (de l'Égypte et Cyrénaïque) ont toutes la granulation élytrale surdéveloppée avec les éléments d'une forme plus ou moins modifiée.

En ce qui concerne l'origine du groupe, je m'accorde pleinement avec Andres (l. c.) faisant dériver les espèces cyrénaïquo-égyptiennes, et par conséquent la lignée, de la

*P. sericea* Ol. Le passage sculptural de la *sericea* à *l'urticata* Klug paraît très facile et la gaine paramérique de la *sericea* est comme il fut signalé du type identique à celle du groupe de *P. mauritanica*. Aussi les données géographiques sont favorables à cette dérivation, l'aire de *l'urticata* continuant celle de la *sericea*. Cependant, on ne peut absolument pas établir une chaîne évolutive *sericea* — *urticata* etc. à cause de la sculpture élytrale particulièrement spécialisée des espèces cyrénaïquo-égyptiennes. Si celle de *l'urticata* l'est le moins parmi ces espèces, elle l'est toutefois nettement plus que celle de certaines formes occidentales. Comparant ce fait avec la répartition géographique, l'image qu'on peut se faire est telle que la lignée après avoir parti de l'ouest égyptien a disparue après un certain temps dans toute la partie orientale de son aire ne laissant derrière que quelques populations détachées qui se sont transformées dès lors en formes actuelles. Cette situation touche aussi *P. doderoi* s. l. et *P. tunisea* Fairm., des formes d'une sculpture relativement non-primitive et en tout cas trop spécialisée pour être des espèces primaires. D'ailleurs malgré leur voisinage géographique, leurs types sculpturaux sont opposés ce que déjà seul témoigne dans ce cas contre une évolution directe et continue. Les premiers représentants vraiment primaires actuellement n'arrivent qu'aux Hauts-Plateaux algériens; l'étude comparative de la sculpture élytrale indique dans cette qualité en premier lieu la *P. mauritanica* var. *breiti* Koch.

L'origine ouest-égyptienne de la lignée et sa progression dirigée entièrement vers l'ouest excluent la *P. robusta* Kr. en tant que son membre. Il n'y a en fait aucune donnée indiquant une parenté phylogénétique.

#### gr. de *P. servillei*

Les deux espèces du groupe, *P. servillei* Sol. et *P. laeviuscula* Kr. étaient détaillément étudiées par Koch (1940) et Antoine (1947).

L'existence d'un groupement aux proportions de l'arrière-corps typiques et à l'habitat hautement spécialisé font rejeter l'idée d'une lignée primaire ce qui entraîne la recherche d'un groupement ancestral. Mais aucune lignée ne laisse voir une véritable liaison. D'autre part, la gaine paramérique banale et la sculpture élytrale ne nécessitent point une ascendance bien délimitée, qui pourrait préciser la recherche. Certaines affinités peuvent être constatées entre la *P. servillei* et la lignée de *P. obsoleta* d'une part et celle de *P. granulata* de l'autre. Surtout quelques *P. granulata granulata* Sol. ressemblent parfois beaucoup à la *P. servillei*. Mais il est extrêmement improbable qu'une lignée à l'orthogénèse si exprimée qu'il en est le cas pour la lignée de *P. granulata* peut, en plus à un stade avancé de son évolution, contester presque absolument ses propres traits (transformation des proportions, effacement de la sculpture prothoracique et élytrale). Nos renseignements sont manifestement insuffisants à éclaircir l'origine du groupe.

#### formation ouest-méditerranéenne des *Pimelia* s. str.

Comme dans le cas de la formation summérienne, il ne s'agit pas ici d'un groupe homogène, qui représenterait une seule lignée. La base de ce groupement complexe constitue le 6. gr. de *Pimelia* s. str. de Gebien. Déjà lui-même est profondément diversifié et comme il va être démontré ci-dessous plusieurs autres espèces ou groupes d'espèces sont encore à rattacher à la formation.

Les proportions corporelles et la sculpture très variées des membres du 6. gr. n'ont



pas pu servir à sa délimitation. Elle était faite à l'aide des carènes des tibias médianes dont l'intérieure était décrite comme recourbée vers l'extérieur et terminant dans la dent apicale supérieure du tibia. Ce caractère est parfois très prononcé; d'autres fois il n'est qu'assez légèrement marqué, dans quel cas il ne permet plus de faire une distinction entre le 6. gr. et de maintes autres formes. Car la déviation de la carène interne des mésotibias s'observe aux degrés modérés mais bien nets même chez des espèces phylogénétiquement tout à fait éloignées. Quant à la gaine paramérique elle est à l'intérieur du groupement très variable mais le plus souvent elle reste toutefois d'un type à peu près banal.

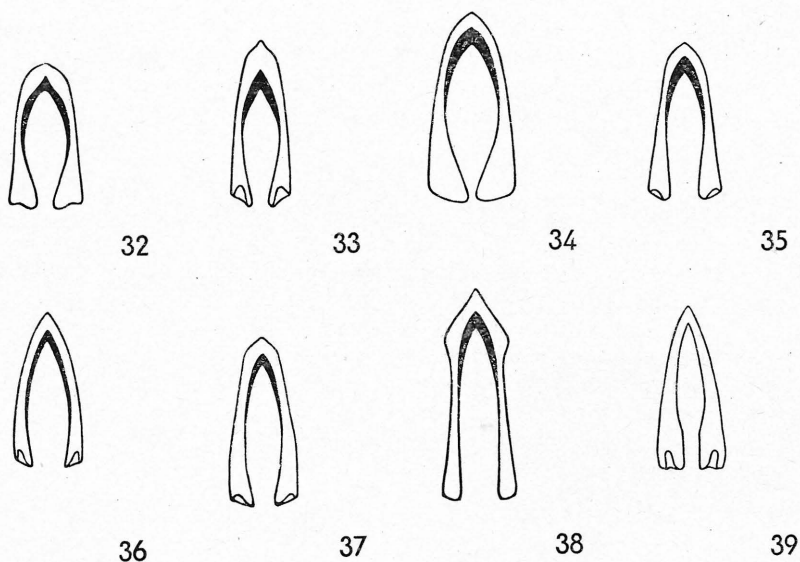
Avant d'analyser la phylogénèse de toute la formation, les espèces et groupes d'espèces nouvellement mis en voisinage de l'ancien 6. gr. seront étudiés de près.

*P. arenacea* Sol. — L'espèce fut placée dans le 4. gr. de Gebien du sbg. *Homalopus*. La sculpture élytrale est non-spécialisée, assez primitive, composée des granules isolés, les rangées principales en séries de granules légèrement grossis. Le pronotum est fortement cordiforme, l'arrière-corps large et aplati. La forme du pronotum avec les tarsi homalopoides ont amené à situer la *P. arenacea* en proximité immédiate de *P. crenata* F. Or, il n'est pas ainsi. La gaine paramérique est bien différente. En réalité les plus proches voisins de la *P. arenacea* sont les formes du groupe de *P. costata*, comprenant toutes les espèces du 6. gr. de Gebien ayant le pronotum cordiforme. Elles concordent avec *P. arenacea* non seulement dans la forme du corselet, mais elles ont également l'arrière-corps d'une forme souvent très semblable, la sculpture élytrale bien comparable et surtout la gaine paramérique du même type. La seule différence pour la *P. arenacea* est le non-développement de la molette apicale des paramères. Mais cette molette n'est parfois que peu prononcée (*P. ruida* Sén.) et en outre tenant compte de la sculpture élytrale de la *P. arenacea*, avec celle de *P. perezi* Sén. la plus primitive parmi les espèces du groupe de *P. costata*, le fait ne peut absolument pas empêcher l'union de la *P. arenacea* avec celui-ci. Par contre, les autres lignées du genre n'ont d'aucunes relations réelles avec elle.

Gr. de *P. crenata* — Malgré le pronotum cordiforme, les deux espèces du groupe, *P. crenata* F. et *P. discicollis* Fairm., ne rentrent pas dans le groupe de *P. costata* car leur gaine paramérique est nettement différente. Elle peut être cependant déduite directement du type principal de la gaine paramérique du 6. gr. par la voie d'accentuation des impressions latéro-basales et apicales. Vue la grande variabilité intraspécifique de la gaine paramérique dans le groupe de *P. crenata* qui fait voir qu'il ne s'agit pas d'une acquisition particulière définitive, un éloignement décisif du groupe n'est point nécessaire. Comme dans le cas précédent on ne trouve pas d'autres relations de parenté.

*P. platynota* Fairm. — L'espèce n'a rien à voir avec le groupe de *P. granulata*. Celui-ci se termine d'ailleurs en Algérie occidentale par des formes hautement spécialisées et n'aurait pas pu donner la naissance à la *P. platynota*. Même la gaine paramérique diffère dans la partie proximale. Son type identique peut être trouvé parmi les espèces tyrrhéniennes lesquelles la *P. platynota* rappelle fortement par tout son habitus: proportions, sculpture. Elle se range parmi elles aussi à cause de son adaptation au fouillement exceptionnel, consistant dans la modification des éperons des tibias très grands et rappelons que parmi les espèces tyrrhéniennes la *P. bipunctata* F. a des éperons des tibias postérieures remarquablement longs.

Gr. de *P. ascendens* — Le groupe se compose des espèces exclusivement canariennes. La parenté de ses membres est toute reconnue, son extension présentée dans le



Armure génitale externe des ♂♂ du genre *Pimelia* F.

32: *P.* (s. str.) *crenata*. 33: *P.* (s. str.) *bipunctata* F. 34: *P.* (s. str.) *ascendens* Woll. 35: *P.* (s. str.) *auriculata* Woll. 36: *P.* (s. str.) *lutaria* Brullé. 37: *P.* (s. str.) *lutaria* Brullé. 37: *P.* (s. str.) *canariensis* Brullé. 38: *P.* (s. str.) *senegalensis* Ol. 39: *P.* (*Amblyptera*) *forficata* Herbst

Catalogue de Gebien ne sera pas modifiée. La délimitation n'est aucunement tranchante, le mesosternum hautement bombé apparaît chez des espèces diverses (gr. de *P. hildebrandti* par ex.). Le type de la gaine paramérique est comparable avec celui de quelques formes du 6. gr. (par ex. *P. variolosa* Sol.). Pas de relations avec d'autres lignées.

Gr. de *P. auriculata* (= sbg. *Aphanaspis* Woll.) — Aucun trait ne justifie une séparation sous-générique ni même une séparation en lignée particulière. La gaine paramérique concorde parfaitement avec le type du groupe précédemment cité. (La *P. gibba simplicior* Esc. fut rangée dans le groupe par pur erreur.)

*P. lutaria* Brullé — Ses caractères morphologiques qui l'ont faite mettre à part sont des modifications d'ordre secondaire n'indiquant pas une lignée particulière. La gaine paramérique est du même type que chez les précédentes.

*P. canariensis* Brullé — Elle ne se range pas dans le gr. de *P. senegalensis* ayant la gaine paramérique nettement différente, mais identique au type de toutes les espèces canariennes dans le groupement desquelles elle est à compter. Le duvet jaunâtre sans valeur systématique serait d'ailleurs le seul trait à la rapprocher de la *P. senegalensis* Ol.

Il est apparent que la formation ouest-méditerranéenne est un ensemble complexe de petits groupes diversifiés, dans quel point elle concorde avec la formation sumérienne. En différence de celle-ci, ses éléments ne sont pas phylogénétiquement dissociés mais se fondent plus ou moins dans un vaste groupement. L'analogie principale de deux formations consiste dans leur constitution qui exprime dans les deux

cas une différenciation brusque multidirectionnelle autour d'un centre géographique délimité. Pour la formation ouest-méditerranéenne il en est la région bético-rifaine, où ses espèces sont de morphologie la plus variée et servent aussi de pont phylogénétique entre les divers embranchements de ladite formation.

gr. de ***P. senegalensis***

Groupe de deux espèces vicariantes, très étroitement apparentées, *P. senegalensis* Ol. et *P. cultrimargo* Sén. La *P. canariensis* Brullé venant d'être écartée de leur voisinage, elles forment un groupe phylogénétiquement isolé. Leur complexe s'est propagé dans l'aire actuelle de l'ouest vers l'est, comme l'indique la spécialisation morphologique plus poussée chez la *P. cultrimargo* (côte humérale encore plus accentuée, côtes dorsales presque disparaissantes, surtout la 2<sup>e</sup>). Sous cette condition le groupe paraît descendre du point de vue géographique de l'Afrique atlantique du nord (Maroc).

gr. de ***P. hildebrandti***

Les espèces *P. hildebrandti* Har., *P. cenchronota* Fairm., *P. bottegoi* Gestro et *P. densegranata* Fairm. forment un groupe homogène étaient révisées par Koch (1940). Le groupe entier est aujourd'hui géographiquement isolé de tout groupement pouvant être considéré comme apparenté, tout en représentant l'embranchement le plus méridional du genre. D'après la différenciation réciproque des membres actuels qui tient surtout à de courtes déviations individuelles, c'est-à-dire sans une véritable lignée orthogénétique, il paraît que la diversification intérieure du groupe s'est déroulée dans les limites de son aire actuelle. Envers d'autres lignées du genre on ne constate pas de relations de parenté; le plus près de toutes se placent certains éléments de la formation summérienne.

En plus de groupes et espèces traités, dans le sbg. *Pimelia* s. str. se rangent encore *P. hayekeae* Kaszab et *P. amseli* Kaszab de la province iranienne et *P. jeanneli* Koch de Sahel. Toutes ces formes sont aujourd'hui phylogénétiquement restreintes. Les deux premières pourraient être placées dans une proximité relative du gr. de *P. inexpectata*, la *P. jeanneli* Koch est isolée totalement.

sbg. ***Amblyptera*** Sol.

Le sous-genre passe pour être caractérisé par le rebord latéral du pronotum disparu, la partie basale des élytres concave et la saillie intercoxale du 1. sternite abdominal plus longue que large. Toutefois tous ces caractères sont dans une haute mesure des traits consécutifs dus à l'élargissement relatif du corps et à l'accentuation de sa voussure. L'oblitération du rebord latéral pronotal est entraînée par l'enroulement du corselet où les parties latérales passent de plus en plus sur la face inférieure; une évolution semblable s'observe par ex. chez les *Graecopachys*. Le retrécissement de la saillie intercoxale et la concavité de la base des élytres se forment analogiquement chez les *Camphonota* d'une forme corporelle très voisine; le rebord prothoracique est chez elles par contre complet. C'est donc primairement l'accusation extrême de la forme suborbiculaire qui marque le sbg. *Amblyptera*, entraînant consécutivement les changements décrits.

En tant que des attributs typiques, deux lignées des *Pimelia* ont développé les

proportions corporelles du même type que les *Amblyptera*: le sbg. *Camphonota* et le gr. de *P. mauritanica*. La convergence des *Camphonota* vis-à-vis les *Amblyptera* est énorme, affectant non seulement les proportions mais également la formation de l'extrémité des tibias médianes (dents, échancrure) et aussi la gaine paramérique. Il semblerait alors qu'il s'agit de plus que d'un simple parallélisme. Mais deux faits d'une importance capitale s'y opposent. Le premier consiste dans les tibias postérieurs à une seule carène centrale sur la face inférieure chez les *Camphonota*. Comme il fut signalé il s'agit d'un caractère tout à fait particulier et puisque toutes les autres *Pimelia* — même les plus primitives — ont le dessous des tibias aplati et bicaréné dans la partie proximale, il ne peut pas être question d'un primitivisme, mais uniquement d'un caractère de divergence. Dans ces circonstances les *Amblyptera* ne peuvent pas être déduites du sbg. *Camphonota*. L'autre de deux faits précise l'origine des *Amblyptera*, l'origine n'ayant rien de commun avec les *Camphonota*.

La seconde lignée aux proportions corporelles adéquates est, comme il fut dit ci-dessus, le gr. de *P. mauritanica*. Dans les caractères différentiels principaux entre celui-ci et le sbg. *Amblyptera*, la prononciation du rebord latéral du pronotum et le largeur de la saillie intercoxale, les deux groupes en question sont reliés par des passages directs — la *P. valida* f. *amblyptericollis* Koch, au rebord latéralement effacé et la saillie large, et la *P. brisouti* Sén. aux caractères contraires. Ces deux formes peuvent être considérées en plus comme des intermédiaires géographiques; les groupes traités sont d'ailleurs d'une répartition tout à fait juxtaposée. La formation de la gaine paramérique différente du type banal du gr. de *P. mauritanica* qui arrive chez les *Amblyptera* n'est point un caractère suffisant à une disjonction de deux groupes. La convergence de la gaine paramérique de certaines *Camphonota* est curieuse mais vues les circonstances elle ne peut pas contester les relations établies.

Le sbg. *Amblyptera* Sol. est alors à conserver dans sa valeur taxonomique à cause de sa haute spécialisation, mais il diffère du point de vue phylogénétique des sous-genres appelés dans ce travail „anciens“. Ceux-ci sont des lignées primaires, déviées parallèlement avec le sbg. *Pimelia* s. str. du centre primaire du genre même, tandis que le sbg. *Amblyptera* est une fraction descendante spécialisée, formée à la périphérie de l'aire du genre.

### III. Conclusions phylogénétiques et paléogéographiques sur le genre *Pimelia* F.

On a suggéré (Kwieton 1977 a) que le centre évolutif des *Pimelia* se trouve en province summérienne. L'étude analytique des groupements dans la partie précédente a prouvée en effet une différenciation morphologique et géographique radiale, partant d'un centre correspondant aux provinces summérienne et iranienne. Il fut démontré également que les autres centres de diversification du genre sont secondaires et que les *Pimelia* n'y ont pénétré que plus tard arrivant dans ce même sens radial. Tous ces faits confirment donc pleinement la position théorique du centre primaire. Cependant, la région summéro-iranienne n'est pas le centre évolutif de la famille Tenebrionidae, ce centre étant situé, comme on l'admet généralement, quelque part en Afrique méridionale. Par conséquent le centre primaire des *Pimeliini* se trouve loin du territoire de naissance de la famille, qui était en même temps le territoire de naissance des lignées principales actuelles, ce qui est documenté par des relations phylogénétiques et géographiques largement conservées chez la majorité absolue des groupe-



Qualificatifs phylogénétiques des formes syrtiques des lignées nordafricaines

Groupement	Représentant syrtique	Qualificatif
Gr. de <i>P. gibba</i>	<i>P. gibba gibba</i> F.	secondaire occidentale
Gr. de <i>P. canescens</i>	<i>P. canescens canescens</i> Kl.	primaire
Gr. de <i>P. subquadrata</i>	—	—
Gr. de <i>P. grandis</i>	—	—
Gr. de <i>P. angulata</i>	<i>P. angulata confalonierii</i> Gr.	secondaire occidentale
Gr. de <i>P. granulata</i>	<i>P. seminuda seminuda</i> Schust.	secondaire autochtone
Gr. de <i>P. obsoleta</i>	<i>P. obsoleta nitida</i> Schust.	secondaire occidentale
Gr. de <i>P. mauritanica</i>	—	—

Histoire géologique du genre *Pimelia* F.

Époque géologique	Datation	Événement principal
Crétacé	—120/—70	différenciation culminante des Tenebrionidae- -Pedobionta
Paléocène (Montien)	—70/—60	arrivée de la souche des Pimeliini en Égeide méridionale
Éocène	—60/—40	différenciation interne des Pimeliini
Oligocène	—40/—29	différenciation interne des Pimeliini
Miocène	—29/—12	génese du genre <i>Pimelia</i> (?)
Pliocène	—12/—1	fin de l'isolation en Égeide méridionale, pénétration en aires actuelles; différenciation des lignées et des espèces
Pleistocène	—1/—0,008	différenciation spécifique et raciale ultérieure
Holocène	—0,008/	différenciation des populations actuelles

ments (cf. Koch 1944 pour les Adesmiini). Ces faits impliquent qu'une souche ancestrale des Pimeliini a du se propager de la région étiopienne en province iranienne où elle a marqué un essor évolutif puissant. En outre, ladite souche a du se retirer des territoires joignant les deux régions. Il s'agit maintenant de fournir une image raisonnée de ces événements. Elle est présentée très claire par la paléogéographie. Les positions du centre évolutif de la famille et du centre des Pimeliini pouvant être considérées comme étant déterminées avec certitude, la première question sera une délimitation de l'existence d'une communication terrestre entre les territoires en question. Les cartes paléogéographiques s'accordent à avouer l'existence d'une com-



munication au cours du Tertiaire au Paléocène (Montien) et puis une autre jusqu'au fin du Miocène (Pontien), d'où elle existe à l'époque actuelle. Entre-temps, la région suméro-iranienne existait sous forme d'une île isolée et relativement petite, l'Égeide méridionale. Dans ces conditions, les problèmes déployés ci-dessus s'expliquent tout naturellement de façon suivante. La souche ancestrale des Pimeliini a pénétré de l'Afrique en Iranie actuelle, l'événement qui a dû se dérouler alors au Montien. La disparition du passage terrestre emprisona une fraction de la souche en Égeide méridionale où elle évolua en isolation pendant plus de deux tiers du Tertiaire, plus précisément pendant quelques 48 millions d'années (Montien-Pontien). Pendant ce temps disparurent les dernières liaisons de la souche ancestrale sur le continent africain.

Le développement d'une différenciation d'une famille des Coléoptères allant jusqu'au sous-familles au début même du Tertiaire comme le nécessite l'esquisse présentée n'est rien d'exceptionnel (v. Jeannel 1942) et en ce qui concerne les Tenebrionidae il semble être exigé aussi par d'autres lignées, surtout les Asidiini, la brèche atlantique entre l'Afrique et l'Amérique centrale étant datée du Crétacé. Il faut admettre cette datation également parce que l'arrivée des Pimeliini jusque par la seconde passage, au Pontien, est inconcevable tenant compte des raisons suivantes. Il serait pratiquement inexplicable comment se fait que toutes les lignées des Pimeliini d'Afrique sont orientées dans le sens opposé, c'est-à-dire du nord vers le sud; plus incompréhensible encore serait l'existence d'un centre évolutif aux relations phylogénétiques données datant en plus du Pliocène seulement.

L'arrivée de l'ancienne souche des Pimeliini en Égeide méridionale au Montien est alors à accepter. Sur ce territoire relativement restreint après le retour des eaux marines s'est déroulée l'évolution des Pimeliini, l'évolution très intense qui aboutit parmi d'autre à la formation des tibias carénés, sous cette forme une acquisition unique dans tout l'embranchement des Tentyriomorpha. Aussi toutes les autres aromorphoses de la tribu (réduction de la sclérome distale de l'hypopharynx des larves, type ouvert de la gaine paramérique des adultes) se sont formées encore pendant l'isolation en Égeide méridionale, car c'est de ce centre même que divergent les lignées porteuses de ces aromorphoses.

Depuis le Pontien, la situation change rapidement. En Asie centrale continuait le retrait des eaux commencé depuis le Miocène, mais l'événement principal du Pontien fut l'émergence des terres arabiques qui reliait dès lors l'ancienne Égeide méridionale avec l'Afrique. Si vers l'est et le nord-est les lignées des Pimeliini se sont infiltrées peu à peu, l'apparition d'un pont continental vers l'ouest et le sud eut pour le genre *Pimelia* l'effet d'ouverture soudaine d'une soupape. Les *Pimelia* bouillonnant d'essor évolutif se sont précipitées du haut du massif iranien dans les terres nouvelles. Comme celle-ci n'étaient pas encore occupées par des lignées concurrentes, les *Pimelia* les envahissent rapidement, aidées aussi de leur modification progressivistes. La formation phylogénétique du groupement sumérien des *Pimelia* illustre parfaitement les événements décrits en présentant une image d'un flot qui se disperse en gouttes multiples après avoir tombé du haut. Cette différenciation rapide sans progrès orthogénétique visible nous permet de constater en même temps que les *Pimelia* se sont formées relativement peu longtemps avant, car cette évolution horizontale est caractéristique pour les jeunes stades phylogénétiques d'un groupement.

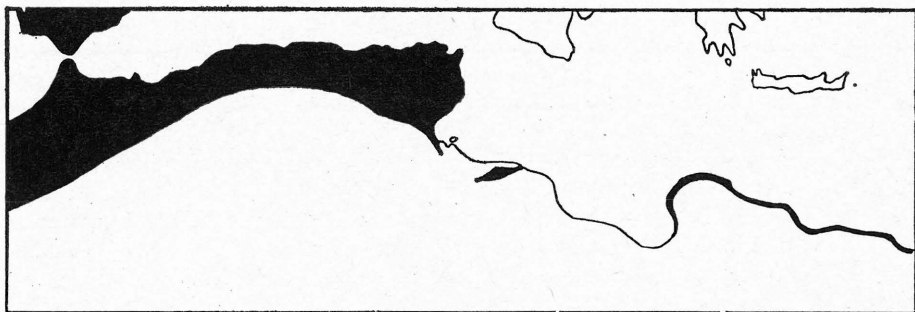


Fig. 5: Répartition actuelle des membres de la lignée de *P. mauritanica* en Afrique

Tenant compte de ces circonstances on a toute raison de parler de deux centres primaires du genre *Pimelia*, aux caractéristiques phylogénétiques différentes. L'un est le centre iranien — le centre de naissance du genre, l'autre, sumérien, est le centre primaire de la différenciation interne du genre.

Presqu' aussitôt des lignées récemment formées ont commencé leur extension dans les régions voisines, pénétrant en Arabie et en Afrique. À cette époque l'ouverture de la Mer Rouge était loin d'être achevée et le passage en Afrique était encore possible sous les latitudes plus méridionales. En revanche, la Basse Égypte n'était pas encore définitivement asséchée et son littoral se trouvait un peu plus au sud qu'aujourd'hui. Ceci correspond très bien à son colonisation par des formes non-primaires (cela ne veut pas dire non-primitives!) qui ont du y pénétrer des régions plus méridionales (*P. spinulosa* Klug, *P. angulata latreillei* Sol.). De l'Égypte, l'invasion de l'Afrique se continuait d'une part à travers le Sahara et de l'autre part droit vers l'ouest, en direction de Cyrénaïque déjà pleinement émergée.

L'étude analytique des groupements du genre a démontré que la majorité absolue de groupes répandus à travers de l'Afrique boréale accusent une interruption notable en Libye centrale — soit une brèche géographique totale, soit l'interposition d'une forme secondaire entre la souche orientale et les représentants occidentaux. Le tableau I reporte les qualificatifs phylogénétiques des formes syrtiques. D'autres lignées se terminent brusquement en Cyrénaïque (gr. de *P. bengasiana*, l'ultime embranchement de la formation sumérienne). Toutes ces relations sont si expressives et indiscutables qu'elles indiquent incontestablement un obstacle important; autrement dit, la région syrtique devait être impraticable. Mais depuis le Miocène l'ancien golfe pénétrant jadis profondément à l'intérieur du pays n'existait plus. Toutefois les données phylogénétiques citées impliquent une ferme déclaration, que la région syrtique n'était pas encore asséchée lors du passage des *Pimelia*. Comme la mer s'est déjà retirée, un terrain marécageux, salé ou non, doit être supposé. Cette opinion est approuvée par de nombreux bassins fluviaux anciens dans cette région.

Après avoir donc contourné le bassin syrtique, les lignées nord-africaines sont arrivées sur le plateau tripolitain, dont les formes sont souvent les plus proches successeurs de leurs ancêtres est-libyens, car les liaisons phylogénétiques de Libye centrale ont disparu dans la plupart de cas. La situation qu'on vient de reconnaître pour la région syrtique s'est répétée en petit en Tripolitaine nord-occidentale et

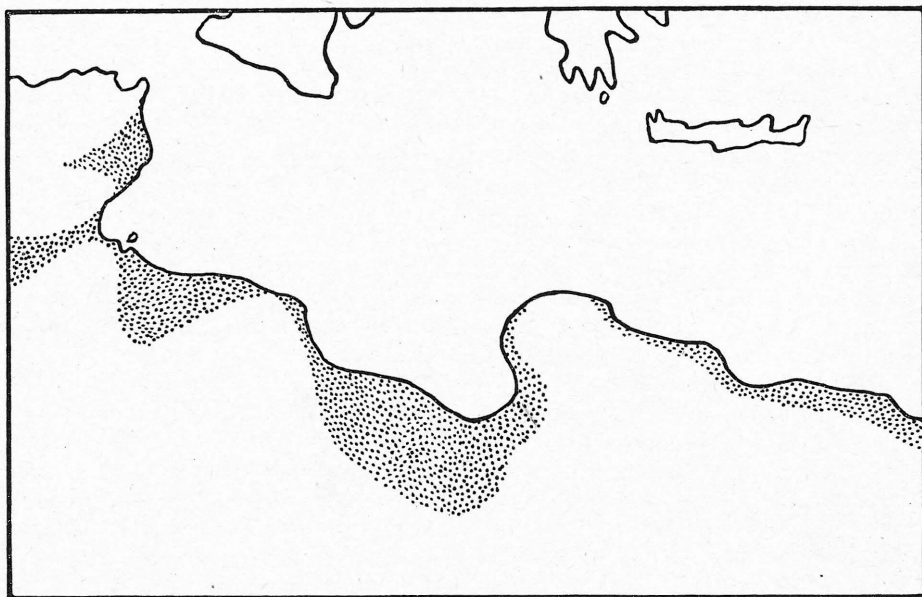


Fig. 6: Configuration probable du littoral libyen au pliocène selon la répartition du genre *Pimelia* F., En pointillé: lagunes ou marécages littoraux

Tunisie orientale. Le Djebel Nefoussa et les Monts des Ksours y délimitent une basse-plaine sublittorale que les marécages affectent encore à l'époque actuelle jusque vers Dehibat, c'est-à-dire quelques 80 km de la côte. La route suivie par les *Pimelia* contournant cette région est marquée encore à nos jours par la répartition des membres du gr. de *P. mauritanica* (v. fig. 5). Ce détour est responsable aussi de la dissociation géographique entre *P. granulata tenuicornis* Sol. et *P. granulata imitata* Rtt. De l'autre côté, après son assèchement la région fut colonisée par quelques formes secondaires qui y sont endémiques, telles *P. subquadrata gridellii* Schust. ou *P. granulata realii* Koch. Un dernier obstacle sur la voie nord-africaine était le vaste Chott Djerid qui provoqua chez quelques lignées progressant jusque là en un seul courant une bifurcation en embranchement steppique et l'embranchement saharien (*P. subquadrata anomala* Sén. et *P. subquadrata valdani* Guér., *P. obsoleta pilifera* Sén. et *P. obsoleta obsoleta* Sol.). Le passage vers le nord au niveau du Golfe de Gabès ne devait pas être franchement difficile, les lignes de hauteurs s'y approchant de deux côtés à quelques 20 km de distance respective.

Avec la formation des embranchements sahariens on aborde la question de l'âge des terrains désertiques. Était-il le Sahara vraiment un pays verdoyant et luxurieux avant quelques millénaires seulement? Si la question est ainsi posée, il est possible en somme de répondre par la négative. Des données géologiques s'accordent avec les résultats de l'analyse phylogénétique des *Pimelia* pour témoigner un âge beaucoup plus élevé aux certains terrains désertiques sahariens. Pour le Grand erg oriental on a trouvé que le sable repose sur les couches dont la plus jeune date de l'Éocène.

Les adaptations des *Pimelia* suivies encore d'une différenciation ultérieure prouvent aussi que l'existence du désert depuis quelques mille d'années seulement est une illusion inconcevable. Vues par contre les preuves irréfutables d'un très riche peuplement animal et végétal du Sahara aux temps historiques le problème est à résoudre de façon que le désert ou plutôt des déserts existent au Sahara depuis longtemps, mais il y avait des régions importantes non-désertiques. Et ce n'est qu'aux celles-ci qu'il faut rapporter le procès de désertification, autre part le désert existant déjà.

Une question semblable qui touche les *Pimelia* est l'âge des Hauts-Plateaux algériens. Arldt (1919) suggère qu'ils étaient formés dès l'Oligocène, au Miocène étaient recouverts par la mer et sous la forme définitive existent depuis le Pliocène. C'est le Pontien supérieur qu'il faut admettre comme la limite supérieure du rétablissement des Hauts-Plateaux, car il paraît que ce fut à cette époque qu'arriva la première vague des *Pimelia* en Méditerranée occidentale.

Comme il fut démontré, la faune des *Pimelia* de la Méditerranée occidentale comprend des lignées dont la majorité conserve toujours des relations phylogénétiques qui peuvent être suivies pratiquement en toute l'Afrique du nord. Par contre, des groupes rassemblés dans la „formation ouest-méditerranéenne“ n'ont d'aucuns rapports au-delà de leur aire actuelle, exigue par rapport au centre de différenciation primaire du genre. Le fait implique que leurs liaisons ont du disparaître totalement de leur territoire primaire. On aura alors à se demander par où sont-ils venus et s'il en reste quelques traces. Quant à leur arrivée en Méditerranée occidentale, deux voies principales peuvent rentrer en considération — la nord-africaine et la transadriatique. La région égeïenne par où la formation ouest-méditerranéenne aurait du passer dans le cas de la voie transadriatique est occupée par le sbg. *Camphonota* seul, qui est une lignée ancienne autochtone. (La *P. bajula* Klug et la *P. mitteri* Solne font que s'y infiltrer secondairement du sud-est et n'ont pas pu contribuer à l'évolution ultérieure d'une lignée quelconque dans cette région). Comme les *Camphonota* rentrent parmi les plus anciens embranchements du genre il ne peut pas être question chez elles d'une occupation secondaire (c'est-à-dire l'occupation du territoire après une lignée des *Pimelia* plus ancienne qu'elles auraient expulsée). Par suite, la voie transégéenne était comme bloquée pour les autres lignées du genre par l'installation des *Camphonota* prédecesseurs. D'autre part, le noyau de la formation ouest-méditerranéenne se situe en Espagne, les espèces tyrrhéniennes n'étant qu'une section détachée. La dispersion réelle serait donc de sens contraire au celui de la progression transadriatique. Le passage de la souche de la formation ouest-méditerranéenne par cette voie étant alors pratiquement exclu, le courant d'immigration a dû arriver à travers de l'Afrique du nord. Si c'est vrai, les représentants actuels africains de la formation doivent être des vestiges d'un peuplement jadis plus important. Il est en effet remarquable qu'ils ne sont présents qu'au pourtour des terres maghébennes, occupant des terrains géologiquement jeunes (*P. arenacea* Sol. dans l'ancien golfe oranais, *P. platynota* Fairm. et *P. crenata* F. dans la depression du Rharb). Une telle répartition évoque un refoulement puissant qui les a chassés jusqu'aux bords extrêmes de l'ancien territoire. Cette image concorde avec l'idée de deux vagues successives de l'immigration des *Pimelia* en Méditerranée occidentale, l'idée qui est suggérée non seulement par l'absence des relations de la formation ouest-méditerranéenne, qui est expliquée alors par le refoulement par la seconde vague, mais aussi par des différences profondes du peuplement de la Péninsule ibérique entre la formation ouest-méditerranéenne et les lignées nord-africaines. La première comprend un



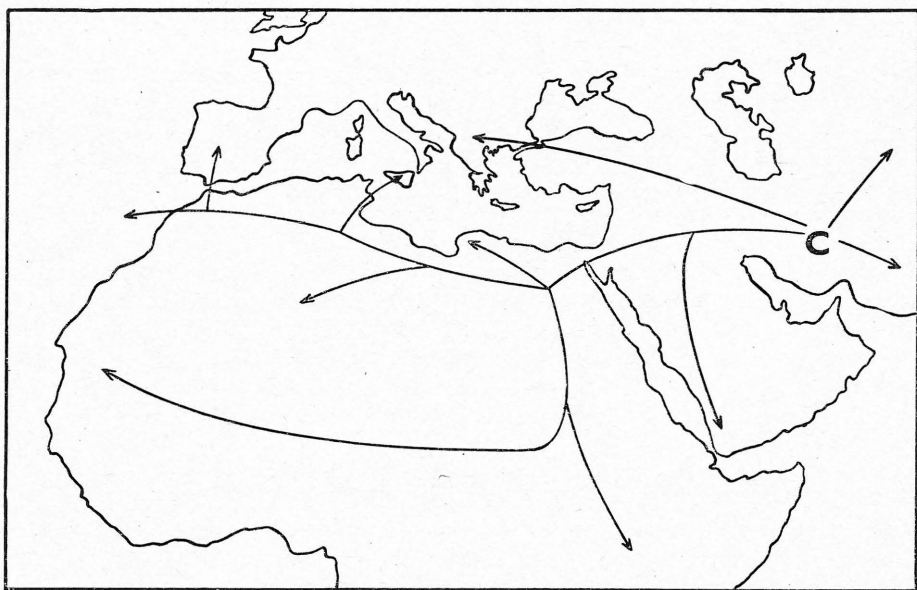


Fig. 7: Principaux courants de dispersion du genre *Pimelia* F. C.: centre évolutif primaire du genre

nombre d'espèces dont la différenciation est si exprimée qu'on a tout lieu de parler des groupes d'espèces morphologiquement distincts. Par contre, les lignées cyrénaïquo-égyptiennes occupent le Maghreb par des populations nombreuses sur un terrain très varié, favorable à la ségrégation, qui accusent des maintes déviations morphologiquement importantes mais sans se dissocier, sans former des espèces particulières pour la plupart.\*\*\*) Cela veut dire que leur différenciation est évidemment plus récente que celle de la formation ouest-méditerranéenne. Aussi les représentants de cette dernière sur le continent africain sont visiblement plus anciens que ceux du gr. de *P. mauritanica* en Espagne. Les *P. platynota* Fairm. et *P. arenacea* Sol. sont géographiquement isolées de leurs formes apparentées et *P. crenata* F. et *P. discicollis* Farm. sont détachées morphologiquement. En revanche, les espèces ibériques du gr. de *P. mauritanica* conservent toute leur liaison et ne s'éloignent pas sensiblement de leurs ascendants africains. Ces données se résument dans le fait que la Méditerranée occidentale était peuplée par la formation ouest-méditerranéenne, mais plus tard se forma en Afrique nord-occidentale un peuplement des lignées plus jeunes conquérant du terrain et s'est infiltré ensuite en Espagne. La naissance de nouvelles espèces du gr. de *P. mauritanica* d'une part et le non-changement des *Amblyptera* espagnoles, le sous-genre étant pourtant extrêmement variable, de l'autre, démontrent que cette incursion n'était pas la question d'un seul coup. D'ailleurs même la colonisation de l'Afrique occidentale s'est déroulée progressive-

\*\*) *P. mauritanica* Sol., *P. boyeri* Sol., *P. ryssos* Herbst, *P. claudia* Ftm. sont à considérer en tant que des sous-espèces (cf. Antoine l. c.)



ment, certaines lignées l'occupant avant les cyrénaïquo-égyptiennes, manifestement les plus jeunes (par ex. gr. de *P. gibba*).

Par conséquent, la datation de la colonisation de la Méditerranée occidentale ne peut pas être établie d'une manière précise s'étendant sur des époques assez longues. L'occupation de l'Espagne par une souche aussi complexe que la formation ouest-méditerranéenne et la répartition circumtyrrhénienne des formes du voisinage de *P. bipunctata* exigent très probablement une migration par voie terrestre. Les périodes géocratiques rentrant ici en considération sont le Pontien supérieur, il y a 12 millions d'années, et l'époque de l'assèchement de la Mer Méditerranéenne, il y a 6 millions d'années. Le Pontien est le limite inférieur de la colonisation ouest-méditerranéenne, le limite supérieur, marquant la prise des positions définitives est grâce aux espèces strictement littorales déterminé par les derniers changements de la côte. C'est la transgression sicilienne qui signifie les ultimes modifications importantes (parmi d'autre, le passage du gr. de *P. servillei* au Maroc atlantique — cf. Antoine l. c.). Cependant, de petits déménagements ont continué, ce qui est à déclarer surtout dans le cas des espèces européennes, affectées par la venue des glaciers et dont certaines populations n'ont pu se former qu'à l'époque post-glaciaire (par ex. *P. bipunctata* F. dans le nord de son aire où elle longe les Alpes).

Le mode de la différenciation interne et la genèse des formes nouvelles rétranchées ci-dessus nous servent enfin d'indicatif du niveau évolutif phylogénétique du genre. On a vu que les lignées les plus jeunes sont les cyrénaïquo-égyptiennes. La non-segrégation spécifique de leurs formes au cours d'une diversification intense des populations témoigne leur plasticité évolutive élevée. Mais en même temps ces déviations multiples sans une véritable avance perspective indiquent que la dernière phase de l'évolution phylogénétique est atteinte, que le progrès orthogénétique a commencé d'être remplacé par une spécialisation fractionnelle où la radiation adaptative se voit substituée peu à peu par l'évolution au sens centripète. On peut donc conclure que les *Pimelia* après avoir, il y a quelques 12 millions d'années, parti à la conquête éclatante des territoires viennent de dépasser leur apogée, restant parmi les lignées très réussies des Tenebrionidae-Pedobionta mais sans de grandes perspectives d'un progrès ultérieur.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andres A., 1927: Sur divers Ténébrionides d'Égypte. *Bull. Soc. ent. Égypte*, **11** : 52—55  
 Andres A., 1929: Note sur *Pimelia angulata* Fab. et espèces voisines et description d'une variété nouvelle. *Bull. Soc. ent. Égypte*, **13** : 10—24  
 Antoine M., 1947: Notes d'entomologie marocaine 28 — Tableaux de détermination des *Pimelia* du Maroc. *Ann. Soc. ent. France* **116** : 17—58  
 Arldt Th., 1919 et 1921: Handbuch der Paläogeographie, Bd. I et 2. Leipzig.  
 Atlas litologo-paleogeografickich kart SSSR, red. A. P. Vinogradov. Moskva, AN SSSR, 1967—1969  
 Furon R., 1950: Géologie de l'Afrique. Paris, Payot  
 Gebien H., 1937: Catalog der Tenebrioniden. *Pubbl. Mus. ent. Pietro Rossi* **2** : 505—883  
 Holdhaus K., 1924: Das Tyrrhenisproblem. *Ann. nat. hist. Mus. Wien* **27**  
 Jeannel R., 1942: Génèse des faunes terrestres. Paris, Presses universitaires  
 Koch C., 1935: Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologische Expedition seiner Durchlaucht des Fürsten A. Della Torre e Tasso nach Aegypten und auf die Halbinsel Sinai. *Bull. Soc. ent. Égypte* **19** : 2—111  
 Koch C., 1937: Wissenschaftliche Ergebnisse über die während der Expeditionen Seiner Durchlaucht des Fürsten Alessandro C. della Torre e Tasso in Libyen aufgefundenen Tenebrioniden. *Pubbl. Mus. ent. Pietro Rossi* **2** : 285—498

- Koch C., 1939: Phylogenetische, biogeographische und systematische Studien über ungeflügelte Tenebrioniden. *Mitt. münch. ent. Ges.* **29** : 000—000
- Koch C., 1940: Id. *Mitt. münch. ent. Ges.* **30** : 254—337 et 683—750
- Koch C., 1940: Die Verbreitung und Rassenbildung der marokkanischen Pimelien. *EOS* **16** : 7—123
- Koch C., 1944: Die Adesmiini der tropischen und subtropischen Savannen Afrikans. *Rev. zool. bot. Afr.* **38** : 139—191
- Kocher L., 1958: Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc, fasc. 6 — Tenebrionidae. *Trav de l'Inst. sci. chérifien, sér. zoologique* n. **12**
- Kwieton E., 1976: Une espèce nouvelle du genre *Pimelia* F. *Annot. zool. bot.* 113
- Kwieton E., 1977: Révision phylogénétique du groupe de *Pimelia granulata*. *Annot. zool. bot* (sous presse) 1977a
- Kwieton E., 1977: Révision phylogénétique du groupe de *Pimelia obsoleta*. *Bull. Soc. ent. Mulhouse* (sous presse) 1977b
- Normand H., 1936: Contributions au Catalogue des Coléoptères de la Tunisie 10<sup>e</sup> fascicule. *Bull. Soc. His. nat. Afr. nord* **27** : 355—383
- Reitter E., 1893: Bestimmungstabellen der europäischen Koelepteren. Heft 25 — unechten Pimeliiden. In: *Verh. Natur. Ver. Brünn* **31** : 201—250
- Reitter E., 1915: Id. Heft 74 — echten Pimeliiden. In: *Wien. ent. Zeit.* **34** : 1—63
- Schuster A., 1928: Eine neue *Pimelia* aus Tripoli. *Boll. Soc. ent. it.* **60** : 26—28
- Sénac H., 1884 et 1887: Essai monographique sur le genre *Pimelia* par le docteur H. Sénac. Pars 1 et 2. Paris
- Skopin N. G., 1962: Ličinki podsemejstva Pimeliinae. *Trudy nauč.-issled. Inst. zaščity rast.* **7** : 191—298
- Solier M., 1836: *Ann. Soc. ent. France* **5**. (Descriptions diverses)
- Termier H. et G., 1952: *Traité de géologie*, vol. 1. — Histoire géologique de la biosphère. La vie et les sédiments dans les géographies successives. Paris, Masson & Cie.