

Le segment genital male des coléoptères et son importance phylogénique (Coleoptera)

Par

S. M. IABLOKOFF-KHNZORIAN

Avec 14 figures dans le texte

»Tradition has exercised a paralysing grip on many fields of science, but nowhere is this more evident than in systematic entomology«

HINTON, 1939: 139

Conclusion

Les terminalia et génitalia des coléoptères recèlent des caractères de filiation de la plus grande importance, ainsi que l'a depuis longtemps montré VERHOEFF, qui, cependant, restent à peine connus. Or, comme leur étude ne saurait être accomplie par un entomologiste seul, il serait grandement désirable que tous les systématiciens accordent à des structures l'attention qu'elles méritent, car sans elle aucune classification sérieuse des coléoptères n'est possible. Si cet article peut les inciter à entreprendre cette étude il aura pleinement atteint son but. Cependant, il importe de se souvenir, que les structures en question sont parfois à peine sclérotisées et peuvent être détruites par macération, entraînant de ce fait de graves erreurs.

Par ailleurs, le fonctionnement de l'acte copulateur et de la musculature correspondante fournit également des renseignements précieux, sur lesquels il n'existe aujourd'hui que quelques données sporadiques.

Mais l'étude de ces questions, si importante qu'elle soit, ne saurait exclure celles concernant la morphologie des autres éléments du corps des adultes et des larves. Quant aux nouvelles tendances dans les recherches phylogéniques, tant à la mode aujourd'hui, elles ne semblent pouvoir pour le moment la question.

Jusqu'à maintenant il n'existe aucune classification générale satisfaisante des coléoptères et, faute de mieux, on est souvent réduit à se contenter d'arrangements fortuits, même de ceux du catalogue Winkler. C'est ainsi que si l'on examine le dernier classement en date, celui de CROWSON (1955), compte tenu de ses nombreux travaux ultérieurs et après correction des erreurs commises, en éliminant les caractères instables (désignés par lui-même comme «en général» ou «plutôt») ou conditionnels (c-à-d, valables seulement en combinaison) il ne reste plus grand chose d'utilisable au point de vue de la phylogénie.

Cet état de choses tient à ce que jusqu'à présent on a trop souvent utilisé les caractères de morphologie externe, cependant prodigieusement instables, en négligeant ceux de filiation, seuls décisifs, comme l'a depuis longtemps péremptoirement montré VERHOEFF (1893) et qui, néanmoins, restent délaissés. De ces caractères les plus importants sont ceux fournis par les organes génitaux des deux sexes et leurs derniers segments abdominaux qui leurs sont liés fonctionnellement et que, à l'instar des auteurs anglosaxons, nous appellerons terminalia. La valeur primordiale de ces caractères tient non seulement à leur grande stabilité, mais aussi au fait que chez tous les insectes la fonction essentielle et, parfois, unique des adultes est la procréation.

Nous avons déjà passé en revue les modestes données existant sur les génitalia des femelles (1974). Quoiqu'elles auraient pu fournir des renseignements précieux, leur pauvreté nous oblige à les négliger. Il en est de même pour les génitalia des mâles, sauf quant à l'édéage. Quoique ce dernier ait depuis longtemps attiré l'attention des systématiciens, il peut encore fournir des renseignements inédits, ainsi qu'en témoigne notre article récent (1976) qui peut servir d'introduction au présent. Ce dernier part des mêmes prémices, mais sa terminologie est en partie modifiée. A l'instar de COIFFAIT et bien d'autres, nous préférons appeler tegmen sa partie basale seule, c-à-d, le tegmen de SHARP et MUIR (1912) mais sans ses paramères. Ainsi qu'expliqué plus loin nous renonçons au terme de spiculum gastrale en le remplaçant par deux autres et modifions le sens des termes hypomère et trabès. Nous appellerons tergites et sternites les urotergites et urosternites correspondants. Les sclérites cachés, mais pigmentés et de forme normale seront dits rétractés, et involués ceux qui sont décolorés et plus ou moins déformés. Dans cet article nous examinerons la structure des terminalia des mâles et, cas échéant, leurs édéages chez la majeure partie des coléoptères sauf les Cucujoidea et Chrysomeloidea sensu lato.

Au sujet du segment génital (terme de VERHOEFF repris par JEANNEL) JEANNEL (1955) écrit :

« Très généralement le segment génital, chez les mâles, perd l'apparence d'un urite normal. Le sternite s'atrophie et disparaît, le tergite se raccourcit, restant pubescent. Dans certains cas, les pleurites prennent la forme de baguettes qui se soudent d'une part aux extrémités des tergites, d'autre part l'un à l'autre du côté ventral et forment ainsi un cadre chitineux complet entourant l'anus et l'édéage.

C'est le cas des Adephega et de beaucoup de groupes du sous-ordre des Haplogastra. Mais, d'une façon générale, l'état d'involution du segment génital n'a aucun rapport avec le degré de parenté des familles entre elles, comme cela est d'ailleurs de règle pour les organes en voie de regression. Lorsqu'il s'atrophie, c'est le tergite qui se réduit, puis disparaît; la sclérisation se concentre sur la face sternale où s'insèrent les muscles et ligaments attachés à l'édéage.

Les types ainsi réalisés se ramènent à deux, selon que le sternite est conservé ou non » (p. 20).

Nous avons délibérément reproduit cette longue citation, non seulement parcequ'elle résume l'essentiel de nos connaissances sur la question, mais surtout pour relever ce que nous considérons être une grave erreur. En fait, l'évolution du segment génital n'a rien d'une regression, mais constitue une spécialisation corrélative à celle de l'édéage, doht la musculature est partiellement fixée sur ce segment, ainsi que l'a très bien décrit VERHOEFF. Mais cette spécialisation peut entraîner la regression de certains éléments tant de l'édéage que du segment génital. Comme VERHOEFF, nous considérons que le tout constitue une unité fonctionnelle, qu'il est indispensable d'étudier comme telle. Par ailleurs, l'évolution du segment génital semble toujours constituer une orthogénèse, où toute évolution reversible paraît impossible. On peut donc suivre l'évolution des lignées d'après celle de leur segment génital et assurer ainsi à chaque taxon sa place de filiation naturelle.

Mr. le prof. JEANNEL a eu le mérite de proposer une classification des édéages bien supérieure à celle, suffisamment schématique, de SHARP et MUIR (1912), mais cette classification exige quelques remaniements. Nous avons déjà indiqué (1976) que, d'après leur édéage, tous les coléoptères se répartissent en deux groupes: les monotomiques et ditomiques. Dans le premier nous avons rangé les Adephega et Haplogastra sensu JEANNEL, mais sans les Lamellicornes, nous appellerons ce dernier sous-ordre les Archaeogastra. Dans le deuxième groupe rentrent les Lamellicornia et Heterogastra sensu JEANNEL. Comme expliqué plus loin, les Archostemata rentrent dans le premier groupe.

Chez les monotomiques JEANNEL distingue les édéages du type adephagien et articulé, mais nous avons déjà indiqué (1976) que ces types doivent être réunis. Chez les Heterogastra il distingue les édéages trilobés, engrenés, vaginés en lame, tergaie ou sternale, et en cavalier.

Nous rangeons dans le type trilobé les édéages possédant un tegmen en calotte basale et deux paramères libres ou coalescents (type primitif) et ceux (type évolué) dont les paramères et (ou) le tube édéagien portent des ramifications, sclérifications supplémentaires, dents, crochets ou appendices divers, tout en conservant une structure primitive, quoique le tegmen puisse s'allonger ou former un tube, parfois très long.

Comme nous l'avons déjà indiqué, les édéages vaginés en lame tergale ou sternale constituent un type unique puisque les deux combinaisons se rencontrent souvent chez des genres voisins, mais on peut distinguer le type « en lame », dorsale ou ventrale, lorsque le tegmen est court et plaqué sur le tube, avec paramères ou sans eux. Quant au type en cavalier, il doit être démembré.

Nous appellerons « coulissant » l'édéage portant un tegmen en forme de bague pouvant coulisser librement le long de son tube, souvent muni de paramères sur son bord apical et d'un appendice caudal, qui peut se dédoubler, auquel nous réservons le nom de trabès.

Le vrai type en cavalier dérive de celui en lame dorsale (et tergale) chez lequel les paramères s'allongent vers la base du tube édéagien le long de sa face ventrale, parfois en forme de lanières, qui peuvent se souder à leurs extrémités, tout en restant fixés au tegmen. CROWSON désigne parfois ces structures comme un « double tegmen », mais ce terme ne nous paraît pas heureux. Dans ce type nous appellerons « lames distales » des paramères leur partie antérieure correspondant aux paramères ordinaires et « lames basales » leur partie postérieure, repliée sur la face ventrale et proximale du tube édéagien. Lorsque le tegmen disparaît, les paramères forment un anneau mobile glissant sur le tube et l'édéage devient en cavalier (puisque telle est la structure de l'édéage des Curculionidae ayant servi de référence à JEANNEL et aussi de tous les Chrysomeloidea). Lorsque les lames basales des paramères se soudent pour former un manubrium, nous l'appellerons hypomère, en restreignant ainsi le sens du terme de SNODGRASS.

En fin, nous avons rencontré un cas spécial et paraissant unique de l'édéage coulissant chez les *Hylecoetus*, que nous appellerons le type « hylecoetide ».

Dans ce cas le tube édéagien est long et recourbé comme le siphon des Coccinelles et logé dans l'abdomen de la même façon, le tegmen est grand, annulaire et pubescent avec deux paramères pubescents et coalescents (fig. 12, 13). Il est relié au segment génital par des membranes courtes et peu élastiques, si bien qu'il se déplace avec ce segment, qui est constitué par un sternite et tergite assez semblables. Pendant la copulation l'abdomen du mâle vient se plaquer sur celui de la femelle en introduisant le tegmen dans le vagin. Le tube édéagien passe à travers lui comme un fil à travers le trou d'une aiguille. Ce type ne possède pas de pleurites IX différenciés.

Parmi les types d'édéage indiqués pour les *Heterogastra* seul l'édéage trilobé primitif ressemble parfois à celui de certains monotomiques.

Jusqu'à maintenant le segment génital a non seulement été négligé, mais aussi mal interprété parce que l'on a souvent méconnu les pleurites cependant presque toujours présents, mais parfois fusionnés avec leur sternite ou tergite. En conséquence, on a souvent désigné comme tergite X le IX. Mais certains auteurs, notamment CROWSON, ont homologué les sclérites correctement.

Nous appellerons archéogastre l'urite IX apparent, avec tergite, sternite et deux pleurites à-peu-près semblables, pigmentés, pubescents, et tous bien séparés l'un de l'autre. Ce type est primitif, mais est-il le type ancestral des coléoptères? La structure des Cupedidae et des *Adephaga* suggère le contraire. Mais, de toutes façons, le segment génital évolue. Parfois il se forme une pointe appelée spiculum gastrale, terme impropre parce que désignant deux structures différentes. VERHOEFF (1893), en le proposant, distinguait le « vrai » spiculum du « faux », appelant vrai celui composé d'une baguette, faux le spiculum bifurqué et arc (Bogen) une tige arquée raccordant les angles antérieurs (et postérieurs par rapport à l'édéage) des pleurites (qu'il prenait pour le tergite), même lorsque cet arc portait une pointe, sans

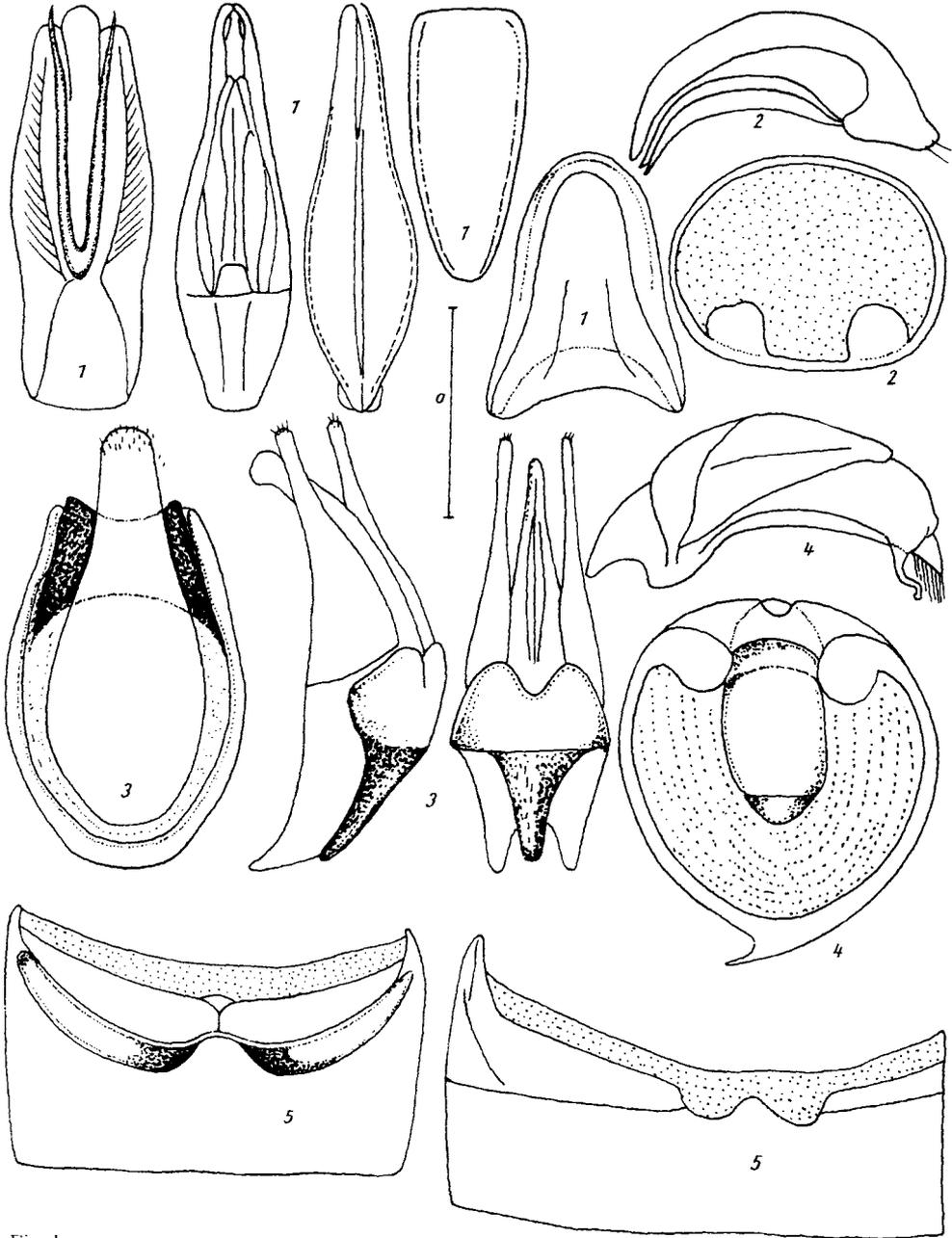


Fig. 1

1. *Cupes clathratus* SOLSKY de l'Ussuri, urite VIII, face sternale, sternite IX, face tergale, son tergite, face tergale, édéage, face ventrale (à gauche) et dorsale (à droite), gr. 1;
2. *Trachypachys zetterstedti* GYLL. de la toundra, édéage, face latérale et urite IX, gr. 2;
3. *Amphizoa lecontei* MATTH. de Banff-Alta (USA), urite IX, face sternale et édéage en biais, face dorsale, gr. 1;
4. *Metrius californicus* ESCHZ de Californie, édéage, face latérale et urite IX, face tergale, gr. 3;
5. premiers sternites abdominaux de *Cupes clathratus* (à gauche) et *Amphizoa lecontei* (à droite), gr. 3

préciser la nature de ces formations. Actuellement il est établi qu'elles sont constituées par les apophyses des pleurites avec tous les intermédiaires possibles entre les cas extrêmes. Mais le sternite aussi peut prendre la forme d'une baguette ou porter une pointe semblable au spiculum ventrale de VERHOEFF propre au sternite VIII. Ces structures furent, elles aussi, tard (1917) VERHOEFF reconnu son erreur et proposa deux nouveaux termes pour distinguer ces deux cas, mais eut le tort d'attribuer le terme de spiculum gastrale à celui formé par le sternite et cela en contradiction avec sa dénomination initiale et appelant dorsale celui formé par les pleurites, qu'il nomma par surcroît Gabel pour cette structure chez les *Silpha*. Pour ces raisons nous préférons renoncer à ces termes en leur substituant ceux de spiculum sternale pour les structures du sternite IX en distinguant le sternite « à spiculum sternale », semblable au spiculum ventrale et « en spiculum sternale » lorsque tout le sternite prend la forme d'une baguette. Quant au cas typique, nous l'appellerons spiculum pleurale, à moins que les apophyses pleurales ne forment qu'un arc sans pointe, nous les désignerons alors comme « arquées ». Nous distinguerons aussi le spiculum « en baguette », lorsque les apophyses seront fusionnées sur toute leur longueur ou presque, « bifurque » lorsqu'il prend la forme d'un V ou Y, « en raquette » lorsque les pleurites forment une boucle terminée par une aiguille et encerclant une membrane. Enfin, il arrive que chaque apophyse forme un sclérite spécial, isolé du reste du pleurite et se raccordant avec lui sous un angle plus ou moins accusé, parfois saillant, dans ce cas nous parlerons d'un segment génital « en chevron ». Par ailleurs, les spiculae sternale et pleurale peuvent coexister.

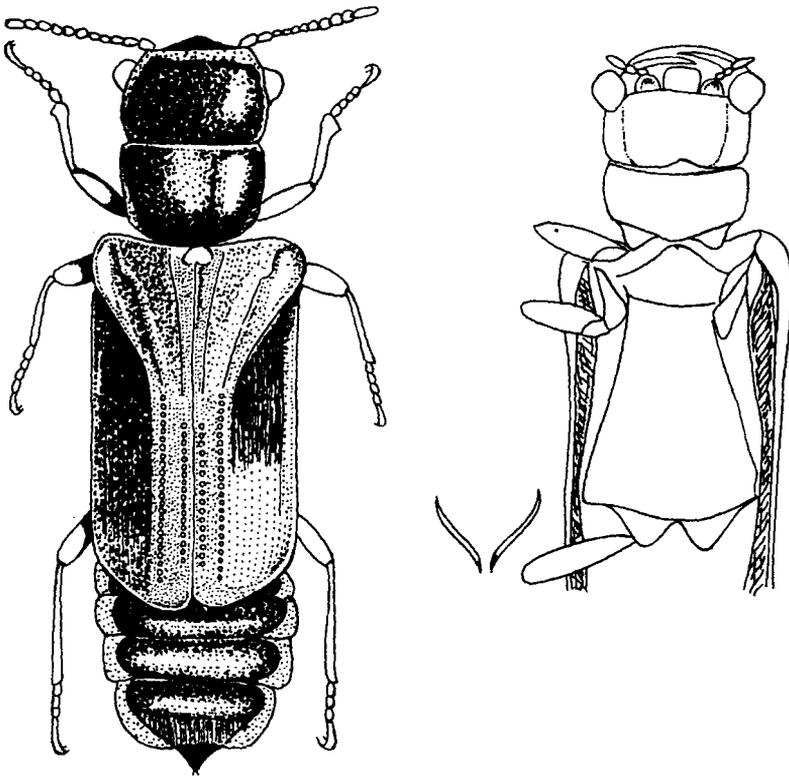
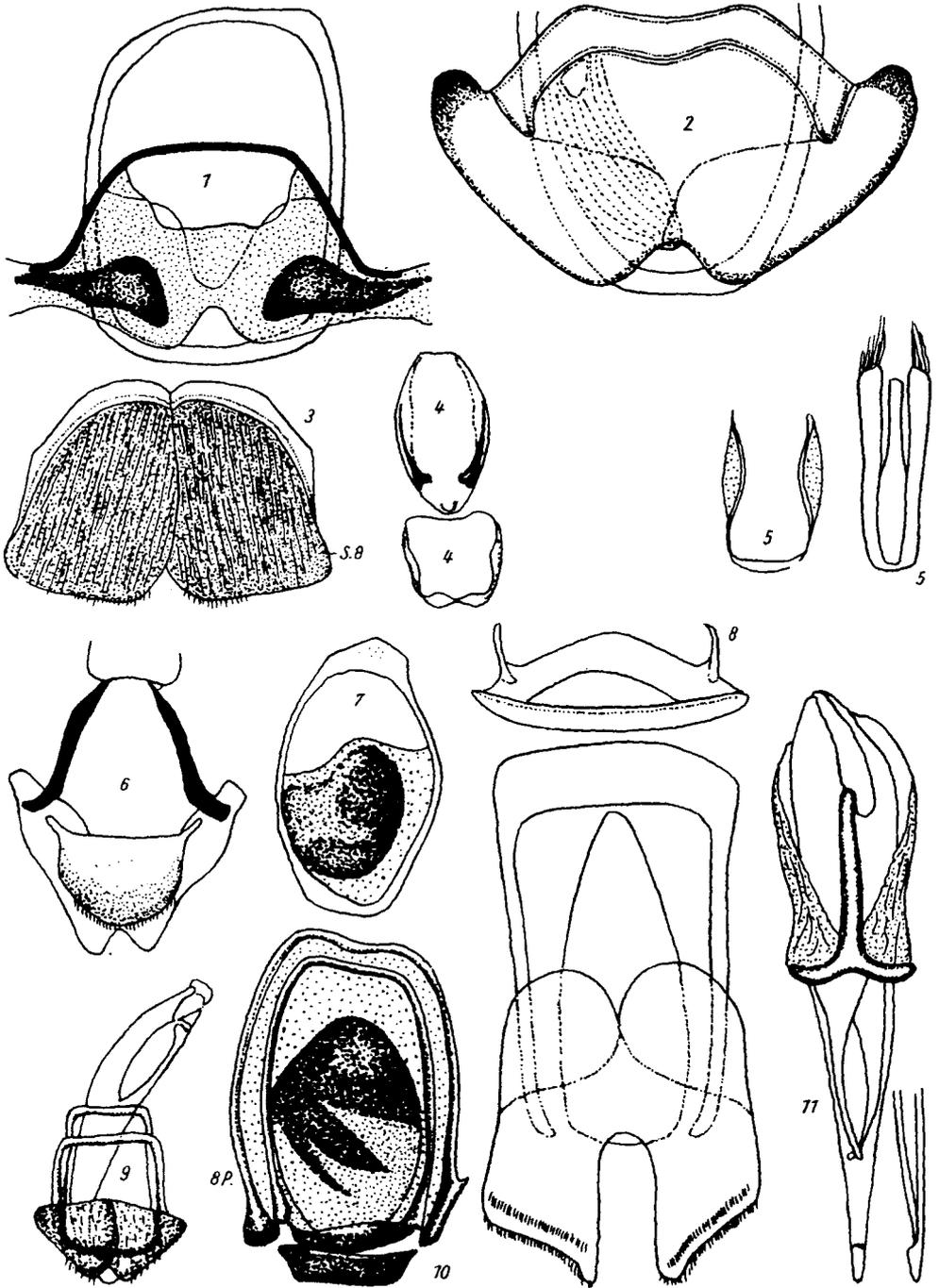


Fig. 2
Micromalthus debilis LECONTE de Gibraltar, femelle.



Nous attribuons le « type bivalve » à des urites constitués par un tergite et sternite à-peu-près semblables et sans pleurites différenciés, mais parfois avec leurs traces. Lorsque le segment génital est réduit à son tergite, avec ses pleurites fusionnées en arceau entourant une membrane et plaqué sur la face dorsale du tube édéagien nous l'appelons « en lame dorsale ». Dans ce cas la membrane peut être tellement épaisse que le segment ressemble à une calotte. Si ce segment est placé sur la face ventrale du tube nous l'appelons en « lame ventrale ». Nous distinguons aussi le type « strongylogastre » chez lequel les urites VIII, IX et X fusionnent pour former une capsule, enserrant l'édéage, dont la course se trouve de ce fait très réduite.

Ceci dit, nous allons passer en revue les principaux taxa des coléoptères.

Nous avons déjà rangé les Archostemata parmi les coléoptères ditomiques (1976) sur la foi des indications de JEANNEL et de sa figure de l'édéage du *Cupes raffrayi* FAIRM. (1955). Depuis, nous avons examiné le *Cupes clathratus* SOLSKY dont l'abdomen, bien différent, est du type hologastre, mais rappelant celui des Adephaga primitifs (fig. 1, 5). Les urites VIII et IX sont involués, le VIII du type bivalve, le IX avec un sternite trilobé portant sur sa face interne deux pleurites en forme de longues aiguilles reliées à la base et mobiles par rapport au sternite. Le tergite est ovalaire et assez court (fig. 1,1). Le tout constitue un fourreau renfermant l'édéage à grands paramères mobiles et tube édéagien assez court, sans trace de tegmen ou valve subanale. Quant aux Micromalthidae, que l'on range souvent dans le même sous-ordre, leur espèce unique, *Micromalthus debilis* LÉCONTE, ne nous est connue que par une femelle de Gibraltar, reçue de Mr. HAMMOND (première indication de la présence de cette espèce dans la région Paléarctique). JEANNEL avait réuni cette famille avec les Lymexylonidae dans sa section des Lymexylonaria, CROWSON et bien d'autres préfèrent la ranger parmi les Archostemata, ou les Cantharidoidea. Cependant, tous les caractères essentiels de la femelle la rapproche des Lymexylonidae, mais il reste à étudier les mâles.

Nous donnons une figure de la femelle (fig. 2). Chaque élytre porte deux stries, l'une latérale, contournant le calus huméral, se dirigeant ensuite vers la suture, qu'elle longe dans sa moitié distale, elle est couverte de points ronds et superficiels. Des points analogues se retrouvent sur la partie distale de la strie suturale, qui, dans sa partie proximale, forme un repli contournant le scutellum, ce dernier inversement cordiforme. Les antennes sont moniliformes à dernier article aplati. Les tarses postérieurs comptent cinq articles, dont l'un n'est guère visible. Sommet de l'abdomen avec deux styles minces, incurvés et saillants (toujours?). Le mâle posséderait une structure très différente.

Le cycle évolutif de l'espèce fut étudié d'une façon incomplète, mais remarquable, par BARBER (1913, 1918), il est très compliqué, avec plusieurs types larvaires, dont un



Fig. 3

1. *Nebria rufescens* STROEM de Iassina (Carpathes), urite VIII et IX, face sternale, gr. 1;
2. *Scarites laevigatus* F. de St Aygulph (F.), urites VIII et IX, face sternale, gr. 1;
3. *Gaurodytes guttatus* PAYK. d'Abriès (F.), sternite VIII, face sternale, gr. 1;
4. *Haliphus ruficollis* DEG. de Fontainebleau (F.), urite IX (en haut) et sternite VIII (en bas), face tergale, gr. 1;
5. *Gyrinus substriatus* STEPH. de Fontainebleau (F.), urite IX, face sternale (à gauche) et édéage, face sternale (à droite), gr. 1;
6. *Rhysodes germari* GNGLB. de Borshomi (Géorgie), terminalia, face tergale, gr. 1;
7. *Elaphrus riparius* L. de Trappes (F.), urite IX, face sternale, gr. 1;
8. *Omophron limbatum* F. de St Aygulph (F.), urite VIII, face tergale, gr. 1;
9. *Cicindela lunulata* F. de St Aygulph (F.), terminalia avec édéage, face sternale, gr. 3;
10. *Cicabus maurus pumilio* KÜST. de Isakhkadzor (A.), terminalia, face sternale, gr. 3;
11. *Hygrobia tarda* HERBST de Morthemer (F.), terminalia, face sternale (à gauche), édéage, face tergale, et son sommet (à droite), gr. 1.

pédogénétique. PATERSON (1938) et PRINGLE (1938) ont fourni quelques renseignements morphologiques sur des stades divers et SCOTT (1936) sur la caryologie.

Nous possédons aussi des données précieuses sur *Priacma serrata* LECONTE (EDWARDS, 1953), appartenant à un genre monotypique des Cupedidae, avec d'excellents dessins des terminalia mâles et de l'édéage. Si extraordinaires qu'elles soient, ces structures sont bien celles des Cupedidae. Ici, nous ne pouvons en donner qu'un bref aperçu. Le sternite IX est grand, large et trilobé, ses lobes latéraux portent quelques aiguilles crochues, s'accrochant aux paramères. Tergite mince et plus court. Pleurites soudés à leur base en U, placés sur le tergite. Tube édéagien triangulaire, terminé par un harpon aplati dans le plan saggital, avec deux paires de grands lobes latéraux. Paramères longs, tordus, pubescents et dentés, chacun à sa base avec cinq crochets. EDWARDS les attribue au tegmen, mais sur ses dessins on ne voit aucune trace de leur séparation des paramères, dont elles sont formées, comme dans bien d'autres cas, mais d'une façon insolite.

PACE a décrit (1975) et abondamment illustré une espèce aptère extraordinaire, que CROWSON range dans sa nouvelle famille des Tetraphaleridae, qu'il isole des Cupedidae, avec deux genres. Les *Tetraphalerus* nous sont inconnus, de même que le travail de MONROS et MONROS (1952), qui en figurent l'édéage. Mais le statut de l'espèce de PACE reste énigmatique.

De toutes les familles étudiées par nous, la plus proche des Cupedidae est celle des Rhysodidae, comme l'avaient admis LATREILLE et ARNETT (1960). Nous avons déjà figuré l'édéage de *Rhysodes germari* GNLB. (1976), qui est symétrique et ressemble beaucoup à celui du *Cupes clathratus*, alors que chez d'autres espèces SHARP et MUIR, JEANNEL et BELL & BELL (1978) ont figuré des paramères très dissemblables, rappelant ceux des Carabidae Harpalinae. L'urite VIII est pigmenté et partiellement apparent, avec grand tergite et petit sternite (fig. 3,6), du IX il ne reste que les pleurites en baguette, plus courts que chez les *Cupes*. Nous avons déjà signalé la présence d'une « pièce apicale hyaline » qui doit représenter le tergite X.

Chez les *Amphizoia* (fig. 1,3) l'édéage est déjà du type adepagien, mais à paramères semblables, avec sur sa face dorsale (et tergale) un grand tergite X. Le segment génital comporte un grand sternite isolé, deux pleurites en forme d'aiguilles arquées, reliées au sommet par le tergite en grande lame transversale. L'urite VIII est pigmenté, apparent et bivalve. Ce genre a été revu par EDWARDS (1953a).

Chez les *Hygrobia* (fig. 3,11) le sternite VIII est très grand et bilobé, sans pleurites apparents, mais avec deux grands lobes qui doivent en provenir. Sternite IX isolé, convexe, formant une gaine autour de l'édéage, les pleurites constituent un cadre sombre, grand et épais, en forme de portique dont la traverse a dû être formée par le tergite. Édéage symétrique à paramères effilés, sans membranes apicales (en général présentes chez les Adephaga), avec tergite X en forme de T. Chez les *Haliplus* le sternite VIII a la forme d'une lame rectangulaire à bords épaissis et élargis, le segment génital en lame ovale, avec deux pleurites enrobés dans son bord et bifurqués à la base (fig. 3,4). L'édéage porte une pièce apicale dorsale, appelée « capuchon », formée par le tergite X. Chez les autres Adephaga ce tergite a disparu, sauf chez les Carabinae, qui en ont conservé un reste placé apicalement sous le tergite IX.

Chez les Dytiscidae le sternite VIII est en deux pièces. Chez les *Gaurodytes* (fig. 3,3) il est densément strié, pubescent et complètement fusionné avec ses pleurites, qui forment deux arceaux. L'urite IX est annulaire, plus court que l'édéage, avec un grand sternite décoloré bien délimité, remplissant presque le lumen de l'arceau.

Chez les *Gyrinus* et *Aulogyrinus* l'urite IX prend la forme d'un U, ses pleurites n'étant pas jointifs (fig. 3,5), cas connu aussi chez d'autres Adephaga, le tergite présent et apical.

Les *Trachypachys* représentent déjà des Carabidae typiques. Leur édéage (fig. 1,2) rappelle celui des *Carabus*, leur segment génital forme un anneau complet, mais porte à sa base deux disques semblant représenter la base élargie de leurs pleurites. On retrouve des

disques analogues chez les *Metrius* (fig. 1,4), dont l'édéage est déjà asymétrique, l'un des paramères étant glabre et l'autre, plus long, muni d'une touffe de longs poils apicaux fauves, rappelant en cela les *Elaphrus* et les *Brosicus*. Le tergite IX est grand et isolé des pleurites.

Chez le *Paussus turcicus* FRIV. l'édéage a été déjà très bien figuré par JEANNEL (1941, fig. 57). L'urite VIII est apparent, le IX complètement atrophié. Mais chez d'autres genres des Paussidae on retrouve des structures analogues à celles des Carabidae, notamment chez les *Mystropomus* dont l'édéage et le segment génital sont du même type que chez les Harpalinae.

Chez les Carabidae l'abdomen est d'un type adephegien homogène. L'édéage, généralement à bulbe basal, jamais retourné, mais souvent déversé latéralement, à paramères libres, latéraux, séparés, souvent inégaux, l'urite IX avec un grand arceau formé par le tergite et les pleurites, son sternite disposé dans le lumen de cet arceau, souvent asymétrique et plus ou moins noyé dans la membrane du lumen, cette dernière percée par l'édéage et disposée à sa base sur la face dorsale de l'édéage et au sommet sur la ventrale. Chez les Isochètes le segment génital (lorsqu'il existe) est sensiblement de la longueur de l'édéage, il est plus court chez les *Simplicia* et plus long chez la plupart des groupes suivants, encerclant l'édéage, souvent complètement. La sternite VIII est rétracté avec deux pleurites arqués, son tergite (le pygidium) apparent.

Chez les *Cicindela* (fig. 3,9) les pleurites des urites VIII et IX forment deux grands cadres, celui du IX plus long et moins large que chez le VIII, sans membrane centrale, avec une plaque basale triangulaire, reste du sternite IX. Les tergites constituent, chacun, une pièce jugulaire reliant la base de leurs pleurites respectifs. Le sternite VIII grand, en deux pièces, l'arceau de ses pleurites sans membrane et non relié à celui du segment génital.

Chez les Carabinae (*Carabus*, *Calosoma*, *Cychrus*) le sternite VIII a fusionné avec le VII en un grand sclérite, portant sur sa face interne la trace de cette fusion, très nette chez les *Calosoma* et certains *Carabus*, à peine visible chez les *Cychrus*. Le tergite VIII pigmenté, plus ou moins rétracté, les pleurites formant un grand arceau assez mince, semblable à celui du segment génital (déjà figuré par VERHOEFF) et souvent relié à lui par une membrane le long du pourtour. Le tergite IX en lame transversale étroite et pigmentée, son sternite en lame ovalaire remplissant en partie le lumen de l'arceau, l'édéage passant sous lui et à travers l'arceau, à bulbe basal rapproché des sternites. Chez *Calosoma inquisitor* L. l'édéage passe entre les deux arceaux, le sternite IX est grand, en lame fortement sclérifiée et pigmentée, à contours nets. Chez les *Carabus* et les *Cychrus* les deux arceaux sont raccordés par une membrane, l'édéage les traverse tous les deux. La sternite IX est partiellement pigmenté chez les *Carabus* primitifs (fig. 3,10), de plus en plus membraneux chez les autres, chez les *Cychrus* il est noyé dans la membrane.

Il semble que parmi les Adephaga seuls les Carabinae possèdent un sternite VIII apparent et fusionné avec le VII, ce qui constituerait leur meilleure caractéristique (cependant inédite). Chez les autres Carabidae le sternite VIII est grand, plus ou moins sclérotisé, avec deux plaques plus sombres. Chez les *Nebria* (fig. 3,1) et les *Elaphrus* (fig. 3,7) son bord antérieur porte deux pleurites soudés en arc mince et sombre. Chez les *Scarites* (fig. 3,2) ce bord forme un bourrelet large et plat, rappelant celui des Dytiscidae. Chez les *Omophron* (fig. 3,8) ce sternite est constitué par une lame transversale à peine sclérotisée, avec deux aiguilles biaises, représentant le reste de ses pleurites. L'urite IX forme un anneau recourbé au sommet en crochet double, dirigé vers les tergites dans un plan sagittal. Chez les autres genres il est généralement formé par un arceau complet épais au sommet avec membrane portant un sternite plus ou moins distinct.

Compte tenu des indications précédentes nous proposons le classement suivant :

I. Sous-ordre Archostemata KOLBE, 1901

I. Cupedidae LAC., 1857, 3 sous-familles, 7 genres

II Sous-ordre Adephaga CLAIRV., 1806

1. Rhysodoidea ER., 1848
2. Rhysodidae ER., 1848, quelques genres (19?)
2. Haliploidea BRULLÉ, 1835
3. Amphizoidae LECONTE, 1853, 2 sous-familles, 2 genres, 10 sp.
4. Halipidae BRULLÉ, 1835, 5 genres
3. Caraboidea LATR., 1810
5. Carabidae LATR., 1810, 15 sous-familles, nombreux genres
6. Paussidae LATR., 1806, 2 sous-familles, quelques genres
4. Dytiscoidea DEGEER, 1774
7. Dytiscidae DEGEER, 1774, 6 sous-familles, nombreux genres
8. Gyrinidae LEACH, 1815, 3 sous-familles, plusieurs genres

L'isolement de ces sous-ordres ont été depuis longtemps universellement reconnus et les diagnoses des familles suffisamment précisées, ainsi que la structure édégienne de la plupart des groupes importants. La structure des terminalia fournit, cependant, des précisions supplémentaires:

Les Rhysodidae ont été déjà rapprochés des Cupedidae, ce qui est confirmé par leurs terminalia et l'édéage figuré par nous (1976). La présence du tergite X les rapproche des Haliploidea. Leur inclusion dans la famille des Carabidae paraît tout à fait injustifiée.

Nous réunissons aux Amphizoidae les Hygrobiidae REG., 1878, vu leurs grandes affinités, tant dans les caractères externes de l'adulte et de la larve, que dans l'édéage et les terminalia. Leurs caractères distinctifs se résument aux suivants:

- 1 (2) Procoxes sphériques. Leurs cavités ouvertes en arrière. Pattes non ciliés. Galéa à segment unique, non palpiforme. Tergite IX indépendant. 1 genre 7 espèces **Amphizoinae** LECONTE
- 2 (1) Procoxes coniques, saillants, leurs cavités fermées en arrière. Tibias et tarses ciliés. Galéa palpiforme, biarticulée. Tergite IX fusionné avec ses pleurites. 1 genre, 4 espèces **Hygrobiinae** REG.

De ces caractères le plus important est le premier. Mais on connaît tant d'exemples de sa variabilité, qu'il ne saurait justifier la séparation des deux familles. Les autres caractères sont bien plus modestes.

Ainsi que CROWSON et contrairement aux auteurs américains nous conservons aux Paussidae le rang de famille, moins en raison de leurs caractères distinctifs, se résumant à la présence d'un repli élytral insolite, que vu leur évolution semblant prouver l'existence, potentielle chez les formes primitives, de certains caractères adaptatifs spéciaux. Le parallélisme dans l'évolution de leur édéage et terminalia avec celle des Carabidae est remarquable.

Les deux dernières super-familles se distinguent facilement par leurs caractères externes, mais leur édéage et terminalia sont du même type. Leur ordonancement est évidemment arbitraire.

Nous réunissons dans la même superfamille les Dytiscidae et Gyrinidae, parceque leurs caractères distinctifs, quoique très marqués, ne représentent, comme l'indique judicieusement CROWSON, que des adaptations néogéniques.

On sépare parfois des Dytiscidae les Noterinae, mais leurs génitalia et terminalia sont du même type et les caractères distinctifs modestes. Le sternite VIII des Noterinae rappelle celui des *Omophron*, l'édéage est logé dans le segment génital en arceau à-peu-près de sa dimension, comme chez les Dytiscidae. Les pleurites forment deux aiguilles redressées. Les Noterinae représentent un groupe primitif, mais ne se distinguent des autres Dytiscidae pas plus que les sous-familles des Carabidae entre elles.

Nous appelons Archaeogastra les Staphyliniformia de CROWSON, parceque ce dernier terme, dû à LAMEERE, est hybride. Ce sous-ordre comprend 21 familles, sans compter les Brathinidae LECONTE, 1861, non étudiés et d'une validité discutée. Les autres familles

peuvent être réparties en quatre superfamilles dont les Sphaerioidea ER., 1845 = Myxophaga CROWSON, 1955, non étudiés et comprenant quatre familles. Les 17 autres peuvent être classées de la façon suivante :

6. Hydraenoidea MULS., 1846
13. Hydraenidae MULS., 1846 (Limnebiidae THOMS., 1859), 2 sous-familles, quelques genres
7. Hydrophiloidea LATR., 1804
14. Hydrophilidae LATR., 1804 (Spercheidae ER., 1837), nombreuses divisions.
15. Georyssidae LAC., 1854, 1 genre
16. Histeridae PAYK., 1811 (Sphaeritidae HEER, 1841, Niponiidae LEWIS, 1885, Synteliidae LEWIS, 1882), 13 sous-familles, nombreux genres
8. Staphylinioidea LATR., 1804
17. Cholevidae KIRBY, 1837 (Catopidae CHAUDOIR, 1845), 6 sous-familles, nombreux genres
18. Leptinidae LÉCONTE, 1866 (Platypyllidae RITSEMA, 1869), 4 genres, 7 sp.
19. Camiaridae JEANNEL, 1911, 4 genres
20. Leiodidae LEACH, 1817, 3—4 sous-familles
21. Colonidae HORN, 1880, quelques genres
22. Silphidae LEACH, 1815, 3—4 sous-familles
23. Dasycteridae REITT., 1887, un genre?
24. Staphylinidae LATR., 1804, env. 20 sous-familles, très nombreux genres
25. Scaphidiidae LATR., 1825, 2 sous-familles, plusieurs genres
26. Scydmaenidae LEACH, 1815, 4 sous-familles, plusieurs genres
27. Pselaphidae LATR., 1807, 6 sous-familles, nombreux genres
28. Ptiliidae HEER, 1843 (Trichopterigidae ER., 1845), 2 sous-familles, plusieurs genres
29. Limulodidae GNGLB., 1899, 2 sous-familles, 5—6 genres myrmécophiles

Chez les coléoptères monotomiques on rencontre deux types bien différents du segment génital. Le type Archostemata à pleurites en baguette se retrouve seul chez les Adepaga, mais il évolue, ce segment peut disparaître (chez certains Paussidae). Chez les Archaeogastra le segment génital est variable, mais jamais du type adepagien. Chez les *Hydraena* les pleurites seraient plutôt du type Archaeogastre. Chez les *Limnebius* il ne reste de l'urite IX qu'un sternite filiforme plus long que l'édéage (structure apparemment exclusive). Ce sternite s'allonge chez beaucoup d'autres Archaeogastra.

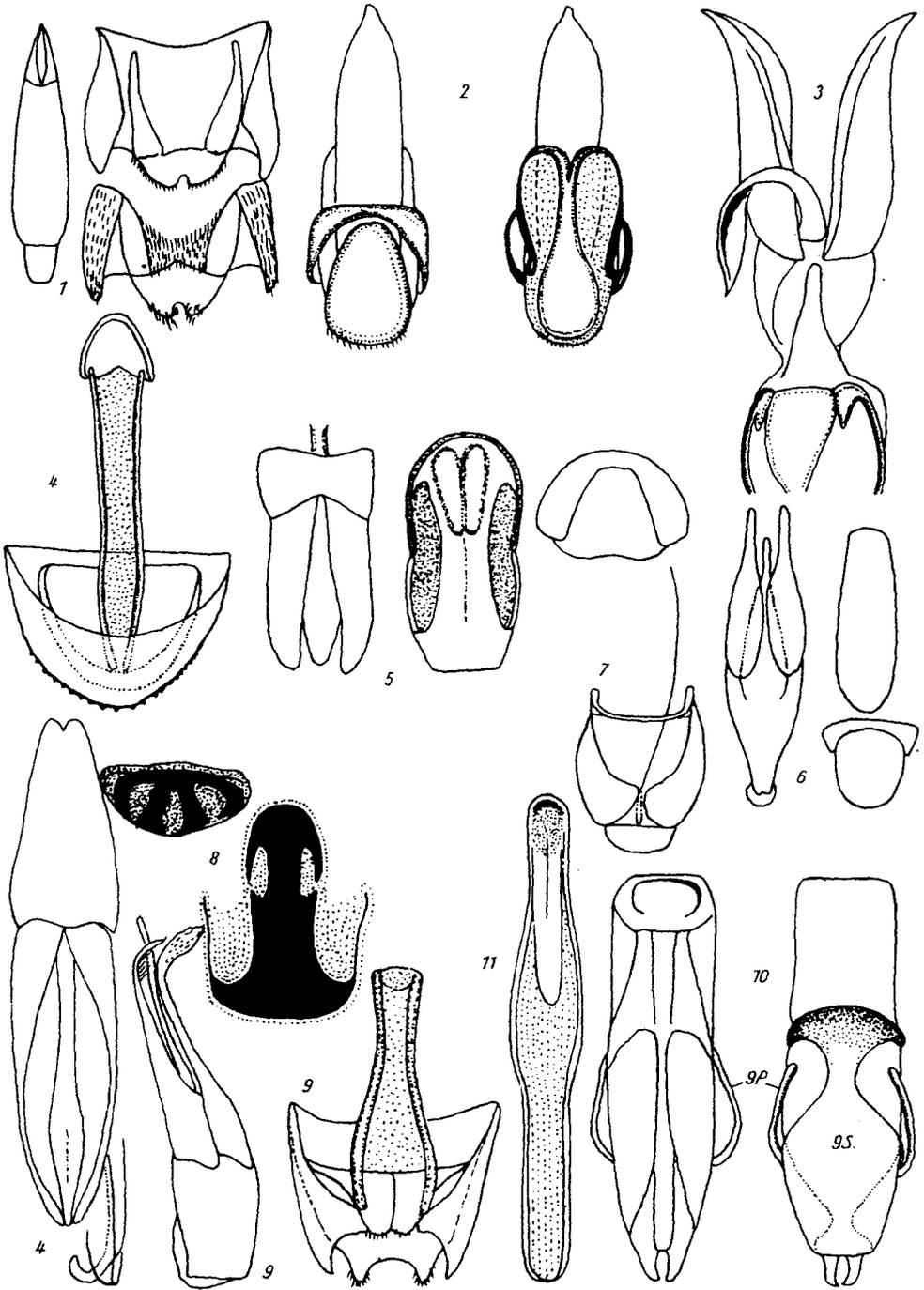
Chez les Hydrophilidae primitifs le segment génital est du type Archostemata, mais il évolue. Il est du type archéogastre, à pleurites larges, chez les Staphylinioidea.

Dans les Hydraenoidea nous voyons un groupe spécialisé, mais dont les ancêtres ont dû donner naissance aux autres du sous-ordre.

Chez les *Hydraena* les urites VIII et IX et le tergite X sont apparents ou les deux derniers plus ou moins rétractés (fig. 4,7), l'urite IX comprend un grand tergite raccordé aux pleurites et un sternite étiré en spiculum sternale filiforme. Le tube édægien, abondamment illustré dans les travaux de D'ORCHYMONT et de JANSSENS, est long, tubulaire, sans bulbe basal, souvent avec flagellum. Les paramères souvent présents, parfois inégaux, longs et minces, incurvés et à longue pubescence apicale hirsute. Ces structures, très spécialisées, écartent cette famille de toutes les autres étudiés par nous.

Chez les Hydrophiloidea les terminalia sont involués, le sternite IX toujours en spiculum sternale.

Chez les *Spercheus* l'édéage est retourné de 180° et muni de très grands paramères glabres. Exserti il se recourbe vers le haut, il faut donc admettre que pendant l'accouplement le mâle se place sous la femelle. L'urite VIII est bivalve, le IX mou, entoure le sac interne, à sternite et tergite membraneux, les pleurites en baguette, plaqués sur le sac interne et non jointifs (fig. 4,3).



Chez les *Helophorus* (fig. 4,2) l'urite VIII est apparent, le IX comprend un grand sternite terminé par deux crochets subapicaux enserrant l'édéage («sternite anchoriforme»). Le tergite est grand et ovoïde, ses pleurites formant un demi-anneau dorsal replié sur les faces latérales, avec deux apophyses latérales raccordées aux crochets sternaux. L'édéage, abondamment illustré par ANGUS, est uniforme, symétrique et à grand bulbe basal.

Chez les *Laccobius* l'urite VIII est petit et apparent, à tergite sombre, bombé et arrondi en parabole, le sternite IX anchoriforme (fig. 4,10), pouvant, sans doute, offrir quelques caractères spécifiques, tergite avec apophyses pleurales. L'édéage (GENTILE et CHIESA, 1975) du même type que chez le précédent.

Chez les *Hydrous* (fig. 48) l'urite VIII comprend un tergite apparent et un sternite rétracté, l'urite IX en partie noirci, à sternite grand, noyé dans le membrane connective, faiblement anchoriforme, plaqué sur l'édéage, mais ne l'enserrant pas, avec deux baguettes latérales, reste des apophyses pleurales. Son tergite (considéré jusqu'à maintenant comme le tergite X) est petit, ovalaire et transverse, sa bas encerclée par les pleurites soudés en croissant. Chez les *Hydrophilus* (fig. 8,5) la structure est la même, mais simplifiée.

Chez les *Limnoxenus* (fig. 4,5) nous retrouvons également les mêmes structures, mais l'édéage est court, de même longueur que le sternite VIII, ce dernier à ancrages fonctionnels, ce qui montre que ce genre est intermédiaire entre les *Laccobius* et les *Hydrous*.

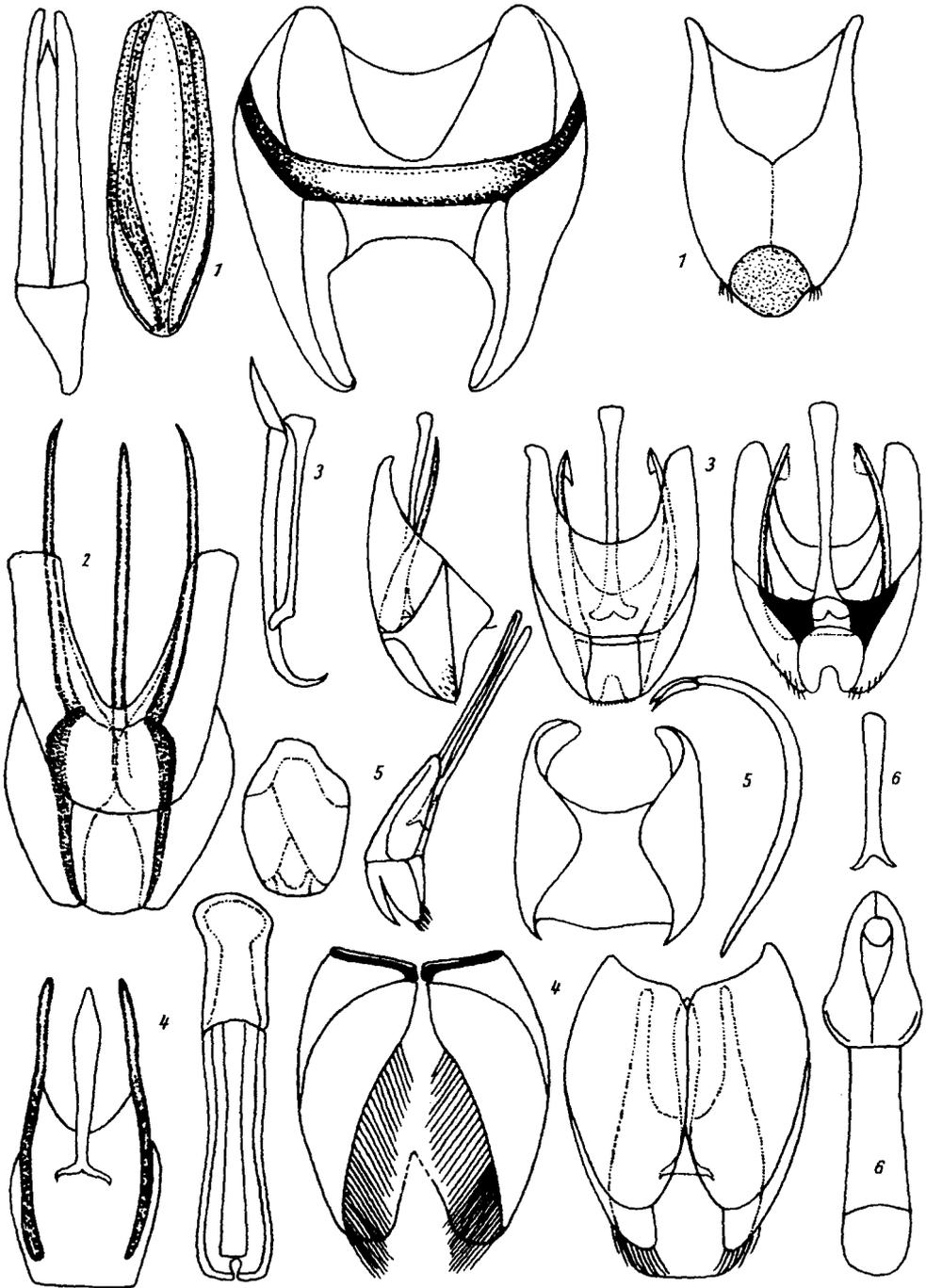
Sur l'édéage des *Hydrochus* nous possédons un travail récent d'ANGUS (1977). Chez *H. brevis* HRBST (fig. 4,1) il est encore primitif et symétrique, le tergite X est présent et saillant, les pleurites IX relativement courts, le sternite partagé en deux hémisternites et le tergite IX faiblement échancré ou sommet. Chez les autres espèces du genre étudiées par ANGUS l'édéage tend de plus en plus à devenir asymétrique, ses paramères se recourbant dans le même sens, le cas extrême semblant propre au *H. angustatus* GERM., chez lequel un paramère est effilé et pubescent et l'autre terminé en palette (fig. 4,9). Le segment génital comprend un grand tergite bifide à pointes pubescentes, ses pleurites portent chacun une longue mince et incurvée, pas de tergite X. Ce genre doit manifestement être démembré.

Chez les *Berosus* l'urite VIII est rétracté. Le IX possède un grand tergite et deux longues tiges portant au sommet un sclérite qui doit être le sternite IX (fig. 4,4). L'édéage est symétrique.



Fig. 4

1. *Hydrochus brevis* HERBST de Tverj (URSS), édéage, face ventrale, urites IX et X, face sternale et tergale (pars), gr. 2;
2. *Helophorus alternans* GENÉ de Sardaigne, édéage et segment génital, face tergale (à gauche) et sternale (à droite), gr. 2;
3. *Spercheus emarginatus* SCHALL. d'Autriche, édéage, face tergale un peu en biais et segment génital, face sternale, gr. 1;
4. *Berosus lenkoranus* KUW. d'Erashkh (A.), terminalia, face sternale, édéage, face ventrale et son sommet, face latérale (en bas), gr. 2;
5. *Limnoxenus niger* ZSCHACH. de Kalosza (Yougoslavie), édéage, sternite IX, face tergale (à gauche), son tergite et pleurites (à droite), gr. 2;
6. *Enochrus testaceus* F. de Sévan (A.), édéage, face dorsale, sternite IX, face sternale (en haut), son tergite, face dorsale (en bas), gr. 1;
7. *Hydraena riparia* KUGEL. de l'Oural, urites IX et X, face sternale, gr. 2;
8. *Hydrous piceus* L. d'Astrakhan (URSS), tergite IX avec ses pleurites (à gauche) et son sternite, face sternale (plus bas à droite), gr. 4;
9. *Hydrochus angustatus* GERM. de Gèok-tapa (Az.), édéage, face dorsale un peu en biais, urite IX, face sternale, gr. 2;
10. *Laccobius simulator* ORCH. d'Erévan, édéage, sternite et pleurites IX, face tergale (à gauche) et sternale (à droite), gr. 2;
11. *Sphaeridium lunatum* F. d'Idjévan (A.), urite IX, face sternale, gr. 1.



Chez les *Enochrus* (fig. 4,6) l'urite VIII est plus ou moins rétracté, le IX comprend un long sternite plaqué sur l'édéage et un petit tergite en lame transversale encerclé à sa base par les pleurites fusionnés.

Récemment SMETANA a publié un travail sur les *Cymbiodyta* (1974) avec l'étude de l'édéage, mais non des terminalia, et un autre (1978) sur les Sphaeridiinae, dans lequel les terminalia, eux aussi, sont figurés.

Chez les *Cymbiodyta* l'édéage est uniforme, avec grande pièce basale longuement saillante au-delà du tube édægien, portant dans sa partie distale deux pièces latérales fusionnées en bague apicale, sur cette bague sont fixés deux grands paramères glabres, semblables, encerclant le tube édægien et fusionnés à la base en anneau. Le sac interne sans armure, mais avec une couronne d'épines apicale. Quoique la pièce basale soit complètement séparée du tube édægien proprement dit, sa structure est bien différente de celle d'un tegmen.

Chez les Sphaeridiinae l'édéage possède un bulbe basal plus ou moins chitinisé qui peut s'allonger, portant deux grands paramères à sommet souvent sétifère. Le sac interne avec couronne d'épines disposée de façon variable. Le segment génital varie également. En général (fig. 4, II) il comprend un petit tergite plus ou moins fusionné avec son sternite, ce dernier allongé, rarement sétifère, parfois asymétrique, ses pleurites formant deux longues tiges latérales bien isolées, que SMETANA nomme «paratergites». Le tout est appliqué sur l'édéage invaginé, mais reste lié au ductus pendant la copulation, se trouvant alors dans l'abdomen derrière l'édéage exserti. Chez les *Cercyon* SMETANA figure deux petits sclérites allongés et élargis apicalement, lorsque l'édéage est exserti ces sclérites se placent entre lui et le segment génital. Ils doivent représenter le reste du tergite X. Dans certains cas SMETANA ne figure pas le sternite IX, il doit, cependant, exister, mais devenir membraneux, comme chez les Adephega.

Une structure très différente est figurée pour les *Dactylosternum*, dont l'interprétation est délicate. Les pleurites conservent leur forme et place, mais portent au sommet une grande lame transversale bisétulée qui doit être constituée par le sternite. Le tout est couronné par un grand sclérite pubescent en calotte, qui doit être le tergite X. Ce genre ne saurait rester dans la tribu des Sphaeridiini, dans lequel il est placé actuellement.

Chez des Hydrophilidae le segment génital semble avoir évolué dans deux directions différentes, l'une rappelant celle de Histeridae, exposée plus loin, l'autre spécifique, alors que l'édéage reste du même type dans les deux cas.

De même que chez les Histeridae les formes primitives possèdent un sternite allongé plaqué sur l'édéage, un tergite plus court et deux pleurites minces, latéraux et bien dégagés (comme chez les *Cupes*). Chez certains genres le sternite devient anchoriforme (*Helophorus*, *Laccobius*) et accroché au tube édægien, dont il suit les déplacements, comme chez les Histeridae, mais d'une structure différente. Les pleurites, encore en bagutte chez les *Laccobius* et *Limnoxenus*, se soudent en demianneau chez les *Helophorus*, avec pointes enserrant l'édéage. Chez les Hydrophilinae cet accrochage devient lâche, les pleurites fusionnant avec le tergite en plaque unique, sans baguettes ni crochets. Chez les *Enochrus* le sternite est ovale, les pleurites restent réunis au tergite.

◀
Fig. 5

1. *Sphaerites glabratus* F. de Zvénigorod (Moscou), édéeage, face tergale, sternite IX (à gauche), urite VIII (au centre), tergite et pleurites IX (à droite), gr. 2;
2. *Abraeus globosus* HRBST d'Idjévan (A.), terminalia, face tergale, gr. 2;
3. *Saprinus semistriatus* SCRIBA de Meghri (A.), édéeage et sternite IX, face latérale, terminalia, face latérale (à gauche), tergale (au centre) et sternale (à droite), gr. 1;
4. *Hololepta plana* SULZ. de Kirovabad (Az.), urite IX, face ventrale, le VIII, face sternale, terminalia face tergale, gr. 2;
5. *Platynomalus complanatus* PANZ. d'Jewlakh (Az.), sternite VIII, face sternale (à gauche), tergite et pleurites IX, face tergale en biais, tergite VIII, face sternale (au centre), édéeage, face latérale (à droite), gr. 2;
6. *Xestipyge ornatum* RTT. du Talysh (Az.), édéeage (en bas) et spiculum sternale (en haut), gr. 2.

Dans le deuxième groupe les pleurites conservent leur forme et position initiales, sont souvent reliés par une membrane, enserrant non pas le tube édéagien, mais son ductus très large, le sternite manifeste une grande variabilité. Chez les *Berosus* il émigre au sommet des pleurites (un peu comme le tergite chez les Amphizoidae), chez les *Hydrochus* il reste à sa place initiale, mais forme deux hémisternites. Chez les Sphaeridiinae il est entier. Quant au tergite X il existe chez *Hydrochus brevis*, les *Dactylosternum*, *Cercyon* et, sans doute, chez bien d'autres genres.

Il semble donc non impossible de scinder en deux les Hydrophilidae, mais leur étude complète pourrait révéler des cas inattendus.

On isole généralement dans la superfamille des Histeroidea trois familles se distinguant de la façon suivante (d'après KRYZHANOVSKI et al., 1976):

- 1 (2) Procoxes transversaux saillant en biais à trochantins visibles. Paramères soudés partiellement. Édéage tordu en hélice. Ailes à nervure Mr nette. 1 genre **Sphaeritidae** THOMS.
- 2 (1) Trochantins antérieurs cachés. Nervure alaire Mr obsolète. Édéage non ou faiblement tordu.
- 3 (4) Procoxes non saillants. Tous les coxes écartés. Elytres en général découvrant le pygidium et le propygidium, ce dernier rarement caché. Stries gulaire souvent coalescentes en arrière. S'il existe un empodium, il est glabre. Paramères souvent complètement soudés **Histeridae** PAYK.
- 4 (3) Procoxes faiblement saillants. Tous les coxes de la même paire rapprochés. Elytres ne découvrant pas le propygidium. Stries gulaire séparées sur toute leur longueur. Empodium présent et portant deux soies. Paramères soudés incomplètement. 1 genre **Syntheliidae** LEWIS

Les caractères indiqués nous semblent trop modestes pour conserver ces familles, d'autant plus que les larves des Sphaeritidae et Synteliidae, qui n'ont été décrites que tout récemment, sont du même type que celles des Histeridae, ainsi que les terminalia, avec sternite VIII toujours déplacé vers l'apex par rapport à son tergite et le IX plus ou moins en spiculum sternale. Nous réunissons donc ensemble ces trois familles. Par ailleurs, les affinités nombreuses existant entre les Histeridae et les Hydrophilidae justifient leur réunion dans la même section, ainsi que cela fut admis jadis, notamment par BÖVING et CRAIGHEAD (1931) et bien d'autres. Ce n'est que dans cette section que l'on rencontre un sternite IX anchoriforme, les larves des *Helophorus* sont très proches de celles de Histeridae etc.

Sur l'édéage des Histeridae nous possédons de nombreux renseignements (KRYZHANOVSKI et REICHARDT, 1976, DAHLGREN, WENZEL etc.). En général il est voisin de celui des Hydrophilidae, les paramères étant libres ou soudés, parfois complètement (*Hololepta*, fig. 5.4), le bulbe basal parfois prolongé en gaine (Paromalinae) avec deux petits paramères apicaux (fig. 5.5), quelquefois renflés à leur base (*Xestripyge*, fig. 5.6 et genres voisins).

Chez les *Sphaerites*, considérés comme les formes les plus primitives de la famille, le bulbe basal est petit et retourné de 90° par rapport à l'axe édéagien (fig. 5.1). Chez tous les Histeridae les terminalia sont homogènes et caractérisés par l'urite VIII, dont le sternite est déplacé en avant de son tergite en se repliant sur la face tergale de l'urite IX (fig. 5.2 et 3), disposition que nous n'avons pas retrouvé ailleurs, mais chez les Paromalinae il est petit et sphérique (fig. 5.4). Chez les *Sphaerites* il est glabre, chez les autres genres il est pubescent au sommet, parfois avec frange de cils très longs (*Hololepta*, fig. 5.4). Le tergite IX est petit, parfois échancré (Paromalinae) ou membraneux (*Sphaerites*), placé devant les pleurites ou plus ou moins fusionné avec eux, ces pleurites grands et élargis apicalement, souvent jointifs; tergite X absent. Le sternite IX des *Sphaerites* est mince et lancéolé. Ailleurs il devient en spiculum sternale plus ou moins anchoriforme et se déplace avec l'édéage pendant la copulation grâce à la grande élasticité de sa membrane conjonctive. Son ancrage est particulièrement rigide chez les Histerinae (fig. 8.4). Chez eux on observe aussi une curieuse transformation du tube édéagien, qui semble spécifique.

Chez les *Macrohister* le long du long tube il se forme deux apophyses latérales raccordées au tube à son sommet. Chez les *Hister* vrais ce tube tend à se résorber, les apophyses latérales deviennent saillantes et pénètrent les premières dans le vagin. Chez les *Margarinotus*, au contraire, le tube édéagien est long, chitinisé et crochu, ses deux apophyses se rabattent, souvent en arrière, vers le tube et fusionnent plus ou moins ensemble. Dans ce cas leur fonctionnement devient peu clair. Chez les autres tribus le tube édéagien reste simple et tubulaire.

Dans la section des Staphylinoidea nous rangeons 13 familles, dont la plus primitive pourrait bien être celle des Cholevidae, comme le pensait JEANNEL.

Contrairement aux familles des Archaeogastra étudiés ci-dessus et dont le ductus de l'édéage ne forme jamais un sac interne tranché et à armature importante, dans cette section le sac interne est généralement bien délimité et souvent armé d'épines, parfois très grandes et dépassant l'édéage.

La famille des Cholevidae est la seule tant soit peu importante dont les terminalia ont été étudiés pour presque tous les genres (JEANNEL, 1911, 1936, ZWICK, 1979 etc.). Le type archeogastre primitif ne s'y rencontre pas, mais on le retrouve chez les *Platypsyllus* voisins. Chez les *Eucatops*, comme chez les *Leptinus* voisins, le segment génital, primitif et apparent, n'a plus de sternite. Chez les *Agyrtodes* ce sternite existe, mais il est déjà évolué, parfois bifide et tend, comme chez les genres voisins, à fusionner avec ses pleurites. Chez plusieurs *Nemadinae* les pleurites et le sternite fusionnés acquièrent un bourrelet en forme de saillie basale (comme chez les *Necrophorus*), qui se transforme souvent en spiculum pleurale. Chez les *Anemadini* ce spiculum tend à se résorber et le sternite s'en dégage pour former, chez les *Speonemadus*, un vrai spiculum sternale. Chez les *Nemadus* il existe un spiculum basal semblant provenir du sternite ayant, lui-même la forme d'un spiculum sternale. Chez les *Ptomaphaginae*, considérés par nous, ainsi que par SZYMCZAKOWSKI, comme une sous-famille, il existe, au contraire, un spiculum sternale typique. Chez les formes évoluées il se forme un segment annulaire « formé par un tergite et pleurosternite très aplati » (JEANNEL) en forme de bague. Le tergite X toujours absent. Quant à l'édéage, il est constitué, comme nous l'avons déjà indiqué (1976), par un tube édéagien et deux paramères, munis, parfois, d'excroissances basales. Chez les *Leptinidae* (JEANNEL, 1922) l'abdomen est du même type.

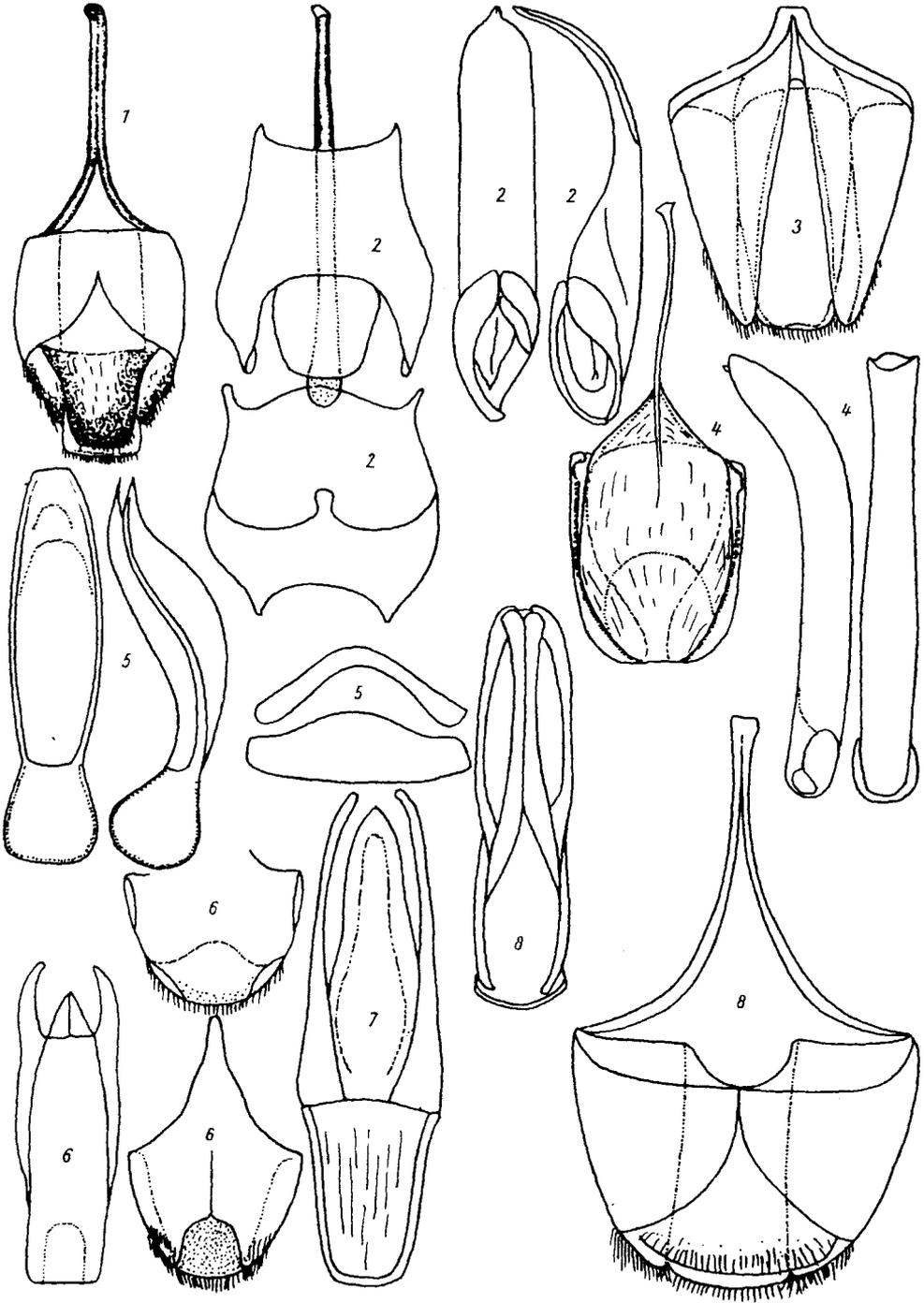
Chez les *Leiodidae* on distingue généralement deux sous-familles, les *Leiodinae* et *Anisotominae*, toutes les deux privées de segment génital.

Chez les *Leiodes* l'édéage est composé d'un gros tube basal et de deux paramères pareils, minces et sétifères. L'urite VIII est bivalve, à sternite mince et arqué. Chez les *Anisotoma* (fig. 6,5) la structure est la même, mais les paramères ont disparu.

On a attribué à cette famille un certain nombre de genres, surtout gondwaniens, dont le statut est douteux. JEANNEL (1936) en décrit deux. Chez les *Neopelatops* d'Argentine l'édéage rappelle celui des *Leiodes*, mais le « segment génital mâle formé par un tergite et des pleurosternites bien développés ». Chez les *Ragyrtodes*, également d'Argentine, le sommet de l'édéage est aplati, les paramères nuls, le « segment génital mâle bien développé, formé d'un tergite et pleurosternite complet ». Hélas, il n'y a aucun dessin. Il pourrait donc exister dans cette famille un segment génital plus ou moins archéogastre. Mais JEANNEL signale lui-même que, connaissant mal les *Leiodidae*, il n'est pas sûr du statut de ces genres.

Nous ne sonnaissions pas les *Camiaridae* et les avons conservé sur la foi de JEANNEL.

Sur les *Colonidae* nous possédons quelques renseignements sur leur édéage (SZYMCZAKOWSKI, nombreux travaux, JEANNEL, 1955) et presque rien sur le segment génital. L'édéage possède une grande capsule basale d'où émerge plus ou moins un « lobe médian », elle porte deux « lobes apicaux latéraux », souvent densément pubescents, dont l'homologation paraît discutable. JEANNEL (1936) indique que « plusieurs segments abdominaux sont invaginés, faisant partie de l'armure génitale de sorte que le nombre de segments ventraux visibles est généralement de 5 chez le mâle et 4 chez la femelle », mais, chez les quelques



espèces des *Colon* examinés par nous les sternites III à VIII sont apparents dans les deux sexes. Nous n'avons pas réussi à déceler l'urite IX chez le mâle.

Chez les Scydmaenidae l'édéage a été décrit par beaucoup d'auteurs (BESUCHET, FRANZ, PALM etc.). Chez les formes primitives on retrouve en gros la structure édégienne des Silphidae avec un tube souvent large et muni d'un gros lobe basal, flanqué de deux paramères minces et sétifères. Ce tube forme souvent une capsule englobant un lobe de forme très variable, les paramères peuvent fusionner avec cette capsule, s'élargir, perdre leur pubescence et même disparaître. BESUCHET (1975) a figuré chez les *Clinidicus* à la jonction du canal déférent avec le canal éjaculateur une « vesicule séminale » insolite, rappelant un peu celle de certains Cucujoidea. Il a également représenté leur segment génital, qui est archéogastre avec deux grands pleurites formant fourreau, un tergite et sternite petits, ovalaires et semblables, le tout pubescent et apparent. Pas trace de bourrelet ou de spiculum. A noter que ce genre ne semble nullement primitif.

La famille des Silphidae n'a été étudiée que partiellement, sa classification la plus judicieuse semble être celle de JEANNEL (1936) qui la partage en quatre sous-familles :

1. Silphinae-tribus Silphini, Necrodini, Necrophorini
2. Pterolominae-tribus Pterolomini, Lyrosomini.
3. Catopocerinae — genre unique: *Catopocerus* MOTSCH.
4. Agyrtinae-tribus Necrophilini, Agyrtini.

CROWSON (1955) y ajoute les Microsilphinae avec deux genres: *Microsilpha* BROWN et *Micragyrtes* CHAMP., qu'il soupçonne être synonymes et très proches des Staphylinidae. Il pense que les Silphinae doivent dériver de formes voisines des *Necrophilus* et range provisoirement les *Catopocerus* parmi les Leiodidae. Enfin, Lopatine a sommairement décrit la famille nouvelle des Sogdiidae pour le genre *Sogdia* LOP. d'Asie centrale, dont le statut reste à établir.

Les Silphinae du globe ont été revus par PORTEVIN (1926) qui a figuré schématiquement l'édéage de tous les genres sauf *Xylodrepa* THOMS., *Heterotemna* BRULLÉ et *Isosilpha* PORT. Nous comblons cette lacune pour les deux premiers (fig. 6,7 et 8). L'édéage est d'un type très constant à tube presque rectiligne à bulbe basal plus ou moins dégagé, flanqué de deux paramères latéraux minces, sétifères chez les Necrophorini et glabre chez les deux autres tribus. Parfois ils se soudent au tube en perdant leur mobilité, notamment chez certains *Thanatophilus* (fig. 6,6).

Comme chez les Lamellicornes (IABLOKOFF-KHNZORIAN, 1977) on observe tous les passages de l'abdomen hologastre en haplogastre. Il est franchement hologastre chez les *Necrophorus*, *Silpha*, *Heterotemna*, *Phosphuga*, *Aclypea* et haplogastre chez les *Thanatophilus*, *Agyrtes* et *Necrophilus*. Le segment génital est toujours du type archéogastre primitif, mais son sternite est variable et offre souvent d'excellents caractères spécifiques, bien plus probants que ceux de l'édéage. Chez les *Necrophorus* le bord des pleurites est armé d'un bourrelet formant une saillie basale (fig. 6,3), comme chez certains Nemadinae. Chez les *Silpha* ce bourrelet se détache pour devenir un spiculum pleurale bifurqué typique relié par



Fig. 6

1. *Silpha obscura* L. de Sévan (A.), urite IX. gr. 3;
2. *Necrophilus subterraneus* DAHL de Wien, urite IX, face tergale, édéage, face ventrale et latérale, gr. 1;
3. *Necrophorus humator* GLEDITSCH de Twerj (URSS), urite IX, face tergale, édéage, face ventrale, gr. 3;
4. *Agyrtes castaneus* F. de Wien, urite IX, face sternale, édéage, face latérale et ventrale, gr. 2;
5. *Anisotoma orbicularis* HRBST de Stepanavan (A.), édéage, face dorsale et latérale, gr. 2;
6. *Thanatophilus sinuatus* F. d'Aparan (A.), édéage, face dorsale, terminalia, face tergale (face sternale membraneuse), gr. 3;
7. *Heterotemna simplicicornis* BRULLÉ des îles Canaries, édéage, face tergale, gr. 3;
8. *Xylodrepa quadripustulata* SCOP. de Tsakhkadzor (A.), édéage, gr. 1 et terminalia, face dorsale, gr. 1, 5.

une membrane aux pleurites qui sont fusionnés sur leur face tergale (fig. 6,1). Cette disposition se retrouve chez tous les Silphini, mais la pointe du spiculum tend à prendre la forme d'un triangle et devenir membraneuse, chez les *Thamatophilus* (fig. 6,6) tout le segment devient membraneux, le sternite ayant complètement fusionné avec les pleurites.

Chez les *Necrophilus* l'édéage comprend un tube arqué (fig. 6,2) et plat, ses paramères, glabres et très courts, sont soudés à la base du tube et un peu asymétriques. L'urite VIII, bivalve chez les Silphinae, se spécialise, son sternite se raccourcit et porte un petit spiculum ventrale; le segment génital comprend deux grands pleurites fusionnés tergalement, un petit tergite et un long sternite en spiculum sternale à pointe dirigée vers la poitrine. Chez les *Agyrtes* l'édéage est réduit à un tube gros et peu arqué (fig. 6,4), à sa base on devine le reste des paramères. Le segment génital comprend deux pleurites isolés et assez minces, un petit tergite ovalaire et un sternite grand et complètement membraneux portant une longue tige basale très mince. La grande spécialisation de ces structures prouve que ces deux genres sont bien moins primitifs que les Silphinae.

L'évolution du segment génital des Silphidae et Catopidae présente un parallélisme remarquable; mais, alors que chez les Silphidae elle semble nettement orientée et abouti à une solution stable, chez les Catopidae elle conduit à l'apparition d'une série de variantes pour s'achever à la formation d'une bague. Par ailleurs, le spiculum des *Agyrtes* est très différent de celui des *Ptomaphagus*.

Le genre *Dasycerus* BROGN., dont JEANNEL ne parle pas, fut longtemps rangé parmi les Lathridiidae, mais CROWSON (1955) le relègue dans les Archaeogastra, près des Histeridae ou Staphylinidae. Son édéage (fig. 7,8) est constitué par une grande capsule portant deux paramères glabres et arqués recouvrant un tube mince, arqué et portant quelques sclérotisations apicales. Cette structure, étrangère aux Heterogastra, rappelle (LÖBL, 1977) celle des Scaphidiidae et, plus encore, des *Euphanis* (BLINSTEIN, 1976), auprès desquels ce genre doit être placé, mais, sans doute, dans une famille spéciale. L'urite VIII est apparent, le IX absent, comme chez les Pselaphidae.

Sur les Staphylinidae nous possédons de nombreux travaux récents dont trois excellentes monographies de COIFFAIT (1972, 1974, 1978) contenant de précieux renseignements sur les terminalia et aussi sur l'édéage, abondamment figuré par de nombreux auteurs. On en a parfois séparé la famille des Micropeplidae et démembré le reste, à notre avis sans raisons suffisantes.

Le segment génital évolue sensiblement de la même façon que chez les Catopidae, mais le type archéogastre primitif domine, chez certains genres le sternite IX affecte des formes diverses aboutissant à un spiculum sternale en forme de baguette ou lanière, parfois asymétrique. Les pleurites peuvent porter des apophyses (chez les Oxytelinae, Aleocharinae) qui restent, cependant, toujours écartées l'une de l'autre (HERMAN, 1970, KLIMASZEWSKI, 1979). L'urite VIII toujours apparent, parfois spécialisé, à outrance chez les *Habrocerus*. Comme chez les Catopidae l'urite X est toujours absent (le tergite X de KLIMACZEWSKI est le IX). Le segment génital en bague ne semble pas exister. Quant à l'édéage, il passe du type primitif à paramères symétriques et isolé à celui « en clapet »:

Chez les Scaphidiidae le segment génital est du type archéogastre primitif, mais son sternite tend à devenir en spiculum sternale, l'édéage a été figuré dans de nombreux travaux de LÖBL et TAMANINI, en général il comprend une grosse capsule avec pointe apicale, les paramères sont minces, latéraux et recordés à la base.

Chez les Pselaphidae (JEANNEL, 1950) le segment génital a disparu, le VIII est apparent, le II membraneux, l'édéage en général encapsulé.

Chez les Ptiliidae, du moins chez les *Tenidium* d'après CROWSON, le segment génital est en forme de bague. L'édéage à gros tube et minces paramères latéraux, ou nuls très uniforme.

Nous ne connaissons les Limulodidae que grâce à l'excellent travail de SEEVERS et DYBAS (1943) qui les rapprochent des Ptiliidae. Ils s'en écartent cependant par plusieurs caractères

importants; l'édéage serait constitué par un bulbe basal portant un tube édéagien court et courbe, comme chez les *Dasycerus*. Ni tegmen ni paramères. Les auteurs figurent un segment apical qu'ils supposent, avec doute, être le segment génital, ce qui semble bien être le cas. Le tergite est grand, en forme de U, les pleurites, grands et triangulaires, se recourbant sur un sternite allongé, au-dessus duquel il existe une plaque triangulaire qui semble être le tergite X. Cette structure correspond au type archéogastre un peu évolué, bien différent de celui des Ptiliidae connus. Peut-être que cette famille serait mieux à sa place près des Dasyceridae. Récemment (1976) DYBAS a indiqué ses affinités avec les Ptiliidae en partant surtout des formes larvaires.

En résumé on rencontre chez les Staphylinoidea les types suivants du segment génital:

1) Type archéogastre primitif: Silphidae, nombreux Staphylinidae, Scydmaenidae, Scaphidiidae, Leptinidae (*Platypsyllus* RITS.), Limulodidae.

2) Type archéogastre évolué à sternite spécialisé, parfois bifide, souvent complètement soudé aux pleurites: Catopidae (Nemadini et Anemadini) certains Silphidae et Staphylinidae.

3) Type archéogastre, mais sans sternite, en fourreau apparent et pubescent: Catopidae (Eucatopini), Leptinidae (Leptininae).

4) Type à spiculum sternale à pointe dirigée vers l'apex abdominal: Catopidae (Ptomaphaginae, *Speonemadus* etc.), certain Staphylinidae.

5) Type à spiculum sternale dirigé vers la poitrine: Silphidae (Agrytini), aussi Hydraeninae et Limnebiinae, à sternite en filament.

6) Type à segment génital nul: Leiodidae (Leiodinae et Anisotominae), Colonidae, Dasyceridae, Pselaphidae.

Notre classement des coléoptères monotomiques ne diffère guère de celui de CROWSON que par quelques détails. Mais il en va autrement pour les ditomiques, comprenant la majorité des coléoptères. Ces derniers se distinguent des monotomiques, en plus de leur caractère fondamental, par de nombreuses particularités.

La fécondité des insectes ne semble guère avoir attiré l'attention des systématiciens. Chez les monotomiques elle est toujours modeste et minimale chez certains Carabidae cavernicoles vivipares. Chez les ditomiques elle peut être très élevée, mais seulement chez les Cucujoidea et Chrysomeloidea et minimale chez les Scarabaeinae, qui n'ont conservé, comme les oiseaux, qu'un seul ovaire avec une ovariole.

On peut admettre que la fécondité est plus ou moins liée à l'abondance des spermatozoïdes et, de ce fait, aux dimensions du sac interne, quoique les données exactes fassent défaut. Chez les monotomiques ce sac est généralement de dimensions modestes, quoique variables, et renfermé, parfois partiellement, dans le tube édéagien. Chez les ditomiques il tend souvent à s'allonger, parfois démesurement et peut largement dépasser le tube édéagien, à moins que ce dernier, lui aussi, ne s'allonge, dépassant parfois la longueur de l'abdomen et, même du corps (chez certains Cucujoidea), ou bien il ne pénètre pas dans ce tube (certains Elateroidea).

Chez les monotomiques le tube édéagien, parfois réduit à une plaque ventrale (chez certains Carabidae), n'est jamais denté ni dédoublé, parfois en capsule, les paramères ne sont jamais ramifiés, dentés ou séparés en deux pièces, mais souvent dissemblables ou fusionnés, parfois l'un d'eux disparaît, l'édéage n'est jamais ni en cavalier, ni coulissant. Le contraire s'observe chez les ditomiques, dont les paramères sont généralement symétriques ou presque, du moins quant à leur longueur, l'édéage n'est jamais encapsulé.

Le segment génital présente aussi des différences importantes. Le type Archostemata et ses dérivés ne se rencontrent pas chez les ditomiques, quoique certains groupes primitifs puissent posséder des pleurites IX minces et latéraux. Les types adepagiens et archéogastre sont également propres aux monotomiques, mais des pleurites IX larges et indépendants existent chez les familles relictées des Nosodendridae et Derodontidae. Cependant, ces pleuri-

tes sont alors placés sur le tergite, chez les Elateroidea on rencontre des structures dérivées. Un segment génital annulaire existe chez beaucoup de familles, mais sa structure est différente de celle des monotomiques. Par ailleurs ce segment chez les ditomiques peut être réduit à un bâtonnet, ses pleurites peuvent être arqués ou en raquette, armés d'une dent etc. Le sternite n'est jamais anchoriforme.

Le dimorphisme sexuel varie également suivant le sous-ordre. Chez les monotomiques il est en général peu accusé, se manifestant essentiellement dans la structure des appendices, parfois aussi par la présence chez le mâle d'excroissances sur la tête et le prothorax, la striation élytrale chez la femelle (Dytiscidae) etc.; mais fort peu sur la taille, la forme des élytres, la dimension des yeux, la structure des segments abdominaux apparents, alors que chez les ditomiques le dimorphisme sexuel est souvent bien plus accusé et varié, l'aptérisme sexuel ne se rencontre que chez eux. Tout cela semble indiquer que leur plasticité évolutive est bien supérieure à celle des monotomiques ce qui peut expliquer le nombre bien plus élevé de tous leurs taxa et aussi leur grande radiation écologique. Chez eux seuls se rencontrent des xylophages vrais, c-à-d. pouvant digérer la cellulose et aussi l'écrasante majorité des phytophages, eux seuls parmi les coléoptères peuvent posséder des mycetomes. Aussi comprennent-ils le gros des espèces nocives.

Tous les ditomiques appartiennent au sous-ordre des Heterogastra. Toutes leurs lignées dérivent de formes à édéage trilobé, mais évoluent de façons différentes. Tantôt l'édéage acquiert des accessoires variés sous forme de dents, appendices ou expansions diverses ou bien il devient en cavalier ou coulissant en passant par le mode vaginé en gaine. Parallèlement à l'évolution de l'édéage se poursuit celle du segment génital, qui s'achève toujours par la formation d'un spiculum pleurale, mais ce spiculum apparaît déjà chez certains genres à édéage trilobé.

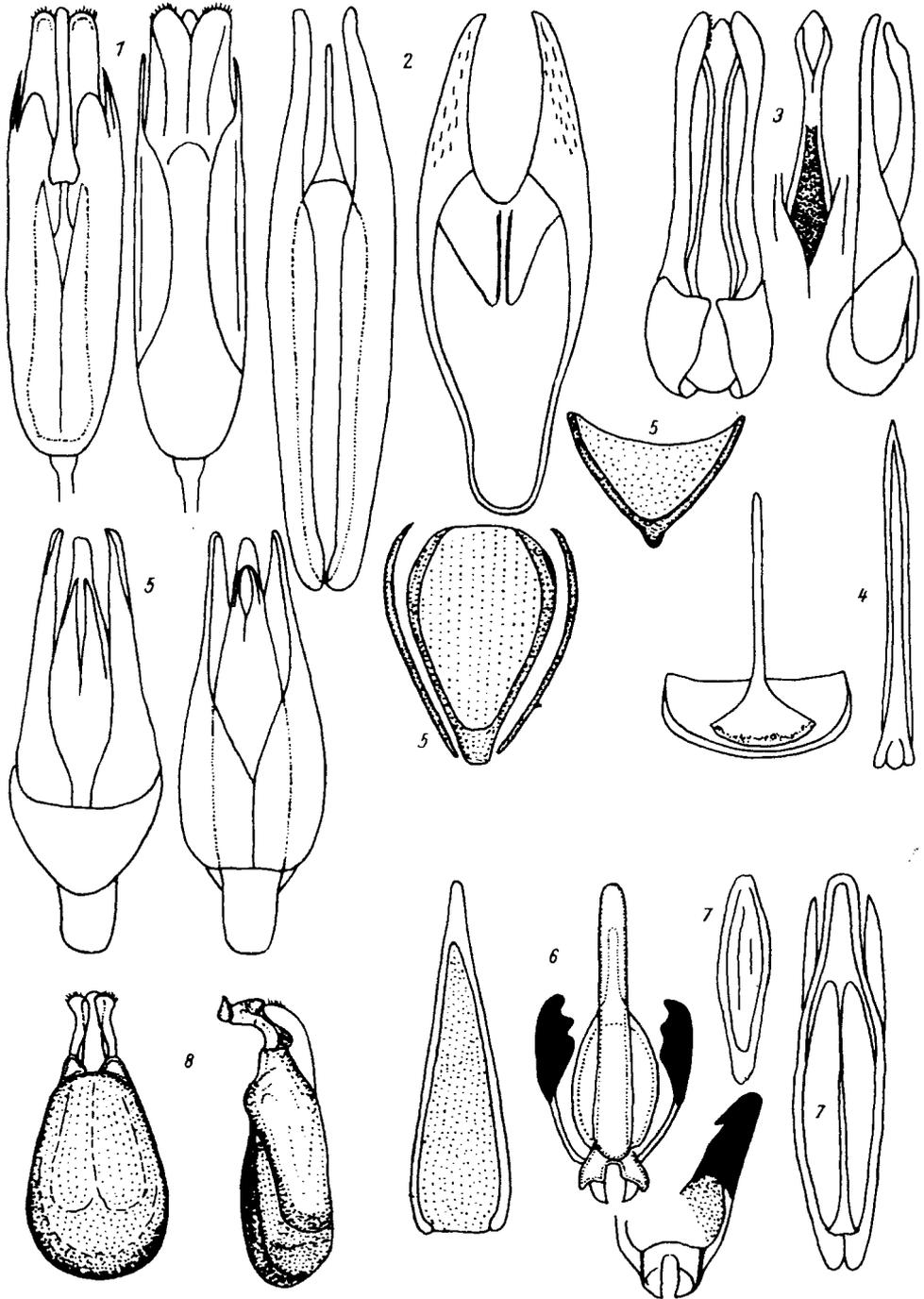
Ces structures permettent de scinder le sous-ordre en trois groupes principaux. Le groupe primitif, à édéage trilobé primitif ou évolué, dont dérivent les deux autres, d'une part la lignée des Chrysomeloidea à édéage en cavalier et de l'autre celle des Cucujoidea, dont l'édéage finit par devenir coulissant. L'ordonancement linéaire de ces deux lignées est nécessairement arbitraire. Nous avons classé les Chrysomeloidea à la fin du système afin de nous rapprocher du classement actuel, mais cela a entraîné la création d'un hiatus déplaisant entre les Cantharidoidea et les Bostrichoidea que l'on aurait pu éviter en plaçant à la fin du système les Cucujoidea.

En tête du classement nous disposons les Scarabaeoidea parcequ'ils représentent un groupe encore primitif et assez proche des Archaeogastra. JADIS (1977) nous avons proposé de l'isoler dans un sous-ordre spécial, mais CROWSON les rapproche des Dascilloidea en raison de leur structure larvaire, décrite par BOEVING et CRAIGHEAD (1931) et notre étude de l'abdomen stronglyogastre des Dascillidae adultes (1976) confirme ce rapprochement, de même que la structure de son tube édégien double. Il nous semble donc préférable de renoncer à notre proposition.

Dans ce travail nous nous limiterons à l'examen du groupe primitif, dans lequel nous incluons 40 familles, réparties en 12 superfamilles. A ce groupe appartiennent encore de nombreuses familles exotiques non étudiées par nous, toutes fort peu nombreuses, notamment les suivantes, admises par le British Museum (in litt., 1975):

Artematopidae (Dryopoidea), Brachypsectridae (Cantharidoidea), Cavioxumidae (prope Elateridae), Chelonariidae (Dryopoidea), Dichronychidae et Eudychronichidae (prope Elateridae), Eulichodidae (Dryopoidea), Eurypogonidae (réunis par CROWSON aux Artematopidae), Phengodidae (Cantharidoidea), Gnostidae (prope Ptinidae), Perothopidae (prope Elateridae), Plastoceridae (prope Elateridae), Prionoceridae (prope Melyridae), Ptilodactylidae (Dryopoidea), Rhadalidae (prope Melyridae), Telegeusidae (prope Cantharididae), peut-être aussi les Jacobsonidae, Tretothoracidae et quelques autres à affinités obscure. Les familles étudiées se répartissent de la façon suivante:

- IV. *Heterogastra* JEANNEL et PAULIAN, 1944
9. Scarabaeoidea LATR., 1804
 30. Passalida LEACH, 1815, 6 sous-familles
 31. Lucanidae LATR., 1810, 5 sous-familles
 32. Pleocomidae LECONTE, 1883, 2 genres?
 33. Acanthoceridae BORRE, 1886, 10 genres
 34. Trogidae MCLEAY, 1819, 2 sous-familles, 3—4 genres
 35. Scarabaeidae LATR., 1802, 21 sous-familles?
 10. Dascilloidea GUÉRIN, 1823
 36. DASCILLIDAE GUÉRIN, 1823, quelques genres
 11. Byrrhoidea LEACH, 1815
 37. Barrhidae LEACH, 1815, plusieurs genres
 12. Dryopoidea ER., 1847
 38. CLAMBIDAE J. DU VAL, 1857, quelques genres
 39. Psephenidae LAC., 1854, 3 sous-familles, quelques genres
 40. Linnichidae ER., 1847, 3 sous-familles, plusieurs genres
 41. Dryopidae LEACH, 1817, quelques genres
 42. Elmidae STEPHENS, 1821, 2 sous-familles, plusieurs genres
 43. Heteroceridae MCLEAY, 1825, quelques genres
 13. Elateroidea LEACH, 1815
 44. Nosodendridae ER., 1846, un genre, 50 sp.
 45. Rhipiceridae LATR., 1834 (*Callirhipidae* LAC., 1857), 2 sous-familles
 46. Cebrionidae LATR., 1802, quelques genres
 47. Elateridae LEACH, 1815, 10 sous-familles, nombreux genres
 48. Throscidae LAP., 1840, 2 sous-familles, quelques genres
 49. Cerophytidae LATR., 1834, 2 genres, 10 sp.
 50. Eucnemidae MANNH., 1823 (*Melasidae* THOMS., 1859), 3 sous-familles, plusieurs genres
 51. Buprestidae LEACH, 1815, 7 sous-familles, nombreux genres
 14. Lymexylonoidea LEACH, 1817
 52. Lymexylonidae LEACH, 1817, 2 sous-familles, 3 genres
 53. Micromalthidae BARBER, 1913, 1 sp.
 15. Helodoidea LECONTE, 1862
 54. Helodidae LECONTE, 1862 (*Cyphonidae* STEPH., 1829), 2 sous-familles, plusieurs genres
 16. Cantharidoidea LEACH, 1815
 55. Drillidae LAC., 1857, nombreux genres
 56. Eucynetidae LAC., 1857, 3 genres
 57. Lampyridae LEACH, 1815, quelques genres
 58. Lycidae MULS., 1838, 3 sous-familles, plusieurs genres
 59. Cantharididae LEACH, 1815, 2 sous-familles, nombreux genres
 17. Cucujoidea LEACH, 1815
 18. Bostrichoidea LATR., 1802
 60. Lyctidae LECONTE, 1862, quelques genres
 61. Cisidae LEACH, 1819, quelques genres
 62. Bostrichidae LATR., 1802 (*Psoidae* LECONTE, 1862), 4 sous-familles, plusieurs genres
 63. Ptinidae LATR. 1804 (*Anobiidae* WESTW., 1838), 4 sous-familles, nombreux genres
 19. Trogositoida F., 1801
 64. Trogositidae F., 1801 (*Peltidae* LATR., 1807, *Ostomidae* DES GOZIS, 1886), 2 sous-familles, plusieurs genres
 20. Cleroidea LATR., 1804
 65. Derodontidae LECONTE, 1861 (*Peltasticidae* LEC., 1861), 3 genres, 10 sp.



66. Dermestidae LATR., 1807 (Thorictidae WOLL., 1854), 5 sous-familles, plusieurs genres
 67. Melyridae LEACH, 1815 (Malachidae LEACH, 1817, Phloeophilidae KIESW., 1863), 5 sous-familles, nombreux genres
 68. Dasytidae LAP., 1840, 3 sous-familles, plusieurs genres
 69. Cleridae LATR., 1804 (Corynetidae LAC., 1857), 7 sous-familles, nombreux genres
 21. Chrysomeloidea LATR., 1802

Nous avons déjà étudié la phylogénie des Scarabaeoidea (1977). Le cas des Dascillidae est bien moins clair. A leur sujet nous disposons de deux travaux récents (CROWSON, 1971, PAULUS, 1972), le dernier contenant aussi une bonne bibliographie. Malheureusement, les deux travaux sont fragmentaires et sans données utiles sur les terminalia.

Renonçant à sa division des Rhipicerioidea CROWSON range dans sa nouvelle superfamille des Dascilloidea les Dascillidae, Karumiidae et Rhipiceridae, en limitant la première famille aux genres *Dascillus* LATR., *Notodascillus* BLACKB. et *Coptocera* MURRAY et en transférant dans les Karumiidae *Genecerus* WALKER (Arabie), *Anorus* LECONTE, *Emmita* ESCAL. et *Pleolobus* PHILIPPI. PAULUS partage les Karumiidae en deux sous-familles avec *Cydistus* BOURGEOIS (sous-f. *Cydistinae* nov.), *Escalerina* BOLIVAR (2), *Drilocephalus* PIC (2), *Karumia* ESCAL. (3), *Zarudniola* SEMENOV et MARTINOV (2—3) et *Pseudokarumia* PIC (1), ces genres étant connus de Costa-Rica (*Pseudokarumia*), Argentine (*Drilocephalus*) et de l'Asie occidentale (entre parenthèses le nombre des espèces).

Des caractères choisis par CROWSON pour caractériser les Dascillidae le seul important nous semble être la structure dédoublée du tube édégien. Mais il ne figure que celle des *Pleolobius*, PAULUS représente celle des *Karumia*, du même type, *Escalerina* et *Zarudniola* (ce dernier d'après ARNETT, 1964), qui est simple. Il en est de même pour les *Arrhaphipterus* (fig. 9,2) qui ne rentrent ni dans les Rhipiceridae, ni dans les Callirhipidae sensu CROWSON, car ils possèdent un mélange des caractères de ces deux familles. Nous en reparlerons plus loin.

Partant des caractères externes PAULUS range les Karumiidae parmi les Cantharidoidea, dont il donne un tableau synoptique pour 8 familles. Les Karumiidae se distinguaient des Drillidae et Phengodidae par leur article tarsal 4 simple ou faiblement lobé (et non fortement). Ce tableau prouve péremptoirement l'impossibilité d'établir les relations réelles des familles d'après leurs caractères externes seuls.

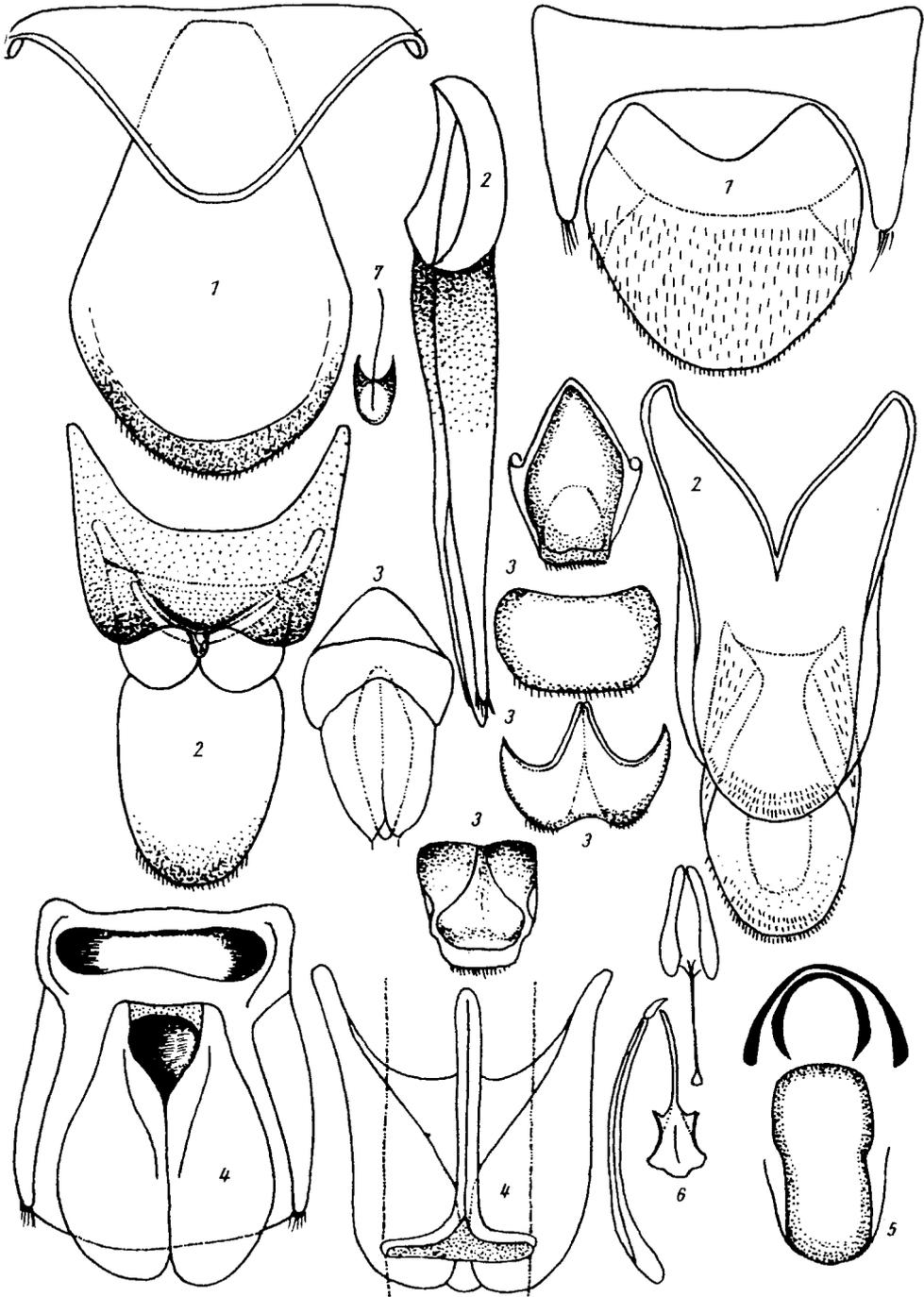
Quant à nous, ne disposant pas du matériel nécessaire, nous ne pouvons que suggérer de n'inclure dans les Dascillidae que les genres à édégage double et abdomen stronglylogastre, quoique chez les Scarabaeoidea ces caractères se soient révélés assez instables.

Les Byrrhoidea ne semblent renfermer qu'une seule famille, considérée par SHARP comme particulièrement primitive. L'édégage est du type trilobé primitif. Chez les *Byrrhus*



Fig. 7

1. *Microcara luteicornis* REITT. de Dilizhan (A.), édégage, face dorsale et ventrale, gr. 5;
2. *M. testacea* L. de Fontainebleau, (F.), édégage, face dorsale (et tergale) et sternite IX, gr. 5;
3. *Eucinetus haemorrhous* DUFT. de Kirovakan (A.), édégage, face ventrale, dorsale (pars) et latérale, gr. 2;
4. *Phloiophilus edwardsi* STEPH. (de provenance inconnue), terminalia, face sternale, édégage, face ventrale, gr. 5;
5. *Eubria palustris* GERM. du col de Lautaret (F.), édégage, face dorsale (à gauche) et ventrale, sternite VIII, sternite IX et ses pleurites, gr. 5;
6. *Heterocerus fenestratus* THUNB. de St Aygulph (F.), tergite IX (à gauche), sternite IX avec ses pleurites et les paramères, face sternale, édégage, paramère d'un exemplaire d'Orléans (en bas), gr. 2;
7. *H. parallelus* GEBLER de Neu Siedlersee (Autriche), urite IX sans tergite, édégage, face dorsale, gr. 2;
8. *Dasycerus sulcatus* BRONG. de Klagenfurt (Autriche), édégage, face dorsale et latérale, gr. 2.



(fig. 8,1) le tergite VIII est en U, muni de touffes de poils apicaux latéraux, provenant, sans doute, de ses pleurites fusionnés avec lui, l'urite IX est bivalve, ses pleurites semblant avoir fusionné avec le sternite.

Après les Dascilloidea CROWSON place ses Eucinetoida avec les Clambidae et Eucinetidae. Ces derniers seront examinés plus loin. Quant aux Clambidae nous ne pouvons que nous référer aux deux travaux d'ENDRÖDI-JUNGA (1959, 1960), d'après lesquels leur édéage comprend un tube grêle de forme variable, parfois avec excroissances diverses, un tegmen en calotte basale, parfois prolongée en longue pointe apicale. Les paramères, complètement isolés chez les *Calyptomerus*, sont soudés et souvent sétifères chez les *Clambus*, parfois en forme de lame. Le tube, ainsi que les paramères lorsqu'ils sont soudés, peuvent être asymétriques. Quoique nous ignorions la structure des terminalia, il semble que cette famille fasse partie des Dryopoidea.

Dans cette section les Psephenidae ne sont représentés en Europe que par les *Eubria*, dont le tube édéagien (fig. 7,5) est long et mince, entouré par une gaine déchiquetée au sommet, si bien qu'il se forme quatre dents, deux sur la face dorsale et deux sur la ventrale. Peut-être doit-on voir dans cette gaine le précurseur du double tube des Dascillidae, mais encore faudrait-il découvrir les formes intermédiaires. Le tegmen est en calotte, mais déplacé sur la face dorsale du tube, dont la partie basale forme saillie en-dehors du tegmen. D'amples paramères entourent le tube et se prolongent sur sa face ventrale en forme de lames. Alors que l'édéage est déjà évolué, le segment génital reste primitif, avec un sternite grand et allongé, le tergite en triangle à côtés arrondis et deux pleurites en baguettes latérales, structure rappelant celle des Archostemata. BROWN et al. (1974) ont récemment publié quelques renseignements sur les Psephenidae, peu utiles pour notre étude, mais leur « ventral sclerite of penis » semble être l'urite X.

Faut-il voir dans les *Eubria* des survivants d'une lignée ancestrale?

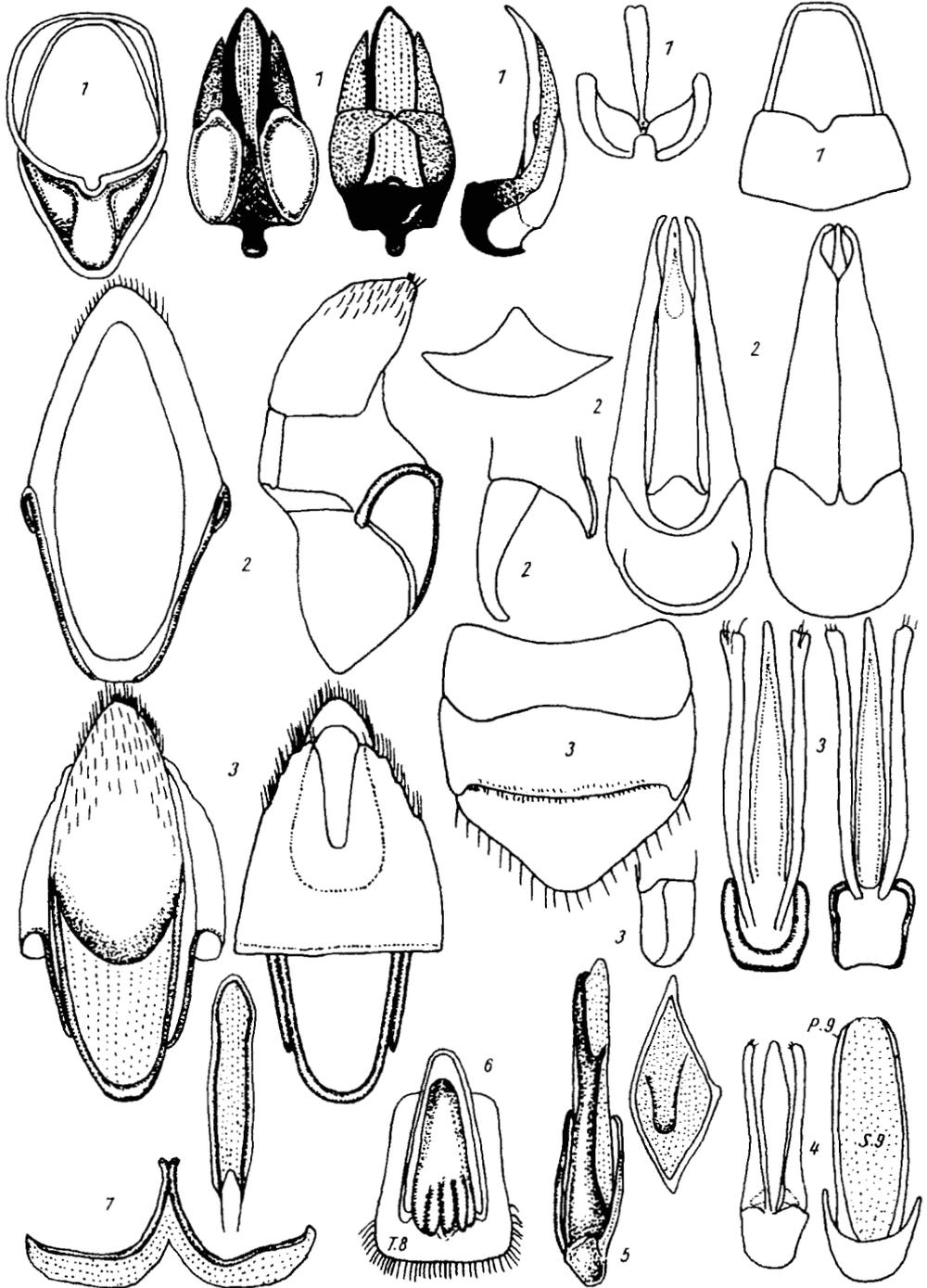
On a depuis longtemps décrit des coléoptères du permien appartenant aux Archostemata, mais on trouve dans les mêmes dépôts des élytres d'un autre type, rappelant ceux de nombreux autres coléoptères, par exemple des *Laccobius*, certains Chrysomelidae etc. Ces élytres sont convexes, assez courts, couverts de points disposés en rangées plus ou moins régulières, avec plusieurs points condensés sur le cinquième rang après le milieu. De tous les coléoptères examinés par nous les élytres les plus semblables, quoique différents, sont ceux des *Eubria* dont les points, eux aussi, sont plus ou moins condensés, quoique moins nombreux. Ces élytres du permien appartiennent-ils aux Psephenidae?

Nous rangeons les Limnichidae près des Dryopidae sur la foi de HINTON (1939) qui a figuré et décrit l'édéage de quelques genres, toujours du type trilobé primitif, mais les paramères peuvent être fortement raccourcis, les terminalia sont quelque peu spécialisés.



Fig. 8

1. *Byrrhus pilula* L. d'Orléans, sternites VIII et IX, face sternale (à gauche), leurs tergites, face tergale (à droite), gr. 1;
2. *Anthaxia hungarica* SCOP. de la Ste Beume (F.), sternite VIII et tergite IX, face sternale (à gauche), édéage, face latérale (au centre), tergite VIII et sternite IX, face tergale (à droite), gr. 1;
3. *Nosodendron fasciculare* OL. de Fontainebleau (F.), édéage, face dorsale (à gauche), sternite IX, face sternale tergite VIII, face tergale, son sternite, face sternale (de haut en bas), tergite IX et ses pleurites, face tergale (tout en bas), gr. 1;
4. *Hister quadrimaculatus* L. de Razdan (A.), urite VIII, face sternale (à gauche) et IX, face sternale (à droite), gr. 1;
5. *Hydrophilus caraboides sartus* SEM. du lac Sévan (A.), tergite et pleurites IX (en haut), leur sternite (en bas), gr. 3;
6. *Corynetes coeruleus* DEG. d'Adzikent (Az.), tube édéagien (à gauche), urite IX, face sternale (à droite), paramères, face ventrale (en haut), gr. 1;
7. *Necrobia violacea* L. de Kirovabad (Az.), urite IX, face sternale, gr. 1.



Chez les Dryopidae l'édéage, abondamment illustré par OLMÍ (1972) et d'autres auteurs, est trilobé, tubulaire, à paramères libres, semblables et mobiles, le tube porte des structures spécialisées, permettant seules la détermination des espèces, avec couronne d'épines rappelant celle de certains Hydrophilidae. L'urite IX (fig. 9,7) avec pleurites en spiculum et sternite fortement allongé, pas de tergite. L'urite VIII petit et bivalve.

De nombreux travaux récents ont été publiés sur les Elmidae (STEFFAN, 1961, OLMÍ, BERTHÉLEMY etc.) avec données sur l'édéage, mais rien sur les terminalia. L'édéage est du type trilobé primitif, mais chez les *Macronychus* les paramères ont disparu. Chez les *Limnius* (fig. 9,4) l'urite IX possède un sternite allongé, apparemment fusionné avec ses pleurites, le tergite est petit, avec deux dents antéro-latérales.

Les Heteroceridae furent rangés par JEANNEL parmi les Cucujoidea, dont ils sont fort éloignés. Chez eux l'édéage est renfermé dans un fourreau formé du segment génital, confondu par JEANNEL et SHARP et MUIR avec l'édéage. JEANNEL (1955) indique que la « figure donnée par SHARP et MUIR (1912) de l'édéage de *H. flexuosus* ne paraît pas répondre à la réalité », mais elle est exacte, quoique mal interprétée, tout comme celle de JEANNEL et PAULIAN (1944), parce que l'édéage est représenté avec une part des terminalia, erreur évitée dans les travaux récents de CHARPENTIER (1965, 1967) et PACHECO. Le tube édégien est petit, simple, mou, souple et allongé, parfois muni d'excroissances. Les paramères sont de formes variés, parfois absents; chez *H. fossor* KIESW., *parallelus* GEBL. etc. ils sont jointifs, glabres, longs et renferment le tube (fig. 7,7); chez *H. flexuosus* STEPH. il existe une lame transversale ondulée, portant à chaque extrémité une tige mince, renflée distalement en grosse massue glabre et noirâtre à bord interne déchiqueté, mais d'une façon différente chez les deux mâles examinés par nous (fig. 7,6), ce qui semble indiquer l'existence de deux espèces confondues. Ces tiges sont reliées aux pleurites IX par des membranes. Cette structure est formée par le tegmen seul, qui, dans d'autres cas, prend une forme analogue, mais porte deux paramères apicaux. Chez les *Elythomerus* le gros tube est entouré d'un tegmen annulaire avec saillies, sans paramères. Le segment génital est en raquette chez *H. flexuosus* et à pleurites redressés chez les deux autres espèces citées. L'urite VIII est bivalve, retractoré, le IX membraneux, long et étroit, à bords renforcés et pigmentés, rappelant un spiculum. Son sternite en lame mince à bords presque parallèles. La position réelle de cette famille ne pourra être comprise qu'après l'étude de la faune mondiale.

Parmi les Cantharidoidea et Elateroidea on rencontre un tegmen « en pendentif » qui semble suspendu aux paramères par deux pointes. Si la « valve subanale » de JEANNEL (1955) existe réellement chez certains Cupedidae, on pourrait admettre que le tegmen en pendentif s'est formé grâce au redressement et raccourcissement de cette valve. Chez les Lycidae ce tegmen est fixé élastiquement aux paramères et peut se replier plus ou moins sur la face ventrale de l'édéage: chez les Elateroidea il est souvent rigide. Chez ces derniers l'édéage est toujours du type trilobé primitif, les paramères libres ou coalescents, parfois (Cardio-

◀
Fig. 9

1. *Periphytum elateroides* LATR. de Fontainebleau (F.), de gauche à droite: urite IX, face tergale, édéage, face dorsale (et sternale), ventrale et latérale, tergite X, face tergale, sternite VIII, face sternale, gr. 1;
2. *Arrhaphipterus schelkownikoffi* REITT. de Kirovabad (Az.), de gauche à droite: urite IX, face sternale et tergale (en biais), sternite VIII, face sternale, tegmen, face latérale, édéage, face ventrale et dorsale, gr. 3;
3. *Cebrio gigas* F. de Cannes (F.), de gauche à droite: urite IX, face sternale et tergale, le VIII, face sternale, tegmen, face latérale, édéage, face ventrale et dorsale, gr. 3;
4. *Limnius volkmari* PANZ. d'Aix en Provence, édéage, face ventrale (à gauche), urite IX, face tergale, gr. 2;
5. *Melyris nigra* F. de Teniet (Algérie), édéage, face ventrale, urite IX, face tergale, gr. 1;
6. *Cis boleti* SCOP. d'Adzikent (Az.), édéage et terminalia face sternale, sternite VIII enlevé, gr. 2;
7. *Dryops luridus* ER. de Saclay (F.), pleurites et sternite IX, gr. 2.

phorinae) articulés, le ductus n'est jamais élargi apicalement en sac interne. Les pleurites IX sont disposés dorsalement, sur le tergite ou derrière lui (c-à-d, vers la poitrine), ce qui empêche la formation d'un spiculum pleurale. On le rencontre, cependant, chez les *Cerophytum*, mais en combinaison avec deux arceaux supplémentaires, ce qui montre son peu d'efficacité. Chez les autres Elateroidea ce spicule n'existe pas, le sternite IX s'allonge et finit par former un arceau encerclant l'édéage, imitant ainsi le type adéphagien. Quant au tergite X, il existe chez quelques genres, mais est souvent caché par le sternite IX, comme chez les Lycidae.

Chez les *Nosodendron* (fig. 8.3) les paramères sont coalescents glabres, pubescents ou portent un cil apical. Le tegmen est en calotte, l'urite IX avec pleurites isolés placés sur le tergite et prolongés en lame apicale membraneuse et incurvée soudée au sternite. Le sternite VIII à grand spiculum ventrale, le IX un peu en losange, encerclé par ses pleurites avec deux pointes latérales caractéristiques. Pas de tergite X. REICHARDT (1976) figure dans certains cas un tube édéagien à trois pointes basales, comme chez les Elateridae et certains Rhipiceridae.

Chez les *Arrhaphipterus* le sternite IX est du même type, mais avec des apophyses pleurales dégagées et recourbées en arc. La sternite VIII porte un spiculum court et large (fig. 9.2).

Chez les *Cebrio* (fig. 9.3) la structure abdominale est semblable, mais le sternite IX acquiert un grand arceau basal entourant une membrane, que l'on retrouve chez toutes les familles suivantes des Elateroidea sauf les Buprestidae. Les pleurites coalescents recouvrent le gros du tergite, leurs apophyses formant deux baguettes indépendantes. Le sternite VIII sans spicule.

La structure semblable, quoique très spécialisée, du sternite IX chez ces trois genres ne semble guère pouvoir être attribuée à des convergences et prouve, à notre avis, leur appartenance à la même lignée (en contradiction avec le dernier classement paru, KASAR et al., 1975).

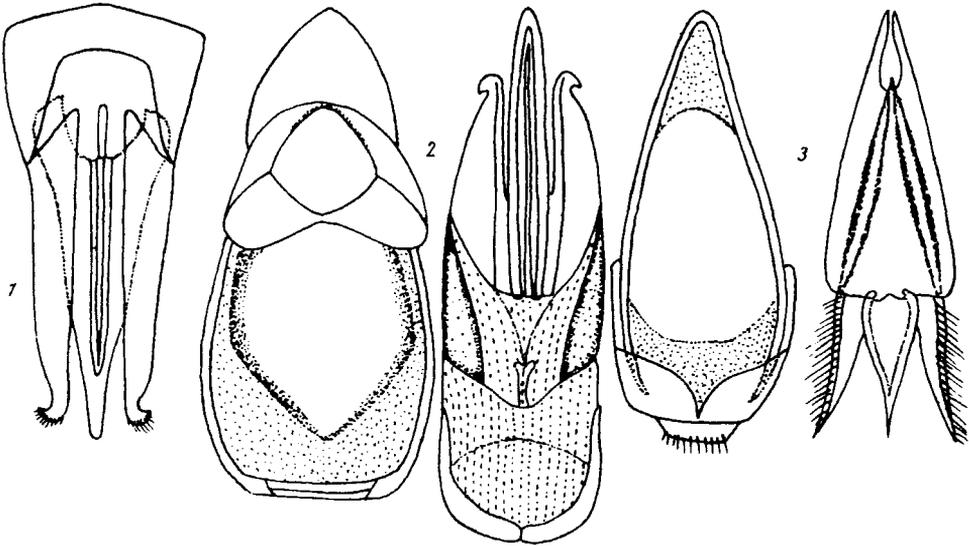


Fig. 10

1. *Selatosomus latus* F. de Sévan (A.), édéage, face ventrale, gr. 1;
2. *Melasis buprestoides* L. de St Germain (F.), urites IX et X, face tergale, édéage, face ventrale, gr. 2;
3. *Throscus dermestoides* L. de Fontainebleau (F.), urite IX, face tergale, édéage, face ventrale, gr. 1.

Chez les *Cerophytum* (fig. 9,1) l'abdomen porte trois arceaux, l'un formé par les pleurites VIII, l'autre par le sternite IX et le dernier par ses pleurites. Sur la face dorsale de l'édéage il y a un sclérite en forme de trèfle qui doit être le tergite X. L'édéage est du type primitif retourné, ses paramères portent, chacun, une lame ventrale membraneuse prolongée en dent le long du tube édéagien avec saillie latérale médiane.

De nombreux travaux existent sur l'édéage des Elateridae et un seul (MARDJANIAN, 1974) sur leurs terminalia. Les urites VIII et IX sont rétractés, le VIII avec un grand tergite en deux parties, à pleurites latéraux plus ou moins soudés au tergite et sternite petit, également dédoublé. Chez les *Cternicera* (fig. 11,2) et, apparemment, tous les autres genres de la famille, les pleurites IX fusionnés et bilobés recouvrent en partie leur tergite, leurs apophyses courtes ou nulles, le sternite avec grand arceau basal. Le tergite X se rencontre chez quelques genres, il est petit et caché dans le sternite IX. L'édéage est très uniforme, quoique très spécialisé, avec tegmen rigide en pendentif. Le tube édéagien est réduit à une dent apicale élargie à sa base, avec trois pointes basales, dont la médiane parfois obsolète (fig. 10,1). Le conduit éjaculateur ne pénètre pas dans cette dent, mais butte contre elle, qui le coiffe. Ce conduit renferme une aiguille pénétrant dans la dent et reliée à elle par une membrane. De ce conduit nous avons observé, avec M. MARDJANIAN, la sortie d'un grand spermatophore, long, épais et tubulaire (chez certains *Cardiophorus*), et supposons que les plaques dentées ou aiguilles existant chez presque tous les Elateridae ont pour but de l'accrocher à la bourse copulatrice, un peu comme le prehensor des Helodidae, facilitant la rétraction de l'édéage après la copulation. Peut-être que le vrai prehensor, lui aussi, se forme dans bourse copulatrice, quoiqu'il puisse en sortir.

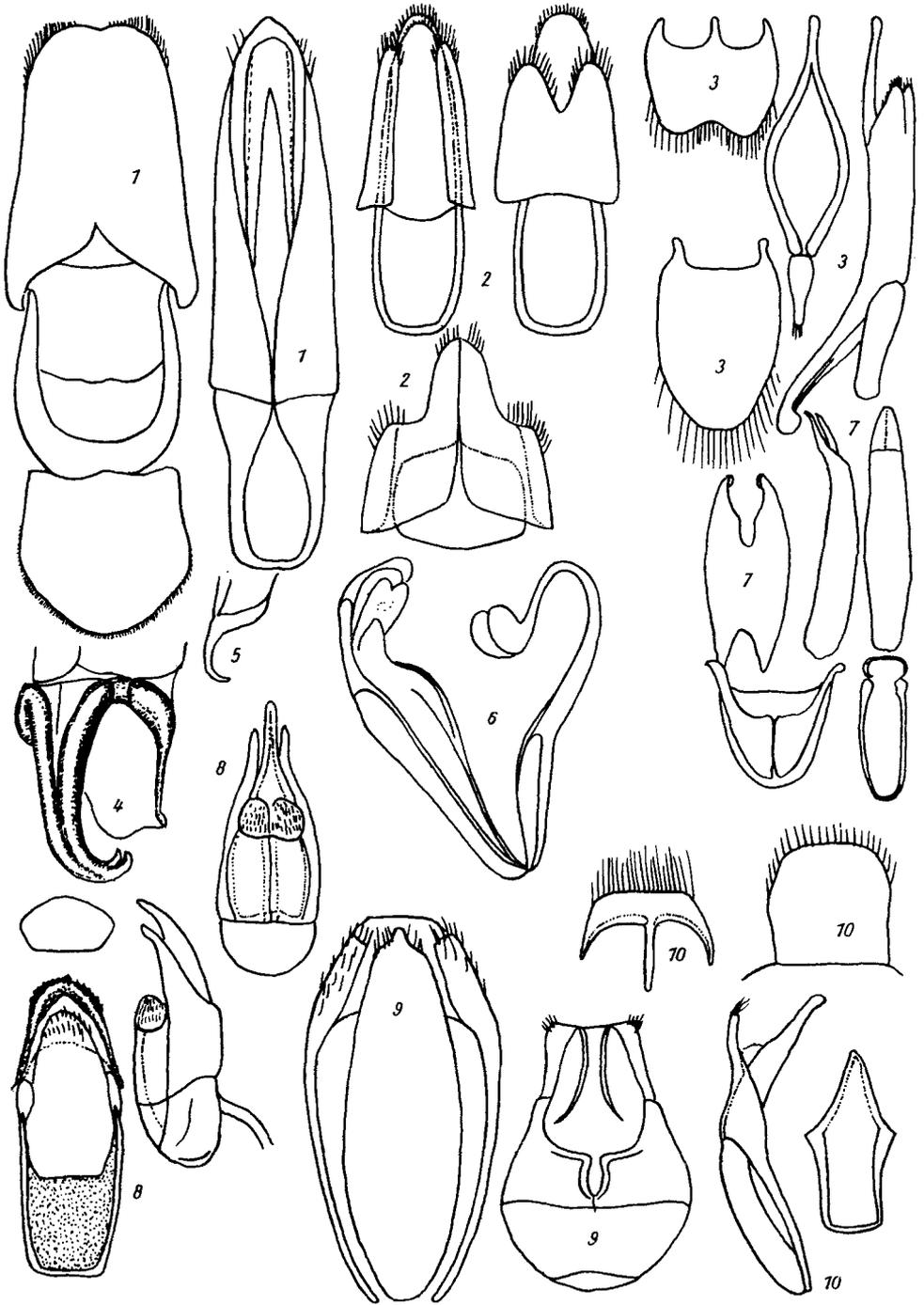
Ces considérations nous incitent à admettre qu'un vrai spermatophore doit exister chez tous les Elateridae ou presque. Chez les autres familles des Elateroidea examinés par nous, seuls les Throscidae semblent posséder une structure analogue.

Chez les Elateridae on peut observer une certaine évolution du tube édéagien, encore franchement ouvert chez certains groupes (comme les Corymbitinae) et presque complètement fermé chez d'autres (comme les Cardiophorinae).

Chez tous les Elateridae les paramères sont grands, plats, longs et mobiles, terminés en pointe, souvent crochue. Comme chez les autres coléoptères ils sont en général entiers, mais chez les Cardiophorinae leur partie distale est séparée de la proximale et mobile par rapport à elle, en s'y encastrant parfaitement par son bord basal denté et emboîté dans la partie proximale; deux longues apodèmes hyalines de la partie distale pénètrent dans la proximale et son liées par une musculature, pouvant conférer à la partie distale un mouvement de nutation, ayant, sans doute, pour but de distendre l'opercule de la valve vaginale au moment où le spermatophore doit y pénétrer.

Les Throscidae semblent très proches des Elateridae. Chez les *Throscus* (fig. 10,3) l'édéage est du même type avec un conduit butant contre la dent du tube, qui porte les mêmes pointes basales. Le tegmen est remarquablement allongé et renferme de très grandes apodèmes des paramères, ses derniers entiers, très mobiles, à longue frange de cils latéraux. L'urite IX rappelle celui des Elateridae avec grand anneau sternal encerclant l'édéage, alors que chez les Elateridae il est relativement plus petit. Le sternite VIII porte un spiculum ventrale, pas de tergite X.

Chez les Eucnemidae l'édéage est généralement très épais avec un tube renfermant son conduit. Chez les *Isorrhhipis* (fig. 11,8) ce tube est long, arqué et recouvert ventralement par les paramères dans sa partie proximale, sans pointes basales, l'édéage est retourné, le tegmen petit, fendu dorsalement pour laisser passage à un conduit épais, semble dériver d'un tegmen en pendentif rigide. Chez les *Melasis* (fig. 10,2) les structures sont les mêmes, mais le tube édéagien est relativement plus court et renferme une longue aiguille, prolongée au-delà du tube vers le tegmen en forme de crosse dans le plan sagittal, recourbée sur la face ventrale et terminée en queue d'aronde, preuve de sa provenance de deux éléments pairs. Le tegmen est en pendentif remarquablement mobile. Le sternite VII du mâle porte une petite



pointe apicale, il existe un tergite X grand, saillant, en triangle à côtés arrondis. Chez les deux genres ci-dessus les paramères sont glabres et crochus, le sternite IX porte un grand arceau basal. La structure des grands lobes basaux ventraux jointifs des paramères semble dériver de celle des *Cerophytum*.

Chez les Buprestidae le tergite VIII est généralement en partie apparent, avec à la base deux grands lobes divergents et deux pleurites minces et fusionnés avec le tergite, le sternite court, rétracté, en forme de parenthèse à dent apicale (fig. 8,2). L'urite IX involué, mais pigmenté, son tergite portant à sa base deux pleurites réunis et munis chacun d'une apophyse. Ces dernières à peu près rectilignes chez les genres primitifs (*Julodis*, *Julodella*, *Acmaeodera*, *Anthaxia*) et en crochet chez les formes plus évoluées. Chez les *Sphenoptera* (fig. 11,1) les pleurites fusionnent en arc unique replié perpendiculairement à l'axe du corps et raccourdi par sa base au tergite et par ses pointes au sternite (notre figure représente l'ensemble redressé, dans le corps tergite et sternite sont placés parallèlement et perpendiculairement à l'arc pleural).

L'édéage est du type primitif retourné à tegmen en pendentif rigide situé sur la face ventrale de l'édéage. Les paramères portent une dent basale sur leur face dorsale, parfois prolongée en crochet double rentrant (*Julodis*, fig. 11,4, *Julodella*) ou en triangle, le tegmen étant alors raccourci (*Acmaeodera*, fig. 11,5).

En résumé, les Elateroidea tels que caractérisés ci-dessus présentent un groupe homogène bien délimité.

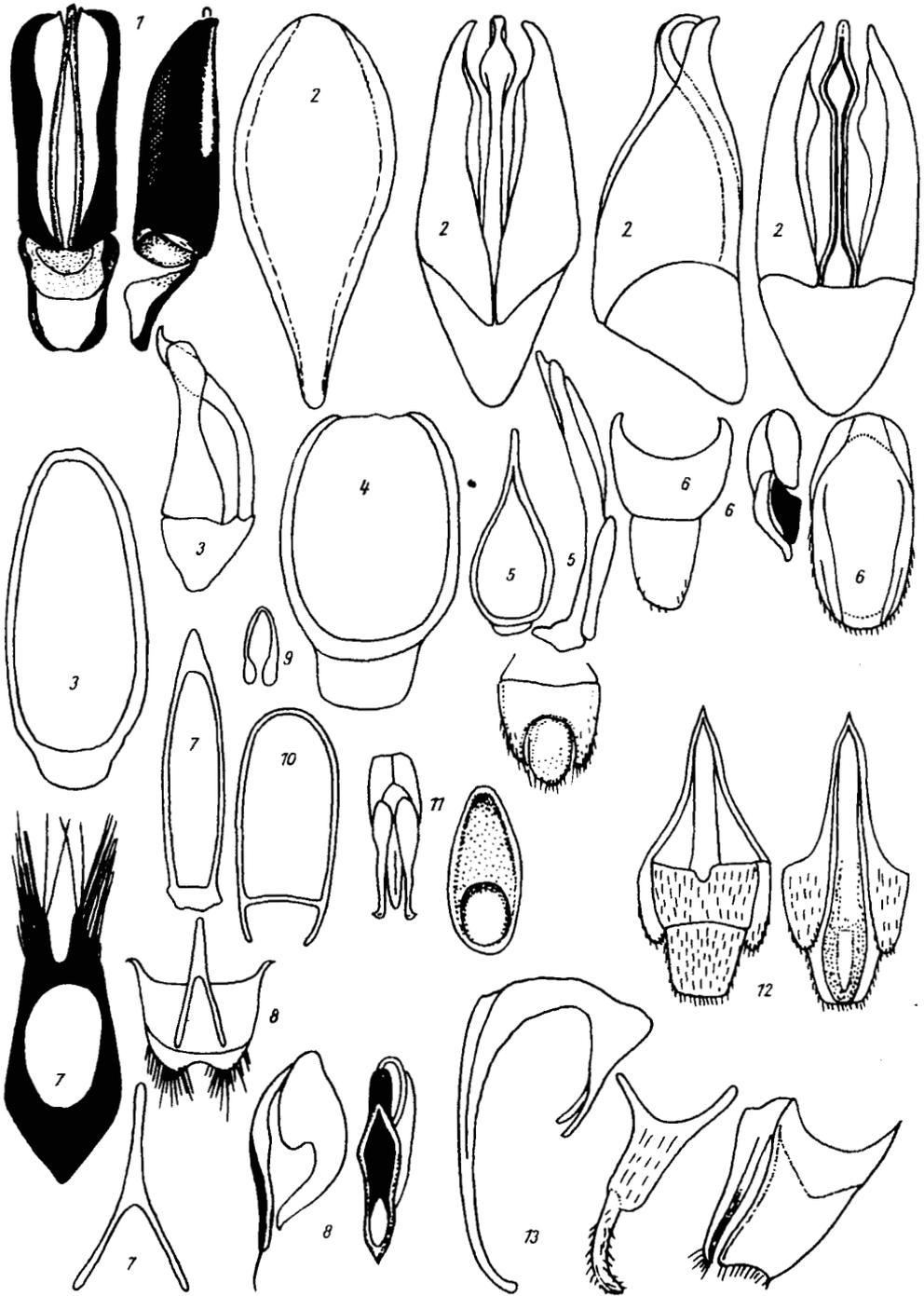
Chez les Lyemexylonidae le genre *Hylecoetes* LATR. possède un édéage tout-à-fait aberrant (fig. 12,13) dont nous avons déjà parlé, tandis que l'édéage des deux autres genres de la famille est du type trilobé primitif à longs paramères pubescents. On a longtemps inclus dans cette famille les *Atractocerus*, actuellement rangés dans les Telegeusidae (d'après ARNETT, 1960, contesté par PAULUS, 1972).

Nous avons déjà exposé plus haut le peu que nous savons des Micromalthidae, leur place reste discutable.

Sur les Helodidae nous possédons de nombreux travaux récents de NYHOLM et KLAUSNITZER, dont le plus intéressant est celui consacré à la copulation chez les *Cyphon* (NYHOLM, 1969). Ici on observe un renversement dans le rôle des deux sexes puisque la femelle possède un organe spécial, le prehensor, qui, exserti pendant la copulation, pénètre dans l'édéage, également exserti, pour en extraire le spermatophore et l'introduire dans le vagin, qui est privé de spermathèque. Si extraordinaire qu'il soit, ce processus rappelle un peu la

Fig. 11

1. *Sphenoptera glabrata* FALD. de Djervez (A.), urite IX, face tergale, redressé dans un plan unique, édéage, face ventrale, gr. 3;
2. *Ctenicera eschscholtzi* FALD. d'Adzikent (Az.), urite IX, face sternale (à gauche) et tergale (à droite), urite VIII, face tergale, gr. 1;
3. *Lobonyx turkestanicus* KR. de Khorog (Pamir), sternite VIII, face sternale (en haut), son tergite, face tergale (en bas), urite IX redressé, édéage en biais, gr. 1;
4. *Julodis onopordi* F. d'Eraskh (A.), tegmen, face ventrale en biais, gr. 3;
5. *Acmaeodera mimonti* BOELD. de Tshananab (Nakhitshevan), tegmen, face latérale, gr. 1;
6. *Malthodes moczariskii* GNGLB. de l'Iaila (Crimée), urites IX et X en biais, gr. 2;
7. *Troglocolops obscuricornis* MOTSCH. de Kourai (Altaï), tube édéagien, face latérale et dorsale (à droite), paramères (à gauche), urite VIII, face sternale (en bas à gauche), urite IX, face sternale (à droite), gr. 1;
8. *Isorrhhipis melasoides* LAP. de Fontainebleau (F.), sternite VIII, urite IX, face sternale (à gauche), édéage, face latérale (à droite) et ventrale (en haut), gr. 1;
9. *Rhagonycha translucida* KRYN. d'Arzakan (A.), urite IX, face sternale, édéage, face ventrale (et sternale), gr. 1;
10. *Haptoenemus aestivus* KIESW. d'Albaran (F.), sternite VIII, face sternale, son tergite, édéage, face latérale, urite IX, gr. 1.



copulation chez les Malthininae, chez lesquels l'édéage est immobilisé et exerti en permanence. Cependant, le prehensor manque chez les autres genres européens, sauf chez les *Hydrocyphon*. Sa présence serait donc la meilleure caractéristique des Cyphoninae sensu m. (1961).

NYHOLM a soigneusement décrit les terminalia et génitalia, mais sans tenter d'homologuer leurs sclérites, auxquels il a donné des noms arbitraires. Il semble que ses Seitenstäbchen (bl. 8 et 9) représentent les pleurites, pala correspondrait au tube édéagien, le Dorsalstück, au tegmen avec les paramères. Il distingue trois types de tegmen (avec les paramères), celui muni d'une pièce « antérieure » (Vorderstück) et de deux sclérites basaux, celui avec la même pièce basale et styles latéraux (Lateralgriffel) et celui muni d'une apophyse, dénommée capula. Comme tous ces trois types peuvent se rencontrer chez les *Cyphon* ils doivent provenir d'un type unique et être formés d'un tegmen avec deux paramères, encore séparés dans les deux premiers cas et fusionnés dans le troisième, chez lequel la capula représenterait le reste du tegmen, la pièce basale, lorsqu'elle existe, rappelant le tegmen en pendentif (mobile?). La forme de ce tegmen s'avère prodigieusement variable, même chez le même genre (voir KLAUSNITZER, 1974), avec parfois des appendices dénommés paraméroïdes et homologues de ceux de certains Cantharidoidea. Chez les *Microcara* (fig. 7,1,2 et KLAUSNITZER, 1974a) et de nombreux *Helodes* le tegmen semble avoir disparu, chez *H. thoracica* MELSH. il semble remplacé par les paramères complètement fusionnés. Dans certains cas le tegmen est réduit à deux sclérites latéraux isolés des paramères et du tube édéagien et dénommés Lamellae aliformis ou bacilliformis. Quant au tube édéagien, il peut porter des structures compliquées avec excroissances rappelant celles de certains Cantharidoidea et dénommées également paraméroïdes, ce qu'il aurait mieux valu éviter. Chez les *Helodes* ce tube s'allonge démesurément avec deux apophyses (« paraméroïdes ») apicales parfois fusionnées ou renfermant une pointe centrale qui peut porter des dents. Ce tube peut être partagé par clivage en deux parties, une ventrale et une dorsale, complètement ou en partie, le clivage se poursuivant de la base au sommet au point de constituer un double tube, bien différent, cependant, de celui des Dascillidae.

Les terminalia mâles ont, eux aussi, une structure variable, abondamment illustrée par KLAUSNITZER. L'urite VII est bivalve, le sternite VIII porte un spiculum ventrale, son tergite peut être bilobé ou porter deux longues apophyses, KLAUSNITZER appelle sternite IX ce que nous considérons être un pleurosternite.



Fig. 12

1. *Lygistopterus sanguineus* L. de Géorgie, édéage, face ventrale et latérale, gr. 1;
2. *Lampyrus orientalis* FALD. d'Erévan, urite IX, édéage, face dorsale, latérale et ventrale, gr. 1;
3. *Luciola mingrelica* MÉN. de Novorossisk (Ciscaucasie), urite IX, édéage, face latérale, gr. 1;
4. *Cantharis micraspis* CHEVR. d'Erévan, urite IX, face tergale, gr. 1;
5. *Malachius aeneus* L. d'Erévan, urite IX et édéage, face latérale, gr. 1;
6. *Drilus flavescens* OL. de St Germain (F.), tergites IX et X, édéage, face latérale, sternite IX, face tergale, gr. 1;
7. *Henicopus pilosus* SCOP. d'Avignon (F.), tube édéagien (en haut), paramères, urite IX (en bas), gr. 1;
8. *Chaetomalachius dasytoides* KR. de Doushanbé (Tadjikistan), terminalia, face tergale, édéage, face latérale et ventrale, gr. 1;
9. *Trogoxylon impressum* COM. de St Aygulph (F.), urite IX, gr. 1;
10. *Xyletinus subrotundatus* LAREYN. de Geghart (A.), urite IX, gr. 1;
11. *Homaligus fontisbellaquei* FOURCR. de Fontainebleau (F.), édéage, face dorsale, terminalia, face tergale et sternite IX, face tergale, gr. 1;
12. *Pyropterus affinis* ПАВК. de Berlin, urite IX, face tergale et sternale, gr. 1;
13. *Hylecoetes dermestoides* L. de Fontainebleau (F.), tube édéagien, face latérale, tegmen, face latérale et urite IX, face latérale, gr. 1.

Chez les *Cyphon kaszabi* KLAUSN. de Mongolie KLAUSNITZER (1967) figure un sternite IX réduit à une tige très longue, provenant apparemment de la fusion des deux pleurites. Chez les *Scirtes* (KLAUSNITZER, 1974) l'urite IX semble réduit à deux pleurites reliés par une membrane (sternale?). Chez les *Prionocyphon* cet urite forme une lame ovoïde (comme chez les *Lampyrus*). Chez les *Hydrocyphon* il existe une plaque allongée (sternale?) armée de deux baguettes. Chez les *Microcara* son dessin (fig. 43) est complètement différent du nôtre (fig. 7,2). Chez les *Helodes* l'urite IX est très variable, mais il semble pouvoir être dérivé d'un type initial, voisin de celui de *H. nakanei* KLAUSN. avec deux pleurites prolongés en forme de spiculum pleurale primitif, mais non en chevron. Chez les autres espèces figurées les pleurites, peut-être avec le reste de leur sternite, forment une plaque de forme très variable. Chez *H. apicalis* LÉCONTE et *sternalis* KLAUSN., tous deux d'Amérique, les pleurites possèdent des apophyses isolées parallèles ne formant pas de spiculum. Le tergite IX, comme le VIII; porte deux apophyses. Le tergite X existe, mais n'est pas sclérotisé.

La variabilité extraordinaire de l'édéage et des terminalia rapproche la famille des Cantharidoidea, dont elle reste encore fort éloignée.

Les Cantharidoidea comprennent un grand nombre de formes si peu connues que même la délimitation des familles devient impossible. Nous nous contenterons d'examiner ici seulement quelques formes paléarctiques.

Chez les *Drilus* l'édéage ressemble à celui des *Lampyrus*, tous les segments abdominaux sont apparents. Le sternite IX (fig. 12,6) est très grand, ovulaire et bombé, fusionné avec ses pleurites, son tergite bien plus petit, avec deux apophyses encerclant la base du sternite et portant un tergite X trapézoïdal.

Chez les *Eucinetus* l'édéage (fig. 7,3) comprend un tube mince arqué du même type que chez les Drilidae et Lampyridae, dont nous rapprochons ce genre malgré les différences considérables dans la morphologie imaginaire et larvaire. La larve des *Eucinetus*, figurée par BOEVING et CRAIGHEAD, est considérée par CROWSON comme remarquablement primitive. Chez les adultes l'abdomen est symphyogastre et rappelle celui des *Luciola*.

Chez les Lampyridae l'édéage reste du type trilobé primitif, mais il est bombé, avec un tube mince, muni d'un renflement caractéristique, les paramères sont longs, enveloppants, comme le tube, à double courbure, avec une boursouffure sur leur tranche interne, tegmen en calotte; Chez les *Nyctophila* JEANNEL figure un édéage analogue, mais sans tegmen. Urite VIII invaginé, segment génital sans tergite, en lame sternale, sternite fusionné avec ses pleurites en spiculum pleurale ovulaire, noyé dans la membrane sternale chez les *Lampyrus* (fig. 12,2) ou formant un arceau encerclant une membrane mince chez les *Luciola* (fig. 12,3).

Les Lycidae représentent une famille également primitive à édéage variable, mais toujours du type trilobé, abondamment illustré par NAKANE (1969). Comme, cependant, il n'a pas cherché à tenir compte de l'édéage dans le classement de la famille, ainsi, d'ailleurs, que ces prédécesseurs, ce classement demande à être revu.

Chez les formes primitives (fig. 12,1) le tube édéagien est grêle, simple et sinueux, renfermé dans un fourreau formé par les paramères longs, grands et glabres, le tegmen est en pendentif mobile. Les terminalia comprennent un tergite X, leur segment génital est en chevron, à tergite grand, allongé, rétréci en arrière, l'urite VIII est apparent (fig. 12,12). Cette structure est propre aux *Pyropterus* et *Lygisterus*, chez les *Dictioptera* et *Platyces* les pleurites ont fusionné avec leur tergite, leurs apophyses séparées l'une de l'autre et du sternite. Chez les *Homalismus* (fig. 12,11) l'édéage est encore primitif, mais à tegmen en calotte, sternite IX grand, ovulaire et portant sur sa face interne un petit tergite X.

Les Homalididae ont été isolés des Lacidae en raison de leur saillie prosternale longue et pénétrant dans une encoche du mésosternum (et non courte comme chez les Lycidae) et de certains caractères larvaires. Mais, considérant que les caractères larvaires de cette famille ont été établis sur des données modestes et que les terminalia représentent un cas

intermédiaire entre ceux de différents Lycidae, il nous paraît préférable de réunir à nouveau ces deux familles. Quant aux Lacidae évolués, leur tube édéagien s'allonge, parfois démesurement, ou en s'incurvant en baïonnette, ou en arc, les paramères se raccourcissant en se resserrant et finissant par disparaître, le tegmen est en calotte.

On retrouve ainsi chez les Lycidae primitifs le caractère fondamental des deux grandes lignées évoluées des Heterogastra: le segment génital en chevron, mais au cours de son évolution cette famille s'engage dans une voie différente, ce qui la rapproche des familles à segment génital sans spiculum. Une évolution analogue s'observe également chez certains Staphyloinoidea.

Et cependant il semble que justement l'apparition d'un segment génital en chevron ou, du moins, la présence d'apophyses pleurales plus ou moins liées a dû être une des raisons qui, en améliorant la copulation, a entraîné l'énorme prolifération des Heterogastra, mais cette évolution n'a été possible que grâce à l'apparition d'un élément mobile glissant sur le tube édéagien et dont le mouvement s'est trouvé réglé par une musculature fixée en partie sur le spiculum pleurale. Chez les groupes primitifs l'absence de cet élément a bloqué l'évolution correspondante.

Chez les Cantharididae l'édéage est du type primitif ou évolué avec, souvent, une profusion extraordinaire d'appendices divers, décrits récemment par de nombreux auteurs (WITTMER, DELKESKAMP etc.). L'urite IX est de structure variable, le X souvent absent, mais présent et apparent chez les Malthininae, chez lesquels il est allongé et de forme prodigieusement variable. Chez les *Malthodes* (fig. 11,6) les pleurites sont repliés sur le tergite IX, à deux larges apophyses raccordées à celles du sternite, le tout mobile pendant la copulation et assurant l'accouplement, alors que l'édéage est immobile et exserti en permanence.

Chez les *Rhagonycha* (fig. 11,9) le sternite IX est grand, long et ovalaire, les pleurites isolés, à apophyses longues, mais ne formant pas de spiculum, coalescentes, le tergite petit. Chez les *Cantharis* ces apophyses forment un arc en U (fig. 12,4). Chez ces deux genres l'urite VIII est apparent, le X absent.

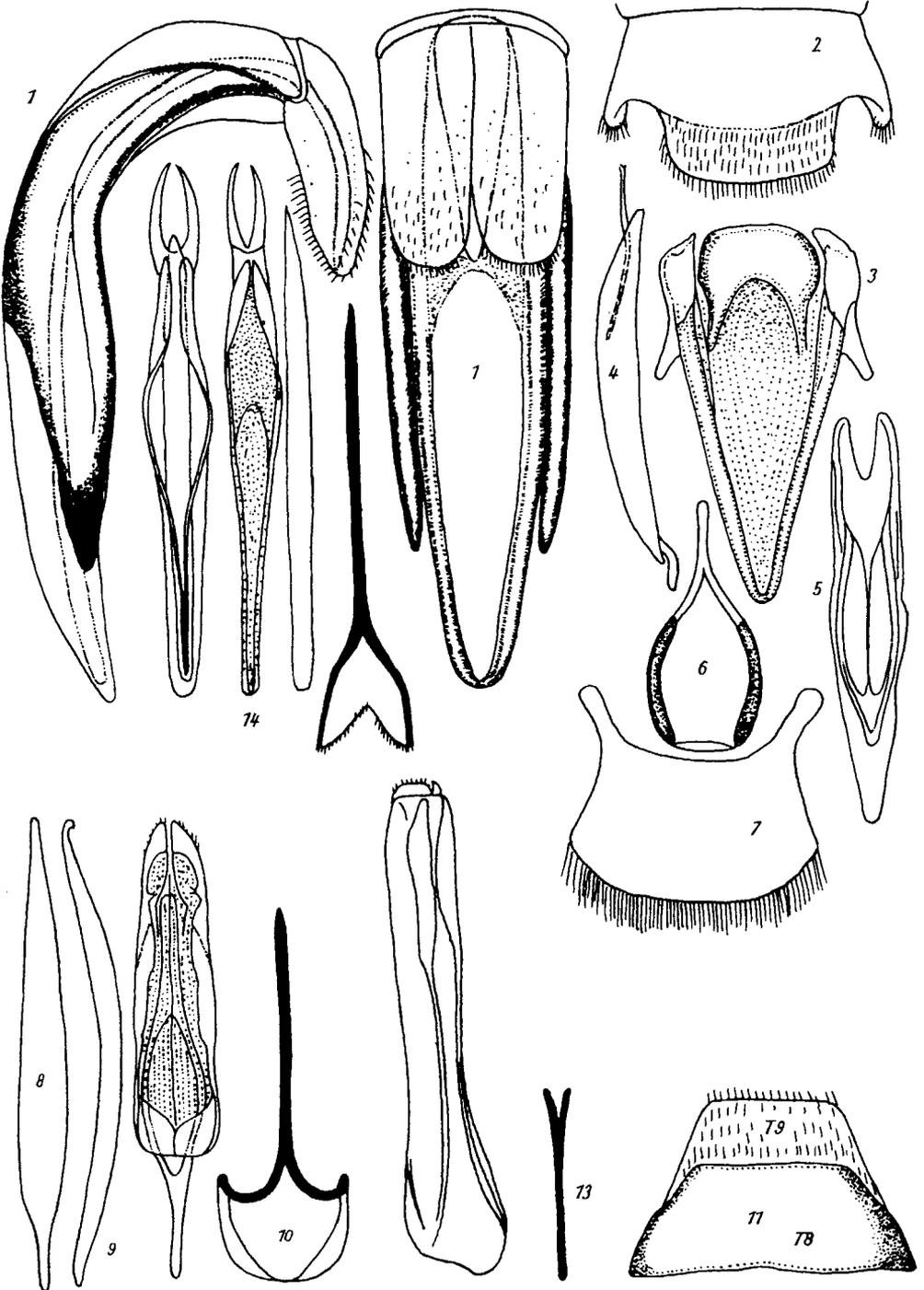
MAGIS (1963) a récemment redécrit les terminalia des *Rhagonycha* et des *Malthodes*. Répétant les erreurs de VERHOEFF et SHARP et MUIR il n'a pas su reconnaître les pleurites IX et a décrit un sternite X qui, cependant, n'existe chez aucun coléoptère. Chez les *Malthodes* son sternite X correspond aux pleurites IX. Plus récemment MAGIS et WITTMER (1974) ont étudié l'abdomen, très particulier, des Chauliognathinae. Ne connaissant pas ces insectes nous ne saurions décrire leur structure, mais, d'après les dessins de ces auteurs, il semble que leur tergite IX représente ses pleurites, alors que leur « proctigère » serait le vrai tergite. Par ailleurs ils ne parlent pas de tergite X.

Aux dépens des Cantharidoidea ont dû se former les Cucujoidea, que nous étudierons ailleurs, et aussi plusieurs autres lignées, y compris celle des Chrysomeloidea.

Les Bostrichoidea (Teredilia de MULSANT) constituent un groupe homogène, bien caractérisé par leur urite IX réduit à un pleurotergite en lame dorsale. L'urite VIII est invaginé, le X absent.

Leur famille la plus primitive, les Lyctidae, a déjà été étudiée par nous (1976a). CROWSON (1961), comme LESNE la réunit aux Bostrichidae, à tort à notre avis (1976). L'édéage est trilobé primitif, bien différent de celui des Bostrichidae, l'urite IX (fig. 12,9) est composé de deux pleurites séparés à la base, sans tergite différencié.

Chez les Cisidae (fig. 9,6) l'édéage est retourné, vaginé en gaine ventrale et placé sous l'urite IX. Ce dernier est en arceau tergal formé par son tergite et ses pleurites fusionnés, donc de la façon typique pour les Bostrichoidea, leur place naturelle est entre les Lyctidae et les Bostrichidae, comme l'avait déjà admis VAN EMDEN en raison de leur structure larvaire et LESNE. Ce dernier a indiqué plusieurs caractères importants de liaison, avec les *Endecatomus* comme genre intermédiaire, relégué des Cisidae aux Bostrichidae. Cependant, CROWSON (1955) range les Cisidae près des Sphindidae et JEANNEL parmi les Colydaria,



PEYERIMHOFF les rapprocha des Tenebrionidae. L'édéage est retourné, comme chez beaucoup d'autres Bostrichoidea, son tube est large, plat et pointu, les paramères glabres, plus ou moins soudés au tegmen (LOHSE, 1967).

Pour les Bostrichidae nous avons déjà figuré plusieurs édéages (1976), tous symétriques, avec urite IX en calotte ovalaire épaisse. JEANNEL a figuré (1955) l'édéage des *Apathe* tordu en hélice à « lame sternale appliquée sur un lobe médian lamelleux », un autre type d'édéage asymétrique a été figuré par SHARP et MUIR.

Nous réunissons aux Ptinidae les Anobiidae, plus primitifs, vu la modestie de leurs caractères distinctifs, relevés aussi par CROWSON. Leur édéage a été récemment figuré par beaucoup d'auteurs (ESPANOL-COL, plus de 70 travaux, KNUTSON, LOHSE, WHITE, HAYASHI etc.

Ainsi que nous l'avons déjà indiqué (1976) à un édéage prodigieusement variable s'oppose un segment génital uniforme en anneau pleurotergal (fig. 12,10), parfois avec membrane dans sa partie basale placée un peu comme chez les Carabidae et qui pourrait être le reste du sternite IX. L'édéage est généralement du type trilobé évolué, mais présente tous les passages au type en cavalier, qui est propre aux Hedobiinae (ESPANOL-COL, 1970), constituant leur meilleure caractéristique, cependant inédite, et aux Ptininae. Chez les *Ptinus* l'édéage est retourné, l'urite IX en lame tergale et ventrale.

Les Trogostitidae ont été souvent réunis aux Cleroidea, mais ils doivent être isolés dans une superfamille spéciale.

BARRON (1971) dans son excellente révision des espèces nord-américaines de la famille a figuré l'édéage et les terminalia de plusieurs espèces. L'urite VIII, uniforme, est toujours bivalve, le IX serait en chevron chez les sept genres figurés avec tergite et sternite séparés. L'édéage vagine en gaine ventrale avec paramères à lames distales coalescentes, le tegmen porte deux apophyses courtes et convergentes, chez les *Calytis*, les paramères deux autres, très longues et fusionnées avec le bord ventral des paramères, le tergite IX est raccordé à ses pleurites.

A ses données nous pouvons rajouter les suivantes :

Chez les *Zimioma* (fig. 13,1) les apophyses du tegmen sont constituées par deux lobes latéraux à bords renforcés et sombres longeant extérieurement les apophyses des paramères, ces dernières se détachent du milieu de leur face interne, formant un anneau allongé dépassant largement la base du tegmen le long de la face ventrale du tube édéagien. Le tube chitinisé en lame incurvée au sommet en crochet. Le tergite VIII est armé de deux dents latérales (fig. 13,2). Le sternite IX est raccordé à ses pleurites (fig. 13,3), prolongés par deux tiges souples et sclérotisées, presque rectilignes et reliées par une forte membrane, le tergite porte deux saillies latérales. Chez les *Thymalus* (fig. 13,8) le tube édéagien est en lame



Fig. 13

1. *Zimioma grossum* L. du valon d'Athen (Géorgie), édéage, face latérale et frontale, gr. 1;
2. Ib., tergites VIII et IX, gr. 1,5;
3. Ib., sternite et pleurites IX, gr. 3;
4. *Tennochila coerulea* OL. de la Méditerranée, tube édéagien, gr. 1;
5. Ib., tegmen, face ventrale, gr. 1;
6. Ib., urite IX, face tergale, gr. 1;
7. Ib., tergite VIII, gr. 1;
8. *Thymalus aubei* LÉV. de Batoumi (Géorgie), tube édéagien, face ventrale et latérale, gr. 1;
9. Ib., tegmen, face ventrale (et tergale), gr. 1;
10. Ib. urite IX, face sternale, gr. 1;
11. Ib., tergites VIII et IX, face tergale, gr. 1;
12. *Nemosoma cornutum* STRM de Kirovabad (Az.), édéage, face ventrale en biais, gr. 2;
13. Ib., spiculum, gr. 2;
14. *Tenebroides mauritanicus* L. de Kherson (Ukraine), tegmex, face ventrale et tergale, tube édéagien, face dorsale, urite IX, gr. 1,5.

de couteau avec bouton apical, le tegmen se recourbe à la base, recouvrant les paramères, dont la partie distale est formée de deux lames allongées avec membranes au-dessus des apophyses. Ces dernières forment un anneau long, saillant au-delà de tegmen sur sa face dorsale (fig. 13,9). Urite IX en chevron (fig. 13,10).

Chez les *Temnochila* le tube édéagien est pareil, mais muni d'un flagellum court et exserti (fig. 19,4) ou rétracté (d'après BARRON). Les apophyses du tegmen sont soudées au corps (fig. 13,5). Les apophyses des paramères forment un anneau dépassant le tegmen. Le tergite VIII porte deux longues apophyses basales (fig. 13,7). L'urite IX en raquette, sans tergite (fig. 13,6).

Chez *Tenebroides mauritanicus* L. le tegmen est plat et membraneux, vaginé en gaine dorsale, renfermant un tube sans flagellum semblable aux précédents et terminé par deux paramères membraneux fixes et crochus. Le tegmen porte deux longues apophyses, deux autres partent de la face ventrale des paramères et se rejoignent à leur sommet sans fusionner (fig. 13,14). Le segment génital réduit à ses pleurites fusionnés en plaque portant un spiculum très long (fig. 12,14). Chez le *T. laticollis* HORN BARRON figure un tegmen et des paramères réduits à quatre petits sclérites isolés portant chacun une très longue apophyse, les deux sclérites du tegmen étant placés sur la face dorsale du tube édéagien et les deux des paramères sur la face ventrale. L'urite IX en chevron à spiculum court. Nous pensons que les différences signalées pourraient être dûes à ce que BARRON a usé de potasse caustique qui a pu détruire les parties membraneuses de l'édéage.

Chez les *Nemosoma* (fig. 13,12) l'édéage est du même type que chez les *Tenebroides*, les apophyses des paramères atteignant la base du tegmen, mais disjointes, toujours pas trace du tergite IX.

Il résulte de ces données que les Trogositidae représentent une famille homogène bien caractérisée par son tube édéagien aplati en lame et renfermant complètement le sac interne (un tube tant soit peu semblable ne nous est connu que chez les Monommidae), les apophyses ventrales des paramères, qui ne semblent pas exister chez les autres coléoptères, et l'urite IX plus ou moins en chevron. BARRON (1971, 1975) a donc eu raison d'en conserver l'intégrité contrairement à CROWSON qui l'avait partagé d'abord en deux (1964), puis en trois familles (1970). Les deux sous-familles se distinguent en plus des caractères signalés par BARRON par la présence du tergite IX dans la première et son absence dans la seconde.

Quant à la place de la famille, elle appartient par son édéage à la lignée des Chrysomeloidea, mais est bien isolée par la structure de ses paramères.

En tête des Cleroidea nous plaçons les Derodontidae, quoique leurs affinités soient discutables. Ils comprennent trois genres, dont nous ne connaissons que les *Laricobius* à abdomen figuré, et fort bien, par CROWSON (1955), qui signale que chez les deux autres genres il serait du même type. L'édéage est trilobé primitif, l'urite IX à pleurites larges et courts, placés, comme chez les *Nosodendron*, sur le tergite.

La position des Dermestidae, elle aussi, n'est pas évidente. A leur sujet nous possédons de nombreux travaux récents (BEAL, KALIK, ZHANTIEV etc.). L'édéage et le segment génital sont de deux types différents. Chez les *Dermestes* (fig. 14,1) le segment génital possède un grand tergite semblant provenir de sa fusion avec le tergite X. Son sternite est allongé et à longue pointe s'insérant entre les branches d'un spiculum pleurale typique, avec deux grands pleurites pubescents. L'édéage est du type en lame dorsale courte.

La structure du segment génital des *Dermestes*, quoique spécialisée, est remarquablement semblable à celle de certains Lycidae (*Pyropterus* (fig. 11, 12), *Lygisteropterus* etc.), Trogositidae, Colydiidae, Cucujidae et Erotylidae. Comme il ne semble guère qu'il s'agisse de convergences, on pourrait admettre que ces genres, avec, sans doute d'autres, exotiques, jalonnent une lignée ancestrale ayant donné naissance à la plupart des Heterogastra, mais il est remarquable que, dans chaque cas, cette structure évolue dans des directions différentes. Chez les Lycidae le tegmen est en pendentif, chez les *Dermestes* en lame dorsale, précurseur de l'édéage en cavalier, chez les Cucujoidea il devient coulissant.

Chez les *Attagenus* (fig. 14,4), *Orphilus* (fig. 14,2) le segment génital est constitué par deux lames encerclant l'édéage. La lame tergale est formée par les pleurites, prolongés en apophyses, la lame sternale, presque aussi longue, par le sternite, le tout faiblement sclérotisé. Le tergite est petit, triangulaire à côtés arrondis. Chez les *Attagenus* l'urite VIII est invaginé, mais exsertile, pubescent et sclérotisé, l'édéage à tube en lame un peu asymétrique; chez les *Orphilus* le tergite VIII est apparent, son sternite invaginé, dépigmenté et glabre, l'édéage à tube long, symétrique et pointu. Chez les *Thylotrias* l'édéage rappelle celui des Carabidae, mais les paramères sont reliés à la base en forme de boucle, le segment génital réduit à une plaque avec un long filament, comme chez certains Trogositidae (fig. 14,3). Chez les *Megatoma* MROZKOWSKI (1967) a figuré un tegmen réduit à une pièce jugulaire. Chez les Anthrènes et *Thorictus* le tegmen a disparu.

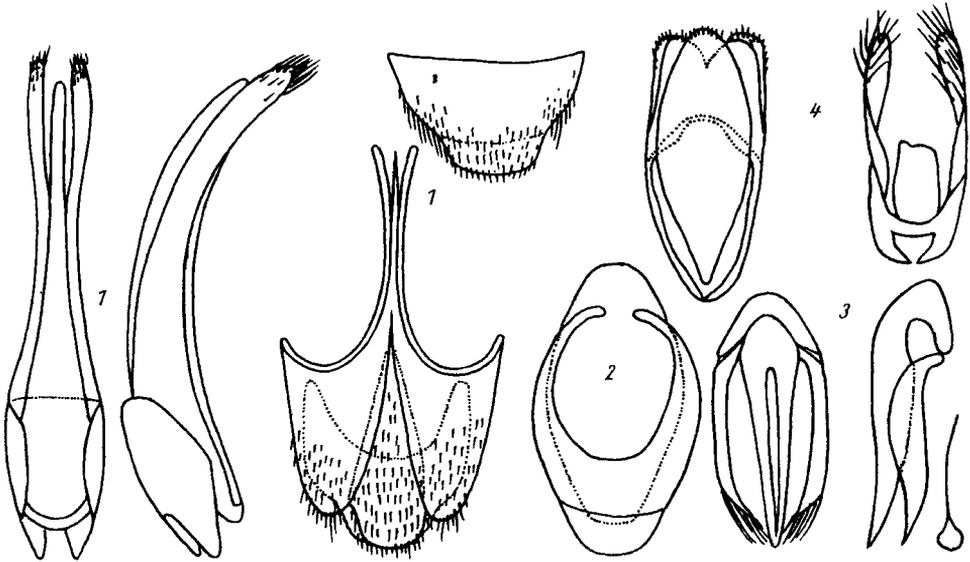


Fig. 14

1. *Dermestes frischi* KUGEL. de Cerbère (F.), édéage, face dorsale et la tergale, urite IX, face sternale, gr. 1;
2. *Orphilus niger* ROSSI des gorges d'Athen (Géorgie), urite IX, face tergale, édéage, face ventrale, gr. 2;
3. *Thylotrias contractus* MOTSCH. d'Erévan, édéage, face latérale, urite IX, gr. 2;
4. *Attagenus brunneus* FALD. d'Erévan, segment génital, face sternale (tergite non figuré), édéage, face ventrale, gr. 2.

On a depuis longtemps reconnu la parenté des Melyridae et des Cleridae. Les premiers ont été divisés par CROWSON (1964) en six sous-familles de valeur inégale, dont il a rapproché les *Phycoseccis* d'Australie et de Nouvelle Zelande, isolés par lui dans une famille spéciale. Pour nous les Malachinae sensu CROWSON avec les Melyrinae constituent une famille à part, à laquelle nous rattachons aussi les *Phloiophilus*, le tout caractérisé par l'édéage et de bons caractères externes. Nous réunissons le reste dans la famille des Dasytidae, dont l'*Acanthocnemis nigricans* HOPE, isolé par CROWSON dans une sous-famille à part, représente le genre le plus primitif. D'après CROWSON, son édéage possède encore un tegmen, long et dorsal, couronné par une lame demi-circulaire, reste de la partie distale des paramères fusionnés, dont les parties basales en longues lanières se rejoignent à la base de l'édéage. Après lui nous plaçons les Phycoseccinae, qui, toujours d'après CROWSON, possèdent également un tegmen dorsal, court et proximal, raccordé par des membranes à de grands paramères en lame ventrale unique, portant au sommet des lames distales partiellement

coalescentes. Chez les autres genres des Dasytidae le tegmen a disparu et l'édéage est en cavalier (fig. 11,3 et 10), ce qui nous incite à les réunir dans la sous-famille des Dasytinae. Chez les Dasytini le tube édéagien est tantôt plat et lancéolé (fig. 12,7) et tantôt arqué, notamment chez les *Chaetomalachius* (fig. 12,8) et les *Danacaea*.

Chez les Haplocnemini CROWSON décrit et figure un appendice dorsal du tube édéagien, petit chez les *Haplocnemus* et grand chez les *Donaldia* et *Pelecophora*. Mais chez *Haplocnemus aestivus* KIESW. (fig. 11,10) il n'y a qu'une membrane triangulaire. CROWSON soupçonne que cet appendice serait homologue d'une partie du tegmen divisé des *Acanthocnemus*, ce qui paraît paradoxal.

Le segment génital est toujours en spiculum pleurale (du moins chez les Dasytinae) avec petit tergite (fig. 11,3, où il est figuré redressé) ou sans lui, dans ce cas le spiculum est bifurqué (fig. 12,7 et 8), ou bien il est lamelleux et un peu en chevron (fig. 11,10).

Les Melyridae vrais comprennent au moins 5 sous-familles dont les Laiinae fort aberrants. Chez les *Troglocollops* (fig. 11,7) l'urite VIII est bivalve, le IX réduit à un anneau chitinisé tergal, plaqué sur la face dorsale du tube édéagien, dont la base arquée semble être constituée par le tergite et l'arceau par les pleurites. Le tube édéagien est renfermé dans deux grands paramères fusionnés et placés sur sa face ventrale, un peu comme chez les *Phycosecis*. Chez les Malachiinae et les Illopinæ le tube édéagien est long, et bien plus que le tegmen (fig. 12,5), ce dernier en lame dorsale, parfois très court et toujours sans paramères. L'urite IX est réduit à un spiculum pleurale bifurqué. Chez les Melyrinae (fig. 9,5) l'édéage comprend un tegmen en calotte et deux paramères assez longs, l'urite IX est réduit à un spiculum en losange. Chez l'unique représentant des Phloiophilinae, *Phloiophilus edwardsi* STEPH., l'édéage (fig. 7,4) comprend un long tube pointu avec tegmen en lame dorsale le recouvrant complètement (notre figure est différente de celle de SHARP et MUIR). Le segment génital réduit à un spiculum élargi apicalement en triangle. Ces structures rapprochent cette espèce des Malachiinae.

Sur les Cleridae nos renseignements sont modestes. Nous avons déjà figuré (1975) le segment génital en raquette et l'édéage de quelques espèces, ce dernier vaginé en lame dorsale avec paramères en longues lames basales, mais SHARP et MUIR et CROWSON en ont figuré d'autres, en cavalier. A l'époque nous n'avons pas su interpréter correctement ces structures. En fait, on observe ici la même évolution de l'édéage que chez les Dasytidae se terminant par la formation d'un édéage en cavalier. Cependant, chez les Corynetinae, dont il faut exclure les *Tarsostenus* à édéage en cavalier, nous rencontrons un édéage de type spécial, du moins chez les *Corynetes* (fig. 8,6) et les *Necrobia* (fig. 8,7). Chez eux le tube édéagien est long et mince, les paramères, à face dorsale et ventrale semblables, forment un fourreau apical avec un long manubrium terminé en bouton et qui semble représenter le reste du tegmen (donc un trabès). L'urite IX est réduit à une lame membraneuse avec long spiculum en baguette, de forme différente chez les deux genres étudiés.

Nous parlerons ailleurs des Chrysomeloidea, mais il résulte de nos données que dans trois de nos divisions nous trouvons des candidats à leurs formes ancestrales, quoique tous soient encore fort éloignés des Chrysomeloidea, même des plus primitifs. Dans ces trois divisions nous pouvons observer la formation parallèle des deux caractères fondamentaux de cette superfamille: l'édéage en cavalier et le segment génital avec spiculum pleurale. Parmi les formes connues, de part leurs caractères externes les Trogositidae semblent être leurs plus proches parents. LAMEERE n'a-t-il pas écrit jadis que si les *Parandra* n'avaient pas été reconnus indiscutablement comme des longicornes il n'hésiterait pas à les ranger parmi les Trogositidae. Cependant, CROWSON (1955) attribue les ressemblances à des convergences, car les différences entre ces deux familles sont quand même importantes. Toutefois il semble, que, quand la faune mondiale sera suffisamment connue, on pourra réduire le hiatus existant. Mais dès à présent nous pouvons affirmer, que les Chrysomeloidea ne présentent aucune affinité directe avec les Cucujoidea, avec lesquels on a le tort de les rapprocher actuellement.

Note pour les illustrations:

Tous les agrandissements sont faits à 6 échelles différentes, désignées comme gr. 1, 1,5, 2, 3, 4 et 5, à étalon commun a (fig. 1) représentant un mm. (gr. 1), 0,75 mm (gr. 1,5), 0,5 mm (gr. 2), 2 mm (gr. 3), 10 mm (gr. 4) et 0,25 mm (gr. 5).

Abreviations: P = pleurites, S = sternite, T = tergite.

A = Arménie Soviétique, Az = Azerbaïdjan, F = France.

Bibliographie

- ANGUS, R. B. (1977): A re-evaluation of the taxonomy and distribution of some european species of *Hydrochus*. — Ent. mon. mag., **112** (1976): 177–201, Pl. VII, 6 fig.
- ARNETT, R. H., JR. (1960): The beetles of the United States, 11+1112 p.
- (1964): Notes on Karumiidae. — Coleopt. Bull., p. 65–68, 5 fig.
- BARBER, H. S. (1913): The remarkable life-history of a new family (Micromalthidae) of beetles. — Proc. Biol. Soc. Washington, **26**: 185–190, 3 Pl.
- (1918): Observation on the life-history of *Micromalthus debilis* LEC. — Proc. ent. Soc. Washington, **15**: 31–38, 2 Pl.
- BARRON, J. R. (1971): A revision of the Trogozitidae of America north of Mexico. — Mem. ent. Soc. Canada, **75**: 143, 165 fig.
- BELL, R. T. & BELL, J. R. (1978): Rhysodini of the World, 1. A new classification of the tribe and synopsis of *Omoglymmius* subgenus *Nitiglymus*, new subgen. — Quaestiones ent., **14** (1): 43–88, 79 fig.
- BESUCHET, C. (1975): Les *Clinidicus* de Ceylon. — Mitteil. Schweiz. ent. Ges., **43** (3–4): 249–257, 14 fig.
- BLINSTEIN, S. I. (1976): Espèces nouvelles ou peu connues du littoral N.-O. de la mer Noire et du Shvash. — Vestnik Zoologii, **5**: 78–92, 8 fig. (en russe).
- BOEVING, A. G. & CRAIGHEAD, F. C. (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — Brooklyn, N.-Y., 351 p., 125 Pl.
- BROWN, H. P. & MURVOSH, C. M. (1974): A revision of the genus *Psephenus* of the United States and Canada. — Trans Amer. ent. Soc., **100**: 289–340, 62 fig.
- CHARPENTIER, R. (1965): A monograph of the family Heteroceridae of the Ethiopian region. — South African Animal Life, Stockholm, **XI**: 215–343, ill.
- (1967): A monograph of the family Heteroceridae of the Notogean region. — Arkiv f. Zoology, Uppsala, **20** (II): 205–241, 56 fig.
- COIFFAIT, H. (1972–1978): Coléoptères Staphylinidae de la région Paléarctique occidentale. I (1972);
- CHARPENTIER, R. (1965): A monograph of the family Heteroceridae of the Ethiopian region. — South African Animal Life, Stockholm, **XI**: 215–343, ill.
- (1967): A monograph of the family Heteroceridae of the Notogean region. — Arkiv f. Zoology, Uppsala, **20** (11): 205–241, 56 fig.
- COIFFAIT, H. (1972–1978): Coléoptères Staphylinidae de la région Paléarctique occidentale. I (1972); suppl. Nouv. Rev. Ent., 2(2), Toulouse, 651 p., 219 fig. 2 (1974): ib. 4(4), 593 p., 131 fig. 3 (1978): ib. 8(4), 364 p., 73 fig.
- CROWSON, R. A. (1955): The natural classification of the families of Coleoptera. London, 187 p., 213 fig.
- (1961): Considerations on the genera *Endecatomus* MELLÉ and *Euderia* BROWN with description of their larvae. — Proc. R. ent. Soc. Lond., (B), p. 113–120, 10 fig.
- (1964): A review of the classification of Cleroidea with description of two new genera of Peltidae and several larval types. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **116** (12): 275–327, 1 Pl.
- (1970): Further observations on Cleroidea. — Proc. R. ent. Soc. Lond. (B), **39** (1/2): 1–20.
- (1971): Observations on the superfamily Dascilloidea with inclusion of Karumiidae and Rhipiceridae. — Zool. J. Linn. Soc., **50**: 11–19, 11 fig.
- DYBAS, H. S. (1976): The larval characters of featherwing and limulodid beetles and their family relationships in the Staphylinoida. — Fieldiana Zool, **70** (3): 29–78, 31 fig.
- EDWARDS, J. G. (1953): The morphology of the male terminalia of beetles belonging to the genus *Priacma*. — Bull. Int. R. Sci. Nat. Belg., **29** (28): 1–8, 2 fig.
- (1953a): Amphizoidae of the World. Wasman J. Biol., **8**: 303–332, ill.

- ENDRÖDY-YOUNGA, S. JR. (1959): Systematischer Überblick über die Familie Clambidae. — Opusc. Ent., **24**: 81—116, ill.
- (1960): Monographie der paläarktischen Arten der Gattung *Clambus*. — Acta Zool. Acad. sci. Hungaricae, **6** (3/4): 257—303, 61 fig.
- ESPANÖL-COL, F. (1970): Notas sobre Anobides, 46. Contribucion al conocimiento de la subfamilie Hedobiinae. — Mem. R. Acad. Cienc. y Artes Barcelona, n 749, **40** (7): 457—474, 26 fig.
- GENTILI, E. & CHIESA, A. (1975): Revisione des *Laccobius* palearctici. — Mem. Soc. ent. ital., **54**: 5—187, 39 fig.
- HERMAN, L. H. (1970): Phylogeny and reclassification of the genera of the rove-beetles subfamily Oxytelinae of the world. — Bull. Amer. Mus. Nat. History, Washington, **142** (5): 343—435, 1 Pl., 73 fig.
- HINTON, H. E. (1939): An inquiry into the natural classification of the Dryopidae based partly on a study of their internal anatomy. — Trans. R. ent. Soc Lond., **89**: 133—184, 1 Pl., 105 fig.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S. M. (1961): Représentants de la famille des Helodidae de l'ambre de la Baltique. — J. Paleont., Moscou, I: 108—116, 7 fig. (en russe).
- (1974): Remarques sur les génitalia femelles des coléoptères et leur armure. — Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.), **10** (2): 467—486.
- (1975): Bemerkungen über paläarktischen Buntkäfer. — Ent. Blätt., **71** (3): 141—148, 2 fig.
- (1976): Notes sur l'édéage des coléoptères. — Nouv. Rev. Ent., **6** (3): 229—238, 7 fig.
- (1976a): Coléoptères Lyctidae de l'URSS. — Zoological Papers, Erévan, **17**: 87—100, 1 fig. (en russe).
- (1977): Über die Phylogenie der Lamellicornia. — Ent. Abhandl., Dresden, **41** (5): 135—200, 20 fig.
- JEANNEL, R. (1911): Révision des Bathyscinae (Biospeologica 19). — Arch. Zool. expt. et génér., (5) **7**: 1—642, 24 Pl.
- (1922): Silphidae Leptininae et morphologie comparée de *Leptinus testaceus* MUELL. et *Platypstylus castoris* RITS. (Biospeologica 45). — Archiv. Zool. expt. et génér., **60**: 558—592, 36 fig.
- (1936): Monographie des Catopinae. — Mém. Mus. Hist. Nat., I, 433 p., 1024 fig.
- (1941): Faune de France, **39**. Coléoptères Carabiques, I, 572 p., 1922 fig.
- (1950): Faune de France, **53**. Coléoptères Psélaphides, 421 p., 169 fig.
- (1955): L'édéage. — Paris, éd. Muséum, 155 p., 94 fig.
- JEANNEL, R. & PAULIAN, R. (1944): Morphologie abdominale des coléoptères et systématique de l'ordre. — Rev. Franç. Ent., **11** (2): 65—110, 131 fig.
- KASAR, H. & CROWSON, R. A. (1975): A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloidea. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **126** (4): 441—495, 91 fig.
- KLAUSNITZER, B. (1967): 126. Helodidae. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. KASZAB in der Mongolei. — Reichenbachia, **9** (30): 275—277, 4 fig.
- (1974): Anwendung der phylogenetischen Systematik innerhalb von Gattungen, dargestellt am Beispiel der Gattung *Helodes* LATR. 1976. — Zool. Jahrb., Syst., **101**: 479—559, 185 fig.
- (1974): Zur Kenntnis der paläarktischen Arten der Gattung *Microcara* THOMS. — Reichenbachia, **15** (2): 17—21, 5 fig.
- KLIMASZEWSKI, J. (1979): A revision of the Gymnusini and Deinopsini of the World. — Monograph A 54-3-25. Agric. Canada, Ottawa, 169 p., 251 fig.
- KRYZHANOVSKI, O. L. & REICHARDT, A. N. (1976): Faune de l'URSS. Coléoptères V (4). Superfamille Histeroidea, 434 p., 869 fig. (en russe).
- LOEBL, I. (1977): Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Dasycerus* BRONGNIART. — Mitteil. Schweiz. ent. Ges., **50**: 95—106, 6 fig.
- LOHSE, G. A. (1967): Cisidae. In: Käfer Mitteleuropas. Krefeld, p. 280—295, ill.
- MAGIS, N. (1963): La structure abdominale des espèces du genre *Malthodes* KIESENWETTER (1852). — Bull. Soc. R. sci. Liège, **32** (7/8): 498—515, ill.
- MAGIS, N. & WITTMER, W. (1974): Nouvelle répartition des genres de la sous-famille des Chauliognathinae. — Bull. Soc. R. sci. Liège, **43** (1/2): 78—95, 11 fig.
- MARDJANIAN, M. A. (1974): Morphologie de trois espèces d'Elateridae. Viniti, Libertsii, n 1397 74, déposé, 21 p., 7 fig. (en russe).
- MONROS, F. & MONROS, M. DE (1952): La especies Argentinas de Cupedidae. — Ann. Soc. cient. Argentina, **104**: 19—41, ill.
- MROSZKOWSKI, M. (1967): The palearctic species of *Megatoma* HERBST. — Polskie Pismo ent., Wroclaw, **37**: 3—24, 28 fig.
- NAKANE, T. (1969): Fauna Japonica. Lycidae. Tokyo, Acad. Press, 244 p., 8 Pl., 83 fig.

- NYHOLM, T. (1969): Über Bau und Funktion der Kopulativorgane bei Cyphoninae. — Ent. Tidskr., **90**: 233—270, 8 Pl., 17 fig.
- OLMI, M. (1972): The palearctic species of the genus *Dryops* OLIVIER. Boll. — Mus. Zool. univ. Torino, **5**: 69—132, 30 fig.
- PACE, R. (1975): An exceptional endogeous beetle, *Crowsoniella relicta* n. gen. n. sp. of Archostemata Tetraphaleridae from Central Italy. — CROWSON, R. A.: The systematic position and implications of *Crowsoniella*. — Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Verona, **2**: 445—463, 12 fig.
- PATERSON, N. F. (1938): On the external morphology of south african specimens of *Micromalthus*. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **87**: 287—290, 8 fig.
- PAULUS, H. F. (1972): Die systematische und phylogenetische Stellung der Karumiidae, mit einer Beschreibung von *Escalerina serraticornis* n. sp. aus S. Persien. — Senckenbergiana biol., **53** (1/2): 1—144, 12 fig.
- PORTEVIN, G. (1926): Les grands nécrophages du Globe. — Encycl. Ent., 6. Paris. Lechevalier, 270 p., 201 fig.
- PRINGLE, J. A. (1938): A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* LECONTE. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **87**: 271—286, 16 fig.
- REICHARDT, H. (1976): Monograph of the New World Nosodendridae and notes on the old World forms. — Papeis Avul. Zool., **29** (22): 185—220, 46 fig.
- SCOTT, A. G. (1936): Haploids and aberrant spermatogenesis in a Coleopterus *Micromalthus debilis* LEC. — J. Morphol., **59**: 435—509, 3 Pl.
- SEEVERS, CH. & DYBAS, H. J. (1943): A synopsis of Limulodidae. — Ann. ent. Soc. Amer., **36**: 546—586, 81 fig.
- SHARP, D. & MUIR, F. (1912): The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. — Trans. R. ent. Soc. Lond., **60**: 477—642, Pl. 42—78.
- SMETANA, A. (1974): Revision of the genus *Cymbiodyta* BED. — Mem. ent. Soc. Canada, Ottawa, **93**, 113 p., 147 fig.
- (1978): Revision of the subfamily Sphaeridiinae of America north of Mexico. — Mem. ent. Soc. Canada, **105**, 292 p., 336 fig.
- STEFFAN, A. W. (1961): Vergleichende mikroskopmorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen der mitteleuropäischen Dryopoidea. — Zool. Jahrb., Syst., **88** (3): 255—354, 85 fig.
- VERHÖFF, K. (1893): Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und Copulationsorgane der männlichen Coleoptera. — DEZ, **37**: 113—170, 4 T.
- (1917): Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung derselben, zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag. — Z. wiss. Zoologie, Leipzig, **117** (1): 130—204, 2 Pl., 12 fig.
- ZWICK, P. (1979): Contribution on the knowledge of Australian Cholevidae. — Austr. J. Zool., suppl., Ser. 70, 56 p., 123 fig.

Anschrift des Verfassers:

Dr. S. M. IABLOKOFF-KHNZORIAN
 Institut für Zoologie
 7 Paruir Sewakstr.
 Erewan, UdSSR-375044