

37

R. JEANNEL



MORPHOLOGIE DE L'ÉLYTRE DES
COLÉOPTÈRES ADÉPHAGES.

MORPHOLOGIE DE L'ÉLYTRE DES COLÉOPTÈRES ADÉPHAGES

PAR LE

D^r RENÉ JEANNEL

Professeur à la Faculté des Sciences,
Sous-Directeur de l'Institut de Spéologie de Cluj.

BCU Cluj / Central University Library Cluj
SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS..... 2

PREMIÈRE PARTIE

- I. Caractères de l'élytre des *Adephaga* (p. 4).
- II. Origine et développement de l'élytre (p. 7).
- III. Articulation basale de l'élytre (p. 11). — La tête articulaire (p. 12). — Le cotyle (p. 13). — La squame (p. 14).
- IV. Les phanères de l'élytre des *Adephaga* (p. 16). — Microsculpture (p. 16). — Macrosculpture (p. 18). — Les poils et les soies (p. 19).
- V. Innervation de l'élytre des *Adephaga* (p. 22). — Le nerf cubito-anal (p. 23). — Les nerfs du tronc costo-radial ou nerfs de l'épipléure (p. 26). — Conclusions (p. 33).

DEUXIÈME PARTIE

- I. Évolution du groupe apical (p. 34).
- II. Évolution de la série ombiliquée (p. 36). — Différents types de séries ombiliquées (p. 43).
- III. Variation de l'élytre dans la série des *Adephaga* (p. 47). — *Cicindelidae* (p. 48). — *Carabidae* (p. 48) : 1^o Carabidae (p. 49) ; 2^o Scaritidae (p. 51) ; 3^o Bembidiidae (p. 54) ; 4^o Pterostichidae (p. 55) ; 5^o Harpalidae (p. 62) ; 6^o Lebiidae (p. 63) ; 7^o Brachynitidae (p. 66). — *Paussidae* (p. 67). — *Haliphidae* (p. 67). — *Dytiscidae* (p. 67).
- IV. Sur la phylogénie des *Carabus* (p. 69). — Théorie classique (p. 69). — Type primitif de l'élytre des Carabes (p. 71). — Type *simplex* (p. 72). — Le *Carabomorphus catenatus* (p. 73). — Évolution régressive du type *simplex* (p. 75). — Passage du type *simplex* au *duplex* (p. 76). — Type *semiduplex* (p. 77). — Type *duplex* (p. 79). — Type *quadraplex* (p. 79). — Conclusions (p. 81).

Index bibliographique..... 82
Explication des planches..... 84

AVANT-PROPOS

L'étude des Carabiques de la sous-famille *Trechinae*, dont je rédige la monographie, m'a conduit à faire quelques recherches sur la morphologie de leurs élytres, afin d'arriver à comprendre certaines dispositions qui leur sont particulières. Or, l'élytre des *Trechinae* cavernicoles, qui sont de très vieilles lignées, présente des caractères fort curieux, comme par exemple les caractères chétotaxiques, qu'on mettait jusqu'à ce jour sur le compte d'évolutions adaptatives et dont j'ai naturellement cherché à m'expliquer la nature. Je suis très vite arrivé à cette conception que c'est au fond la disposition des soies des Cavernicoles qui est primitive, tandis que chez les Lucicoles, comme d'ailleurs les autres Adéphages, le groupement des soies tactiles résulte d'évolutions plus compliquées.

L'innervation des soies et le trajet des nerfs dans l'élytre se sont trouvés particulièrement faciles à découvrir chez des Insectes à téguments transparents, sans pigment, comme le sont les *Trechinae* cavernicoles. Aussi cette recherche, entreprise dans le but spécial de déterminer les homologues de certaines soies de position variable, m'a-t-elle permis d'envisager la morphologie générale de l'élytre sous un jour tout nouveau et de fixer avec quelques détails la correspondance de ses diverses parties avec celles d'une aile membraneuse d'Insecte. Elargissant le cadre de mes investigations au delà des seuls *Trechinae*, j'ai donc été conduit à consacrer le présent mémoire à l'étude morphologique de l'élytre des *Adephaga*.

On pourra peut-être se demander comment il se fait que j'aie pu arriver à préciser ainsi les homologues des parties d'un élytre, alors que tant d'auteurs se sont occupés de la même question sans toujours même s'entendre sur la nature de cet organe. Comment ai-je pu si facilement utiliser pour cette étude les nerfs de l'élytre, dont personne ne parle? Si mes prédécesseurs ne sont pas arrivés à de meilleurs résultats, je crois que cela tient au sens dans lequel ils ont orienté leurs recherches.

En effet, c'est en étudiant les troncs trachéens des ailes des larves et des nymphes qu'on a toujours cherché à établir les homologues des parties de l'aile et par conséquent de l'élytre. Mais le système trachéen

se réduit considérablement dans l'élytre, au point que sa présence a été mise en doute ; ce n'est donc qu'en inférant de la nymphe à l'imago qu'il était possible d'interpréter l'élytre et cette interprétation était d'autant plus difficile qu'il semblait bien probable que la disposition des nervures d'une aile membraneuse soit fortement remaniée par rapport à la disposition primitive des troncs trachéens.

D'autre part, l'étude des trachées des ailes de nymphes est délicate et nécessite une technique spéciale. Il faut disposer d'animaux vivants et par conséquent faire des élevages des espèces étudiées. C'est pour cela sans doute que tous les zoologistes étudiant la nervation alaire se sont adressés aux mêmes groupes de Coléoptères faciles à élever, Chrysomélides, Cérambycides, *Tenebrio*, etc., et jamais aux *Adephaga*. Or il se trouve que les *Adephaga*, avec leur système de grandes soies tactiles agencées en véritables organes sensoriels, ont dans leurs élytres des nerfs très développés et faciles à suivre, au lieu des minces filets, décelables seulement par des colorations électives, des autres Coléoptères à élytres sans soies. Les nerfs, dont le trajet et la distribution sont les mêmes que ceux des trachées, m'ont permis aisément de reconnaître dans l'élytre de l'Adéphage une topographie analogue à celle qu'on a depuis longtemps déterminée sur l'aile membraneuse grâce aux nervures, de découvrir vers le milieu du bord externe (ou antérieur) de l'élytre l'existence d'un décrochement des champs de nervures sur la même place que celle de l'aile membraneuse où se produisent les plis transverses.

L'élytre du Coléoptère, tout à fait comparable à l'aile antérieure des Psocides, mais à un degré d'évolution bien plus avancé, apparaît comme la spécialisation à la fonction d'étui d'une aile antérieure membraneuse ayant d'abord servi à voler. En ce qui concerne les *Adephaga*, la connaissance précise de sa topographie permet de saisir l'histoire évolutive du curieux organe sensoriel qu'est la série ombiliquée et apporte un grand nombre de faits susceptibles d'éclairer la phylogénie, encore si mal connue, des espèces et des genres de ce groupe.

PREMIÈRE PARTIE

I. Caractères de l'élytre des Adepaga.

Chaque élytre comprend un pédoncule basal articulaire, une large surface dorsale, le « disque », dont les bords internes s'accolent l'un à l'autre et s'engrènent à la suture, et enfin une partie externe repliée du côté ventral, l'« épipleure ».

Le pli saillant qui forme la limite entre le disque et l'épipleure est le bord externe ou bord marginal. Il est clair qu'il conviendrait de l'appeler « bord antérieur » par homologie avec le bord antérieur des ailes que l'on décrit toujours déployées et étendues perpendiculairement à l'axe du corps ; mais c'est une habitude prise depuis longtemps par les Entomologistes de décrire l'élytre dans sa position de repos et de nommer ses bords externe et interne au lieu d'antérieur et de postérieur, comme il faudrait le faire. Le bord externe s'étend depuis la racine de l'élytre jusque près du sommet. Il est saillant, tranchant, explané et un peu relevé, de façon qu'il existe en dedans de lui, du côté du disque, une « gouttière marginale » toujours bien indiquée (fig. 1, *g*). L'extrémité basale de cette gouttière marginale commence en général au niveau de l'origine de la 5^e strie ; comme le bord marginal elle s'infléchit plus ou moins dans la région humérale suivant que l'épaule est plus ou moins saillante. L'extrémité apicale de la gouttière cesse sur le bord apical, contre le côté externe d'une saillie apicale de l'élytre que j'ai appelée la « carène apicale » (fig. 1, *ca*).

Cette carène n'existe pas toujours. Elle est très nette et saillante, en forme de pli oblique en dedans et d'avant en arrière, chez les *Trechinae* et beaucoup de *Bembidiinae* ; mais il est rare qu'on n'en trouve pas de trace entre la terminaison des 5^e et 8^e stries chez les autres Carabiques.

Le bord apical de l'élytre est plus ou moins large et s'étend de la terminaison de l'épipleure (angle apical) à la terminaison de la suture (angle sutural). Il est très large chez les Brachynides et autres groupes dits « à élytres tronqués » ; il manque chez les *Clivina* et *Dyschirius* dont l'épipleure et la carène apicale atteignent l'angle sutural. Lorsqu'il existe, le bord apical est toujours mince et finement rebordé par la « strie apicale » qui est la continuation de la première strie ou strie suturale.

La suture des élytres est formée par les bords des deux élytres adaptés l'un à l'autre comme tenon et mortaise. Je ne connais pas d'exemple chez les Adéphages où les deux élytres soient véritablement soudés, même chez les Cavernicoles les plus évolués.

La base de la suture correspond à la pointe du scutellum. Mais entre cette base et le pédoncule articulaire se trouve encore une partie du bord interne de l'élytre, en rapport avec les côtés du scutellum et qui forme ce qu'on appelle la région juxtascutellaire. Nous verrons que cette petite région a une grande importance morphologique; elle est ordinairement délimitée par la striole juxtascutellaire, qui n'a pas du tout la même signification que les autres stries de l'élytre (fig. 1, *j*).

Sur le disque de l'élytre se trouvent, la plupart du temps, des stries que l'on compte de dedans en dehors, la première strie étant la strie suturale, c'est-à-dire la première strie à partir de la suture. Presque toujours ces stries sont au nombre de 8, la huitième étant parfois confondue avec la gouttière marginale. A leurs extrémités ces stries s'unissent deux à deux d'une façon qui est loin d'être indifférente, mais est spéciale à chaque groupe et présente toujours plus ou moins de rapports avec la disposition morphologique des champs de l'aile, comme nous le verrons plus loin.

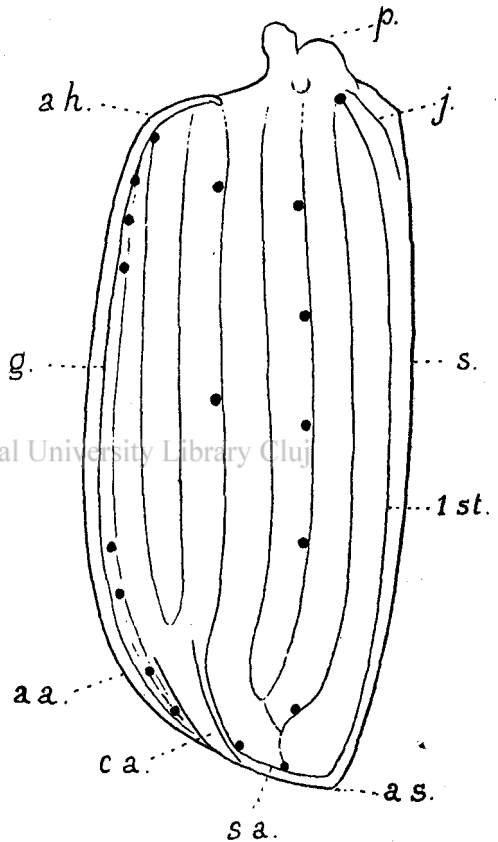


FIG. 1. Schéma d'un élytre d'Adéphage. Les points marquent la position des soles chez les *Trechinae*. — *p*, pédoncule articulaire; *j*, striole juxtascutellaire; *1 st.*, première strie; *g*, gouttière marginale; *sa*, strie apicale; *ca*, carène apicale; *ah*, angle huméral; *aa*, angle apical; *as*, angle sutural.

Les interstries se comptent également de dedans en dehors, le 1^{er} interstrie étant celui qui sépare la suture de la 1^{re} strie. Il y a donc typiquement 9 interstries. Très souvent les interstries portent des côtes saillantes ou des séries de tubercules qui sont des ornements. De plus, ils portent la pubescence et les soies. Ces dernières sont particulièrement développées chez les Carabiques, tandis qu'elles manquent chez la plupart des autres Coléoptères. Leur disposition fournit d'importants caractères taxonomiques, aussi sera-t-il particulièrement intéressant de chercher à suivre leur histoire évolutive.

Ces soies sont des organes sensoriels très spécialisés ; aussi est-il naturel que l'on trouve dans les élytres des *Adephaga* un système de nerfs bien plus développés que dans les autres groupes de Coléoptères. W.-L. TOWER (1903) qui semble n'avoir guère étudié que des *Phytophaga* (Chrysomélides et Cérambycides), à élytres sans soies, n'a jamais trouvé chez eux de gros troncs nerveux, mais seulement de très petits nerfs dont l'étude aurait nécessité des techniques histologiques spéciales. Par contre, il affirme l'existence de gros troncs trachéens fonctionnels chez les Coléoptères qu'il a étudiés.

Il est loin d'en être de même chez les *Adephaga*. Des trachées bien développées existent dans les élytres des Carabiques de grande taille, lorsque les téguments sont fortement chitinisés, comme par exemple chez des Sphodrides ou des *Pterostichus*, et chez les petites espèces ailées ; mais je n'en ai jamais trouvé la moindre trace chez les petites espèces aptères, comme les *Trechinae*, dont la cuticule peu épaisse est cependant translucide et permet un examen facile. Par contre, quand il existe des soies sensorielles, de gros troncs nerveux se trouvent à la même place que les trachées. On peut toujours les voir aisément, même à faible grossissement et sans coloration spéciale ; des imprégnations à l'azotate d'argent par les méthodes courantes montrent leurs ramifications et leur distribution dans la base de chaque soie.

Il résulte de cela que les *Adephaga* à élytres pourvus de soies sensorielles constituent un matériel de choix pour l'étude topographique de l'élytre. La distribution des troncs nerveux, identique à celle des trachées des autres Coléoptères et par conséquent témoin de l'emplacement des nervures primitives, permet de bien définir les champs de nervation originels et d'autre part d'expliquer le groupement des soies si curieux et si variable, mais suivant toujours certaines règles dont l'explication est donnée par l'innervation.

II. Origine et développement des élytres

Le développement des ailes n'a pas été étudié chez les *Adephaga*, mais il a été suivi chez d'autres groupes de Coléoptères, par W.-L. TOWER (1903), depuis les premiers stades larvaires, et il semble bien qu'on puisse s'en tenir aujourd'hui aux conclusions de son important mémoire sur leur origine et leur développement. Il n'est cependant pas indifférent de rappeler brièvement les diverses opinions qui ont été soutenues à ce sujet.

Fr. MEINERT (1880) avait avancé, d'ailleurs sans preuves à l'appui, que les élytres des Coléoptères devaient être homologues des *tegulae* des Lépidoptères et des Hyménoptères et que la squame qu'on trouve sous la base de l'élytre du Dytique et de l'Hydrophile représentait le vestige de l'aile mésothoracique véritable. Pour C. HOFFBAUER (1892) l'élytre correspond bien à une tegula ; mais la squame, qui n'a pas de traces de nervures, est une partie intégrante de l'élytre adaptée à une fonction respiratoire. Il n'existe donc plus rien de l'aile même.

H.-J. COMSTOCK (1895) adopte sans discussion l'opinion de MEINERT.

Les premiers auteurs qui montrent que l'élytre est bien une aile véritable, sont D. SHARP (1896) par ses études sur les Dytiscides et R. HEYMONS (1896), qui constate que l'élytre de la larve de *Tenebrio*, au stade prénymphal, est absolument semblable à l'aile antérieure des autres Insectes. Mais c'est surtout depuis l'important travail de H.-J. COMSTOCK et J.-G. NEEDHAM (1899) que la chose peut être considérée comme jugée et qu'on sait nettement que les élytres des Coléoptères sont des ailes modifiées, pourvues chez la nymphe des trachées typiques habituelles.

Restait à savoir ce que sont en réalité les ailes. Pendant longtemps deux opinions ont été débattues. Pour les uns, avec GEGENBAUR, les Ptérygotes dérivent de souches aquatiques et leurs ailes sont des adaptations secondaires de branchies trachéennes. Pour d'autres, conformément aux vues de A.-S. PACKARD (1898), ce sont des expansions latérales des pièces tergaux qui se sont adaptées à la fonction du vol et sont devenues les ailes. C'est cette dernière manière de voir qui est adoptée par A. BERLESE (1909) et lui sert de base pour toute une conception morphologique de l'aile, en apparence fort séduisante, mais qui paraît bien manquer de bases embryologiques.

Pour A. BERLESE, les ailes sont des dépendances des pièces tergales du thorax (fig. 2). Les *patagia* des Lépidoptères, qui sont des appendices du pronotum, représentent l'aile prothoracique et les ailes du méso- et du métathorax peuvent se décomposer chacune en autant de zones qu'il existe de sclérites distincts dans les terga. A l'acrotergite correspond l'antéaile qui forme les paraptères ou tegulae ; le protergite porte la préaile, constituée par le champ des nervures costale, sous-costale, radiale et cubitale ; le mésotergite a pour lui l'interaile, c'est-à-dire le champ des nervures anales et le métatergite enfin est l'origine de la

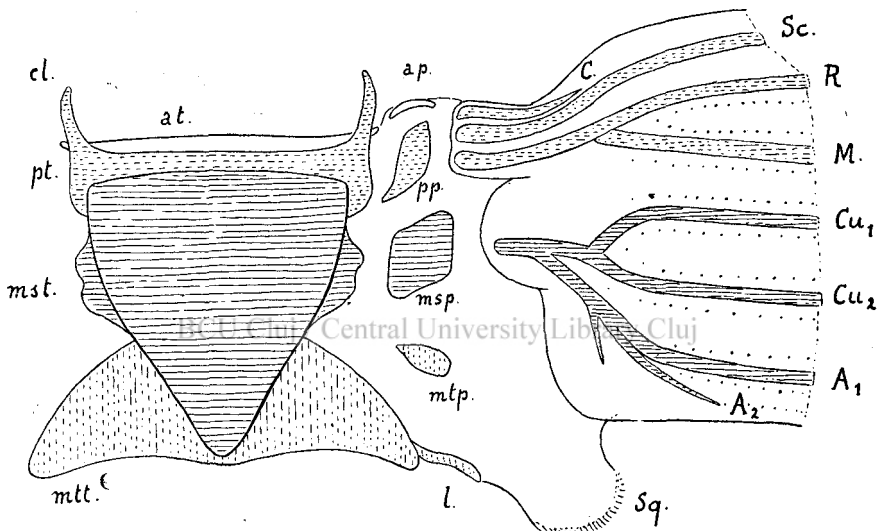


FIG. 2. Connexions de la base de l'élytre avec les pièces tergales du mésothorax, chez un Coléoptère à insertion de l'élytre *étalée*. Ces connexions ont servi à BERLESE pour établir sa théorie de l'origine tergale des ailes.

at., acrotergite ; *pt.*, protergite ; *cl.*, clavicule ; *mst.*, mésotergite ; *mtt.*, métatergite. — *ap.*, acroptère ; *pp.*, proptère ; *msp.*, mésoptère ; *mtp.*, métaptère (d'après BERLESE).

C., costale ; *Sc.*, sous-costale ; *R.*, radius ; *M.*, medius ; *Cu₁*, 1^{re} cubitale ; *Cu₂*, 2^e cubitale ; *A₁*, 1^{re} anale ; *A₂*, 2^e anale ; *sq.*, squame ; *l.*, ligament.

postale, en général absente, mais représentée par la squame du Dytique ou les cuillerons des Diptères calyptérés.

Ce sont donc des expansions du protergite et du mésotergite qui formeraient en réalité l'aile fonctionnelle des Insectes. Il est certain que chez l'adulte le mode d'insertion de l'aile paraît bien justifier cette manière de voir et que l'examen des ailes d'Insectes fossiles semble bien aussi indiquer toujours une sorte de zone indifférente médiane, dans la nervation, entre les deux champs costo-radial et cubito-anal.

Malheureusement les recherches embryologiques montrent que cette

façon d'interpréter les ailes des Insectes est inacceptable. Après E. VERSON (1890), W.-L. TOWER (1903), dans une minutieuse étude du développement des ailes chez des Chrysomélides, apporte la preuve que les ailes et les stigmates prennent naissance sur les côtés des segments, en positions homologues déterminées par l'attache des muscles homodynames, et que l'élytre et l'aile du Coléoptère dérivent sans aucun doute des disques imaginaires stigmatiques du méso- et du métathorax; avec la différence seulement que l'ébauche de l'élytre se forme au dépens du reste du disque imaginal après migration en avant de l'orifice stigmatique, tandis que celle de l'aile provient du disque entier.

Que peut-il donc rester, dans ces conditions, des divisions de l'aile par BERLESE, en préaile, interaile et postaille, si en réalité l'aile n'est pas une expansion des pièces tergaux, mais est produite sur les pleures par les rudiments des stigmates ?

La fonction de l'aile l'oblige à s'aplatir et à s'étaler et on comprend ainsi que sa base vue du côté dorsal s'étende le long des sclérites tergaux, mais il s'agit évidemment là de connexions secondaires et non d'une disposition morphologique fondamentale.

La dualité apparente de chaque aile résulte en réalité du fait que la deuxième ébauche trachéenne pénètre dans les bourgeons alaires par deux troncs indépendants, dans les ébauches des nervures qui viennent de prendre naissance. J.-H. COMSTOCK et J.-G. NEEDHAM (1899), puis W.-L. TOWER (1903) sont bien d'accord sur ce point. C'est donc parce qu'il se forme un tronc costo-radial et un tronc cubito-

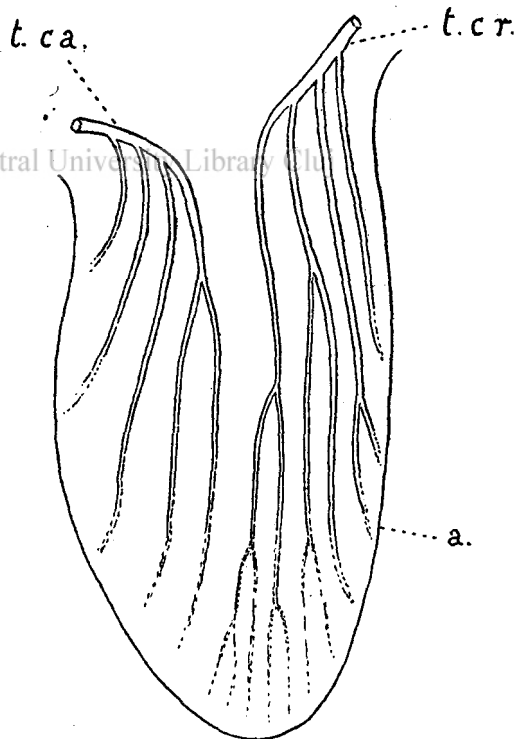


FIG. 3. Troncs trachéens de l'aile antérieure d'une nymphe de Coléoptère, d'après COMSTOCK et NEEDHAM. — *t.c.r.*, tronc costo-radial, avec ses 4 branches : costale, sous-costale, radiale et médiane; *t.c.a.*, tronc cubito-anal, avec 4 branches : une cubitale et trois anales; *a.*, bord antérieur.

anal de trachées et de nerfs (fig. 3) qu'il existe dans l'aile deux champs principaux bien distincts et non parce qu'elle aurait une origine double. Il serait bien étonnant d'ailleurs, dans l'hypothèse de l'origine tergale des ailes, que parmi les innombrables types divers que nous offrent les Insectes, il n'y en ait aucun qui rappelle que l'aile procède de deux tergites, autrement que par le groupement des nervures. Il semble que des formes archaïques devraient avoir des ailes lobées ou divisées ou même doubles.

A. BERLESE (1909) semble avoir ignoré le travail de W.-L. TOWER (1903), dans son interprétation morphologique de l'aile. Il semble cependant qu'il faille tirer de l'excellent travail de l'auteur américain toutes les conséquences qu'il entraîne. L'aile et par conséquent l'élytre des Adéphages dérive d'une ébauche unique, sans aucun rapport avec les pièces tergaux du thorax et sa topographie est purement régie par la distribution des nervures primitives. Ces précisions étaient nécessaires pour bien comprendre la morphologie de l'élytre. L'innervation et la répartition topographique des groupes de soies, étudiées dans les lignes qui suivent, s'accordent pleinement avec l'unité d'origine de l'organe et son mode de développement. D'autre part, les articulations tergaux du pédoncule basal, placées au-dessus de l'insertion membraneuse de l'élytre, apparaîtront comme des formations secondaires, acquises au cours du développement phylogénique.

Un point dans la nervation des ailes semble devoir entraîner des discussions entre les partisans des deux opinions de BERLESE et de TOWER. C'est celui qui a trait au mode d'origine du cubitus. COMSTOCK et NEEDHAM, TOWER et tous les auteurs qui ont étudié la formation des troncs trachéens sont d'accord pour affirmer que la trachée cubitale dépend du tronc postérieur, cubito-anal, tandis que le tronc antérieur, costo-radial, fournit seulement la médiane. Or BERLESE est conduit à placer le cubitus dans la préaile et à le rattacher nettement par son origine au radius. L'innervation de l'élytre nous montrera qu'il existe aussi un tronc nerveux cubito-anal et que le nerf cubital a une indépendance non seulement morphologique, mais aussi fonctionnelle, en regard du nerf radial. Son mode d'origine est tout à fait conforme aux données des embryologistes.

On peut se demander d'ailleurs pourquoi A. BERLESE (1909, fig. 251) a été conduit à placer le cubitus dans sa préaile. J'ai l'impression qu'il a dû être trompé par un remaniement de la racine des nervures constant

chez les Insectes supérieurs de l'époque actuelle. Très fréquemment en effet le cubitus paraît se détacher du radius, mais il n'est pas rare aussi qu'il soit également uni à l'origine de la 1^{re} anale. Il faut remarquer que les nervures cubitales et anales de l'aile membraneuse, au moins chez les Coléoptères (A. d'ORCHYMONT, 1920, p. 20), ont toujours des rapports étroits et une allure de variation commune et il semble bien qu'il faille considérer les anastomoses de l'origine du tronc cubital avec le radius comme secondaires et son union avec les anales comme primitive. Rien dans ce qu'on sait de la nervation des ailes des Insectes primitifs ne paraît s'opposer à cette manière de voir. Bien au contraire toutes les figures les plus récemment données par A. HANDLIRSCH (1920) donnent l'impression qu'il existe dans l'aile deux faisceaux de nervures et que le cubitus, même isolé, appartienne toujours au faisceau postérieur. Du point de vue morphologique, je considère donc le cubitus comme faisant partie du faisceau de nervures cubito-anal, correspondant à un tronc primitif de nervures postérieures, dans lequel s'est épanoui le tronc cubito-anal de trachées, de vaisseaux et de nerfs au cours du développement.

BCU Cluj / Central University Library Cluj

III. Articulation basale de l'élytre.

La racine de l'élytre s'articule avec les parties latérales des pièces du mésonotum, c'est-à-dire des pièces tergaux du mésothorax, par l'intermédiaire de petites pièces sur lesquelles s'insèrent les muscles. A. BERLESE considère ces pièces comme des parties des sclérites tergaux ; d'après les données embryologiques, on a vu qu'elles sont homologues du cadre stigmatique.

La racine de l'élytre est constituée par une sorte de pédoncule, très chitinisé et de forme irrégulière, dont les parties sont plus ou moins saillantes, de sorte qu'on a cherché à reconnaître sur elles les traces d'un paquet des nervures élémentaires d'une aile. C'est ainsi que A. BERLESE (1909, fig. 277) distingue sur le pédoncule de l'élytre d'un *Lucanus* les traces de toutes les nervures, costale, sous-costale, radiale, médiane, cubitale et trois anales ; mais une telle interprétation ne semble guère fondée. Le pédoncule basal rigide de l'élytre a forcément subi de telles contractions, torsions et déformations qu'on ne doit pas pouvoir y distinguer ainsi chacune des nervures primitives.

Sur l'élytre d'un *Lucanus cervus* (fig. 4) on voit que le pédoncule

comprend deux apophyses saillantes au-dessus d'une surface articulaire divisée en deux champs. L'apophyse la plus saillante, placée en avant, du côté costal de l'aile, correspond évidemment à la « tête articulaire » de l'aile membraneuse (W.-L. TOWER, 1903, p. 560), l'autre apophyse, de forme arrondie, doit représenter le « cotyle ». Aucune raison ne s'oppose, il me semble, à ce qu'on conserve ces deux termes et qu'on les emploie pour l'élytre, comme pour l'aile membraneuse.

LA TÊTE ARTICULAIRE. — Du côté ventral, elle porte nettement

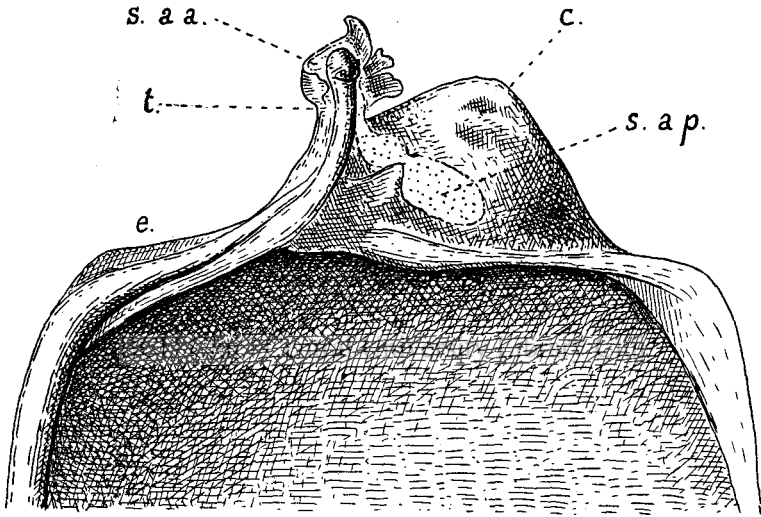


FIG. 4. Face inférieure de la base de l'élytre de *Lucanus cervus*. — *t.*, tête articulaire; *c.*, cotyle; *s. a a.*, surface articulaire antérieure; *s. a p.*, surface articulaire postérieure; *e.*, épipleure.

la trace d'une grosse nervure qui ne peut être que la costale ou la sous-costale, plutôt l'ensemble de ces deux nervures (fig. 4). Mais les autres lobes et tubercules dorsaux, dans lesquels A. BERLESE croit reconnaître les vestiges des sous-costale, radiale, médiane, cubitale et 1^{re} anale, n'ont certainement aucune signification morphologique. Elles ne peuvent être que des saillies articulaires néoformées.

Cependant on constate que l'ensemble de ces saillies articulaires entoure l'attache membraneuse antérieure de l'élytre, le champ articulaire antérieur, par lequel pénètre le tronc trachéen costo-radial (fig. 6) ou les deux nerfs homologues, chez les *Adephaga* (fig. 5). La tête articulaire de l'élytre représente donc bien le tronc de nervures costo-radial. Il n'y a aucune raison d'y chercher la trace de la médiane, comme le fait

A. BERLESE ; car la médiane doit se détacher du radius à une certaine distance de la base, donc dans l'élytre même. On sait que pour certains auteurs (C.-W. WOODWORTH, 1906) la médiane est même une nervure « indépendante », sans attache basale.

On voit aussi que les organes contenus dans la tête articulaire se portent dans l'épiptère. D'ores et déjà on peut remarquer que l'épiptère est le champ costo-radial de l'aile replié du côté ventral. Enfin rien n'indique qu'une partie quelconque du tronc cubito-anal prenne

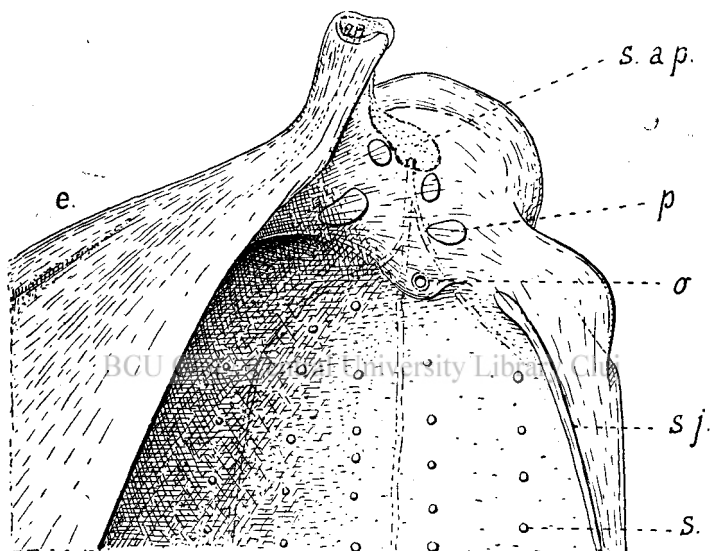


Fig. 5. Face inférieure de la base de l'élytre du *Trechus distigma* Kiesw. Le tronc nerveux cubito-anal se voit par transparence passant entre les piliers. — *sap.*, surface articulaire postérieure ; *p*, gros piliers de la base ; *σ*, pore sétigère basal ; *s j*, striole juxtascutellaire ; *s*, piliers des stries.

part à la formation de la tête articulaire, comme le pensait BERLESE.

LE COTYLE. — La deuxième apophyse du pédoncule de l'élytre a la forme d'un large lobe arrondi, saillant au-dessus de l'attache membraneuse postérieure, qui a la forme d'un champ articulaire ovale chez les Adéphages (fig. 5). Tandis que la tête articulaire était en rapport avec le protergite, le cotyle recouvre l'articulation du mésotergite ; aussi A. BERLESE y voyait-il l'origine de l'interaile ou région mésotergale de l'aile et par conséquent seulement la trace des nervures anales ou même des dernières anales. En réalité le tronc trachéen cubito-anal (fig. 6) ou le tronc nerveux correspondant (fig. 5) sont nettement en rapport avec le cotyle et s'engagent dans le champ articulaire postérieur. Le cotyle

correspond donc au tronc de nervures cubito-anales, dont il n'est d'ailleurs même pas le vestige, car il est constitué à mon avis par une expansion secondaire du feuillet dorsal de l'aile, au-dessus de l'origine du tronc cubito-anal. Les gros piliers squelettiques de la base de l'élytre (fig. 5) doivent plutôt renfermer les restes du tronc des nervures primitives.

LA SQUAME. — La base de l'élytre recouvre enfin parfois un organe membraneux, appelé la « squame », particulièrement développé chez certains *Adephaga* aquatiques et chez l'*Hydrophilus*.

Aussi le considère-t-on en général comme un organe respiratoire destiné à retenir

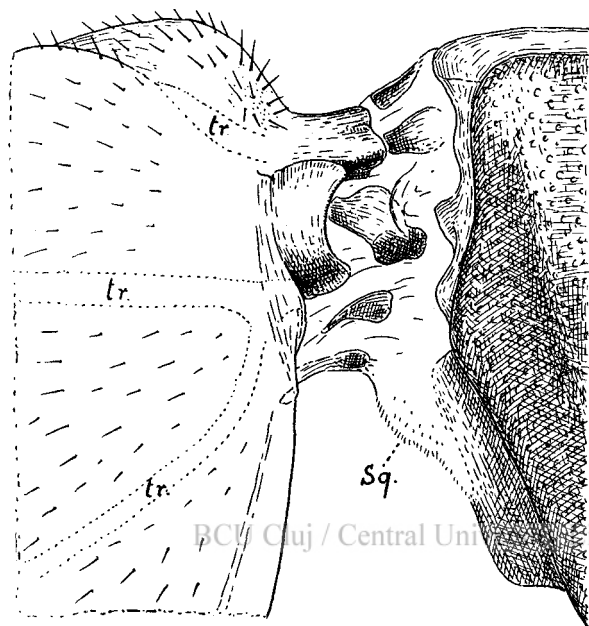


FIG. 6. Articulation de l'élytre gauche, face dorsale, du *Sitaris muralis* Forst., à insertion étalée. — Sq, trace d'une squame; tr, trachées de l'élytre.

une grosse bulle d'air sous l'élytre, au voisinage du premier stigmate abdominal toujours très développé. Cette squame des Coléoptères a tout d'abord été signalée chez le Dytique et l'Hydrophile ; elle a chez ce dernier la forme d'une raquette ciliée, dont le manche s'insinue entre les apophyses basales de l'élytre (A. BERLESE, 1909, fig. 254). Cette apparente indépendance de la squame de l'Hydrophile est probablement la cause de ce que, sans contrôle, bien des auteurs l'ont identifiée à la première aile et ont considéré l'élytre comme un « paraptère ». Il a fallu bien des mémoires, toujours d'ailleurs sans aucune étude comparative, pour qu'on ait fini par se convaincre que la squame n'est qu'une partie de l'élytre et non une aile atrophiée. Il était cependant bien facile d'y mieux regarder. Quant on soulève avec précaution l'élytre d'un *Dytiscus* ou d'un *Meladema coriaceum* (fig. 7), on voit fort bien que le large cuilleron membraneux et cilié, qui constitue la squame, a une large base mem-

braneuse insérée sur le bord juxtascutellaire de l'élytre et prolongée en arrière par le ligament jusqu'au métatergite du mésothorax. Si on relève cette squame en la dégageant de sous l'élytre, on constate facilement qu'elle occupe exactement la place de la postaille de BERLESE et se trouve par conséquent immédiatement après les dernières nervures anales.

De même que les paraptères doivent être considérés comme une spécialisation de la partie membraneuse, précostale, de l'aile, de même la squame, comme celle des Géométrides ou aussi comme les cuillerons des Diptères Calyptérés, doit être tenue pour une spécialisation de la partie membraneuse postanale, c'est-à-dire située après la dernière nervure anale de l'aile. Le nom d'« alule » quelquefois employé pour la désigner doit être rejeté, car il prête à confusion : l'alule des Diptères est tout autre chose que les cuillerons, elle est formée par le lobe axillaire, faisant partie du champ anal.

La squame est loin d'exister chez tous les Coléoptères aquatiques il semble même qu'elle ne se trouve que chez les espèces de grande taille. Je n'en trouve pas trace chez un *Gyrinus* ; sa place est à peine marquée par un ligament unissant l'élytre au métatergite chez un *Haliphus* et

BCU Cluj / Central University Library Cluj

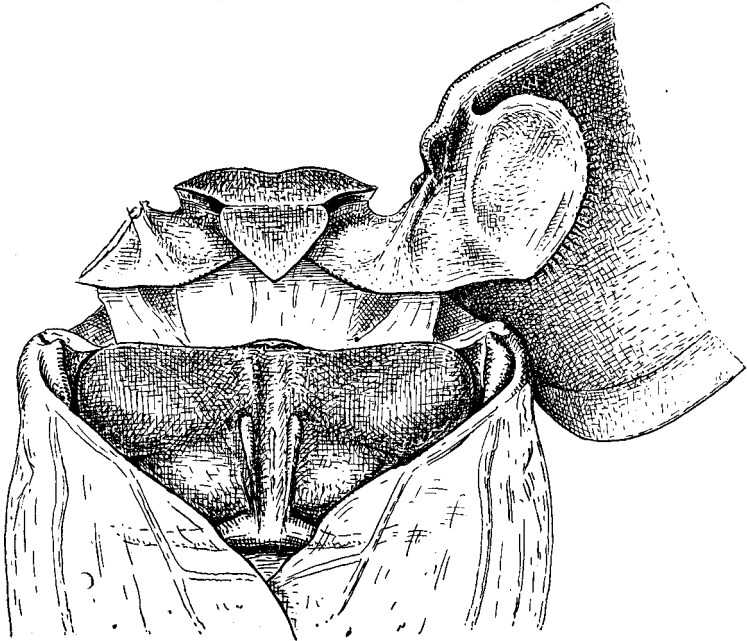


FIG. 7. Face dorsale du thorax et élytre droit relevé pour montrer la squame, chez *Meladema coriaceum* Cast. (*Dytiscidae*). Le mésothorax a été fortement fléchi pour bien dégager ses pièces tergaux de celles du métathorax.

un *Berosus*. D'autre part, il n'y a très souvent aucune trace de squame chez les *Adephaga* terrestres. Il existe toutefois des types terrestres, comme *Sitaris* (fig. 6), dont le bord postérieur de l'articulation de l'élytre porte une membrane ciliée, et mon ami Ch. Alluaud me signale l'existence de squames aussi développées que celle du Dytique chez nombre de grandes espèces terrestres, comme des *Cicindela* ou des *Calosoma*, mais toujours et seulement chez des espèces ailées.

IV. Les phanères de l'élytre.

La face ventrale de l'élytre, membraneuse, est parsemée d'une quantité de petits cônes réfringents, saillants entre les cellules épithéliales et qui sont bien probablement des terminaisons nerveuses.

La face dorsale, coriace et recouverte d'épaisses couches de chitine, porte des ornements divers et des poils.

MICROSCULPTURE. — Le tégument des élytres est couvert d'une fine réticulation polygonale, en général visible seulement au microscope, mais qui arrive dans certains cas, chez les espèces « alutacées »,

BCU Cluj / Central University Library Cluj

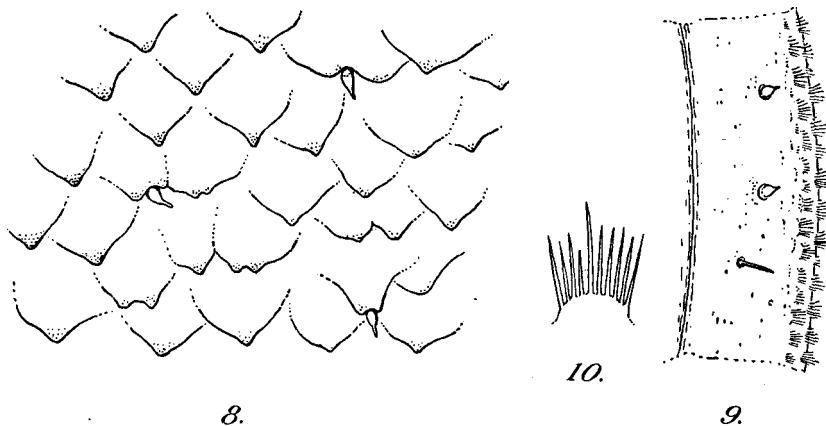


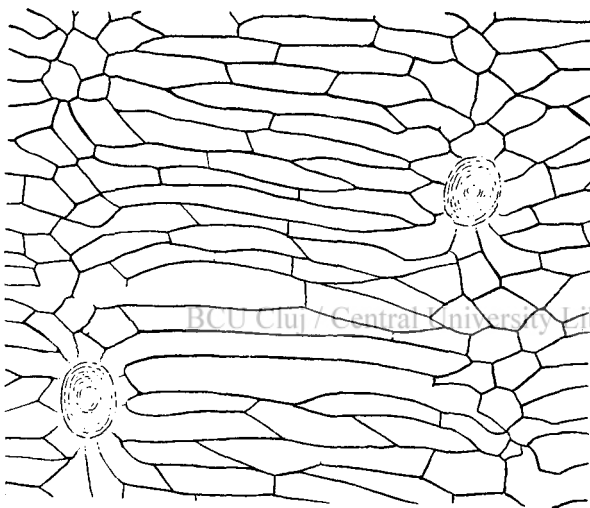
FIG. 8. Fragment de surface dorsale de l'élytre de l'*Aphaenops Cerberus* Dieck ($\times 700$). — Ecailles épidermiques et trois cônes nerveux.

FIG. 9. Fragment de la gouttière marginale de l'élytre droit du *Trechus distigma* Kiesw., dans la région apicale ($\times 700$). — Deux cônes et un poil dans la gouttière, frange d'écailles ciliées sur le bord marginal.

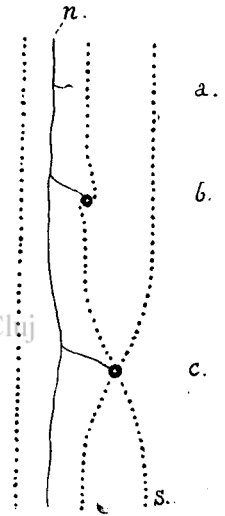
FIG. 10. Une écaille ciliée de la gouttière marginale du *Trechus distigma* Kiesw., ($\times 3800$).

à être parfaitement visible à l'œil nu. Cette réticulation correspond aux champs de chitine déposés par les cellules hypodermiques, chaque polygone répondant à la projection d'une cellule.

La forme de cette réticulation est variable. En général elle dessine des polygones aussi larges que longs. Mais il est remarquable que chez certains Cavernicoles, comme les *Duvalites*, les polygones soient considérablement étirés en travers sur les interstries, mais de forme normale sur les stries (fig. 11). Ce changement de forme des cellules sur les interstries doit avoir une cause que je ne m'explique pas. Il ne saurait s'agir d'un étirement transverse véritable des cellules, car rien n'indique que les interstries se soient élargies. Il faudrait donc admettre que ces cellules ont subi une compression dans le sens longitudinal.



11.



12.

FIG. 11. Fragment de la surface dorsale d'un interstrie de l'élytre de *Duvalites Simoni* Ab. (*Trechinae*), dans la région moyenne ($\times 500$). — Réticulation cellulaire étirée en travers sur l'interstrie, non étirée sur les stries où se voient deux piliers (imprégnation par l'azotate d'argent).

FIG. 12. Schéma montrant : a, un pore sétigère en position normale sur l'interstrie impair ; b, un pore sétigère déplacé et encastré dans la strie ; c, un pore sétigère encore plus déplacé, ayant produit l'anastomose de deux stries ; n, nerf de l'interstrie impair ; s, strie.

Chez les *Aphaenops* (fig. 8) la réticulation est assez régulière, non étirée en travers, et chaque polygone porte du côté apical une petite écaille légèrement saillante.

Il existe encore des écailles, mais d'une toute autre forme, et disposées en long, sur la moitié postérieure du bord marginal de l'élytre, chez les *Trechus oculés*, les *Duvalites*, mais pas chez les *Aphaenops*. Ces petites écailles sont ciliées (fig. 10) et constituent une frange microscopique au bord marginal de l'organe (fig. 9). L'existence de cette frange qui doit avoir un rôle sensoriel particulier, n'a jamais été signalée.

Entre les écailles épidermiques du revêtement de l'élytre, apparaissent des cônes nerveux réfringents, plus grands et bien moins nombreux que ceux de la face ventrale. Ni les écailles qui sont des formations épidermiques, ni ces cônes qui sont purement nerveux ne peuvent donner naissance à un poil. On sait, en effet, que le poil des Insectes est un organe complexe formé d'une cellule glandulaire et d'une terminaison nerveuse.

MACROSCULPTURE. — La première chose qui frappe, lorsqu'on examine l'élytre d'un Adéphage, c'est l'existence de stries, presque toujours au nombre de huit et anastomosées deux à deux au sommet d'une façon compliquée et variable, mais toujours constante dans le même genre. La strie est un sillon plus ou moins profond, presque toujours ponctué ; il arrive même que la strie effacée ne soit plus représentée que par ses points alignés.

Il est facile de constater avec un peu d'attention que ces points ne sont pas des insertions de poils et qu'il n'existe même jamais de véritables points pilifères sur l'alignement même de la strie. Les poils, grands et petits, appartiennent toujours à l'interstrie (fig. 12). En réalité, les points de la strie sont produits par l'insertion de colonnettes ou piliers de chitine unissant les deux faces de l'élytre (fig. 5 et 11) et dont le développement a été parfaitement suivi par W.-L. TOWER (1903, p. 554, fig. 49 et 78). Les stries sont donc des bandes de renforcement de l'élytre, sans aucun rapport d'ailleurs avec les nervures primitives, comme nous le verrons, et occupant une toute autre place. Les stries finement ponctuées sont portées par des rangs de très fines colonnettes (fig. 15) ; une grosse ponctuation de la strie correspond à des piliers plus forts (fig. 5). Lorsque la strie est lisse et profonde enfin, c'est que les piliers se sont fusionnés et constituent un véritable mur de chitine, seulement perforé de trous laissant passer les ramifications transverses des trachées, des nerfs et des vaisseaux.

La base de l'élytre est aussi renforcée par des piliers semblables, mais bien plus larges et disposés sans ordre apparent (fig. 5 et 15). Le tronc trachéen et nerveux cubito-anal s'engage au milieu d'eux et il est bien vraisemblable qu'ici encore c'est l'espace ménagé entre les piliers qui représente le tronc de nervures cubito-anales primitif et que les piliers eux-mêmes se sont développés de part et d'autre de ce tronc, comme les piliers des stries ont pris naissance en position homologue des cellules de l'aile.

Ce sont, en effet, les interstries et même seulement certains interstries, comme nous le verrons, qui représentent la place des nervures primitives. H.-J. KOLBE (1885) l'avait déjà laissé entendre. Il n'est pas rare de voir des côtes sur le milieu de certains interstries et ces côtes ont tout à fait l'aspect de nervures. L'exemple de l'*Asemum striatum* chez les Cérambycides est bien connu et on en trouve d'autres chez les *Adephaga*, comme *Percus bilineatus* Dej et les *Carabus* avec leurs côtes primaires. Ces côtes apparaissent toujours sur les 3^e, 5^e et 7^e interstries. Les soies discales forment également des séries qui dépendent toujours de ces mêmes 3^e, 5^e et 7^e interstries. Je reviendrai plus loin à ce sujet, me bornant seulement à constater ici que, d'après leur aspect extérieur et leurs caractères chétotaxiques, les interstries impairs se montrent devoir correspondre aux nervures primitives et les interstries pairs n'être que des régions intermédiaires, indifférentes. La sculpture des élytres n'est donc pas purement ornementale, comme on le croit trop souvent. Des règles fixes régissent le développement des côtes, lignes de chaînons, carènes, etc., des *Carabus*, et ces règles n'ont pas d'autre cause que la différence fondamentale au point de vue de leur origine, entre les interstries pairs et impairs.

LES POILS ET LES SOIES. — Il existe tous les passages entre les petits poils courts et nombreux des espèces pubescentes et les grandes soies peu nombreuses et très spécialisées des Cavernicoles. Les grandes soies sensorielles ne sont pas autre chose que certains poils qui se sont perfectionnés en augmentant de taille dans des endroits déterminés.

L'élytre des *Adephaga* est parfois couvert d'une pubescence uniforme (*Brachynus*). Il arrive aussi que les poils, épais et aplatis, diversement colorés, soit blancs et remplis d'air, soit bourrés de pigments, prennent la forme de squames et se groupent pour former des taches de couleurs variées. C'est le cas des Cicindèles, des *Anthia*, des *Graphopterus*, etc.

Mais la plupart du temps les téguments des Carabiques sont glabres et il n'existe plus alors qu'un petit nombre de soies spécialisées en position fixe dans chaque espèce.

On n'a encore jamais remarqué qu'il existe deux types bien différents de grandes soies sur les élytres des Carabiques. Les unes existent toujours ; ce sont les soies de la « série ombiliquée », échelonnées sur toute la longueur de la gouttière marginale. Les autres manquent parfois et sont placées sur certains interstries du disque. Ces soies de la série

ombiliquée et ces soies discales, qui diffèrent déjà par leur position, diffèrent également beaucoup par leur structure.

Les soies discales, même lorsqu'elles sont très grandes, comme chez un *Aphaenops* (fig. 13, C) ont absolument la même structure que les petits poils de la pubescence générale. La soie est relativement rigide, d'autant plus épaisse qu'elle est plus longue et sa base s'articule par une membrane basale soulevée en forme de cupule, dans un cadre chitineux dont le diamètre est toujours plus petit que le double de celui de la base

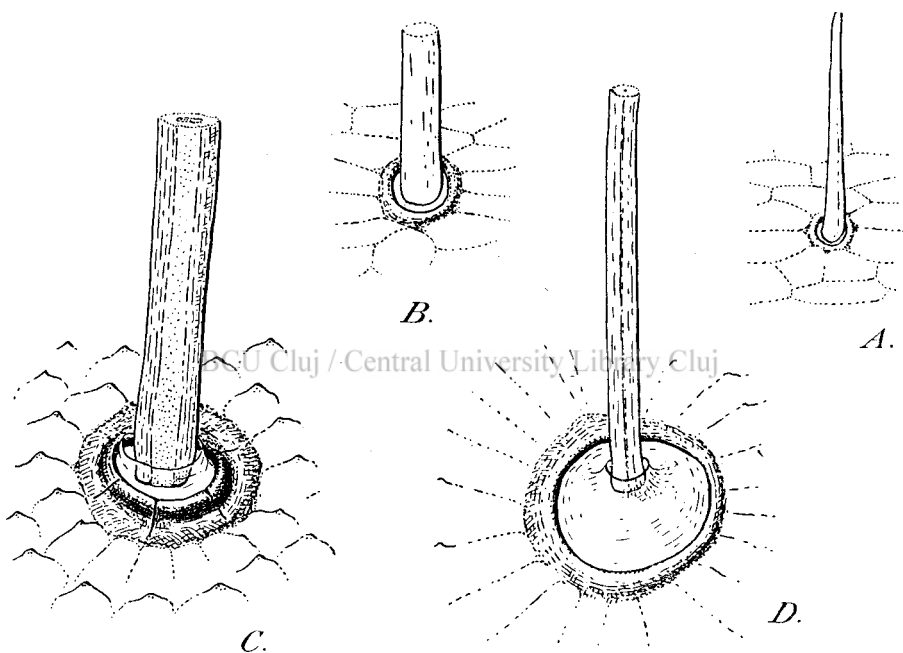


FIG. 13. Différents types de soies d'un *Aphaenops Cerberus* Dieck, insertion et partie basale ($\times 700$). — A, petit poil simple de la tête ; B, poil plus grand de la région générale ; C, soie discale du 3^e interstrie du 1^{er} élytre ; D, fouet de la série ombiliquée.

de la soie. Des incisures du bord de ce cadre basal montrent qu'il est formé par la différenciation des quelques écailles épidermiques entourant la base de la phanère.

Les soies de la série ombiliquée au contraire sont toujours très fines, onduleuses, flagelliformes, même lorsqu'elles sont aussi longues que les soies discales (fig. 13, D). Leur base est implantée au centre d'une très large membrane et le diamètre du cadre chitineux basal est bien plus large que le double de celui de la soie. On pourrait appeler ce type de soies un « fouet » pour bien marquer sa différence de forme. Il est certain

d'ailleurs que les fouets doivent avoir une autre fonction que les grandes soies proprement dites. A. BERLESE (1909, p. 608, fig. 722) signale les deux types sur les articles des cerques de *Mantis religiosa* et nomme les fouets « soies sensorielles », les soies « poils simples ». En réalité, les deux types de phanères sont des « soies sensorielles » et il est impossible de dire quelles fonctions spéciales elles doivent remplir. Les fouets paraissent être nombreux chez les Orthoptères, souvent pourvus d'un cadre basal compliqué et distribués un peu partout sur les différentes parties du corps. Il est remarquable au contraire que chez les Coléop-

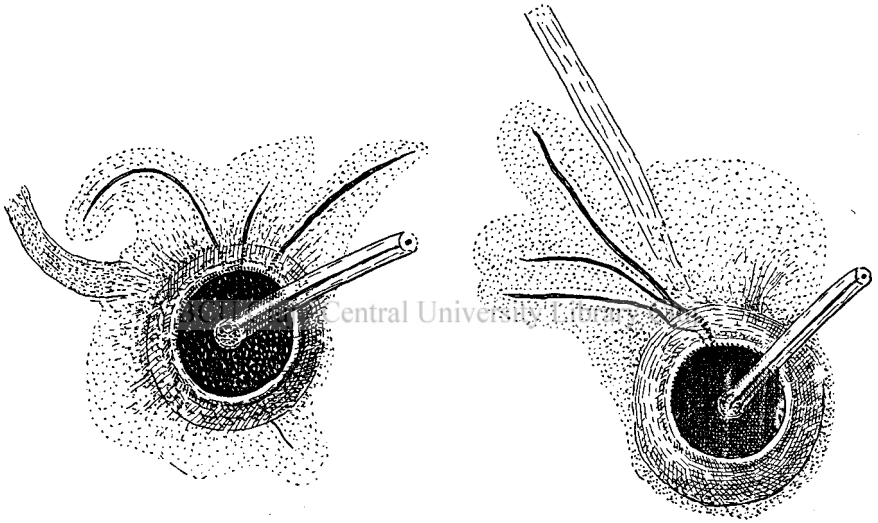


FIG. 14. Insertion de deux fouets de l'élytre de l'*Aphaenops Cerberus* Dieck ($\times 700$) (imprégnation à l'azotate d'argent). — A gauche, le premier pore externe huméral, à droite le pore interne.

tères *Adephaga* il n'existe des fouets que sur les élytres et qu'ils y sont groupés sur le bord marginal, le long de la gouttière marginale, pour former un véritable organe sensoriel, qui a reçu le nom de « série ombilicquée »¹.

Des différences histologiques importantes paraissent encore distinguer les fouets des soies proprement dites. En traitant des élytres d'*Aphaenops*, conservés dans l'alcool à 70°, par l'azotate d'argent d'après la méthode de Ramon y Cajal (fig. 14), on voit qu'il existe à la base des fouets

1. Je ne sais pas quel est l'auteur qui a le premier employé le terme de « *series umbilicata* », mais il est probable qu'il avait été frappé par l'aspect particulier de ces pores sétigères, très larges et « ombiliqués », lorsque la soie est tombée. En tous cas c'est L. GANGLBAUER (1904, p. 191) qui, le premier, a fait usage des caractères tirés de la disposition des pores de la *series umbilicata* pour définir certains genres de *Trechinae* cavernicoles.

une large nappe protoplasmique toujours plus ou moins lobée du côté proximal et qui se colore comme la terminaison nerveuse. Mais de plus on trouve dans cette masse protoplasmique trois filaments intensément colorés, qui semblent partir de la base du fouet et se terminent brusquement à la périphérie. S'agit-il de « hampes chromatiques » comme celles que O. DUBOSCQ (1897, p. 412) a décrites sur l'origine du cylindre-axe des cellules bipolaires des poils des *Lithobius* ? Je ne le crois pas, car les filaments colorés de l'*Aphaenops* sont toujours bien indépendants du nerf de la phanère. Peut-être s'agit-il de cellules glandulaires dont la lumière s'est garnie d'un enduit d'argent, comme la surface de la membrane articulaire du fouet ? Des recherches sur un autre matériel que celui dont je dispose permettront sans doute de découvrir des détails fort intéressants dans la structure des fouets des *Aphaenops*. Je ne puis pas avoir en vue ici de faire l'étude histologique de ces phanères, car mes préparations n'ont porté que sur des animaux simplement conservés dans l'alcool à 70°. Un tel matériel était bien suffisant pour montrer la distribution des troncs nerveux, ce qui est assez pour l'étude morphologique qui fait l'objet de ce travail, mais il est clair qu'il ne peut servir en rien à des recherches cytologiques.

Quelle que soit la nature de ces trois filaments fortement colorés par l'argent, qu'ils soient des éléments nerveux ou tout autre chose, il faut retenir seulement ce fait que je les observe régulièrement à la base de chaque fouet des *Aphaenops* et jamais à celle des soies discales. Il semble donc bien qu'une importante différence structurale doit distinguer ces deux types de phanères.

Nous allons voir de plus que fouets et soies discales ont, en général une innervation différente, les premiers recevant leurs nerfs du radial et du médian, les soies discales du cubital.

V. Innervation de l'élytre.

Le nerf alaire antérieur, d'après A. BINET (1892, p. 257), sort du deuxième ganglion thoracique par trois racines, une ventrale sensitive, deux dorsales motrices. Après avoir donné ses branches motrices dans le thorax, le nerf se divise en trois branches au moment de pénétrer dans l'élytre. Deux nerfs s'engagent dans la tête articulaire, le troisième gagne, sous le cotyle, le champ articulaire postérieur. Cette distribution est

tout à fait comparable à celle des troncs trachéens d'un *Sitaris* par exemple (fig. 6) et il est évident que les deux premiers nerfs représentent un tronc costo-radial, le troisième un nerf cubito-anal.

NERF CUBITO-ANAL. — Suivons tout d'abord le trajet du nerf cubito-anal. Il s'engage dans la base de l'élytre entre les gros piliers squelettiques décrits plus haut (fig. 15), donne une première branche interne qui se porte en dedans, vers la région juxtascutellaire, et se divise à la sortie des piliers en deux rameaux.

La branche interne chemine d'abord au milieu des piliers et donne probablement son innervation à la soie basale de l'élytre. Puis elle se divise en deux ou trois rameaux dont les uns passent sous la striole juxtascutellaire et un autre vient se placer dans le premier interstrie. Il est clair que cette branche interne du tronc cubito-anal est le nerf anal et ses

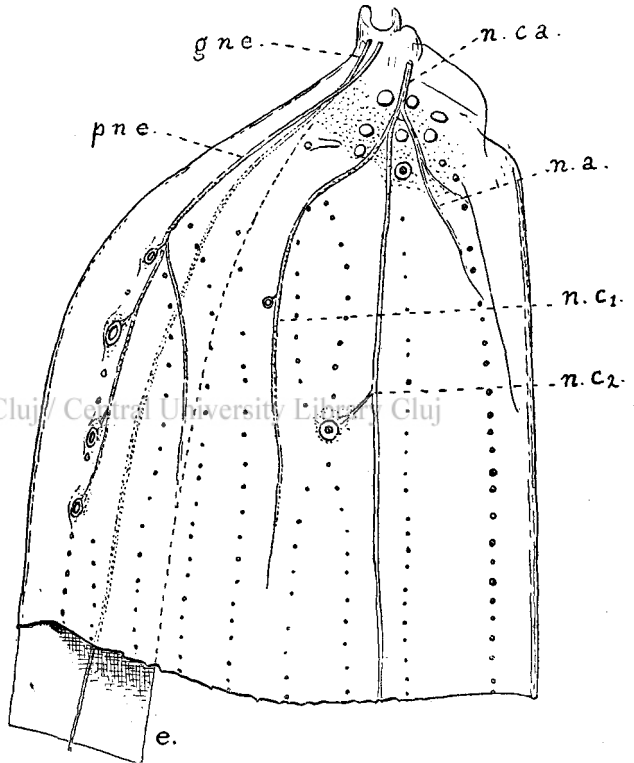


Fig. 15. Moitié basale de l'élytre gauche de *Duvalites Simoni* Ab. ($\times 90$).
— e, épipleure; gne, grand nerf de l'épipleure (radial); pne, petit nerf de l'épipleure (médian); nca, nerf cubito-anal donnant le nerf anal au milieu des piliers; na, nerf anal; nc₁, nerf 1^{er} cubital; nc₂, nerf 2^e cubital.

branches. La région périscutellaire de l'élytre, en dedans de la striole juxtascutellaire représente la partie axillaire de l'aile. Le rameau nerveux du premier interstrie, qui s'étend parfois jusqu'au sommet de l'élytre (fig. 42) quand il y a des poils à innerver, indique de plus que toute la région suturale de l'élytre est formée par le bord anal de l'aile et que le premier interstrie doit être homologue de la 1^{re} ner-

vure anale, les 2^e et 3^e anales étant représentées par le lobe juxtascutellaire limité par la striole.

Revenons à la figure 15. Après l'origine du nerf anal, le tronc cubital se dégage des piliers et se divise aussitôt en deux branches, d'une façon absolument constante chez toutes les espèces que j'ai examinées, sauf chez les *Aphaenops* où une des deux branches fait défaut (fig. 22).

L'une de ces branches descend directement dans le 3^e interstrie ; c'est toujours la plus importante, car c'est aussi le 3^e interstrie qui porte le plus régulièrement des soies. L'autre branche se porte en dehors et aborde le 5^e interstrie, déterminant le plus souvent une anastomose entre l'origine des 3^e et 4^e stries (fig. 15).

Le 3^e et le 5^e interstries, recevant chacun une branche du nerf cubital correspondent donc aux deux nervures cubitales Cu_2 et Cu_1 typiques. Ce sont ces mêmes interstries qui reçoivent les deux trachées cubitales et c'est sur eux que se trouvent toujours les soies discales, qui reçoivent donc leur innervation du nerf cubital.

En général, le nerf 1^{er} cubital, dans le 5^e interstrie, n'atteint guère que le milieu de l'élytre, lorsqu'il n'y a pas de soies sur cet interstrie, comme par exemple chez les *Duvalites* ; il fait défaut chez les *Aphaenops*¹, mais chez certaines espèces pubescentes, comme par exemple *Brachynillus Varendorffi* (fig. 42) ou encore les espèces à série discale sur le 5^e interstrie, le nerf atteint le sommet de l'élytre. La présence du nerf 1^{er} cubital chez les *Trechus* et *Duvalites* indique certainement qu'à un stade peu reculé de leur évolution les espèces de ces genres devaient encore avoir une série discale sur le 5^e interstrie. On trouve d'ailleurs parfois chez eux sur cet interstrie (fig. 15), à titre de variation individuelle, de petites soies, qui ont évidemment une signification atavique et on sait que certains genres exotiques de *Trechinae*, comme les *Paratrechus* du Mexique, possèdent encore normalement des soies à cette place.

Le nerf 2^e cubital, du 3^e interstrie, est toujours le plus développé. Il donne sur son trajet des rameaux pour les soies qui se trouvent en général en dehors, contre la 3^e strie, parfois encastrées dans la strie ou même la refoulant au point de déterminer son anastomose avec la 4^e strie (fig. 12 et 15). A l'apex, chez les *Trechinae* (fig. 16 et 22), il innerve la

1. On verra plus loin, à propos de l'évolution de la série ombilicquée, qu'une hypertrophie néogénétique des interstries externes a produit, chez les *Aphaenops* la compression et l'atrophie des interstries moyens. C'est probablement la cause de la disparition du nerf 1^{er} cubital chez ces *Trechinae*.

soie qui se trouve toujours sur la crosse de la 2^e strie (soie apicale antérieure), la soie interne de la carène apicale (soie apicale externe) et la petite soie marginale du bord apical (soie apicale interne), c'est-à-dire les trois soies qui forment ce que j'ai appelé le triangle apical. Ce triangle appartient donc au 3^e interstrie. Or on sait que chez les *Trechinae*, suivant la disposition des anastomoses des stries à l'apex, la soie apicale externe se trouve tantôt dans le 5^e, lorsque le retour de la strie apicale s'unit à la 5^e strie, tantôt dans le 3^e interstrie, quand le retour de la strie apicale se continue par la 3^e strie (fig. 16, 17 et 18). Ces différences ont une grande importance taxonomique et on voit clairement par la

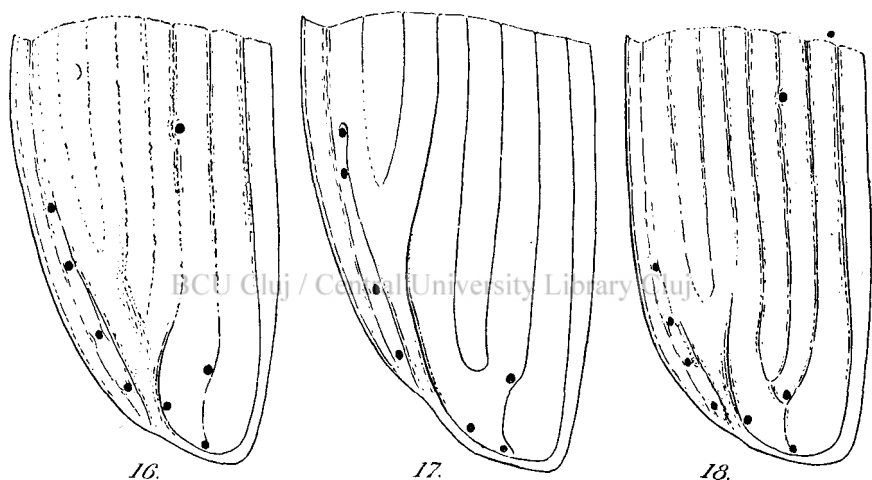


FIG. 16 à 18. Partie apicale de l'élytre chez trois genres de *Trechinae* ($\times 15$). — Fig. 16. *Thalassophilus longicornis* St. — Fig. 17. *Plocamotrechus parilis* Pér. — Fig. 18. *Trechus fulvus* Dej.

distribution des nerfs que c'est la deuxième de ces dispositions qui doit être tenue pour primitive.

L'innervation nous montre encore que la plus grande partie du disque de l'élytre représente un champ cubito-anal (fig. 24). La limite de ce champ se trouve au niveau du 6^e interstrie, c'est-à-dire entre la 5^e et la 6^e stries. Il est intéressant de constater que cet interstrie présente un certain nombre de caractères en rapport avec ce fait qu'il est une frontière entre les deux grands champs principaux de l'aile. D'abord, il ne porte jamais de soies spécialisées. Il commence à la base dans le crochet d'origine de la gouttière marginale, crochet qui correspond anatomiquement au commencement de la 5^e strie. A l'apex le 6^e interstrie aboutit sur le dos de la carène apicale, lorsqu'elle existe, et la 5^e strie

qui le borde en dedans se continue alors, parfois interrompue, en dedans de cette carène jusqu'au bord apical ; ce qui est naturel, puisque cette strie est en quelque sorte la strie marginale externe du champ cubital. Chez les *Trechinae* (fig. 16, 17 et 18) l'arrangement des stries à l'apex répond donc à une disposition primitive. Il en est de même chez les *Nebria* (fig. 19), dont le 6^e interstrie se continue sur la carène apicale et marque nettement la frontière du champ cubital. Il est d'ailleurs facile d'interpréter la disposition des stries des autres Carabiques dont le 6^e interstrie est fermé en arrière (fig. 20 et 21). Un pincement apical de l'interstrie

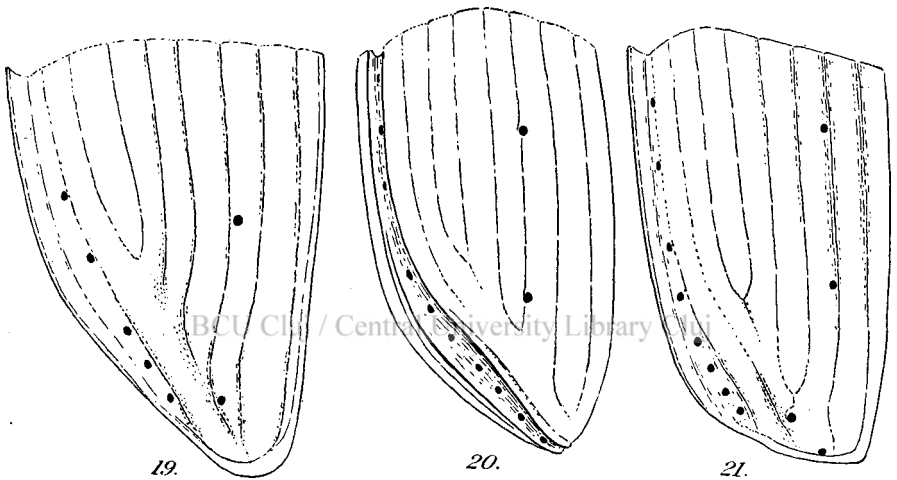


FIG. 19 à 21. Partie apicale de l'élytre chez différents Carabiques ($\times 10$). — Fig. 19. *Spelaeonebria initialis* Peyer — Fig. 20. *Chivina (Scolyptus) planiceps* Putz. — Fig. 21. *Haptoderus amblypterus* Chaud.

l'a supprimé et c'est la striole résultant de l'union des 5^e et 6^e stries qui marque sa place et limite à cet endroit le champ cubital.

Constatons enfin que la carène apicale, si remarquable chez les *Trechinae*, mais qu'on retrouve sur l'élytre de bien d'autres Carabiques, est située précisément à la limite du champ cubital. Nous verrons plus loin comment elle a dû être déterminée par une torsion du champ radial.

NERFS DU TRONC COSTO-RADIAL. — Deux nerfs pénètrent dans l'élytre par la tête articulaire et se portent dans l'épipleure. En raison de la forte chitinisisation du bord marginal de l'élytre et de son épaisseur, le trajet de ces nerfs est assez difficile à suivre. J'ai cependant pu les étudier commodément chez les petites espèces des *Trechinae*, dépigmentées, à téguments bien transparents. On peut chez elles déplier l'épipleure, en s'aidant de quelques sections transversales, lorsque le rebord marginal

ne forme pas une gouttière trop explanée. C'est le cas en particulier des *Aphaenops*. Je décrirai donc la distribution des nerfs chez les *Trechinae*, qui constituent un matériel de choix pour cette étude, et ce sera par l'examen de l'évolution de la série ombiliquée qu'il sera ensuite facile de se rendre compte que cette distribution est la même chez tous les *Adephaga*.

Les deux nerfs du tronc costo-radial de l'élytre sont donc, dès leur

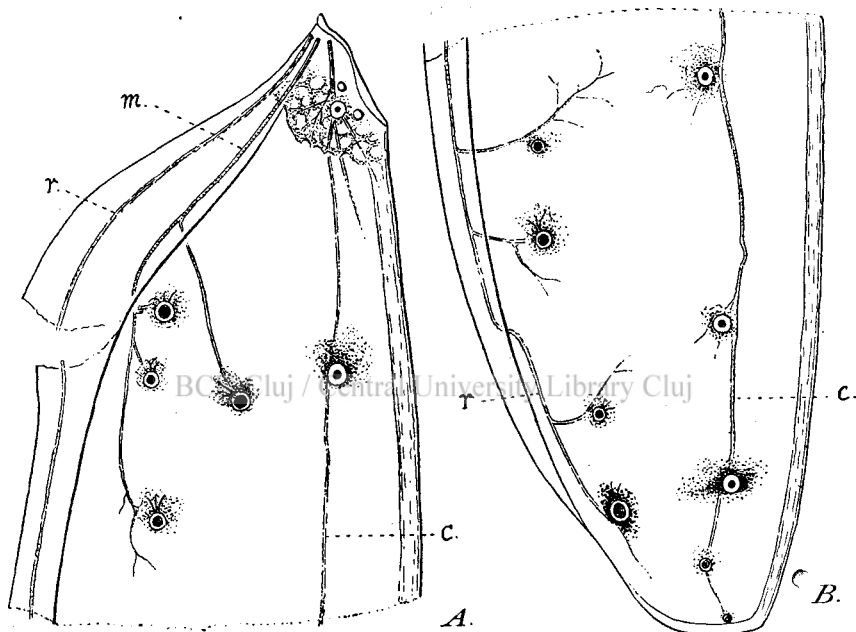


FIG. 22. Elytre gauche de l'*Aphaenops Cerberus* Dieck ($\times 55$) (imprégnation à l'azotate d'argent). — A, moitié basale; B, moitié apicale. — c, nerf 2^e cubital, innervant les soles discales et le triangle apical; m, nerf médian, avec ses deux branches innervant les fouets du groupe huméral de la série ombiliquée (non agrégée); r, nerf radial, innervant les fouets du groupe postérieur.

origine, des nerfs de l'épipleure. L'un d'eux se place vers le milieu de l'épipleure qu'il parcourt presque jusqu'à son extrémité apicale; appelons-le pour le moment le grand nerf de l'épipleure. Si l'on déplie l'épipleure (fig. 22, A), on voit qu'il est placé en dehors par rapport au deuxième nerf. Arrivé dans la partie apicale de l'épipleure, ce nerf passe dans le disque de l'élytre, croisant le bord marginal et se loge dans le 9^e interstrie. Il donne leur innervation aux fouets du groupe postérieur de la série ombiliquée (fig. 22, 24 et 42).

Le deuxième nerf de l'épipleure, nerf interne, ou encore petit nerf de

l'épipleure, est aussi gros que le premier, mais plus court. Il se place, dans la partie préhumérale de l'épipleure, contre le bord marginal, dans l'angle dièdre formé par l'épipleure et le bord du disque (fig. 15 et 22). Avant d'atteindre l'angle huméral de l'élytre, il donne une branche interne qui passe de l'épipleure dans le disque en croisant le bord marginal, puis qui s'engage dans le 7^e interstrie. Le premier pore sétigère de la série ombiliquée « régulière » d'un *Trechus* se trouve presque exactement sur l'origine de cette branche et en reçoit son innervation (fig. 15). Lorsque la série ombiliquée est « irrégulière », il est facile de constater que c'est ce même premier pore qui se trouve en dedans et est le pore « interne », sur le trajet de la branche, dans le 7^e interstrie (fig. 22, A).

Après avoir émis sa branche interne, le nerf atteint l'angle huméral, où se trouve le 2^e pore des séries ombiliquées régulières ou premier pore externe des séries irrégulières. A cet endroit il passe de l'épipleure dans le disque, croisant le bord marginal et se place dans le 9^e interstrie pour innerver les pores du groupe antérieur de la série ombiliquée. Ce nerf se termine toujours avant d'avoir atteint le milieu de l'élytre.

On voit donc que le bord marginal de l'élytre, c'est-à-dire le pli déterminé par l'épipleure, coupe en plusieurs endroits le trajet de ces nerfs. Ce pli apparaît comme une formation secondaire, postérieure à l'acquisition des nervures et qui s'est produite indépendamment d'elles. Ce repli de l'épipleure a dû évidemment se produire alors que l'aile antérieure était encore membraneuse, absolument de la même manière que les plis produits par le repliement des ailes postérieures du Coléoptère. Comme ces derniers, on le voit couper les nervures et les briser dans leur continuité primitive.

D'autre part les champs d'innervation des deux nerfs interfèrent sur le 9^e et dernier interstrie de l'élytre. L'idée se présente tout de suite que cet interstrie n'est pas homogène et doit être formé par la fusion de plusieurs nervures ; la région postérieure de cet interstrie, occupée par le groupe postérieur de la série ombiliquée doit représenter le reste d'une nervure plus antérieure de l'aile primitive, c'est-à-dire plus rapprochée du bord costal, que la partie de cet interstrie occupée par le groupe huméral de la série ombiliquée. La 8^e strie paraît cependant continue ; mais nous verrons que chez les *Zabrus* cette strie présente une déviation vers le milieu, que chez les Cicindélides (*Tetracha*) on trouve parfois un changement d'allure de la ponctuation du 9^e interstrie à ce niveau, enfin que chez certains *Trechinae*, comme *Trechosia solutilis* de l'Afrique

Australe, il existe une profonde fossette du 9^e interstrie séparant les deux groupes de la série ombiliquée (fig. 24).

Ces légers vestiges marquent certainement la place d'un décrochement des champs de l'aile qui a dû se produire à cet endroit et qui a eu pour résultat que le champ du nerf interne (7^e et base du 9^e interstrie) n'atteint plus le bord apical de l'élytre (fig. 24). Il est clair que le soulèvement de la carène apicale n'est pas autre chose qu'un témoin du pincement de la partie apicale de l'élytre résultant de ce décrochement. Si on voulait rétablir la forme primitive de l'élytre, il faudrait étaler cette carène en l'élargissant, prolonger sur elle jusqu'au bord apical les 7^e et 8^e et la partie basale du 9^e interstries et d'autre part prolonger la partie apicale du 9^e interstrie vers la base, sur l'épipleur.

Mais que représentent ces deux nerfs de l'épipleur, dont nous venons d'examiner les champs d'innervation sans les avoir encore identifiés ?

Je tiens pour certain que l'élytre est le résultat de la spécialisation d'une aile antérieure qui déjà servait à voler. Le groupement des nervures basales en deux troncs principaux ne s'est fait qu'après une évolution déjà longue et le fait que le repli de l'épipleur recoupe les champs de distribution des nerfs et par conséquent les nervures montre que ces champs étaient déjà spécialisés avant que l'aile ne devienne un étui. Il est donc infiniment probable que l'aile antérieure du Coléoptère, alors qu'elle était encore membraneuse, a dû subir un commencement d'évolution parallèle à celui de l'aile postérieure et nous pouvons par conséquent nous faire une idée de ce que devait être l'aile antérieure avant qu'elle se soit spécialisée à la fonction d'étui.

Or l'aile membraneuse des Coléoptères montre trois caractères évolutifs de grande importance : 1^o la nervure costale est excessivement réduite ; 2^o la radiale, fusionnée à la sous-costale, atteint un grand développement et s'épanouit jusqu'à l'apex de l'organe ; 3^o la médiane est aussi très développée et a même subi, chez les *Adephaga* (fig. 23), une coudure, un rebroussement à la base de la cellule médiane, aboutissant à la formation de l'*oblongum* (A. d'ORCHYMONT, 1920).

Ces considérations me font croire que le grand nerf de l'épipleur de l'élytre doit être le nerf radial.

En effet, puisque la nervure costale avait déjà au moins tendance à se réduire, comme dans l'aile postérieure, alors que l'élytre était encore membraneux, elle a dû continuer sa réduction et ne peut certainement pas avoir pris un développement prépondérant, car les évolutions régres-

sives sont irréversibles. Il ne doit donc pas exister de costale dans l'élytre, sinon la trace que nous avons vu discernable sur le pédoncule et peut-être le petit renflement du bord libre de la partie antérieure de l'épipleure qui se voit chez un *Aphaenops*. La sous-costale ne doit pas davantage exister pour la même raison. Elle est fusionnée à la base du radius dans l'aile membraneuse des Coléoptères et son nerf doit être représenté dans l'élytre par un petit rameau externe basal que le grand nerf de l'épipleure envoie vers le bord libre, chez *Aphaenops Cerberus*, tout au moins. C'est donc le radius qui doit former l'armature du bord externe de l'élytre et la distribution du grand nerf de l'épipleure, ou nerf radial,

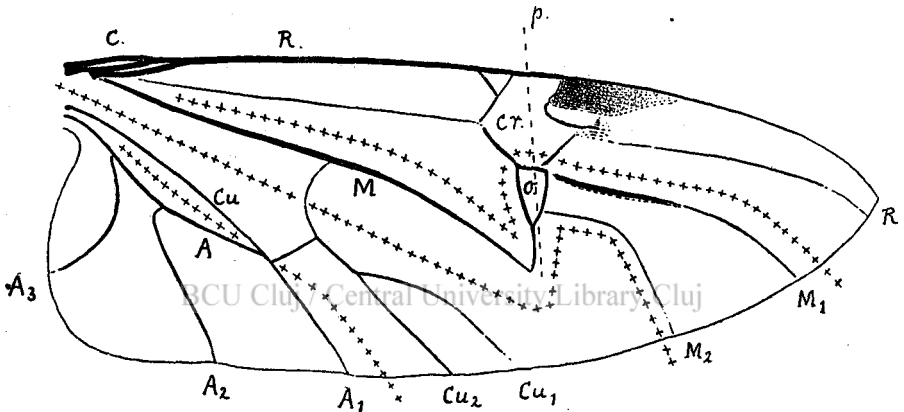


FIG. 23. Aile membraneuse d'un Adéphase (*Clivina*). — o, oblongum; cr, cellules radiales; p, zone des plis transverses.

Les lignes de croix séparent les champs : radial, médian, cubital et anal. Noter la torsion du champ médian dans la zone des plis transverses.

montre que le repli de l'épipleure s'est développé en dedans du champ radial dans la partie basale et le coupe au contraire dans la partie apicale, à partir d'une région certainement homologue de celle des cellules radiales de l'aile membraneuse (A. d'ORCHYMONT, 1920, p. 7), qui est aussi un endroit de moindre résistance où se produisent les plis transverses (fig. 23).

Si le grand nerf de l'épipleure est un nerf radial, le petit nerf qui se trouve immédiatement en dedans ne peut être que le nerf médian, avec ses deux branches M_2 et M_1 dans le 7^e et le 9^e interstries. La nervure médiane a une telle importance dans l'aile membraneuse des Coléoptères qu'il faut s'attendre à la retrouver bien développée sur l'élytre ; aussi me semble-t-il plus vraisemblable d'admettre que ce deuxième

nerf est le médian plutôt qu'un deuxième radial. Et puis n'est-il pas curieux de constater que le champ médian de l'élytre présenterait quelque analogie avec celui de l'aile membraneuse des Adéphages, en ce sens que dans les deux ailes il semble avoir été le lieu d'accidents évolutifs importants ? On peut se demander s'il n'y a pas eu quelque analogie à l'origine, entre les phénomènes qui ont produit le rebroussement de la médiane et la formation de l'oblongum des ailes membraneuses (A. d'ORCHYMONT, 1920, p. 11) et ceux qui ont déterminé le décrochement des champs de l'élytre au niveau du milieu du 9^e interstrie et le pincement apical du champ médian qui fait que ce champ n'atteint plus le sommet de l'élytre (fig. 24).

Malheureusement les données paléontologiques ne fournissent absolument aucune indication sur l'évolution de l'élytre des Coléoptères, que l'on voit apparaître brusquement au Trias, aussi évolués, semble-t-il, que les formes actuelles (A. HANDLIRSCH, 1908, pl. XXXIX). Peut-être connaîtra-t-on un jour

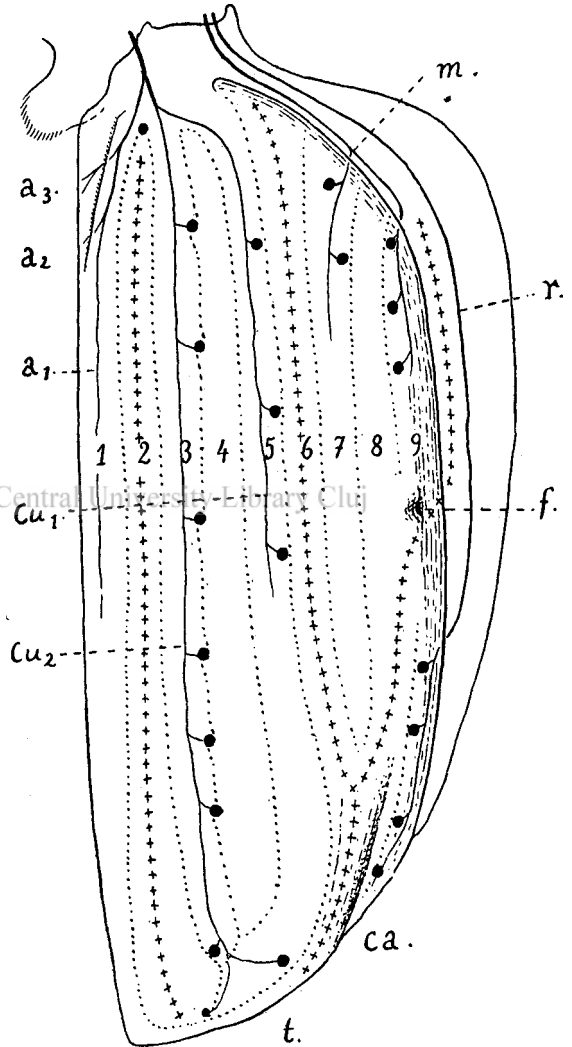


FIG. 24. Topographie de l'élytre d'un Adéphage (*Trechinae*). — *f.*, fossette du *Trechostia* à l'emplacement de la torsion du champ radial ; *ca.*, carène apicale ; *t.*, triangle apical.

Les lignes de croix séparent les champs : radial, médian, cubital et anal. Comparer le pincement apical du champ médian à la torsion du même champ médian dans l'aile membraneuse.

des restes de Coléoptères primaires qui pourront nous fixer sur la réalité des changements dont je viens d'essayer de retracer l'histoire dans l'élytre des *Adephaga*, d'après l'innervation. On peut cependant constater que chez la plupart des *Protoblattoidea* et *Blattoidea* du Carbonifère et du Permien (A. HANDLISCH, 1908, pl. XVI et suivantes), subcosta et radius ont tendance à former une forte côte

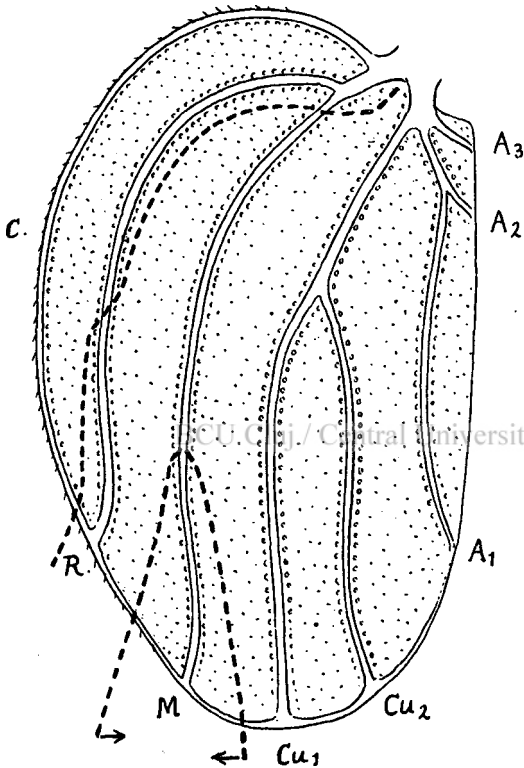


FIG. 25. Aile antérieure gauche du *Sphaeropsocus Künowi* Hag., de l'ambre de la Baltique (d'après HANDLISCH). — Les lignes pointillées indiquent la place du pli de l'épiptère et du pincement apical de l'élytre des Adéphages.

longitudinale qui pourrait préparer le repli d'un épiptère. Mais chez tous ces Insectes primitifs l'aile antérieure reste plane. On voit aussi (l. c., pl. I) que sur l'élytre de certains Orthoptères actuels la nervure radiale en forme l'armature du bord externe. Une indication plus importante encore est fournie, il me semble, par l'aile antérieure des Psocides, qui paraît constituer en quelque sorte un essai d'élytre dans une autre lignée que celle des Coléoptères, mais un simple essai qui est loin d'avoir atteint le même degré de spécialisation.

L'aile antérieure de certains Psocides (A. HANDLISCH, 1908, pl. III, fig. 6, et 1920, fig. 209) est parcourue par de grosses ner-

vures simples, non ramifiées, disposées absolument comme les champs de nervures que l'innervation de l'élytre m'a permis de reconnaître chez les Coléoptères. On distingue nettement, sur l'aile antérieure du *Sphaeropsocus Künowi* Hagen de l'ambre de la Baltique (fig. 25), une costale qui suit la marge externe de l'aile, une radiale bien développée et atteignant le bord apical, une médiane entière, détachée de la radiale

près de son origine, une cubitale divisée en deux branches qui atteignent le bord apical, trois anales enfin, dont l'une est suturale et les deux autres localisées dans la région périscutellaire. Il n'y aurait pas grandes modifications à faire subir à cette aile antérieure du *Sphaeropsocus* pour en faire un élytre de Coléoptère! Il suffirait d'y replier un épipleure suivant la ligne pointillée tracée sur la figure ci-contre et de supposer un pincement de la partie apicale qui supprime un segment apical de la médiane.

CONCLUSION. — Pour nous résumer, nous pouvons donc retenir les faits suivants (voir fig. 23 et 24) :

Les 1^{er}, 3^e, 5^e et 7^e interstries de l'élytre des *Adephaga* à 8 stries représentent respectivement les nervures An₁, Cu₂, Cu₁, M₂, et le 9^e interstrie est un interstrie complexe où se retrouvent les traces des nervures M₁ et R.

La région moyenne du 9^e interstrie est, comme la région des cellules radiales de la deuxième aile, une région de moindre résistance où les systèmes de nervures médianes et radiales se sont entremêlés. La carène apicale de l'élytre est une région pincée latéralement, en arrière de celle des cellules radiales, et dans cette région pincée ont disparu la partie apicale du champ médian et aussi une partie du bord externe du champ cubital chez les espèces, comme les *Pterostichus*, dont le 6^e interstrie est fermé en arrière.

Les interstries pairs de l'élytre correspondent aux espaces séparant les nervures. Le 6^e interstrie, qui sépare les cubitales des médianes, constitue la frontière entre les deux champs principaux de l'aile; aussi présente-t-il certains caractères qui en sont comme le souvenir.

Le repli de l'épipleure est secondaire par rapport à la spécialisation des champs de l'aile. L'arête de l'angle dièdre qu'il détermine recoupe les champs de l'aile et les nervures.

Les stries enfin sont des formations secondaires, c'est-à-dire développées lorsque l'élytre était déjà spécialisé à la fonction d'étui. Leur disposition a été déterminée dans les grandes lignes par celle des nervures préexistantes, mais elles ont été remaniées, tendant vers une disposition régulière qui se superpose à l'irrégularité de la répartition des nervures primitives. Ces remaniements sont surtout sensibles dans les anastomoses apicales des stries et le tracé continu de la 8^e strie.

La spécialisation de l'élytre à sa fonction d'étui s'est développée alors que l'aile antérieure membraneuse servait déjà à voler et non dès

le début de la formation des ailes. Des traces d'une première spécialisation à la fonction du vol subsistent en effet dans l'élytre. Il faut donc s'attendre à ce que les premiers ancêtres des Coléoptères soient des Insectes primitifs à quatre ailes membraneuses. Il est permis d'espérer que de nouvelles découvertes paléontologiques dans les terrains primaires en fassent un jour connaître des restes. En tous cas la curieuse analogie de l'aile antérieure des Psocides avec l'élytre des Coléoptères permet de supposer que cet ancêtre des Coléoptères a pu avoir des liens de parenté étroits avec celui des Psoques.

DEUXIÈME PARTIE

Dans le chapitre précédent la topographie des champs de l'élytre a été établie d'après l'innervation chez certains types spécialement choisis pour des raisons techniques. Il reste donc à voir comment les faits reconnus sur ces quelques types s'accordent avec les diverses variations de l'élytre des *Adephaga*. Cette étude comparative fera l'objet de la deuxième partie de ce mémoire.

J'examinerai tout d'abord l'évolution des soies et la manière dont se forment leurs deux groupements les plus importants pour la systématique, c'est-à-dire le groupe apical et la série ombiliquée. Puis je passerai en revue tous les types d'élytres des *Adephaga* qu'il m'a été possible d'examiner, en signalant pour chacun d'eux les particularités évolutives qui leur sont spéciales.

I. Évolution du groupe apical.

Les dernières soies du 3^e interstrie, innervées par la terminaison du nerf 2^e cubital (fig. 24), se spécialisent par leur position, pour constituer un « groupe apical » toujours très caractéristique suivant les lignées et auquel on n'a jamais prêté attention.

L'état le plus simple est certainement fourni par les *Amblytelus* australiens (fig. 53), appartenant à la sous-famille des *Pterostichinae*. Chez eux tous les interstries impairs portent des séries discales et deux soies du 3^e interstrie commencent à s'isoler sur sa partie apicale.

Les Lébiites (fig. 57 et 58) n'ont qu'une seule soie apicale qui se place contre le bord apical. Cette soie disparaît chez les Brachynites (fig. 42 et 59) ; mais en général le groupe apical est formé par 3 soies, dont l'une (soie apicale antérieure) reste accolée dans le 3^e interstrie à la crosse apicale de la 2^e strie, la deuxième se porte en dehors (soie apicale externe), la troisième enfin s'accole au bord apical (soie apicale interne ou soie marginale). Ainsi se trouve constitué un « triangle apical », toujours bien développé chez les *Trechinae* (fig. 16, 17 et 18), et qui constitue en somme un stade peu avancé de l'évolution du groupe apical.

Lorsqu'il existe ainsi un « triangle », la soie externe est venue s'accoler au côté interne de la carène apicale, contre la terminaison de la 5^e strie, détournant le champ cubital (voir p. 25).

Il peut naturellement arriver que l'une ou l'autre soie du triangle s'atrophie et disparaisse. La soie marginale manque assez souvent chez les *Trechinae*, la soie externe bien plus rarement. Chez les *Epaphius* la soie antérieure, située loin en avant sur le disque, représente seule le triangle. Le *Brosicus cephalotes* porte une seule soie apicale qui est cette même soie antérieure, mais les autres espèces du genre n'ont plus aucune soie à l'extrémité apicale de leur champ cubital.

Quand il est normalement développé, le triangle apical se trouve donc toujours en connexion directe avec la terminaison du 3^e interstrie. Toujours il existe en dehors de la soie externe une strie continue, soit la 3^e, soit la 5^e, qui isole l'aire occupée par le triangle, de la terminaison du 7^e interstrie (voir fig. 16, 17 et 18).

Chez un certain nombre de groupes de Carabiques, et en particulier chez les *Pterostichus* et les *Harpalus*, les soies apicales montrent une évolution différente. La soie externe et souvent aussi la soie antérieure, rarement les trois soies (fig. 26) émigrent en dehors et se placent dans le 7^e interstrie. Il n'y a naturellement pas de carène apicale chez ces espèces ; la 5^e strie ne détoure plus le champ cubital et le 7^e interstrie se prolonge à l'apex jusque sur l'emplacement des soies apicales où il s'unit largement au 3^e interstrie (fig. 26 et 27). Deux soies se trouvent ainsi sur la terminaison du 7^e interstrie chez les *Pterostichus* et *Harpalus* une seule chez les *Platynus*.

J'ai naturellement recherché d'où venait l'innervation de ces soies du 7^e interstrie. Chez *Harpalus fulvus* Dej., j'ai constaté que leur nerf vient bien du 3^e interstrie et croise les 4^e, 5^e, 6^e et 7^e stries en passant entre leurs piliers squelettiques. Il est clair qu'après la migration externe

de ces pores apicaux, les stries se sont reformées sur la partie apicale de l'élytre et n'ont par conséquent plus aucun rapport avec la topographie primitive de l'organe.

Nous verrons plus loin, à propos des *Percus*, que les espèces de ce genre pourvues de côtes présentent un terme ultime de cette évolution des soies apicales. Chez ces espèces le développement de la côte du 7^e interstrie refoule encore davantage en dehors les deux soies apicales qui se trouvent alors intimement accolées à la terminaison de la série ombiliquée.

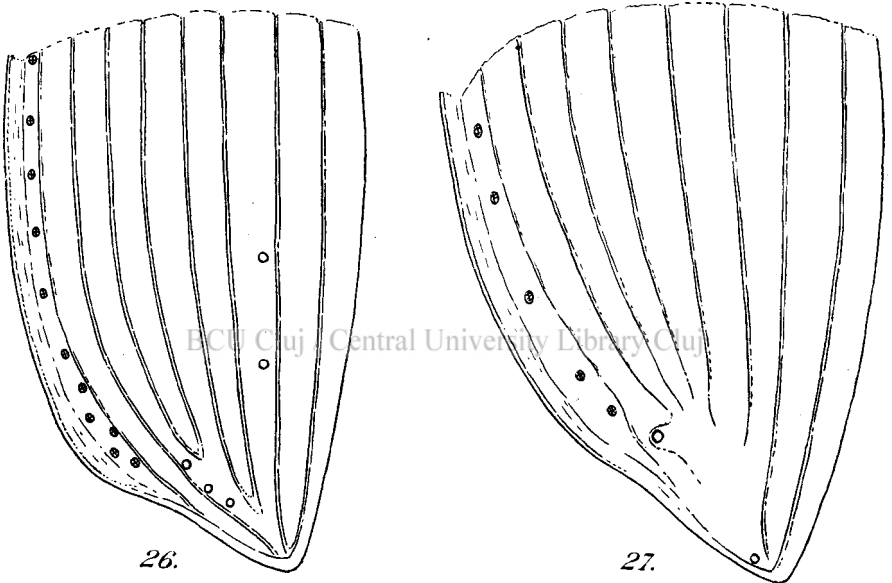


FIG. 26 et 27. — Partie apicale de l'élytre de deux *Harpalinae* ($\times 15$). — Fig. 26. *Anisodactylus heros* F. — Fig. 27. *Actinopus cylindraceus* Erm.

Aucun auteur n'a jamais porté attention à ces soies apicales de l'élytre des Carabiques. Elles semblent cependant devoir rendre de grands services pour la Systématique.

II. — Évolution de la « série ombiliquée ».

L. GANGLBAUER (1904, p. 191), dans une étude systématique des genres de *Trechinae* cavernicoles, a constaté que chez les *Duvalius* les quatre pores sétigères, qui forment la *series umbilicata* au niveau de l'épaule, sont régulièrement alignés dans la gouttière marginale, tandis

que chez les *Anophthalmus* et les *Aphaenops* ces quatre pores ne sont plus alignés, mais sont plus ou moins écartés les uns des autres et éloignés de la gouttière, plus ou moins rejetés sur le disque. Il en avait conclu que chez les Cavernicoles très évolués, cette *series umbilicata* se désagrège et que suivant les cas c'est tantôt le premier, tantôt le second ou le troisième pore dont le rejet en dedans est plus grand que celui des autres pores (voir fig. 28, 29 et 30).

Intrigué par ce déplacement des pores huméraux des *Trechinae* cavernicoles, je me suis depuis longtemps attaché à examiner minu-

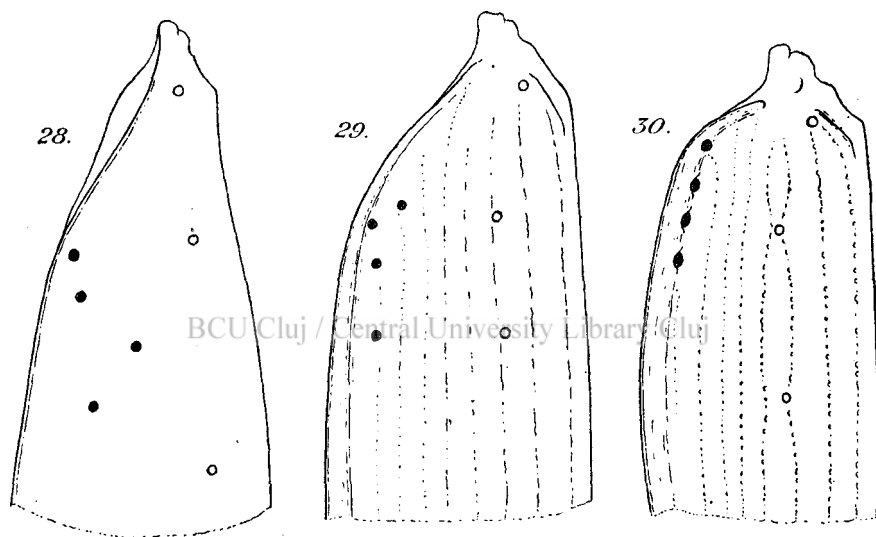


FIG. 28 à 30. Groupe huméral de la série ombiliquée chez divers *Trechinae*. — Fig. 28. *Aphaenops Pluto* Dieck. — Fig. 29. *Anophthalmus Mariae* Schatzm. — Fig. 30. *Duvalites cognatus* Friv.

tieusement leurs rapports avec les stries externes de l'élytre. Ces rapports sont difficiles à saisir, car les stries externes sont presque toujours effacées et mal discernables près de l'épaule ; cependant, en examinant de grandes séries d'exemplaires de toutes les espèces de *Trechinae* connus, je suis arrivé à la certitude que la série ombiliquée appartient au 9^e interstrie, sauf le premier pore de la série ombiliquée régulière d'un *Trechus* ou d'un *Duvalius* qui se trouve toujours vers l'origine de la 7^e strie ; le pore refoulé en dedans des séries ombiliquées désagrégées est toujours ce même premier pore, plus ou moins déplacé le long de la 7^e strie et reporté ainsi en dedans des autres pores et à un niveau qui leur est plus ou moins postérieur (JEANNEL, 1922, p. 163). De plus j'avais reconnu

que l'écartement relatif des 2^e, 3^e et 4^e pores (pores externes), ainsi que celui des pores du groupe postérieur de la série ombiliquée, tenait à ce que la 8^e strie, contre laquelle ils se trouvent, est plus ou moins écartée de la gouttière marginale chez les Cavernicoles et que les pores s'espacent plus ou moins le long de cette strie.

Cette migration des pores de la série ombiliquée le long des stries chez les Cavernicoles semblait fort curieuse. L'idée venait tout d'abord qu'elle devait être liée à quelque évolution adaptative, peut-être en rapport avec l'effacement considérable des épaules chez ces espèces

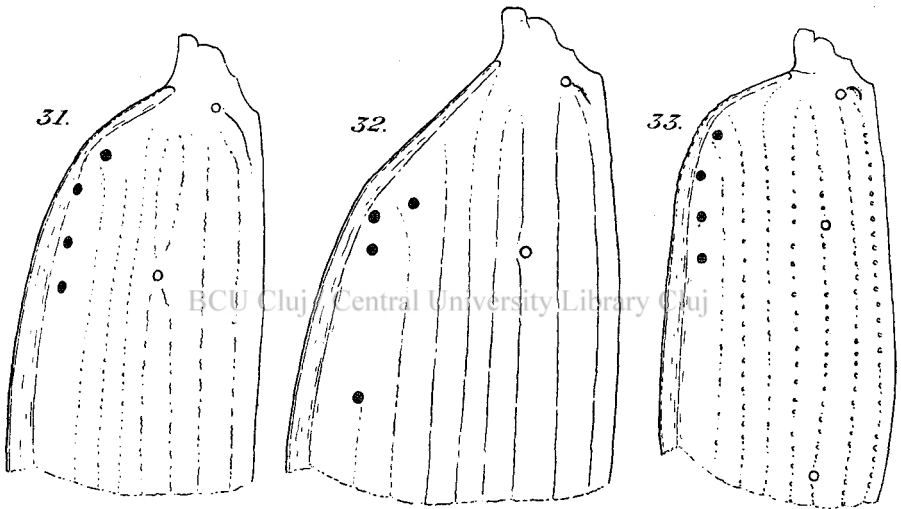


FIG. 31 à 33. Groupe huméral de la série ombiliquée chez divers *Trechinae*. — Fig. 31. *Anophthalmus Carminati* Dod. — Fig. 32. *Typhlotrechus Bilimeki* St. — Fig. 33. *Pseudanophthalmus Menetriesi* Motsch.

depuis longtemps aptères, dont le métathorax alifère a subi une régression profonde. Un point cependant m'avait frappé et semblait inexplicable, c'est que tandis que les 1^{er}, 3^e et 4^e pores subissent des déplacements parfois considérables, par contre le 2^e pore (ou 1^{er} pore externe des séries désagrégées) reste toujours à sa place dans la gouttière marginale, près de l'angle huméral, comme s'il y était solidement attaché !

Eh bien ! l'étude de l'innervation de la série ombiliquée prouve qu'on s'est jusqu'à présent totalement mépris sur cette migration des pores sétigères. Comme cela arrive trop souvent, l'évolution de l'organe a été suivie à rebours. Ce n'est pas la série ombiliquée régulière d'un *Trechus* qui est primitive, mais celle de l'*Aphaenops* ! Il ne s'agit pas du tout d'une désagrégation évolutive de la série ombiliquée, mais au

contraire de la formation d'une série ombiliquée régulière, par agrégation marginale des soies primitives disséminées sur le disque de l'élytre. Cette agrégation se trouve réalisée chez l'immense majorité des Adéphages actuels et particulièrement chez les Lucicoles ; mais les vieux relictés des cavernes, avec leurs caractères archaïques dissimulés sous des formes très évoluées, nous donnent une fois de plus l'indication du type primitif d'où sont dérivés les organes des Lucicoles.

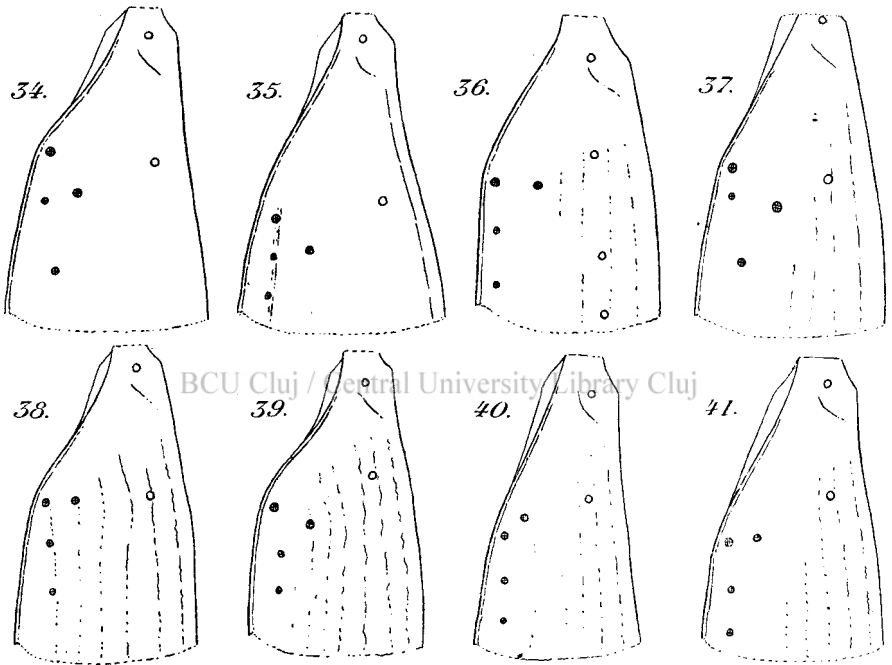


FIG. 36 à 41. Groupe huméral non agrégé de la série ombiliquée des *Aphaenops*. — Fig. 34. *A. Cerberus* Dieck et *A. crypticola* Lind. — Fig. 35. *A. Tiresias* La Br. — Fig. 36. *A. bucephalus* Dieck. — Fig. 37. *A. Leschnaulti* Bonv. et *A. Jeanneli* Ab. — Fig. 38. *A. Ehlersi* Ab. — Fig. 39. *A. Pandellei* Lind. et *A. vasconicus* Jeann. — Fig. 40. *A. Minos* Lind. — Fig. 41. *A. Chaudoiri* Bris.

Les preuves concrètes de l'exactitude de cette interprétation ne manquent pas.

Le 2^e pore (1^{er} pore externe des séries non agrégées) est fixe, parce qu'il se trouve exactement au point où le nerf 1^{er} médian passe de l'épipleuré dans le 9^e interstrie. C'est le premier de la série des pores du 9^e interstrie. Il n'a donc pas eu à changer de place si les pores se déplacent du disque vers la gouttière marginale ; il est certain par contre qu'il devrait être déplacé comme les autres vers le centre de l'élytre, si les

pores se déplaçaient de la gouttière vers le disque, comme on le croyait. Sa fixité indique donc que les autres pores se déplacent du disque vers la gouttière.

Le pore interne des *Aphaenops* reçoit son innervation du nerf 2^e médian, dans le 7^e interstrie (fig. 22). On peut évidemment supposer, dans l'hypothèse où les pores se déplaceraient de la périphérie vers le centre, que ce premier pore émigrant dans le 7^e interstrie ait entraîné son nerf avec lui. Mais que penser du *Duvalites* (fig. 15) dont le premier pore est dans la gouttière et dont le nerf s'avance cependant dans le 7^e interstrie où il n'a aucune soie à innerver ? Le nerf du 7^e interstrie du *Duvalites* reste comme un souvenir d'une série de soies sur cet intervalle, comme d'ailleurs le nerf du 5^e interstrie où se trouvent parfois encore des soies. Est-ce la même soie qui se trouve très en arrière chez *Aphaenops*, plus près de l'épaule chez *Anophthalmus*, dans la gouttière chez *Duvalites* ? ou est-ce une série de soies dont un seul élément s'est conservé, mais pas le même, suivant les cas ? La première hypothèse paraît bien répondre à la réalité, car on ne connaît pas d'exemple qu'il y ait plusieurs soies et toutes les positions intermédiaires entre le stade *Aphaenops* et le stade *Duvalites* s'observent chez les *Trechinae* cavernicoles¹ ; Il faut donc admettre que s'il existe un nerf dans le 7^e interstrie du *Duvalites*, c'est que le premier pore de la série ombiliquée a dû jadis se trouver sur ce 7^e interstrie.

Dans d'autres groupes de Carabiques que les *Trechinae*, on trouve encore d'autres indices du sens de la migration des fouets de la série ombiliquée. Chez les *Brachynus* la série ombiliquée humérale est formée par 8 à 9 petits fouets alignés dans la gouttière marginale. *Brachynillus Varendorffi*, des grottes de l'Afrique orientale, porte à la même place 11 fouets épars sur le disque en dedans de la gouttière (fig. 42). L'imprégnation à l'azotate d'argent montre que les 6 fouets antérieurs sont innervés par le nerf du 7^e interstrie (M_2), les 5 fouets postérieurs par le nerf du 9^e (M_1). Le nerf du 7^e interstrie s'étend loin en arrière, comme les autres nerfs du disque, parce que l'espèce est pubescente.

Le cas du *Brachynillus* ne peut pas s'interpréter autrement que comme un début d'agrégation d'une série ombiliquée marginale, au dépens de fouets formés par différenciation des poils des parties latérales du disque.

1. Les figures 28, 29 et 30 indiquent les deux positions extrêmes et une intermédiaire, mais ces trois stades peuvent être reliés par toutes les gradations possibles dans les mêmes genres.

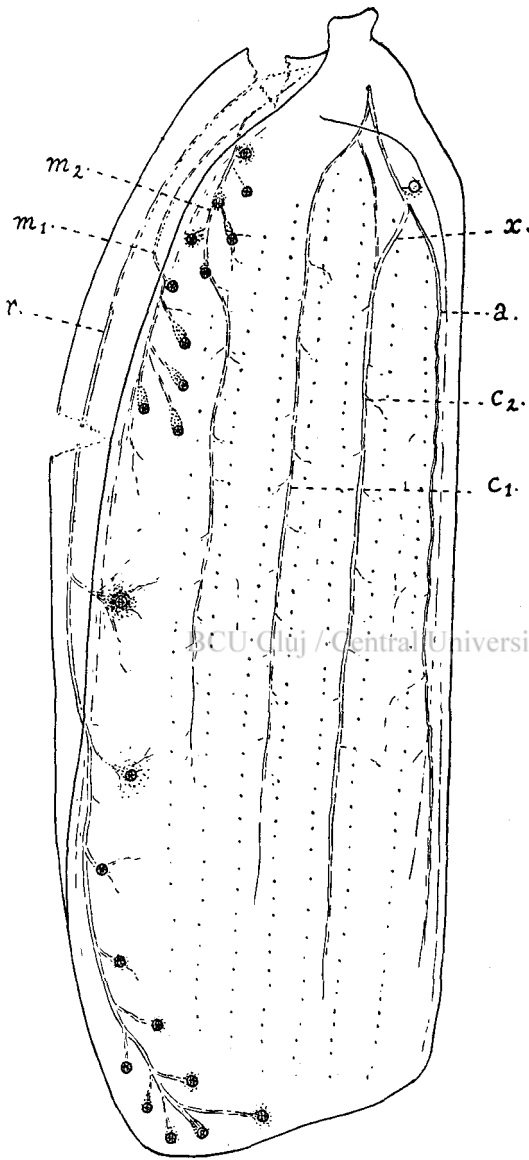


FIG. 42. Elytre gauche du *Brachynillus Varendorffi* Reitt. (*Brachyninae*) ($\times 30$) (imprégnation par l'azotate d'argent). — *r*, nerf radial innervant les 11 fouets postérieurs de la série ombiliquée; *m*₁, nerf 1^{er} médian, innervant 5 fouets du 9^e interstrie dans le groupe huméral; *m*₂, nerf 2^e médian, innervant 6 fouets du 7^e interstrie dans le groupe huméral; *c*₁, nerf 1^{er} cubital; *c*₂, nerf 2^e cubital; *a*, nerf anal; *x*, anastomose du nerf anal avec le 2^e cubital, laissant supposer que des nervures anales sont peut-être fusionnées aux cubitales, dans le 3^e interstrie.

On ne peut pas supposer en effet que ces 11 fouets proviennent de la gouttière par migration centripète; ils sont trop nombreux pour cela.

On peut même voir directement parfois que les pores sétigères se sont déplacés en direction centrifuge. *Spelaeonebria initialis* Peyer. possède une série ombiliquée formée par un grand nombre de petits fouets échelonnés sur toute la longueur du 9^e interstrie. Les cadres d'insertion de ces fouets ne touchent pas la 8^e strie qui est en dedans d'eux et on peut voir qu'ils ont dû s'en écarter, car il existe entre eux et la strie un petit sillon cicatriciel qui ne peut pas provenir d'autre chose que de leur déplacement (fig. 45).

Tout porte donc à croire que la série ombiliquée agrégée dans la gouttière marginale est le terme d'une migration centrifuge des soies qui gagnent la bordure de l'élytre. Il n'est pas indifférent de rappeler à ce propos que les soies

discales semblent participer à la même tendance. Celles du 3^e interstrie, lorsqu'elles sont très évoluées, se logent, en dehors, contre la 3^e strie, s'encastrent dans elle ou la refoulent en dehors, arrivant même parfois à franchir l'espace du 4^e interstrie (fig. 12). La soie basale est une soie anale qui a dû gagner la base de l'élytre. Le triangle apical, qui dépend du 3^e interstrie, a évolué vers le côté externe, poussant la soie apicale externe contre la carène apicale, c'est-à-dire dans le prolongement du 5^e interstrie (fig. 17 et 18) ou même au delà, dans le 7^e interstrie.

Il semble donc bien que nous soyons en présence d'un phénomène évolutif tout à fait général et qu'on puisse avancer que les soies se développent par différenciation de certains poils du disque de l'organe et que l'exercice de leur fonction leur donne une tendance à se déplacer vers le bord marginal.

Mais ce n'est pas tout. Il s'est certainement passé chez les *Aphaenops* (fig. 28 et 34 à 41) quelque chose qui a empêché l'agrégation des fouets dans la gouttière marginale. Leur série ombiliquée non agrégée n'est pas seulement le fait d'un état primitif ; elle porte aussi les traces d'une évolution particulière.

Quoique les stries soit très difficiles à discerner sur leurs élytres, on voit que, malgré le rétrécissement considérable du corps au niveau des épaules, les 9^e et 8^e interstries sont très élargis et que les 7^e, 6^e, 5^e et parfois 4^e interstries sont au contraire amincis, comprimés entre les interstries externes hypertrophiés et les premiers interstries de forme normale. Il résulte de ce grand élargissement des deux interstries externes que le fouet du 7^e interstrie est rapproché du milieu de la largeur de l'élytre et que les pores discaux du 3^e interstrie paraissent plus rapprochés de la suture que d'habitude. Ces pores discaux sont même collés à la 2^e strie, tandis que leur évolution normale chez les autres *Trechinae* les porte au contraire contre la 3^e. Cet élargissement du 9^e et du 8^e interstrie, qui rejette considérablement en dedans les 8^e et 7^e stries, contribue beaucoup à donner son aspect irrégulier à la série ombiliquée des *Aphaenops* ; il est bien probable qu'il s'agit là d'une disposition adaptative. Ces deux interstries externes recouvrent la rangée de stigmates abdominaux et on peut se demander si leur agrandissement, chez ces espèces strictement sténhygrobie et d'apparence physogastre, n'est pas lié à la production sous les élytres d'une chambre respiratoire, régularisant la saturation en eau de l'air respiré. Peut-être même la fonction inconnue

des fouets est-elle plus ou moins directement en rapport avec la respiration.

L'évolution de la série ombiliquée des *Trechinae* se fait donc suivant certaines règles qu'il est possible de formuler de la façon suivante :

I. Des fouets se spécialisent dans le domaine des nerfs médian et radial, sur les 7^e et 9^e interstries, à savoir : 1 fouet sur le 7^e interstrie (nerf 2^e médian), 3 fouets sur la partie proximale du 9^e interstrie (nerf 1^{er} médian), 4 fouets sur la partie distale du 9^e interstrie (nerf radial).

II. L'évolution normale de ces fouets les fait se déplacer vers la bordure de l'élytre et se placer dans la gouttière marginale. Ceux du domaine du nerf radial se groupent dans la partie apicale, les quatre fouets du domaine du médian, dans sa région humérale. Ces deux groupements sont déterminés par le fait que les nerfs passent de l'épipleure dans le disque à ces deux endroits et que les fouets sont comme attirés par leurs nerfs à ces points de passage. Cette évolution nous fait passer du type *Anophthalmus* (fig. 29 et 31) au type *Duvalius* et *Trechus* (fig. 30) ; elle répond à l'« agrégation » de la série ombiliquée.

III. Chez les Cavernicoles physogastrés¹, comme les *Aphaenops*, l'élargissement des interstries externes de l'élytre contrecarre la migration des fouets vers la périphérie et est cause que le groupe huméral reste épars sur la moitié externe du disque de l'élytre (fig. 28).

IV. Lorsqu'une soie émigrant vers la périphérie produit une déviation d'une strie, celle-ci peut se reformer secondairement en arrière de la soie. La soie semble donc alors avoir changé d'interstrie. Les *Trechinae* ne fournissent guère d'exemple de ce phénomène, mais on observe dans d'autres groupes (*Bembidium*, *Pogonus*) que la racine de la 7^e strie se reforme en dedans du 1^{er} pore de la série ombiliquée (fig. 48 et 49), de façon que ce pore paraît appartenir au 8^e ou 9^e interstries. La chose s'explique, sachant que les stries sont des organes de soutien développés secondairement dans l'élytre. L'évolution du triangle apical nous en a d'ailleurs déjà donné des exemples typiques.

DIFFÉRENTS TYPES DE SÉRIES OMBILIQUÉES. — Il n'y a pas de série ombiliquée chez les Aquatiques (*Dytiscidae*, *Gyrinidae*) ; par contre elle manque très rarement chez les *Adephaga* terrestres. A première vue, il

1. Il est bien entendu qu'il ne s'agit pas d'une physogastrie semblable à celle des myrmécophiles, dont les segments du corps sont distendus, mais d'une fausse physogastrie produite par l'arrondissement des élytres enfermant une provision d'air saturé d'humidité.

semble exister deux types de série ombiliquée. Chez beaucoup de genres les fouets sont très nombreux, atteignant parfois le nombre de 50 et sont à peu près régulièrement alignés sur toute la longueur de la gouttière marginale ; chez d'autres ils sont en petit nombre et nettement agrégés en deux groupes, l'un huméral, l'autre apical. En réalité, toutes les transitions s'observent entre ces deux états. Les séries agrégées en deux groupes sont les plus spécialisées ; leurs fouets, en petit nombre très constant, ont acquis des positions bien déterminées. Au contraire les

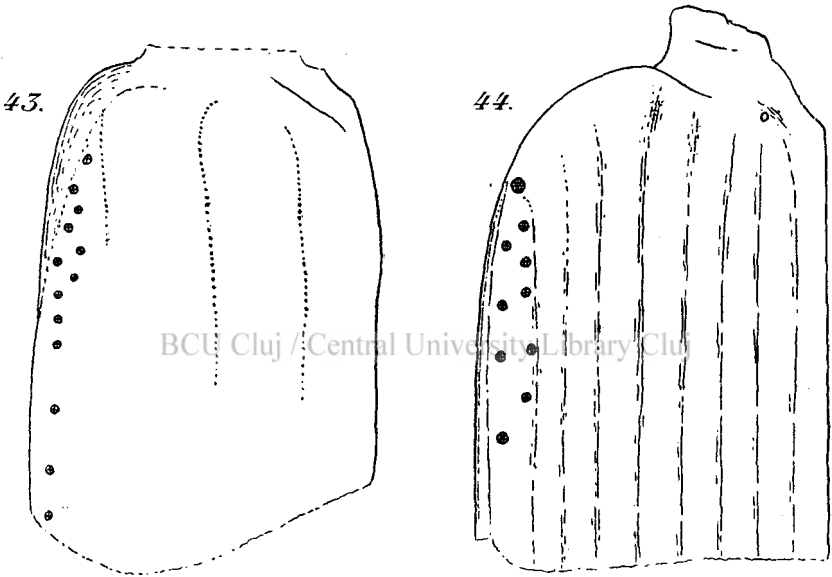


FIG. 43 et 44. Types archaïques de séries ombiliquées, groupe huméral. — Fig. 43. *Pausus turcicus* Friv. (*Pausidae*). — Fig. 44. *Zoiphium olens* Rossi (*Galeritinae*).

séries ombiliquées à grand nombre de fouets sont les plus primitives ; le nombre de leurs fouets, très variable, varie souvent beaucoup dans la même espèce (*Molops piceus*), et au fur et à mesure que ce nombre diminue, on voit les fouets antérieurs se serrer à l'épaule et un espace se former dans la région médiane, par atrophie des fouets médians, de façon qu'il est presque toujours possible de distinguer à ce niveau la séparation des deux groupes.

La série ombiliquée formée d'un grand nombre de fouets a dû se développer souvent chez des espèces pubescentes, par spécialisation d'un grand nombre de poils des interstries latéraux de l'élytre. *Brachynillus Varendorffi* Reitt., des grottes de Tanga (fig. 42), nous montre une

série ombiliquée de Brachynide, non encore agrégée. On trouve 22 fouets irrégulièrement disposés sur le 9^e interstrie ; 11 appartiennent au nerf médian, 11 au nerf radial. L'alignement dans la gouttière marginale de ces fouets épars produira la série ombiliquée de 30 (10+10) à 14 fouets (6+8) des *Brachynus*.

Certains *Paussus*, comme *Paussus turcicus* Friv. (fig. 43) ont une série ombiliquée non agrégée, tout à fait semblable à celle du *Brachy-*

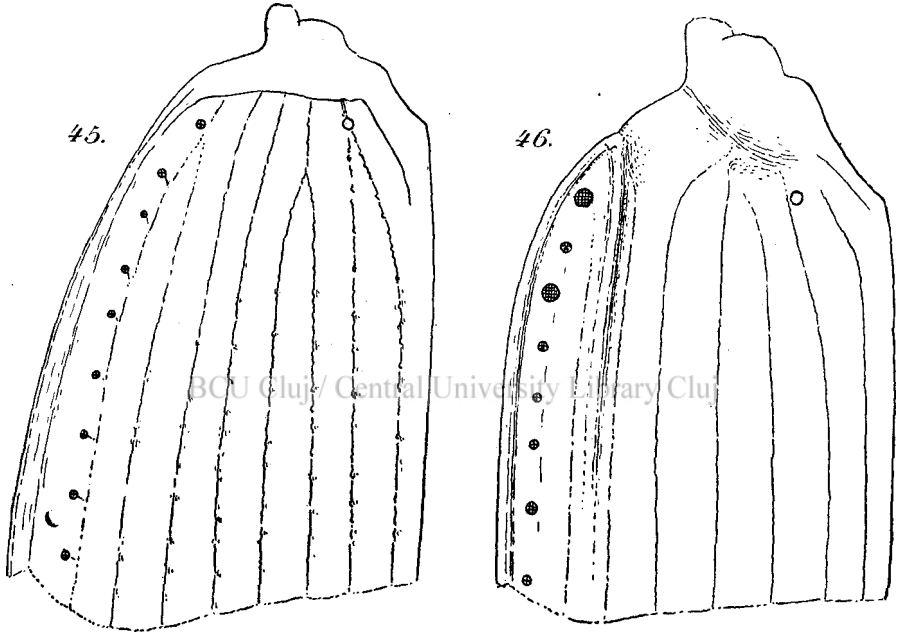


FIG. 45 et 46. Groupe huméral de la série ombiliquée chez divers Carabidae. — Fig. 45. *Spelaeonebria initialis* Pey. (*Nebrinae*). — Fig. 46. *Molops* (*Typhochoromus*) *Stolzi* Mocz. (*Pterostichinae*).

nillus. Ce fait confirme une fois de plus que ces curieux Myrmécophiles sont bien des *Adephaga*. Les fouets ne sont pas davantage agrégés chez les *Zoiphium* (*Galeritinae*) ; chez eux (fig. 44) le groupe huméral comprend 10 fouets, dont certains sont très grands et aplatis en lanières. Le 7^e interstrie semble n'avoir fourni qu'un seul fouet. Le 1^{er} pore, plus gros que les autres, s'est déjà logé dans la gouttière, les 9 autres pores du groupe huméral sont épars sur l'interstrie, mais le groupe apical est formé par contre de 10 pores régulièrement alignés.

Les *Siagona* et les *Omphreus* (fig. 55 et 56) portent une série ombiliquée de fouets nombreux (environ 30) sur le 9^e interstrie ; mais ils sont remarquables par le fait qu'ils ont aussi une série de soies simples sur le

7^e interstrie, c'est-à-dire dans le domaine du nerf 2^e médian. Il semble bien que chez ces Coléoptères de forme très plate, adaptée à la vie sous les pierres et sous les écorces, les soies discales ne puissent exister sur le milieu de l'élytre. Le domaine du nerf cubital n'a pu fournir qu'une soie simple à la base du 5^e interstrie et par compensation les soies du 7^e interstrie sont restées simples, seules celles du 9^e évoluant en fouets.

Des séries ombiliquées nombreuses et régulièrement alignées (fig. 45), sans trace de séparation en deux groupes, sont offertes par les *Carabus*

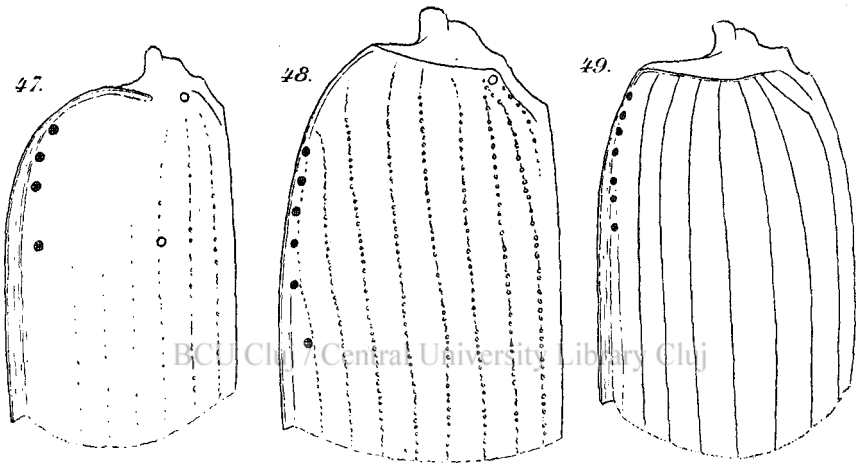


FIG. 47 à 49. Groupe huméral de la série ombiliquée chez divers *Carabidae*. — Fig. 47. *Tachys bisulcatus* Nic. (*Bembidiinae*). — Fig. 48. *Pogonus luridipennis* Germ. (*Pogoninae*). — Fig. 49. *Zabrus tarctus* Zimm (*Pterostichinae*).

(de 30 à 50 fouets). Les *Nebria* (15 fouets), les *Chlaenius* (24), les *Licinus* (22), les *Brachynus* (15 à 20) montrent un début de séparation de deux groupes à peu près de même nombre. Chez les *Harpalinae* et les *Pterostichinae* le groupe apical a toujours quelques fouets de plus que le groupe huméral, et les plus antérieurs de ce dernier se serrent près de l'épaule; le nombre est très variable, même parfois dans la même espèce (de 9+13 à 5+6). Chez les *Platyninae*, à l'exception des *Omphreus*, le nombre des fouets tend à se fixer à 6 huméraux + 9 apicaux.

Ajoutons que la spécialisation des fouets ne comporte pas seulement une localisation et une diminution de nombre, mais aussi un développement plus considérable de certains d'entre eux. Le 1^{er} pore (du 7^e interstrie) et le 3^e pore (2^e du 9^e interstrie) prennent un développement prépondérant. J'en donne ci-contre un exemple typique, fourni par le *Typhlochormus Stolzi* Moc., *Molops* endogé des Alpes de Vénétie

(fig. 46), dont la série ombiliquée humérale est de plus encadrée par une côte saillante du 7^e interstrie.

La réduction progressive du nombre des fouets de la série ombiliquée nous fait donc passer ainsi de façon insensible aux types de *Carabidae* à fouets en petit nombre et de position bien fixée. C'est chez certaines sous-familles à mandibules pourvues d'une soie sur la face externe, que cette spécialisation est la plus avancée (*Pogoninae*, *Trechinae*, *Bembidiinae*, *Broscinae*).

Chez les *Pogoninae* (fig. 48) le nombre des fouets est encore variable : *Deltomerus* (11+11), *Thalassotrechus*¹ (7+7), *Pogonus* (6+6), *Patrobus* (4+4). Mais chez tous les *Trechinae* et tous les *Bembidiinae*, y compris les *Merizodini*², la série ombiliquée est constamment formée de 4 fouets huméraux très groupés et de 4 apicaux plus ou moins espacés. Nous avons vu plus haut, par quelle évolution se constitue ce type si constant de série ombiliquée. J'ajoute simplement ici qu'en dehors des *Trechinae*, on trouve aussi chez les *Bembidiinae* des types chez lesquels l'agrégation du groupe huméral n'est pas parfaite. C'est le cas des *Scotodipnus* et aussi du *Tachys bisulcatus* Nic. (fig. 47).

Dans la sous-famille *Broscinae*, les *Broscus* ont encore une série ombiliquée réduite (4+4), comme chez les *Trechus* et les *Bembidium*. Mais le curieux *Broscosoma baldense* Ros. des Alpes méridionales n'a plus qu'un seul fouet huméral et un autre apical ; et *Miscodera arctica* Payk. n'en a plus du tout. Il s'agit là évidemment d'une évolution régressive arrivant à la disparition totale de la série ombiliquée. Les *Omophron* (*Omophroninae*), sont, à ma connaissance le seul autre exemple de Carabiques sans série ombiliquée. Les *Omophron*, avec leur forme globuleuse, sont des véritables Aquatiques, vivant dans le sable détrempe au bord des rivières, et c'est probablement pour cela qu'ils n'ont pas plus de série ombiliquée que les *Dytiscidae*.

III. Variation de l'élytre dans la série des Adepfaga.

Pour terminer cette étude de l'élytre des *Adepfaga*, je passerai rapidement en revue les genres qui me sont connus dans les divers groupes systématiques de cet ordre et je chercherai à interpréter les conformations

1. Carabique marin de Californie, décrit par E. VAN DYKE comme appartenant aux *Trechinae*.

2. Genres *Ooplerus* Guér. de Nouvelle-Zélande, *Merizodus* Sol. de l'Amérique antarctique, *Brachydema* Sl., *Percodermus* Sl., *Pterocyltus* Sl. d'Australie et Tasmanie, *Idacarus* Lea, cavernicole de Tasmanie.

particulières de leurs élytres. Cette « application » des considérations morphologiques qui précèdent pourra peut-être fournir aux taxonomistes des matériaux utiles pour déceler les affinités, si difficiles à saisir, des divers groupes de *Carabidae* entre eux. Il semble bien, en effet, que malgré le nombre considérable des travaux systématiques sur cette grande famille, les classifications actuelles n'expriment pas toujours de façon satisfaisante les rapports phylogéniques des genres, qu'on ne pourra certainement connaître qu'après revision approfondie de tous les caractères de toutes les espèces.

Cicindelidae.

Pas trace de stries, ni de côtes sur les interstries, ni de carène apicale, chez les espèces paléarctiques tout au moins. Cette uniformité de l'élytre semble devoir être interprétée comme le fait d'une évolution très avancée de l'organe.

Quelques petites soies dans la moitié basale marquent l'emplacement du 3^e interstrie, chez les *Cicindela*. Ces soies sont mieux visibles sur la partie apicale de l'élytre de *Tetracha euphratica* Latr. La série ombiliquée est formée par 20 à 30 fouets, dont les quatre huméraux sont un peu plus gros que les autres.

Carabidae.

Il existe deux types bien différents d'élytres chez les *Carabidae*. L'un est arrondi au sommet jusqu'à l'angle sutural et présente seulement au niveau de la terminaison du champ radial une échancrure plus ou moins profonde, très développée surtout, semble-t-il, chez beaucoup d'espèces australiennes. Des pores sétigères apicaux du 3^e interstrie ont une tendance constante à se porter en dehors, vers les 5^e et 7^e interstries, de façon à constituer le triangle apical des *Trechus*, ou encore à devenir les soies apicales du 7^e interstrie des *Pterostichus* et des Harpales. La série ombiliquée de ce type d'élytre à sommet arrondi est formée par la spécialisation des soies du 9^e interstrie et d'une seule du 7^e interstrie.

Au contraire, l'élytre des *Lebia* et des *Brachynus* est largement tronqué au sommet, depuis la terminaison du champ radial jusqu'à l'angle sutural. Cette disposition résulte de ce que le pincement apical du champ médian, dont il a été question ci-dessus, est très faible chez les *Lebia*, presque nul chez les *Brachynus*, nul chez les *Pheropsophus*. Le 3^e inter-

strie ne porte jamais qu'un seul pore apical, qui ne marque aucune tendance à quitter sa place près de la 2^e strie pour se porter en dehors. On le trouve chez tous les *Lebiites*, placé contre le bord apical, dans l'axe de son interstrie ; il disparaît chez les *Brachynites*. La série ombiliquée de cet élytre largement tronqué au sommet se développe non seulement au dépens des soies du 9^e interstrie, mais aussi parfois d'un nombre relativement élevé (5 à 6) de soies du 7^e, dans la région humérale.

Ceci dit, nous passerons en revue l'élytre d'un certain nombre de types de *Carabidae*.

Je n'ai naturellement pas la prétention de refaire ici une systématique nouvelle des *Carabidae* d'après les seuls caractères des élytres, mais je présenterai cependant quelques vues qui me sont personnelles et qui s'appuient d'ailleurs sur d'autres considérations que la seule morphologie de l'élytre. C'est ainsi que je pense qu'il faut donner aux groupements élémentaires le rang de sous-familles en raison du grand nombre de divisions subalternes qu'ils comportent, mais je crois, d'autre part, qu'il faut ordonner ces sous-familles dans un certain nombre de grands groupes où nous verrons que les évolutions des organes, et en particulier celle de l'élytre, se font dans des directions parallèles. Certains des groupes que je présente ici sont sûrement bien homogènes, mais il en est d'autres, comme par exemple les *Pterostichitae* et *Lebiitae* qui devront être scindés en plusieurs, lorsque les sous-familles qu'ils renferment auront été mieux révisées.

1. Groupe CARABITAE.

Dans ce groupe de sous-familles, les cavités coxales intermédiaires sont ouvertes en dehors et les cavités coxales antérieures sont ouvertes en arrière, l'épimère ne touchant pas le prosternum (J.-L. LECONTE et G.-H. HORN, 1833, p. 6 ; L. BEDEL, 1895, p. 13 ; Th. SLOANE, 1920, p. 118). Les élytres sont arrondis au sommet, avec les pores apicaux en position normale sur le 3^e interstrie ; la série ombiliquée est nombreuse, peu spécialisée.

NEBRINAE. — Le nombre des stries est normal et leurs anastomoses à l'apex (fig. 19) témoignent d'une disposition assez primitive, soulignant les contours des champs de nervure. La carène apicale est bien visible, surtout chez *Spelaeonebria*.

Le 3^e interstrie porte parfois des soies discales et la série ombiliquée est formée d'une quinzaine de fouets alignés (fig. 45).

Les *Leistus* montrent une curieuse atrophie du groupe apical de la série ombiliquée (5+0)¹.

CARABINAE. — Les *Calosoma*, *Procerus*, *Carabus* ont une série ombiliquée d'une quarantaine de petits fouets alignés, dont l'insertion est en général surplombée par un tubercule. Chez les *Cychrus* les fouets sont plus développés, d'aspect typique et en nombre bien moins considérable ; ils sont plus spécialisés. On en compte 15 chez *Cychrus italicus* Bon. (6+9), 5 seulement chez *C. rostratus* L. (3 + 2).

L'élytre à ornementation compliquée des *Carabus* porte souvent un très grand nombre de stries parmi lesquelles il est difficile à première vue de reconnaître les 8 stries primitives. Je reviendrai plus loin, dans un chapitre spécial, sur l'idée qu'il faut se faire de son évolution.

NOTIOPHILINAE. — Le développement d'une large plaque brillante sur le 2^e interstrie a produit chez *Notiophilus* une déformation de l'élytre inverse de celle que nous avons vu se réaliser chez les *Aphaenops* (p. 42). Ce sont ici les interstries internes élargis qui compriment et refoulent en dehors les interstries moyens.

On reconnaît (fig. 50) sur l'élytre d'un *Notiophilus*, la 1^{re} strie, le long de la suture, réfléchi à l'apex sur la strie apicale. C'est bien la 2^e strie qui limite en dehors la plaque brillante, car son origine se trouve, comme de règle, contre le pore basal et sa crosse apicale est en connexion avec le pore apical, bien reconnaissable, du 3^e interstrie. Sur le 2^e interstrie (plaque brillante) se voient à la base des ébauches de stries surnuméraires, comparables à celles que nous retrouverons chez les *Lorocera* et *Omophron*. Chez le *Notiophilus* elles se produisent à la frontière des champs cubital et anal.

Le 3^e interstrie ne porte pas de soies, mais il s'en trouve deux sur le 4^e. Ces deux soies sont certainement les soies habituelles du 3^e interstrie, mais refoulées en dehors par leur tendance évolutive normale, aidée par la distension du 2^e interstrie. En effet *N. substriatus* Wat. porte sa soie

1. Ces formules expriment le nombre des fouets du groupe huméral et du groupe apical. Lorsqu'elles ont trois chiffres, celui du milieu indique qu'il existe des fouets moyens non agrégés à l'un ou à l'autre groupe. Ces fouets, non agrégés, par leur innervation, appartiennent cependant au groupe apical.

discale exactement sur la 3^e strie ; chez *N. pusillus* Wat. et *N. aquaticus* L. la soie est sur une anastomose des 3^e et 4^e stries et n'a pas encore perdu ses rapports avec le 3^e interstrie (voir fig. 12). Ce n'est que chez certaines espèces à ponctuation fine, comme *N. Danieli* Reitt., figuré ci-contre, que la 3^e strie s'est reformée derrière le pore émigré, l'isolant dans le 4^e interstrie.

L'élytre des *Notiophilus* a une carène apicale typique. La série

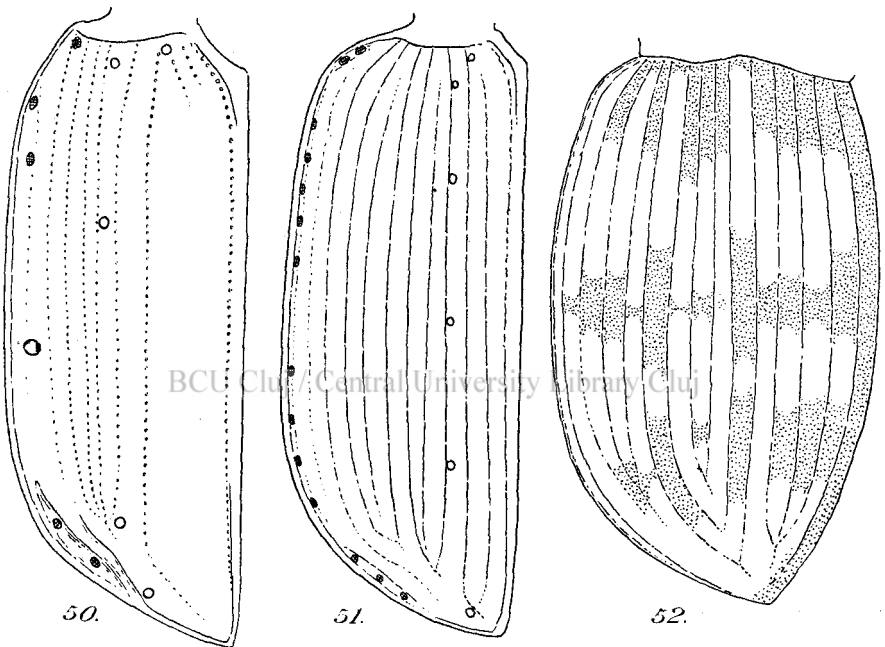


FIG. 50 à 52. Elytres de Carabiques. — Fig. 50. *Notiophilus Danieli* Reitt. (*Notiophilinae*). — Fig. 51. *Licrocera pilicornis* F. (*Licrocerinae*). — Fig. 52. *Omophron variegatum* Ol. (*Omophroninae*). Les 3^e et 5^e interstries-nervures sont ceux dont la partie médiane a une coloration foncée plus étendue.

ombiliquée, très évoluée, comporte 3 gros fouets huméraux, dont l'an-
térieur est encore à sa place sur le 7^e interstrie, et 2 fouets apicaux
groupés contre la carène apicale.

2. Groupe SCARITITAE.

Comme dans le groupe précédent, les cavités coxales intermédiaires
sont ouvertes en dehors ; mais les cavités coxales antérieures sont fermées
en arrière par soudure des épimères au prosternum. Dans ce groupe,

qui n'est pas très homogène et qu'il conviendrait sans doute de scinder au moins en deux, certaines sous-familles (*Lorocerinae*, *Omophroninae*) ont des élytres où les stries se multiplient, comme chez les *Carabus*. Je n'en connais pas d'autres exemples et il semble que cette évolution soit particulière aux Carabiques à cavités coxales intermédiaires ouvertes.

Les élytres sont arrondis au sommet ; les pores apicaux, lorsqu'ils existent, se trouvent en position normale, sur le 3^e interstrie. La série ombiliquée est variable, mais en général peu spécialisée.

LOROCERINAE. — Le *Lorocera pilicornis* F. possède des élytres à 12 stries, manifestement produites par l'apparition de stries supplémentaires sur les interstries pairs. Nous verrons plus loin que la sculpture compliquée de l'élytre des *Carabus* se produit par un processus analogue.

L'élytre à 12 stries du *Lorocera* n'a des stries de 2^e ordre que sur chaque interstrie pair dédoublé, tandis que ses interstries impairs sont restés simples ; la disposition des stries à la base et à l'apex (fig. 51) le montre nettement.

Le premier interstrie, juxtasutural, est normal et la 1^{re} strie se réfléchit à l'apex sur la strie apicale. La 2^e strie du *Lorocera* est une strie de 2^e ordre, n'atteignant pas la base et la véritable 2^e strie de 1^{er} ordre est la 3^e, qui porte le pore sétigère basal et décrit à l'apex sa crosse habituelle en connexion avec le pore apical antérieur, seul témoin du triangle apical. La strie suivante est la 3^e strie de 1^{er} ordre et l'intervalle qui la précède le 3^e interstrie avec une série discale bien développée. Puis on constate que seules les 6^e, 7^e, 9^e et 10^e stries du *Lorocera* atteignent la base et s'anastomosent normalement à l'apex ; ces stries sont respectivement les 4^e, 5^e, 6^e et 7^e stries primitives avec des stries de 2^e ordre plus courtes sur les 4^e, 6^e et 8^e interstries. Comme on le voit, l'élytre à 12 stries se ramène très simplement au type normal à 8 stries et cela sans l'aide d'aucune hypothèse, car il suffit de jeter un coup d'œil sur la disposition de ces 12 stries pour reconnaître qu'elles sont évidemment de deux sortes et que seules celles qui atteignent la base sont les stries primitives. Que des stries supplémentaires apparaissent, cela se comprend, puisque les stries sont des formations secondaires dans l'élytre. L'absence de stries de 2^e ordre sur les interstries-nervures impairs des *Lorocera* s'explique par la présence de séries de gros pores sétigère : discaux, occupant toute ou presque toute la largeur de ces interstries

et empêchant leur dédoublement. Nous verrons qu'il en est de même chez les *Carabus*. Enfin, chez les *Lorocera*, la simplicité des 5^e et 7^e interstries semble témoigner que ces interstries ont dû porter jadis des séries discales.

La série ombiliquée des *Lorocera* est nombreuse (7+7) et alignée dans la gouttière. Deux pores antérieurs, bien spécialisés, semblent provenir du 7^e interstrie, mais ils sont logés dans la gouttière marginale et n'ont plus de connexion avec la 7^e strie dont le bout basal s'est rétabli dans sa situation première après leur migration.

OMOPHRONINAE. — Dans cette sous-famille, l'élytre porte 14 stries, mais il n'existe aucun pore sétigère, même au niveau de la série ombiliquée ; d'autre part, toutes les stries atteignent la base et elles s'anastomosent à l'apex de façon excessivement variable suivant les individus. Il est donc très difficile de savoir comment ces 14 stries ont pris naissance. Il semble cependant que la disposition des dentelures des fascies transverses colorées, qui ornent l'élytre des *Omophron*, puisse permettre de reconnaître des interstries impairs simples comme chez les *Lorocera* et des interstries pairs multipliés (fig. 52). Il me paraît probable que le 2^e interstrie soit quadruplé, le 4^e triplé, le 6^e doublé, le 8^e simple. On distingue en effet sur l'élytre de l'*O. variegatum* Ol. que deux interstries du disque, le 6^e et le 10^e, sont plus larges, unis ensemble à l'apex et colorés différemment des autres, clairs quand les autres sont foncés, foncés quand ils sont clairs. Il me paraît probable que ces deux interstries doivent correspondre aux 3^e et au 5^e interstries-nervures, ce qui indiquerait le mode de multiplication progressif des interstries des *Omophron*, que nous retrouverons d'ailleurs chez les *Dytiscidae*.

On sait que les *Omophron* ont des larves aquatiques et qu'ils sont semi-aquatiques, vivant dans le sable inondé, à l'état adulte. Leur forme large, en rapport avec la multiplication des stries et l'absence totale de soies sur leurs élytres, sont des caractères qui les rapprochent des *Dytiscidae*. Mais ce ne sont là que des convergences produites par leur genre de vie et je ne crois pas qu'il faille, comme le fait Ch.-W. LENG (1920, p. 75), les placer dans une famille à part près des *Haliphidae*.

ELAPHRINAE. — L'élytre à grosses inégalités et sans stries des *Elaphrus* fait penser à celui de certains *Carabus*. Sa topographie se comprend tout de suite si on le compare à l'élytre d'un *Blethisa*. On voit chez ce

dernier qu'il existe 8 stries et des rangées de grosses fossettes correspondant à des soies discales sur les 3^e et 5^e interstries.

La série ombiliquée est très spécialisée (3+3) et le premier pore a quitté le 7^e interstrie pour se placer dans la gouttière.

METRIINAE. — *Metrius constrictus* Esch. a des stries très superficielles, sans pore apical. La série ombiliquée est formée de 26 fouets non séparés en deux groupes.

SCARITINAE. — Les stries, lorsqu'elles existent, sont au nombre de huit. La topographie des champs de l'élytre à l'apex est exceptionnelle : le champ radial se prolonge le long du bord apical jusqu'à l'angle sutural, entourant ainsi les champs médian, cubital et anal (fig. 20). Cette disposition est surtout remarquable chez les *Clivinopsis*, *Dyschirius*, *Reicheia* et les *Clivina* australiens du sous-genre *Scolyptus* Putz. Elle aboutit chez eux à la formation d'une profonde gouttière du champ radial où se trouvent les fouets postérieurs de la série ombiliquée, dont le dernier est voisin de l'angle sutural. Le rebord supérieur de cette gouttière représente la carène apicale, dont l'extrémité atteint la suture.

Une série de soies discales se trouvent sur le 3^e interstrie. La série ombiliquée est nombreuse chez *Scarites* (50 fouets), *Clivina* (30), *Reicheia* (28) ; par contre le groupe huméral a disparu chez *Clivinopsis* et *Dyschirius* (0+7).

Les *Reicheia*, qui sont aveugles et endogés, ont gardé fréquemment des séries discales sur les 5^e et 7^e interstries, ou même sur les interstries pairs (pubescence). Le bord huméral de leur élytre porte des denticulations, ce qui est un caractère fréquent des espèces endogées.

PROMECOGNATHINAE. — Le champ radial ne s'étend pas jusqu'à l'angle sutural chez *Promecognathus laevissimus* Dej. et ce caractère distingue nettement l'élytre des *Promecognathinae* de celui des *Scaritinae*. Il existe un pore apical sur le 3^e interstrie et la série ombiliquée, nombreuse, commence à se séparer en deux groupes (11+7).

3^o Groupe BEMBIDIITAE.

Carabiques à cavités coxales intermédiaires fermées en dehors, cavités coxales antérieures fermées, mais l'épimère non soudé au prosternum.

Il existe deux soies susorbitaires (*bisetosae*) et une soie sur la face externe des mandibules. Les élytres sont arrondis au sommet ; ils portent des soies apicales, souvent au nombre de 3 et disposées en triangle, parfois au nombre de 2 seulement, mais dépendant toujours plus ou moins du 3^e interstrie et jamais du 7^e dont elles sont toujours séparées par une crosse apicale de la 5^e strie. La série ombiliquée, très spécialisée, est invariablement de 8 fouets (4+4) bien agrégés, sauf chez certains Cavernicoles.

C'est leur type tout à fait particulier de série ombiliquée qui justifie surtout, à mon avis, la constitution de ce groupe aux dépens du suivant. D'ailleurs l'évolution du groupe apical de soies de ses élytres est bien différente et les pièces buccales et en particulier les palpes fournissent aussi des caractères qui sont particuliers.

BEMBIDIINAE et TRECHINAE. — Je n'ai rien à dire ici des *Trechinae* qui ont été spécialement étudiés dans la première partie de ce travail. Lez *Bembidiinae*, y compris les *Merizodini*, ont le même type d'élytres qu'eux et la même série ombiliquée agrégée.

Toutefois le pore antérieur du triangle apical manque souvent chez les *Tachys* et *Bembidium*, mais pas chez *Cillenus* ; le groupe antérieur de la série ombiliquée est incomplètement agrégé chez *Scotodipnus* et chez *Tachys bisulcatus* Nic. (fig. 47).

4. Groupe PTEROSTICHITAE.

Les cavités coxales ont la même disposition que dans le groupe précédent. La soie mandibulaire fait en général défaut (sauf chez les *Pogoninae*, *Apotominae*, *Nomiinae* et *Morioninae*). Il existe deux soies susorbitaires et les élytres sont arrondis au sommet.

Ce groupe n'a certainement pas l'homogénéité du précédent et devra être scindé en plusieurs autres, lorsqu'on connaîtra mieux la phylogénie de ses composants. La série ombiliquée y est très variable, formée presque toujours de plus de 8 fouets, parfois d'un nombre moins grand, mais jamais très spécialisés comme dans le groupe précédent ; les pores apicaux évoluent sur le 7^e interstrie, de sorte qu'il n'y a pas en général de crosse de la 5^e strie, mais que le 7^e interstrie se prolonge sur l'apex jusqu'à la terminaison du 3^e interstrie.

POGONINAE. — Cette sous-famille marque évidemment par certains de ses genres (*Patrobus*) une transition avec les *Trechinae*. Mais la structure des pièces buccales et la non spécialisation de la série ombiliquée s'opposent certainement à la réunion des *Trechinae* aux *Pogoninae* faite par beaucoup d'auteurs.

Chez les *Pogonus* et les *Patrobus* il existe une série discale sur le 3^e interstrie. Chez les *Deltomerus* par contre, on assiste à la spécialisation de deux séries discales, l'une sur le 3^e, l'autre sur le 5^e interstrie et il n'y a aucune raison de séparer comme on le fait les *Penetretus* à ponctuation sériale des *Deltomerus* vrais à ponctuation diffuse.

Les élytres de *Deltomerus punctatissimus* Frm. sont pubescents, uniformément couverts de points pilifères très nombreux ; la ponctuation d'apparence sériale de tous les interstries de *Penetretus rufipennis* Dej. ne tient qu'à ce que les points sont moins nombreux, de sorte qu'il n'y en a guère qu'un par largeur d'interstrie ; mais elle est encore le fait d'une pubescence. Il en est de même chez *Penetretus Sterbai* Ramb. des montagnes de Macédoine. La pubescence est réduite à une cinquantaine de gros poils disséminés sur la base chez *Penetretus temporalis* Bed.

Par contre, ce n'est plus une pubescence, mais de véritables séries de soies sur les 3^e et 5^e interstries seulement, qu'on trouve chez les *Penetretus andalusiacus* Reitt. et *Paradeltomerus paradoxus* Apf., et il n'y a plus que 2 ou 3 soies sur le 3^e interstrie du *Deltomerus tatricus* Mill. Comme on le voit les espèces ont été réparties à tort et à travers dans ces sous-genres établis sur la chétotaxie et le groupe des *Deltomerus*, renfermant de si remarquables relictés, mériterait à coup sûr une revision.

Il n'existe pas de carène apicale et le pore sétigère apical est très variable. La disposition des stries à l'apex rappelle celle des *Trechus* chez *Patrobus*, plutôt celle des *Pterostichus* chez *Pogonus* et *Deltomerus*.

La série ombiliquée est nombreuse et alignée chez les *Deltomerus* (11+11) ; elle se réduit beaucoup chez les *Pogonini* : *Thalassotrechus* (7+7), *Pogonus* (6+6) ; elle atteint chez *Patrobus* le même nombre de fouets que chez les *Trechus* (4+4), mais le groupe huméral est loin d'être agrégé et un grand écart s'observe entre le 1^{er} pore et les suivants.

On voit donc que l'élytre des *Pogoninae*, sauf celui de *Patrobus*, n'a guère de points communs avec l'élytre des *Trechus*. D'ailleurs les caractères de leurs pièces buccales et copulatrices les écartent également. L'élytre nous montre de plus que le groupement *Pogoninae* est certainement encore très hétérogène. Nul doute qu'une bonne revision conduira

à séparer les *Pogonus* des *Patrobis* et aussi des *Deltomerus*, car ces trois types ne paraissent guère avoir été rapprochés qu'à cause de quelques convergences.

APOTOMINAE. — La principale caractéristique de l'élytre des *Apotomus* est qu'un gros pore basal du 5^e interstrie a émigré vers l'épaule sur le 6^e interstrie, refoulant la 5^e strie. Il n'y a pas d'autres soies discales ; une grosse soie apicale se dresse sur une large gibbosité apicale lisse, occupant l'emplacement du triangle apical.

La série ombiliquée est réduite à 5 gros fouets (2+3). Peut-être même le gros pore basal du 5^e interstrie est-il aussi porteur d'un fouet.

NOMIINAE. — Je ne connais pas le *Nomius pygmaeus* Dej., paléarctique, mais j'ai sous les yeux des représentants de trois genres australiens. Chez l'un, *Mecyclothorax cordicollis* Sl. la disposition des soies apicales est celle des Bembidiites. Chez les autres, par contre, *Phersita montana* Cast., *Ph. Helmsi* Sl., *Pterogmus rufipes* Sl., les pores apicaux sont sur le 7^e interstrie, au delà des 3^e, 4^e, 5^e et 6^e stries, comme chez les *Pterostichus* BCU Cluj / Central University Library Cluj

La série ombiliquée varie d'un genre à l'autre : *Pterogmus* (7+6), *Phersita* (7+7), *Mecyclothorax* (8+8). Les fouets huméraux sont à peine agrégés.

MORIONINAE. — Encore un groupe paraissant peu homogène et constitué seulement pour une forme particulière d'antennes. Le *Morio olympicus* Reitt. de Macédoine n'a pas de soie mandibulaire ; cette soie existe bien développée chez les *Laccocenus* et *Melisodera* d'Australie.

Il existe parfois des soies sur le 3^e interstrie et la carène apicale est nette. Les pores apicaux sont sur le 7^e interstrie, comme chez *Pterostichus*.

La série ombiliquée est formée de gros fouets à pores très développés, séparés en deux groupes, mais irrégulièrement alignés dans la gouttière. Il y en a 19 (9+10) chez *Morio olympicus* Reitt., 18 chez *Laccocenus ambiguus* Sl. (9+9), 14 seulement chez *Melisodera picipennis* Westw. (7+7).

PTEROSTICHINAE. — Les *Amblytelus* australiens, dont j'ai sous les yeux une dizaine d'espèces, constituent un groupe de Féroniens tout à fait primitif. Leurs élytres sont amples, pourvus de 8 stries ; l'apex

porte une forte carène apicale contre laquelle le champ radial vient comme s'écraser et déterminer une profonde échancrure du bord apical (fig. 53). La série ombiliquée est variable (5+2+5 ou 6+2+8), incomplètement séparée en deux groupes. Il n'y a pas de soies apicales distinctes. Enfin chez quelques espèces, comme *A. curtus* F. et *A. brevis* Blackb., il existe des soies discales sur tous les interstries-nervures, c'est-à-dire sur les 1^{er}, 3^e, 5^e et 7^e interstries.

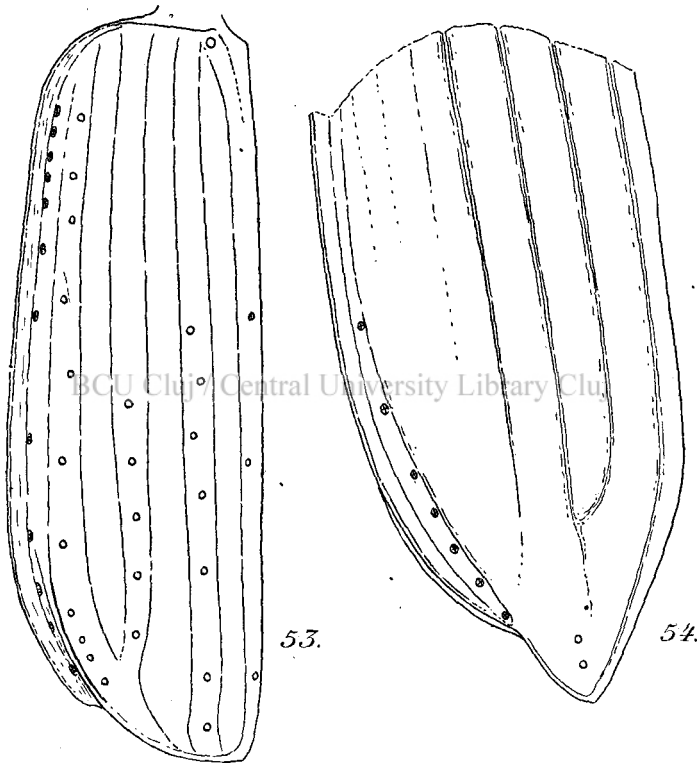


FIG. 53 et 54. Elytres de *Pterostichinae*. — Fig. 53. *Amblytelus curtus* F. — Fig. 54. *Meonis amplipennis* Sl. (Stomitini).

Chez tous les *Pterostichinae*, on compte toujours 8 stries sur l'élytre. La 8^e strie est tordue, fortement écartée de la gouttière vers le milieu, chez les *Zabrus*, ce qui est peut-être un effet du décrochement du champ radial à ce niveau. Chez les *Percus* on trouve souvent de véritables nervures saillantes sur les interstries impairs ; de véritables côtes primaires, comme celles du *Carabus auratus* existent chez les *Notolestus* australiens et probablement encore d'autres genres.

Une série discale de soies occupe en général le 3^e interstrie et aussi parfois le 5^e (*Trogloorites*, *Calathus punctipennis* Germ.).

A l'apex on trouve deux pores (rarement un seul) sur le 7^e interstrie ; ce sont les pores apicaux du 3^e, émigrés au delà de la 5^e strie dont la crosse ne s'est pas reformée. Les *Percus* à élytres lisses ont ces deux pores sur le disque ; au contraire les espèces à élytres ornés de nervures les ont tout contre le bord marginal, accolés à la série ombiliquée dont ils semblent être le prolongement. La côte du 7^e interstrie, développée après la migration des pores, les a rejetés encore plus en dehors et accolés au champ radial.

La série ombiliquée varie beaucoup chez les *Pterostichinae* ; elle n'est qu'incomplètement séparée en deux groupes et le nombre des fouets varie beaucoup, même suivant les individus de certaines espèces (*Molops piceus*). Les *Percus* et les *Molops* aveugles du sous-genre *Typhlochoromus* ont une vingtaine de fouets (10+10) ; le plus souvent on en compte de 16 (7+9) à 11 (6+5). Ajoutons que chez les *Molops* et surtout chez les *Typhlochoromus* (fig. 46), une côte saillante de la base du 7^e interstrie vient former comme un encadrement au groupe huméral de la série ombiliquée. BCU Cluj / Central University Library Cluj

PLATYNINAE. — L'élytre présente les mêmes caractères que celui des *Pterostichinae*, mais il n'existe toujours qu'un seul pore apical sur le 7^e interstrie et la série ombiliquée, bien moins variable, s'est fixée au nombre de 15 fouets (6+9), qui est à peu près constant.

Seul de tous les genres que je connaisse, *Atranus collaris* Men. a le pore apical à sa place primitive, dans le 3^e interstrie. Il est à la terminaison du 7^e chez *Synuchus*, *Olisthopus*, *Cardiomera*, *Platynus*, *Agonum*, etc., etc.

Omphreus, avec ses grandes espèces adaptées à la vie sous les écorces, a des élytres qui ne ressemblent guère à ceux des autres *Platyninae*. Il semble qu'il doive être écarté de cette sous-famille et plutôt rapproché des *Siagona* (fig. 55 et 56). Chez l'*Omphreus Beckianus* Ganglb., il existe un triangle apical complet, en position normale, une soie basale et une apicale sur le 5^e interstrie, une rangée continue de soies sur le 7^e interstrie, une série ombiliquée de fouets nombreux (22), alignés en rangée continue. Ces caractères chétotaxiques, très différents de ceux des *Platyninae*, se retrouvent identiques chez les *Siagona*.

SIAGONINAE. — Les *Siagona* sont toujours placés loin des *Platyninae*, parmi les groupes « *unisetosae* », car ils n'ont qu'une seule soie susorbitaire ; mais en réalité ils portent une grande soie et 7 à 8 petites soies susorbitaires, ce qui fait qu'il serait possible de les rattacher par ce caractère aux « *bisetosae* ».

Quoique leur élytre soit pubescent, sans stries et uniformément couvert de nombreuses fossettes, on y retrouve les mêmes soies que chez

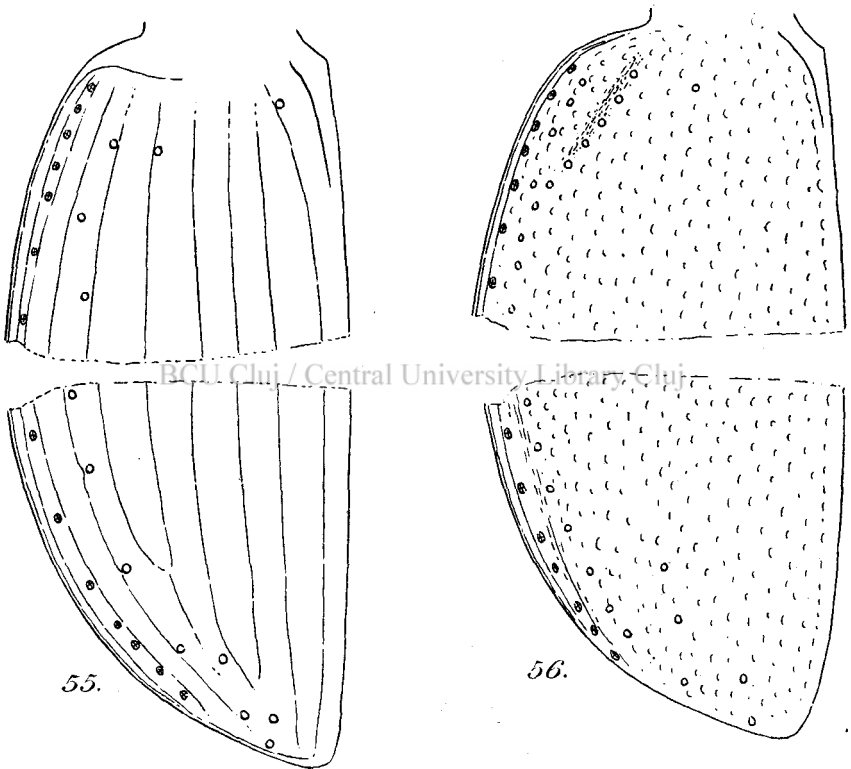


FIG. 55 et 56. Elytres d'*Omphreus* et *Siagona* (base et région apicale). — Fig. 55. *Omphreus Beckianus* Ganglb. — Fig. 56. *Siagona Dejeani* Ramb.

les *Omphreus*. *Siagona Dejeani* Ramb. par exemple (fig. 56) montre une soie basale et un triangle apical complet, correspondant au 3^e interstrie, 7 soies alignées le long d'une carène oblique en dehors, sur la région humérale, qui marquent la place du 5^e interstrie dévié en dehors par l'aplatissement du disque, et deux soies apicales également sur l'emplacement du 5^e interstrie ; la partie latérale, un peu saillante du disque répond au 7^e interstrie et est garnie d'un rang continue soies comme chez

Omphreus ; la série ombiliquée enfin est formée de 30 fouets alignés en rangée ininterrompue.

La rangée humérale oblique de soies du 5^e interstrie est moins nette et formée seulement de 2 ou 3 soies chez les *Siagona rufipes* F., *S. europaea* Dej., *S. Jenissoni* Dej. ; mais on voit cependant quelle remarquable analogie la chétotaxie de l'élytre des *Siagona* présente avec celle de l'*Omphreus*. Peut-être s'agit-il là d'adaptations convergentes, en corrélation avec l'aplatissement du corps qui empêche le développement des soies sur le disque. Mais il faut remarquer aussi que *Siagona* et *Omphreus* ont des pièces buccales assez semblables et surtout le même type très spécial d'antennes et qu'on doit se demander si l'écartement des hanches postérieures du premier n'est pas un caractère néogénétique résultant de l'aplatissement du corps et s'il justifie bien la séparation des *Siagona* dans un groupe à part.

LICININAE. — L'élytre porte 8 stries et les interstries impairs s'ornent de côtes, comme chez les Carabes, les interstries pairs de fossettes ou de granulations. La série ombiliquée est nombreuse, non séparée en deux groupes chez *Licinus* (env. 22 fouets) ; elle se réduit à 14 chez *Badister* (6+8), à 12 chez *Amblystomus* (5+7).

PANAGAEINAE. — La série ombiliquée du *Panagaeus crux-major* L. est très difficile à discerner au milieu des énormes creux confluent qui couvrent toute la surface et sont les insertions des piliers squelettiques des stries. Il semble cependant n'y avoir pas plus de 6 petits fouets (3+3).

PERIGONINAE. — Groupe d'affinités incertaines, paraissant devoir être rapproché des Harpales, malgré ses deux soies susorbitaires.

Les élytres sont presque lisses, sans carène apicale. Il existe 3 soies discales et une soie apicale sur le 3^e interstrie. La série ombiliquée est formée de 10 fouets (5+5), le cinquième pore huméral très écarté des précédents.

De plus l'élytre des *Perigona* (*P. nigriceps* Dej., *P. Coquereli* Fairm., *P. n. sp.* de Madagascar) a toujours les 8^e et 9^e interstries, c'est-à-dire le champ radial, pubescents, tandis que le reste de l'élytre est glabre.

5. Groupe HARPALITAE.

Les cavités coxales antérieures et intermédiaires sont constituées comme chez les Ptérostichites. Il n'existe qu'une seule soie susorbitaire (*unisetosae*). La soie mandibulaire manque, sauf chez les *Brosicinae*. Les élytres sont arrondis au sommet et les soies apicales ont évolué vers le 7^e interstrie, comme dans le groupe précédent.

La série ombiliquée est variable, en général nombreuse et non fixée.

BROSCINAE. — Cette sous-famille se distingue par certains caractères qui la rapprochent des Bembidiites (une soie mandibulaire, série ombiliquée réduite, position de la soie apicale).

Les stries sont toujours effacées ; pas de striole juxtascutellaire ; pas de carène apicale saillante.

Les soies discales manquent, en général, ainsi que les soies apicales, sauf cependant chez *Brosicus cephalotes* L. qui a une soie apicale sur la place du 3^e interstrie ; mais cette soie n'existe pas chez *B. politus* Dej. Seul des espèces que je connaisse, *Brosocosoma baldense* Ros. porte deux soies discales sur la base du 5^e interstrie.

La série ombiliquée est très réduite et s'atrophie chez les *Brosicinae*. Elle est formée de 8 fouets (4+4) chez les *Brosicus* ; elle est réduite à 2 (1+1) chez *Brosocosoma* et disparaît tout à fait de l'élytre de *Miscodera arctica* Payk.

HARPALINAE. — Les stries sont bien développées et la 8^e est toujours écartée de la gouttière ; le 9^e interstrie est large

Les 3^e et 5^e interstries portent rarement des soies discales (*Anisodactylus*) et les soies apicales, parfois au nombre de 3 (*Anisodactylus heros* F., fig. 26) sont plus souvent au nombre de 2, dont l'une est sur le 7^e interstrie, l'autre contre le bord apical (fig. 27). La soie apicale du 7^e interstrie manque chez les *Bradycellus* et *Dichirotrichus* qui n'ont que la soie marginale.

La série ombiliquée est variable ; le nombre des fouets est en général d'une quinzaine (7+6, 7+7 ou 7+9), mais il s'élève à 20 (10+10) chez *Ditomus* et tombe à 11 chez les *Acinopus* (5+6), à 10 chez les *Daptus* (5+5). Les deux groupes sont bien agrégés chez ces derniers genres.

OODINAE. — L'élytre des *Oodes* porte des soies sur le 3^e interstrie. La série ombiliquée est formée de nombreux fouets (11+11) bien alignés et séparés en deux groupes bien agrégés. Chez l'*O. gracilis* Vill. la ségrégation des deux groupes de la série ombiliquée s'est même accompagnée de la disparition complète du 9^e interstrie, entre les deux groupes, par sa fusion intime avec la gouttière marginale.

On constate aussi chez les *Oodes* que la série ombiliquée est en voie de spécialisation par réduction du nombre des fouets, un sur deux étant souvent atrophié et remplacé par un tubercule.

CHLAENIINAE. — L'ornementation de l'élytre est constituée par un véritable martelage de petites cuvettes contiguës, dont la cuticule très lisse produit des colorations métalliques par interférence des ondes lumineuses au travers de ses lames minces. De plus l'élytre est uniformément pubescent. La série ombiliquée est formée de 20 à 22 fouets non séparés en deux groupes.

6. Groupe LEBITAE.

BCU Cluj / Central University Library Cluj

Ce vieux groupement réunit tous les genres à élytres largement tronqués, dont le nombre des segments de l'abdomen est normal. Tous sont des « *bisetosae* ».

Th. SLOANE (1920, p. 120) semble avoir découvert un caractère, portant sur la structure des cavités coxales antérieures, qui pourra peut-être permettre de mieux grouper les sous-familles de Carabiques. Comme la plupart des groupes à élytres arrondis, les *Odacanthinae* et *Ctenodactylinae* auraient des cavités coxales antérieures simples, tandis que les autres groupes à élytres tronqués auraient ces cavités cloisonnées, avec leur orifice profond double. Une disposition semblable se trouverait aussi chez les *Apotominae*, *Licininae*, *Panagaeinae*, *Chlaeniinae* et *Oodinae*. On voit que ce caractère semble bien en effet devoir servir à constituer de nouveaux groupements qui paraissent naturels.

Mais encore une fois je ne fais pas ici une systématique des *Carabidae*. Je n'ai pas personnellement vérifié la constance du caractère invoqué par Th. SLOANE, ce qui nécessiterait de longues recherches et des dissections nombreuses. Je laisse ce soin à d'autres, n'ayant en vue pour le moment que de grouper les diverses directions orthogénétiques de la variation de l'élytre, de façon qu'elles soient utilisables pour ceux

qui auront à s'occuper d'études systématiques plus générales. L'important pour moi est que chez les Lébiites, tels qu'ils sont présentés ici, l'élytre est d'un type très constant. Le pincement apical du champ médian est faible ; il n'existe pas de carène apicale ; le bord apical est bordé par une strie apicale comme dans les groupes précédents et il existe toujours une soie apicale en position normale sur le 3^e interstrie, mais presque toujours logée sur la strie apicale. Cette soie ne marque aucune tendance à émigrer en dehors vers le 7^e interstrie. D'autre part, la série ombiliquée est peu spécialisée et nombreuse.

En somme, l'élytre des Lébiites est beaucoup moins évolué que celui des groupes précédents.

ODACANTHINAE et CTENODACTYLINAE. — La série ombiliquée est régulière, formée de 13 à 14 fouets (6+7) ou 6+8). Le pore apical est contre le bord apical dans l'axe du 3^e interstrie.

AEPHNIIDINAE. — Même type d'élytre chez *Masoreus* que chez les *Lebia* ; mais la série ombiliquée est bien agrégée en deux groupes (6+6), régulièrement alignée. Par contre chez *Somoplatus substriatus* Dej. la série ombiliquée est irrégulière. Le groupe huméral comprend 6 fouets dont les deux premiers sont dans la gouttière, les autres contre la 8^e strie très écartée de la gouttière (fig. 57). Le groupe postérieur a son premier pore tout près du groupe huméral, mais en dehors, dans la gouttière, tandis que les autres, apicaux, sont disposés un peu irrégulièrement sur la partie apicale du 9^e interstrie. Le petit espace qui sépare le dernier pore huméral (interne) du premier pore postérieur (externe) correspond évidemment à la place du décrochement du champ radial (fig. 57).

LEBIINAE. — Le pore apical est écarté du bord apical, mais en position normale sur le 3^e interstrie chez les *Cymindis* ; il est accolé au bord apical chez les autres genres.

La série ombiliquée de *Somotrichus elevatus* F. est absolument identique à celle du *Somoplatus*, ce qui est remarquable, puisqu'on s'accorde à placer ces deux genres dans des sous-familles distinctes. Chez tous les autres *Lebiinae* la série ombiliquée est régulière, mais avec des fouets de nombre variable. On en compte 14 (5+2+7) chez *Singilis* et *Glycia*, 17 (7+2+8) chez les *Lebia*, 14 (4+3+7) chez les *Dromius* et *Demetrius*, 14 chez les *Cymindis* (5+2+7). C'est le 2^e pore souvent dédoublé qui

fait varier le nombre du groupe huméral. Le nombre des fouets est bien plus faible chez les *Microlestes* (5+5) et surtout chez le curieux myrmécophile *Pseudotrechus mutilatus* Ros., dont la série ombiliquée n'a que 6 fouets (3+3), disposés de façon très irrégulière.

DRYPTINÆ. — L'élytre des *Dryptinæ* est remarquable par l'absence de pli saillant, de rebord marginal au niveau du repli de l'épipleure.

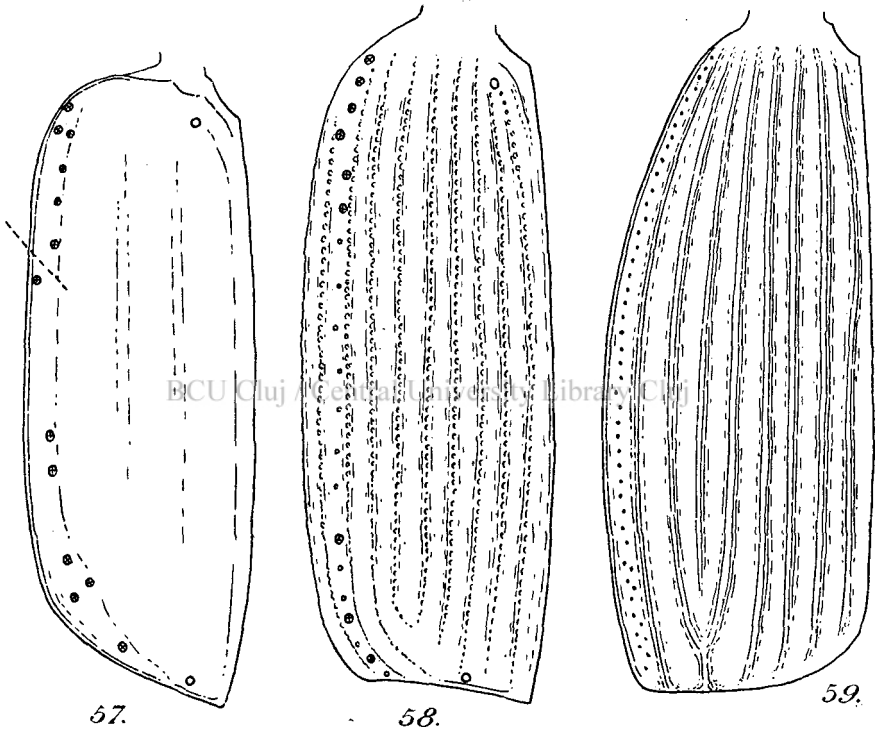


Fig. 57 à 59. Elytres à sommet tronqué. — Fig. 57. *Somoplatus substriatus* Dej. (*Aepynidiinae*). — Fig. 58. *Drypta dentata* Rossi (*Dryptinæ*). — Fig. 59. *Aptinus disporos* Duf. (*Brachyninae*).

Ce dernier se continue avec le disque comme chez les Paussides et une 9^e strie marque sa limite.

La série ombiliquée rappelle beaucoup par sa disposition celle des *Zoiphium* ; elle comprend un grand nombre de fouets de position irrégulière (fig. 58), mais 6 à l'épaule et 3 à l'apex sont plus gros que les autres.

GALERITINÆ. — Les *Zoiphium* (fig. 44) ont un élytre très remarquable par l'état archaïque de la série ombiliquée. Le groupe huméral est formé

de 10 fouets disposés sans ordre sur le 9^e interstrie, dont le premier, fouet du 7^e interstrie, est bien plus gros que les autres. Le groupe apical est constitué par 8 fouets qui sont régulièrement alignés en rangée longitudinale et contrastent en cela avec les fouets du groupe huméral.

Cette disposition est constante chez *Z. olens* Rossi et *Z. Chevrolati* Cast. Je ne sais pas si elle se retrouve aussi chez les *Galerita*.

7. Groupe BRACHYNITAE.

Carabiques « *unisetosae* », à élytres tronqués, sans rebord apical, et à segments abdominaux visibles en plus grand nombre (7 à 8) que chez les groupes précédents. De plus les Insectes de ce groupe portent un appareil explosif.

L'élytre des *Brachynitae* présente une disposition apicale des champs qui était déjà à peu près aussi simple chez les *Dryptinae* (fig. 58 et 59). Le pincement apical du champ médian est à peu près nul, aussi le champ médian (7^e interstrie) atteint-il le bord apical entre le champ radial (8^e interstrie) et le champ cubital (5^e interstrie). Il n'existe jamais de pore apical et la série ombiliquée est très primitive.

BRACHYNINAE. — Nous avons vu plus haut que la série ombiliquée du *Brachynillus Varendorffi* Reitt., cavernicole de l'Afrique orientale, comprenait un groupe huméral irrégulier de 11 fouets, dont les 6 antérieurs appartiennent au 7^e interstrie (fig. 42). Les pores du groupe postérieur sont également au nombre de 11, irrégulièrement répartis sur le 9^e interstrie. Les derniers pores sont exceptionnellement repoussés en dedans, chez cette espèce, par suite d'un élargissement apical du champ radial, qui est peut-être un caractère évolutif analogue à la distension des interstries externes des *Aphaenops*.

Tous les *Brachynus* oculés, même les espèces microphthalmes et dépigmentées comme *B. pygmaeus* Dej. du nord de l'Afrique, présentent au contraire une série ombiliquée de petits fouets au nombre d'une vingtaine, régulièrement alignés sur toute la longueur de la gouttière ; il n'existe pas chez eux d'élargissement postérieur du champ radial.

L'élytre des *Aptinus* (fig. 59) et des *Pheropsophus* porte des côtes saillantes sur tous les interstries. Les 5^e et 7^e côtes s'anastomosent au sommet chez les *Aptinus*, indiquant un léger pincement apical du champ

médian. Mais chez les *Pheropsophus* toutes les côtes sont semblables et atteignent le bord apical; c'est là un état encore plus primitif, témoignant d'une absence complète de pincement du champ médian.

Paussidae.

L'élytre d'un *Paussus Favieri* Fairm. ou *P. turcicus* Friv. (fig. 43) rappelle beaucoup celui des *Dryptinae* en ce qu'il n'existe pas de rebord marginal saillant sur le repli de l'épipleure. L'apex ne porte pas de pore apical. Quant à la série ombiliquée, elle n'existe pas chez *P. Favieri*, mais on la trouve avec la même irrégularité que chez les *Zoiphium* et le *Brachynillus*, sur l'élytre du *Paussus turcicus* (fig. 43). Le groupe huméral est formé de 10 à 11 fouets.

Haliplidae.

Les 8 stries sont nettement discernables sur l'élytre des *Haliplidae* et c'est une forte carène du 3^e interstrie qui constitue la bosse saillante du *Brychius elevatus* Panz.

Chez les *Haliplus* les stries sont marquées par des alignements de gros points noirs qui sont des insertions de piliers. Entre chaque strie se trouve une rangée de points plus petits, véritables stries de deuxième ordre, sur le milieu de chaque interstrie. Les points de la strie de deuxième ordre du 9^e interstrie sont plus gros que ceux des autres stries de deuxième ordre, presque aussi gros que ceux de la 8^e strie de premier ordre, ce qui fait qu'il y a une apparence de 9 stries sur leur élytre. Il est facile de se rendre compte qu'en réalité il n'y en a que 8, mais alternant avec 9 stries de deuxième ordre, auxquelles il faut encore ajouter une ligne de points dans la gouttière marginale.

Dytiscidae.

Beaucoup de Dytiscides ont les élytres absolument lisses, de façon qu'on n'y distingue plus trace de stries. Celles-ci, au nombre de 8, sont cependant toujours faciles à reconnaître chez les *Hydroporus*.

Le mâle des *Acilius* n'a pas trace de stries; mais les 4 côtes du disque de l'élytre des femelles sont certainement placées sur les 1^{er}, 3^e, 5^e et 7^e interstries et ont donc la valeur de nervures.

Le *Colymbetes striatus* L. a ses élytres couverts de nombreux cana-

licules transverses, formant une forte striation transversale, interrompue sur deux lignes longitudinales du disque par des rangées de points. Il semblerait à première vue que ces deux lignes longitudinales de points soient des stries. En réalité, il n'en est rien. Ces points alignés en deux rangées longitudinales sont des pores sétigères, extrêmement nombreux, mais ils doivent par conséquent correspondre à des interstries. Il n'est d'ailleurs pas difficile de constater que l'emplacement des stries est marqué par de vagues dépressions longitudinales et que les deux rangées de points sétifères correspondent, comme on devait s'y attendre, aux 3^e et 5^e interstries.

Chez les *Dytiscus* les deux prétendues stries de l'élytre des mâles sont, comme chez *Colymbetes*, des alignements de très petits points pilifères, qui doivent pour cela être tenus pour les 3^e et 5^e interstries avec leurs soies discales. La striation des élytres des femelles est moins facile à interpréter que celle des *Acilius*, mais elle est cependant bien remarquable.

Il existe 11 côtes saillantes, y compris la suturale, chez *Dytiscus marginalis* L., par conséquent 11 sillons creux, le dernier se trouvant en dehors de la 11^e côte. Or on constate que la 5^e et la 8^e côtes saillantes portent de petits pores sétigères ; elles sont donc homologues des 3^e et 5^e interstries.

Il en résulte qu'il a dû se produire ce que nous avons vu ébauché chez les *Notiophilus* à stries surnuméraires sur le 2^e interstrie et pleinement développé chez les *Omophron* à 14 stries. Les interstries pairs se sont multipliés d'une façon inégale, le 2^e produisant un plus grand nombre de stries de deuxième ordre que le 4^e et celui-ci que le 6^e. Chez la femelle du *D. marginalis*, la côte suturale est le 1^{er} interstrie ; les 2^e, 3^e et 4^e côtes le 2^e interstrie triplé, la 5^e côte le 3^e interstrie sétifère, les 6^e et 7^e côtes le 4^e interstrie doublé, la 8^e côte le 5^e interstrie sétifère, les 9^e, 10^e et 11^e côtes respectivement les 6^e, 7^e et 8^e interstries simples.

Il n'existe que 10 côtes saillantes chez la femelle de *Dytiscus punctulatus* F. ; il est facile de voir que les côtes sétifères sont ici non plus les 5^e et 8^e, mais les 4^e et 7^e et que par conséquent la côte qui manque est une côte du 2^e interstrie, seulement doublé comme le 4^e et non triplé.

Il est curieux de constater chez les femelles de Dytiques le même processus de multiplication des interstries pairs internes que chez les *Omophron*. Il ne s'en suit pas à mon avis que les *Omophron* soient très proche parents des Dytiscides. Il s'agit d'évolutions orthogénétiques

parallèles du nombre des stries, sous l'influence de l'élargissement du corps d'Insectes aquatiques. Ce parallélisme s'explique aisément si on se rappelle la topographie de l'élytre. On a vu que l'aile antérieure est devenue élytre par suite du développement du champ cubito-anal, qui a formé la plus grande partie du disque, et de la régression du champ médian. Que des stries nouvelles et des complications ornementales se produisent sur le champ médian des Carabes, cela se comprend, car stries et ornements sont, comme nous l'avons vu, des formations néogénétiques sans rapport avec la topographie primitive de l'élytre. Mais que des interstries nouveaux apparaissent en rapport avec un élargissement évolutif de l'élytre, il est clair que cela ne pourra se faire que dans le champ cubito-anal et non dans le champ médian déjà en régression, car on sait que les évolutions régressives sont irréversibles.

Quant à la série ombiliquée, nous avons vu qu'il n'en existe jamais trace chez les Aquatiques.

IV. Sur la phylogénie des Carabes.

BCU Cluj / Central University Library Cluj

Le grand intérêt des élytres des *Carabus* réside dans l'évolution de leur sculpture ornementale. On sait, en effet, quelle variété d'aspect ils présentent, tantôt uniformément granuleux ou couverts de très nombreuses petites côtes, tantôt ornés de trois grosses côtes, ou encore de lignes de chaînons alternant avec des côtes, ou même avec des rangées de grosses fossettes, etc. Toutes les possibilités imaginables d'agencement de côtes, fossettes et chaînons semblent avoir été réalisées par les innombrables formes de *Carabus* peuplant la région paléarctique.

THÉORIE CLASSIQUE. — Depuis G. KRAATZ (1878, p. 273) nombre d'auteurs se sont efforcés à mettre de l'ordre dans cette confusion apparente de côtes, stries, chaînons, sillons et lignes de points des élytres des Carabes et on a fini par établir une nomenclature des éléments de la sculpture.

On considère que les Carabes ont normalement 16 stries, dont la première est juxtasaturale, la dernière est perdue dans la gouttière marginale, le 16^e interstrie portant la série ombiliquée (fig. 60). La striation d'un *Calosoma*, présentant cette disposition, est considérée comme le type primitif. On voit alors que les 4^e, 8^e et 12^e interstries portent des lignes de points sétigères et ces interstries, nommés « inter-

valles primaires », sont précisément ceux sur lesquels se développent chez les *Carabus* les lignes de chaînons, ou les rangées de grosses fossettes, ou encore les côtes principales qui sont alors appelées « côtes primaires ».

Deux éléments primaires sont donc séparés par trois interstries et par conséquent dans les cas simples par 3 côtes, dont la médiane est dite « secondaire », les 2 latérales « tertiaires » (fig. 60). C'est le cas du

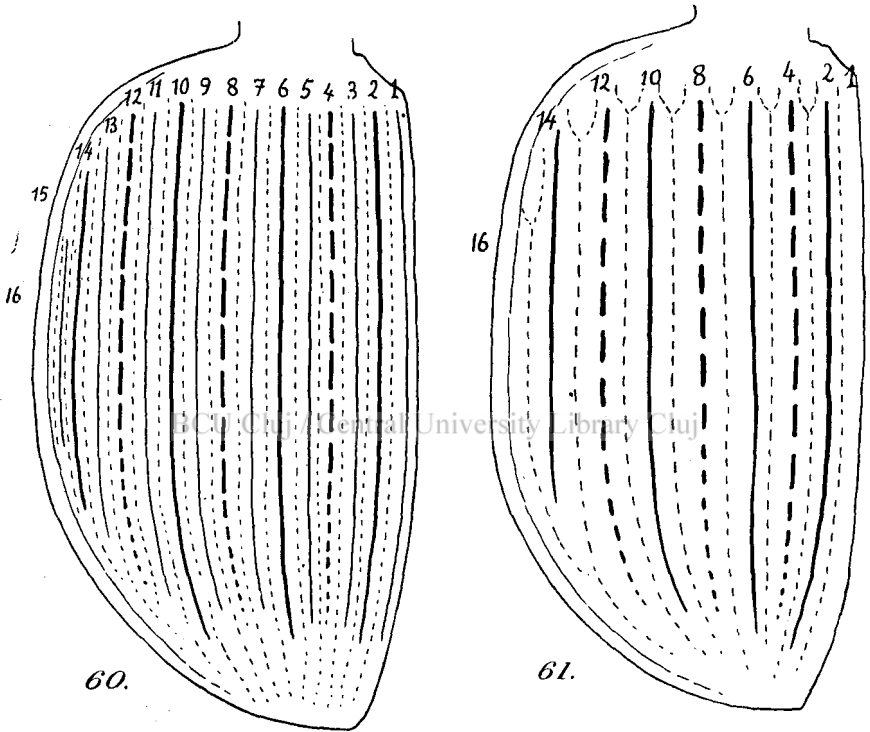


FIG. 60 et 61. Evolution de la sculpture de l'élytre des Carabes, d'après la théorie classique. — Fig. 60. Elytre à 16 stries, supposé primitif, avec 3 rangées de chaînons primaires, 4 côtes secondaires et 8 tertiaires. — Fig. 61. Elytre du type *cancellatus* dérivant du précédent par disparition des tertiaires.

C. violaceus. Si les tertiaires s'atrophient et que les secondaires persistent seules (fig. 61), on a le type *cancellatus*. Les secondaires peuvent aussi s'effacer, de façon qu'il ne reste plus que trois grosses côtes primaires (*C. auratus*, *C. auronitens*, etc.), ou trois rangées de fossettes (*C. cribratus*).

D'autre part, au lieu de subir ainsi une diminution régressive du nombre des stries, l'élytre initial à 16 stries peut évoluer vers des stades 20, 24, 28 stries, de nouveaux interstries et par suite de nouvelles côtes

apparaissant entre les éléments primaires, par multiplication des tertiaires et des secondaires. L'évolution ultime de ces sculptures compliquées aboutirait à la fusion des nombreuses côtes et à leur résolution en une granulation irrégulière produisant le type *C. marginalis* ou *C. glabratus*, dont l'élytre ne porte plus d'autre élément différencié que la série ombiliquée (L. GANGLBAUER, 1892, p. 39).

En somme, les auteurs qui se sont occupés de la « phylogénie des Carabes » estiment que tous les types de sculpture connus dérivent d'un élytre à 16 stries initiales. L'étude d'immenses séries d'individus les a conduits à donner des noms à toutes les petites différences de la sculpture¹ et à répartir les espèces dans une multitude de sous-genres qui seraient autant d'étapes de l'évolution supposée de l'élytre, soit par atrophie, soit par complication des secondaires et des tertiaires.

Eh bien ! je crois que la « phylogénie des Carabes », telle qu'on la comprend, n'a aucune valeur phylogénique. Une phylogénie naturelle ne peut pas être assise sur l'évolution d'un seul organe et les Carabes ont des pièces buccales et surtout un organe copulateur qui n'ont jamais été sérieusement étudiés. Leur prétendue « phylogénie », qui n'est en réalité qu'une théorie phylogénique de l'ornementation de l'élytre, repose d'ailleurs sur des prémisses inexactes, car le type initial à 16 stries ne peut pas être un type primitif, mais est certainement lui-même un stade très évolué.

Il n'entre pas, bien entendu, dans mes intentions de refaire ici une « phylogénie des Carabes », dont je suis d'ailleurs bien incapable, étant loin de disposer des formidables matériaux que les maîtres en cette matière ont eu sous les yeux. Je veux seulement présenter quelques réflexions que me suggère l'interprétation morphologique de l'élytre des Adéphages, développée dans ce mémoire.

TYPE PRIMITIF DE L'ÉLYTRE DES CARABES. — Aucune raison ne fait croire que les *Carabus* descendent d'une souche à 16 stries. Si cela était, ils constitueraient une exception tout à fait isolée dans les *Adephaga*. Au lieu de supposer que les espèces à 8 stries dérivent de celles à 16 stries, n'est-il pas plus logique d'admettre le contraire ? L'évolution ornementale procède toujours du simple au compliqué, comme toutes les séries évolutives bien connues des coquilles de Mollusques fossiles en font la preuve.

1. La seule espèce *Gonicarabus cancellatus* Ill. groupe, dans les derniers catalogues, 160 noms de races et variétés, y compris les synonymes !

Il me semble qu'aucun élytre de *Carabus* ne peut être tenu pour plus primitif que celui de la variété *seriepunctatus* Lap. du *Chrysocarabus splendens* Ol., fréquente dans les forêts de l'Ariège. Les Carabologistes tiennent pourtant le *C. splendens* à élytres unis pour issu d'une souche à côtes, peut-être même du *C. lineatus* Dej. L'élytre uni, à peine rugueux, du *C. splendens seriepunctatus*, présente trois bandes absolument lisses sur lesquelles se dressent des séries plus ou moins développées de soies discales. Nul doute que ces bandes lisses représentent les 3^e, 5^e et 7^e interstries, homologues à des nervures, de tous les autres Carabiques. D'ailleurs l'élytre lisse du *C. splendens* ne diffère guère par son état d'évolution de celui d'un *Scarites buparius* et je ne sache pas qu'on veuille supposer que ce dernier ait pu avoir des ancêtres à sculpture compliquée !

TYPE SIMPLEX. — Les variétés à 3 côtes saillantes du *C. splendens*, loin d'être des variétés ataviques, montrent comment les côtes primaires se développent sur les 3^e, 5^e et 7^e interstries après disparition des soies discales. On comprend, d'autre part, que si les soies discales persistent, ce ne peut pas être des côtes qui se forment sur ces intervalles, mais des tronçons de côtes entre les soies, c'est-à-dire des lignes de chaîons. Une petite soie se voit très bien entre chaque chaîon de l'*Eucarabus Ullrichi* Germ., par exemple. Si de larges fossettes se développent à l'insertion de chaque soie et font que leur creux soit plus important que la saillie du chaîon, on comprend encore parfaitement qu'on passe du type « ligne de chaîons » à celui « rangée de fossettes » et l'espèce *Limnocarabus clathratus* L. nous fournit des variations individuelles établissant tous les intermédiaires entre ces deux types.

Je ne sais s'il existe des espèces de *Carabus* à lignes de chaîons ou de fossettes, sans côtes dans les intervalles. En tous cas, il est aisément concevable que l'ornementation des interstries impairs s'accompagne d'une ornementation analogue des interstries pairs. Aussi se forme-t-il des côtes sur les interstries pairs, de façon que se trouve réalisé un premier type moyen de sculpture, avec des chaîons ou des points sur les interstries impairs, une côte sur chaque interstrie pair. Nombreuses sont les espèces de ce type et le *Goniocarabus cancellatus* Ill. est une des plus connues. Appelons-le type « *simplex* » pour bien marquer qu'il est une première étape avant la complication des côtes. *Simplex* signifie qu'il n'existe qu'un seul élément sculptural (côte, ligne de chaîon ou rangée de fossettes) sur chacun des 8 interstries élémentaires du disque de l'élytre

et que par conséquent les 8 sillons qui se trouvent en dehors de chacun de ces éléments correspondent aux 8 stries normales, simples.

Reste à voir comment se sont formés les types d'élytres à côtes très nombreuses. Pour s'en faire idée, il est intéressant de laisser là pour un instant les *Carabus* et de regarder ce qui se passe chez une espèce de *Carabomorphus* encore fort peu connue et sur laquelle je crois devoir attirer tout spécialement l'attention des Carabologistes.

LE CARABOMORPHUS CATENATUS. — Les *Carabomorphus* (H.-J. KOLBE, 1895, p. 50 ; Ch. ALLUAUD, 1912, p. 281 ; 1917, p. 79) sont des Calosomes de faciès remarquablement carabomorphes, qui vivent dans la zone subalpine des hautes montagnes de l'Afrique orientale. Une espèce vit au Kilimandjaro (*C. brachycerus* Gerst.), une autre au mont Meru (*C. Katonae* Cs.), une troisième au mont Gurui (*C. Neumanni* Kolbe) et celle dont je veux parler habite les monts Aberdare, le Kikuyu escarpement et les plaines environnantes du plateau du Laikipia et de la fameuse dépression du Rift Valley.

Nous avons recueilli, Ch. ALLUAUD et moi-même, plusieurs centaines d'individus de cette espèce et nous avons été frappés d'emblée par leur étonnante variabilité, contrastant avec la fixité relative du *C. brachycerus* du Kilimandjaro. Aussi avons-nous cru tout d'abord avoir affaire avec un grand nombre d'espèces. N'est-il pas frappant en effet (planches I et II) que les figures *a* et *b* reproduisent le type de sculpture du *Carabus cancellatus*, les figures *c* et *d* quelque chose d'analogue au type *C. clathratus*, la figure *e* le type *C. cribratus*, les figures *f*, *g* et *h* le type *C. violaceus*, la figure *k* enfin le type *C. catenatus* ou *C. monilis*, qui sont bien connus comme caractérisant des sous-genres divers. Malgré cela un examen plus minutieux de nos séries d'exemplaires nous a conduits rapidement à la conclusion qu'il ne pouvait s'agir que de trois espèces très proche parentes (Ch. ALLUAUD, 1917, p. 80) et je suis même d'avis pour mon compte qu'il est impossible de ne pas grouper toutes ces formes à sculptures si diverses dans une seule et même espèce. Tous nos *Carabomorphus* en effet ne diffèrent entre eux que par la sculpture des élytres ; ils présentent absolument les mêmes caractères dans toutes les autres parties du corps et certains de ces caractères qui leur sont communs les séparent des autres espèces des autres massifs montagneux (forme du pronotum et de la base des élytres).

Nous avons cependant donné provisoirement des noms aux types

principaux de sculpture de ces *Carabomorphus*, sous réserve que ces noms pourraient désigner de simples variétés. Il s'est trouvé, malheureusement, que certains de ces types avaient été déjà décrits d'après les chasses du docteur Hauser, par H. ROESCHKE (1899, p. 357-358), dans une brève notice dont nous n'avions pas connaissance, et la synonymie des formes de cette espèce, qui portera le nom de *Carabomorphus catenatus* Roeschke, doit être établie de la façon suivante, d'après Ch. ALLUAUD (1917, p. 79) qui a pu examiner les types de l'auteur allemand :

C. catenatus, race *catenatus* Roeschke (syn. : *C. Alluaudi* Jeann.). — Monts Aberdare, au-dessus de 3.000 m.

C. catenatus, race *catenatus* var. *Kolbi* Roeschke (syn. : *C. Jeanneli* All., var. *A* et *B*). — Monts Aberdare, au-dessus de 3.000 m., avec la forme précédente.

C. catenatus, race *catenatus*, var. *Bastinelleri* Roeschke (syn. : *C. Jeanneli* All., typique). — Monts Aberdare, au-dessus de 3.000 m., avec les formes précédentes.

C. catenatus, race *Joannae* All. — Kikuyu escarpment, vers 2.500 m.

C. catenatus, race *masaicus* All. — Prairies du Narémuru, sur le plateau du Laikipia, entre les monts Aberdare et le Kénia; Kijabé, dans le Kikuyu escarpment; Naivasha, dans le Rift Valley; entre 1.900 et 2.000 m. d'altitude.

Il existerait donc trois races géographiques :

1^o Race *catenatus*, avec de remarquables variations, à 3.000 m., dans les prairies supérieures, au-dessus des forêts ;

2^o Race *Joannae*, vers 2.500 m., en forêt ;

3^o Race *masaicus*, à 2.000 m., dans les prairies inférieures, au-dessous des forêts. Des variations s'observent aussi dans cette race et l'une d'elles (planche II, fig. *j*) mériterait certainement de recevoir un nom. Je laisserai le soin de la décrire à d'autres et me contenterai seulement ici de la désigner sous le terme de forme *semiduplex*, en raison de son intérêt dont il sera question plus loin.

Nous connaissons assez bien l'histoire du peuplement des hautes montagnes de l'Afrique orientale pour avoir une idée de l'origine de ces *Carabomorphus*. De même que les *Trechinae* à apparence de *Trechus* paléarctiques, de ces hautes montagnes, sont en réalité des *Plocamotrechus* originaires de l'Afrique australe, de même les *Carabomorphus* à apparence de *Carabus* sont des représentants d'une lignée australe. Ils ont dû arriver sous l'équateur à la faveur du climat tempéré de l'époque

glaciaire et ont été ensuite rélégués sur les sommets, comme les *Senecio* géants, les Lobélies et autres nombreux groupes montagnards de végétaux et d'animaux de l'Afrique orientale. Moins exigeants au point de vue du climat que les *Plocamotrechus* et que les *Orinodromus*², les souches des *Carabomorphus* se sont fixées sur les pentes des montagnes, de leur base au sommet, et ont dû subir de ce fait des variations évolutives différentes suivant qu'elles élaient domicile dans les prairies inférieures, en forêt ou dans les prairies alpines. Il est remarquable, en effet, que les espèces du Kilimandjaro, du Meru et du Gurui, vivant dans zone inférieure de ces montagnes, ont le même type de sculpture que le *C. masaicus*.

Ces explications un peu longues sur le *Carabomorphus catenatus* étaient nécessaires pour bien montrer son unité spécifique et aussi son histoire probable. Elles permettront maintenant de mieux comprendre l'évolution de la sculpture de son élytre.

Ce qui a été dit plus haut à propos des *Carabus* implique que c'est la race alpine *catenatus* qui a la sculpture la plus simple.

La souche commune, qui s'est répandue au Glaciaire, était une espèce de climat froid. Ses élytres avaient une sculpture de type simple et ce type s'est naturellement conservé dans le climat froid des hautes altitudes. Il est naturel que les complications de sculpture aient apparu au contraire chez les colonies de basse altitude, qui ont évolué dans un autre climat.

ÉVOLUTION RÉGRESSIVE DU TYPE SIMPLEX. — Chez la race alpine *catenatus*, il s'est spécialisé une sculpture du type *simplex*, sans aucune tendance à la multiplication des éléments primitifs. Parmi les quelques 150 individus que nous avons recueillis sur le mont Kinangop, vers 3.000 m. d'altitude, la plupart ont à peu près la même sculpture que le *Gonicarabus cancellatus* Ill. bien connu et constituent la forme typique du *C. catenatus* Roeschke (planche I, fig. a et b). Mais aussi beaucoup d'exemplaires montrent une intéressante tendance évolutive.

Chez certains, constituant la variété *Kolbi* Roeschke (planche I, fig. c et d) on distingue encore les chaînons, mais ceux-ci sont plus ou moins unis à la partie voisine des côtes par des surélévations de la chitine sur l'emplacement des stries. Le processus surélévateur des ornements semble quitter ses lignes directrices longitudinales ; il y a comme une

1. Autre genre de Calosomides localisé dans la zone alpine du Kilimandjaro.

exubérance des saillies chitineuses envahissant toute la surface de l'élytre et il est bien probable que cette exubérance est en relation avec la grande humidité du climat alpin des montagnes tropicales.

Ce comblement progressif des sillons séparant les éléments du *simplex* aboutit, comme on le voit (planche I, fig. e) à la production de la variété *Bastinelleri* Roeschke, dont la sculpture est tout à fait celle du *Cytilocarabus cribratus* Quens. du Caucase. Seuls les emplacements des soies primitives ont été respectés par la surélévation générale de la surface de l'élytre. Pas mal d'espèces de Carabes présentent une sculpture analogue, produite par l'exubérance du type *simplex* aboutissant à la confusion des éléments. Il n'est pas indifférent de constater que l'une d'elles, *Hygrocarabus variolosus* F. est semi-aquatique, et il y aurait intérêt à vérifier si tous les Carabes à grosse sculpture confuse ne seraient pas toujours plus hygrophiles que les autres.

PASSAGE DU TYPE SIMPLEX AU DUPLEX. — A basse altitude, au contraire, la sculpture des *Carabomorphus* devient plus fine et des côtes nouvelles apparaissent entre les lignes de chaînons et les côtes. La race *Joannae* porte une côte de plus entre chaque ligne de chaînons et côte primitive, de façon que se trouve ainsi brusquement constitué un type de sculpture à 16 stries où 3 côtes se comptent entre deux rangées de chaînons (planche II, fig. k). Ce type de sculpture est le même que celui du *Carabus monilis*, sauf que chez ce dernier les deux nouvelles côtes sont plus faibles que la côte primitive des interstries pairs. Quoiqu'il en soit, il n'est pas douteux que la côte médiane de chaque triade du *Carabomorphus* est bien homologue de la côte dite secondaire, c'est-à-dire côte de l'interstrie pair, du *C. monilis* et que les deux côtes latérales sont bien des côtes tertiaires, surajoutées.

Il n'existe jamais, chez les *Carabus*, d'exemple où 2 côtes seulement se trouveraient entre deux lignes de chaînons. Si cela était on devrait en conclure qu'il s'est passé le même phénomène que chez les *Lorocera*, c'est-à-dire un dédoublement des interstries pairs. Or, comme on le voit, il n'en est rien. Les *Carabomorphus* confirment qu'il ne saurait exister de Carabes présentant un tel type de sculpture, puisque la variation du *C. catenatus* nous fait passer directement, du type simple avec une côte par interstrie pair, à un type à 3 côtes entre deux lignes de chaînons.

Puisqu'il n'y a pas dédoublement des interstries pairs, par apparition d'une nouvelle strie de 2^e ordre, comme chez les *Lorocera*, que se passe-t-il donc chez les Carabes ? Je crois que la seule hypothèse possible, rendant

compte absolument des faits, est que les côtes tertiaires apparaissent sur l'emplacement des stries, par conséquent dédoublées, et que l'on peut les appeler par conséquent des « côtes striales » par opposition aux primaires et secondaires qui sont les côtes des interstries impairs et pairs primitifs. Si les côtes tertiaires se produisaient sur l'interstrie, on n'observerait pas la régularité parfaite de leur distance aussi bien de l'élément primaire que du secondaire. De plus, leur mode de progression serait inexplicable. Pourquoi ces côtes multiples des interstries pairs sont-elles toujours en nombre impair, y compris la secondaire ? Pour-

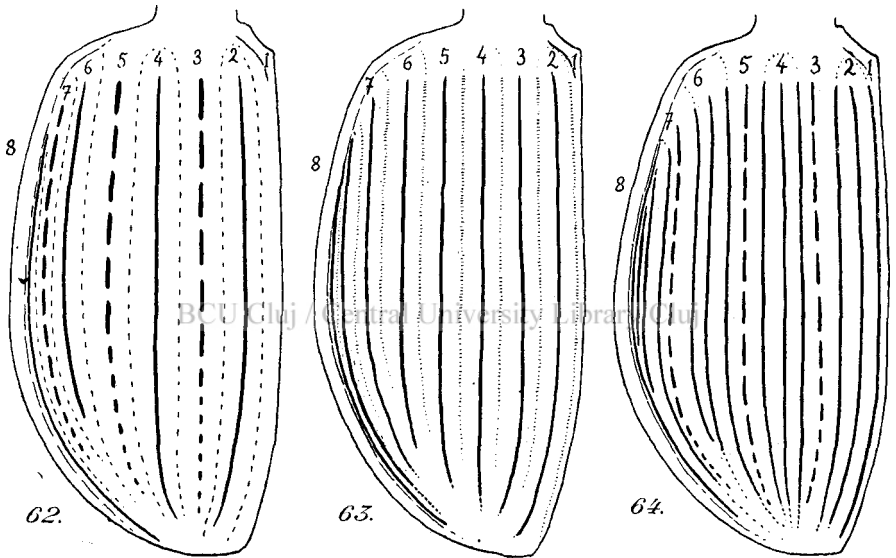


FIG. 62 à 64. Schéma de la sculpture de l'élytre des *Carabomorphus*. — Fig. 62. Type simplez du *C. catenatus* typique. — Fig. 63. Type semiduplex d'un exemplaire du *C. masaiicus*. — Fig. 64. Type duplex du *C. Joannae*.

La longue côte du 8° interstrie est particulière au genre *Carabomorphus*.

quoi les Carabes montrent-ils des types à 3 ou 7 côtes entre deux lignes de chaînons et non des types à 5 côtes ? Cela ne s'explique que par l'hypothèse que les tertiaires sont des côtes striales et on ne pourrait pas comprendre autrement la curieuse variation du *Carabomorphus masaiicus*, que j'ai appelée type *semiduplex* et qui d'ailleurs n'est peut-être qu'une monstruosité.

TYPE SEMIDUPLEX. — Chez ce *Carabomorphus* (planche II, fig. j) les soies des interstries impairs ont dû disparaître, car il n'y a aucune différence entre les éléments primaires et les secondaires qui sont tous des

côtes. Ces côtes sont au nombre de 7, sans compter la suture un peu relevée ; c'est-à-dire qu'il existe à première vue autant d'éléments saillants que chez le type *simplex*. Mais entre chaque côte se trouve un vague sou-

lèvement à ponctuation irrégulière, mais plus ou moins séparée en deux rangées longitudinales de part et d'autre de ce soulèvement. Ce ne peut être là qu'une ébauche de la côte tertiaire se produisant en plein sur la place de la strie. Que cette ébauche se soulève davantage en séparant définitivement en deux stries nouvelles les points de la strie primitive et nous aurons obtenu exactement le type de sculpture du *C. masai-cus* (planche II, fig. g) avec la seule différence que les côtes primaires ne seront pas interrompues par des points, ce qui ne signifie d'ailleurs rien, puisque nous avons vu qu'il s'agit très vraisemblablement d'un cas tératologique.

L'intérêt de cet exemplaire *semiduplex* réside surtout en ce que ses ébauches de tertiaires sont disposées avec une régularité parfaite, ce qui ne devrait pas être si ces tertiaires se

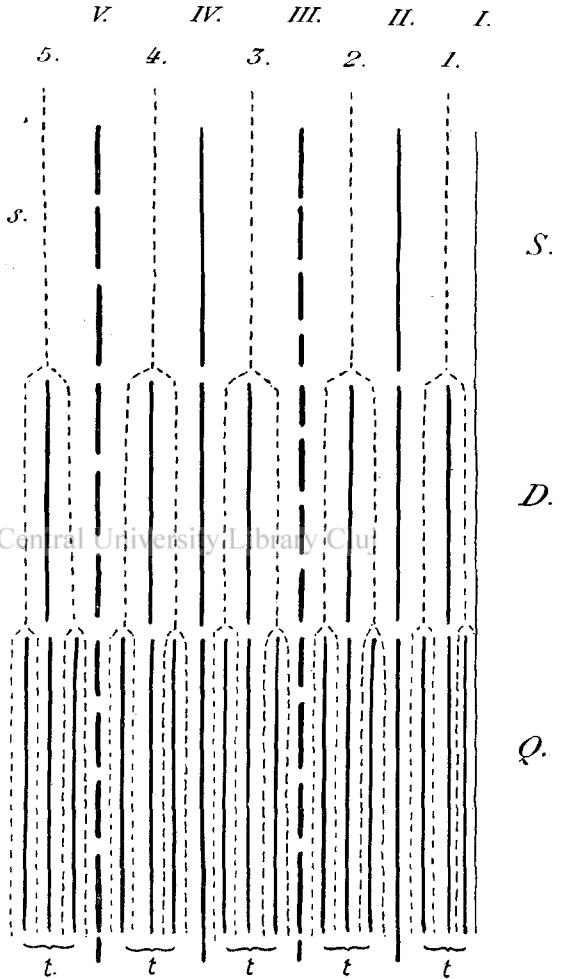


FIG. 65. Schéma montrant comment la sculpture du type *simplex* (S.) passe directement aux types *duplex* (D.) puis *quadruplex* (Q.), par apparition de côtes sur l'emplacement des stries. — s., strie primitive, dédoublée, puis quadruplée. — 1, 2, 3, 4, 5, les cinq premières stries ; I, II, III, IV, V, les cinq premiers interstries, dont le premier est atrophié.

produisaient sur l'interstrie pair, donc plus près des secondaires que des primaires.

TYPE DUPLEX. — Les côtes tertiaires sont donc « striales » et leur apparition a pour résultat le dédoublement véritable de chacune des 8 stries primitives et non comme chez les *Lorocera* la formation d'une strie supplémentaire, strie de deuxième ordre, sur chaque interstrie pair. J'appelle donc type *duplex* ce type de sculpture où chaque strie est dédoublée par une côte tertiaire. Chez ce type *duplex* il existe donc en apparence 16 stries et on compte trois côtes entre deux éléments primaires.

Il faut remarquer d'ores et déjà qu'il y a également 3 côtes entre la suture et la première rangée de chaînons, alors qu'on devrait en compter quatre. Mais c'est un fait général chez tous les Carabes et aussi chez les *Carabomorphus* que le 1^{er} interstrie ne forme pas de côte. Cela se voit déjà chez le type *simplex* où la 1^{re} côte est celle du 2^e interstrie. La 1^{re} côte (tertiaire) du *duplex* est de même la côte striale de la 1^{re} strie, la 2^e la côte du 2^e interstrie.

Chez les Carabes, le *Morphocarabus monilis* F. donne un exemple de *duplex* encore assez primitif, puisque les tertiaires sont plus faibles que les secondaires. On ne connaît pas de forme semblable chez les *Carabomorphus catenatus*, mais il est bien probable toutefois, qu'il doit en exister, au moins à titre de variations individuelles. Que les tertiaires soient aussi développés que les secondaires, nous avons la sculpture du *Carabomorphus Joannae*, comparable à celle d'un *Xystrocarabus catenatus* Panz. Qu'enfin les interruptions des côtes primaires soient moins nombreuses et irrégulières, on passe du type ligne de chaînon au type côte interrompue ou ponctuée, et on obtient la sculpture du *Carabomorphus masaicus* ou du *Megodontus violaceus* L.

TYPE QUADRUPLEX. — La complication de la sculpture ne va pas plus loin que le type *duplex* chez les *Carabomorphus* connus. Il faut donc maintenant revenir aux *Carabus* pour chercher ce qui se passe chez les espèces à éléments très nombreux.

Il est remarquable que le nombre des côtes existant entre deux rangées de chaînons primaires passe brusquement de 3 à 7 et non à 5. Il existe bien des cas très rares où on trouve 5 côtes entre deux rangées primaires, mais il est clair que ce sont là des régressions, car ces types à 5 côtes s'observent dans des groupes d'espèces qui en ont régulièrement 7 et dont certaines se sont effacées.

Ce fait que la sculpture des espaces compris entre les primaires passe normalement de 3 à 7 est une raison de plus pour admettre que les côtes tertiaires sont striales. Si elles étaient interstriales, le type à 5 côtes entre les primaires devrait être au moins aussi fréquent que celui à 7 côtes. En réalité on passe brusquement de 3 à 7 côtes parce que de nouvelles côtes striales apparaissent sur chaque branche de la strie primitive déjà dédoublée, c'est-à-dire de part et d'autre de chacune des tertiaires du type *duplex*.

Le type de sculpture à 7 côtes entre deux éléments primaires est donc un type *quadruplex*, puisque la strie primitive se trouve quadruplée. On voit qu'il n'y aurait de place, dans cette évolution, pour un type *triplex* que si une seule des stries doubles du *duplex* donnait une côte striale, ce qui est tout à fait improbable. Les Carabes à 5 côtes entre deux éléments primaires sont donc de faux *triplex*, obtenus par disparition régressive de 2 des 7 côtes normales.

Beaucoup d'espèces de *Carabus* appartiennent au type *quadruplex*. Ce sont par exemple *Hadrocarabus macrocephalus* Dej., *Tomocarabus convexus* F., *Orinocarabus concolor* F. On constate qu'il existe chez eux 7 côtes entre la suture et la première rangée primaire et que par conséquent le 1^{er} interstrie primitif n'a pas plus fourni de côtes chez le *quadruplex* que chez le *duplex*. La 1^{re} côte du *quadruplex* est la côte striale de la branche interne de la 1^{re} strie dédoublée.

Il est des cas où les deux tertiaires qui flanquent la rangée primaire sont interrompues par les points de ces derniers. On pourrait croire dans ce cas que ces tertiaires se soient développées sur l'interstrie impair (primaire) et non sur la strie. Je crois qu'il s'agit simplement d'espèces dont la souche primitive possédait sur ses interstries impairs des fossettes assez grandes à l'insertion des soies et que la constriction de ces interstries résultant de la multiplication des côtes a été cause que les tertiaires les plus rapprochées ont été interrompues par ces fossettes, pour la même raison que les côtes primaires elles-mêmes. Le fait que ces tertiaires rapprochées des primaires soient interrompues (*C. concolor*) n'empêche pas qu'elles se soient formées sur la strie.

Il resterait enfin à examiner certains types de sculpture comme celui du *Morphocarabus Kollari* Pall., dont le nombre des interstries primitifs paraît être supérieur à 8. On rattache ces formes, comme variations extrêmes, au *M. monilis* F., dont le nombre des primaires est normal et on explique que *M. Kollari* porte 4 ou 5 rangs de primaires

au lieu de 3 parce que certains de ces éléments se sont dédoublés et que de nouveaux systèmes de côtes secondaires et tertiaires se sont développés dans les intervalles ainsi produits.

En fait, *M. Kollari* serait un *duplex* dont le nombre des interstries primitifs serait de 11 ou 13 au lieu de 9. Je n'ai malheureusement pas pu examiner des exemplaires de cette espèce ; mais il semble *a priori* qu'ils doivent avoir des interstries-nervures supplémentaires. Cependant aucun des types d'*Adephaga* à nombreuses stries ne permet de supposer que les interstries impairs puissent être en plus grand nombre que d'habitude ; les *Lorocera*, comme les *Omophron* et les Dytiscides montrent toujours que ce sont les interstries pairs qui sont multipliés. Il faudrait donc pouvoir étudier l'innervation de l'élytre du *M. Kollari* pour savoir s'il ne s'est pas produit chez lui, à l'origine, une variation inattendue, comme par exemple l'apparition de nouvelles nervures entre le champ cubital et le champ anal. S'il en était ainsi, il s'agirait d'un caractère tout à fait exceptionnel que rien dans l'évolution des *Adephaga* ne permet de prévoir, sauf peut-être la bizarre anastomose du nerf anal avec le 2^e cubital qui est figurée ci-dessus (fig. 42) d'après une préparation de l'élytre du *Brachynillus Varendorffi* et pourrait faire supposer que peut-être des nervures anales sont fusionnées à la 2^e cubitale dans le 3^e interstrie de l'élytre. Mais je n'ai jamais retrouvé ailleurs cette anastomose que j'ai considérée comme une anomalie.

CONCLUSIONS. — Nous avons donc vu la sculpture ornementale de l'élytre des Carabes avoir comme point de départ un type simple et uni analogue à celui de tous les Carabiques (*C. splendens*). Des côtes y apparaissent d'abord dans les régions correspondant aux interstries impairs, c'est-à-dire aux nervures primitives (*C. auratus*), puis sur tous les interstries (type *simplex*). L'évolution directe du *simplex* conduit à l'élytre à côtes et chaînons fondus du *C. cribratus*, où ne persistent que des trous correspondant aux insertions des soies discales. Le comblement de ces trous aboutirait à la réalisation d'un nouveau type uni, faisant retour à la forme initiale, mais dont la surface serait fortement surélevée.

Le type *duplex* réalise une évolution orthogénétique différente et résulte de l'apparition de côtes striales dont l'effet est de dédoubler les stries primitives. Le type *quadruplex* en dérive directement par l'apparition de nouvelles côtes striales sur chacun des dédoublements de la strie primitive qui se trouve de ce fait déquadruplée. Cette évolution

s'accompagne naturellement d'une atténuation générale de la sculpture qui devient d'autant plus fine qu'elle est plus compliquée. A un stade ultime les nombreuses côtes se résolvent en un grand nombre de petites aspérités où toute striation disparaît et on arrive ainsi encore à un nouveau type uni, faisant retour à l'état initial, comme c'est le cas pour le *Callistocarabus marginalis* F. et peut-être aussi le *Phricocarabus glabratus* Payk.

Telles sont les réflexions que je me permets de présenter aux historiens généalogistes des Carabes. Elles sont fondées sur une base morphologique que je crois solide, à savoir sur l'existence générale de 9 interstries primitifs dont les impairs, pourvus de soies discales, sont les nervures, et d'autre part sur la déduction logique que l'évolution ornementale procède toujours du simple au compliqué. Reste à décider comment ces principes doivent être conciliés avec une systématique des *Carabus*. Je ne prétends naturellement pas que le *C. cribratus* dérive du *C. cancellatus* et ce dernier du *C. splendens*, ce qui serait absurde, car je ne connais pas les affinités réelles de ces espèces, d'après leurs caractères anatomiques. Je dis seulement que le type de sculpture des uns dérive de telle ou telle façon du type de sculpture présenté par d'autres. Aux Carabologistes de dire si leurs sous-genres constituent bien des lignées naturelles !

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1912. ALLUAUD (Ch.). Sur le genre *Carabomorphus* Kolbe et diagnoses d'espèces nouvelles. (*Bull. Soc. ent. Fr.*, 1912, p. 281-284.)
1917. ALLUAUD (Ch.). Les Carabiques de la faune alpine des hautes montagnes de l'Afrique orientale. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1917, p. 73-116, fig.)
1895. BEDEL (L.). Catalogue raisonné des Coléoptères du nord de l'Afrique. (*L'Abeille*, hors texte, 1895.)
1909. BERLESE (A.). Gli Insetti, vol. I (Milano, Società editrice libraria, 1909, 1004 p., 1292 fig.)
1892. BINET (A.). Le nerf alaire chez quelques Coléoptères aptésiques. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, [9] IV, p. 257-258.)
1895. COMSTOCK (J.-H.). A manual for the study of Insects. (Ithaca, Comstock publ. comp., 1895, 701 p., 797 fig.)

1899. COMSTOCK (J.-H.) et NEEDHAM (J.-G.). The wings of Insects. (*Amer. Natur.*, XXXII [1898], p. 43-48, 81-89, 231-257, 561-565 ; XXXIII [1899], p. 117-126.)
1897. DUBOSCQ (O.). Sur le système nerveux sensitif des Trachéates. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, [3] V, p. 401-416, pl. XIX.)
1892. GANGLBAUER (L.). Die Käfer von Mitteleuropa, I. *Caraboidea*. (Wien, C. Gerold's Sohn, 1892, 557 p.)
1904. GANGLBAUER (L.). Nova aus Judicarien. (*Münch. Kol. Zs.*, II, p. 186-200.)
1908. HANDLIRSCH (A.). Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. (Leipzig, W. Engelmann, 1908, 1430 p., pl. I-LI.)
1920. HANDLIRSCH (A.). Handbuch der Entomologie, III, Kapitel 7 : Palaeontologie. (Iéna, G. Fischer, 1920-21, p. 117-304.)
1896. HEYMONS (R.). Ueber Flügelbildung bei der Larve von *Tenebrio molitor*. (*Sitzb. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin*, 1896, p. 142-144.)
1892. HOFFBAUER (C.). Beiträge zur Kenntniss der Insektenflügel. (*Zs. wiss. Zoologie*, LIV, p. 579-630, 2 pl.)
1912. JEANNEL (R.). Description d'un nouveau *Carabomorphus* de l'Afrique orientale anglaise. (*Bull. Soc. ent. Fr.*, 1912, p. 279-280.)
1922. JEANNEL (R.). Les *Trechinae* de France. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1921, p. 161-192, 295-345.)
1886. KOLBE (H.). Die Zwischenräume zwischen den Punktstreifen der punktiertgestreiften Flügeldecken der Coleoptera als rudimentäre Rippen aufgefasst. (*Jahresb. zool. Sect. Westfal. Prov.-Ver. für Wiss. und Kunst. Münster*, 1886, p. 57-59, une pl.)
1895. KOLBE (H.). Ueber die in Afrika gefundenen montanen und subalpinen Gattungen der mit *Calosoma* verwandten Coleopteren. (*Sitzb. Ges. naturf. Freunde zu Berlin*, 1895, p. 50-69.)
1878. KRAATZ (G.). Ueber die Sculptur-Elemente der *Carabus*. (*Deutsche ent. Zs.*, Berlin, XXII, p. 273-291.)
1878. KRAATZ (G.). Sculptur-Wandelungen der *Carabus*. (*Deutsche ent. Zs.*, Berlin, XXII, p. 292-336.)
1883. LECONTE (J.-L.) et HORN (G.-H.). Classification of the *Coleoptera* of North America. (Washington, Smithsonian Inst., 1883, 567 p.)
1880. MEINERT (Fr.). Sur l'homologie des élytres des Coléoptères. (*Entomol. Tidskr.*, Stockholm, I, p. 168.)
1920. ORCHYMONT (A. d'). La nervation alaire des Coléoptères. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1902, p. 1-50, 18 fig., pl. I-III.)
1898. PACKARD (A.-S.). A text-book of entomology. (New-York, Macmillan Comp., 1898, 729 p.)
1899. ROESCHKE (H.). Carabologische Notizen, IV. (*Entom. Nachr.*, XXV, p. 357-358.)
1896. SHARP (D.). Sur les ailes du *Dytiscus latissimus* et du *Cybister Roeseli*. (*Proc. ent. Soc. London*, 1896, p. VIII.)

1920. SLOANE (Th.). The *Carabidae* of Tasmania. (*Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, XLV, p. 113-178.)
1903. TOWER (W.-L.). The origin and development of the wings of *Coleoptera*. (*Zool. Jahrb.*, Abth. für Anat. und Ontog. der Thiere, XVII, p. 517-572, pl. XIV-XX.)
1890. VERNON (E.). Der Schmetterlingsflügel und die sog. Imaginalscheiben derselben. (*Zool. Anz.*, Berlin, V, p. 116-117.)
1906. WOODWORTH (C.-W.). The wing veins of Insects. (*Publ. of University of California, Entomol.*, I, p. 1-152.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Carabomorphus catenatus Roeschke, forme alpine.

- a. *C. catenatus* Roeschke, forme typique (mont Kinangop, 3.000 m.).
- b. *C. catenatus* Roeschke, forme typique (même provenance).
- c. *C. catenatus* var. *Kolbi* Roeschke, à chaînons et côtes encore distincts (même provenance).
- d. *C. catenatus* var. *Kolbi* Roeschke, à chaînons et côtes fusionnés sur la partie latérale de l'élytre (même provenance).
- e. *C. catenatus* var. *Bastinellers* Roeschke, à chaînons et côtes totalement fusionnés (même provenance).

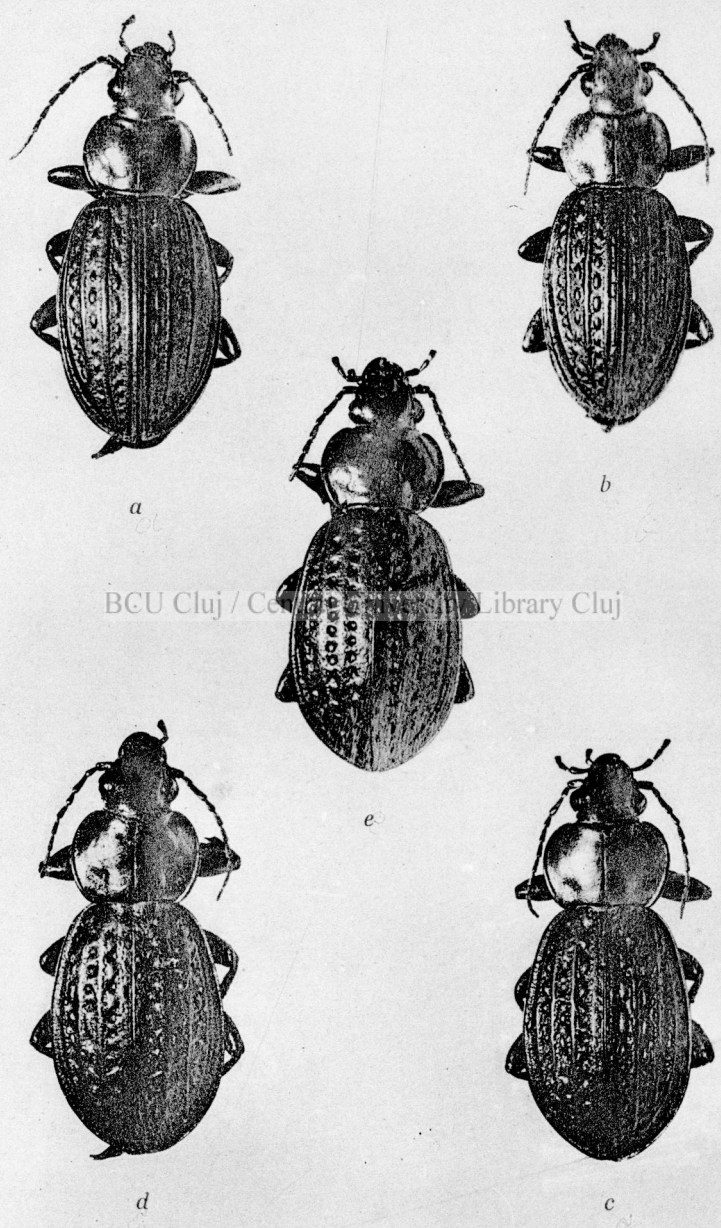
PLANCHE II

Carabomorphus brachycerus Gerst.

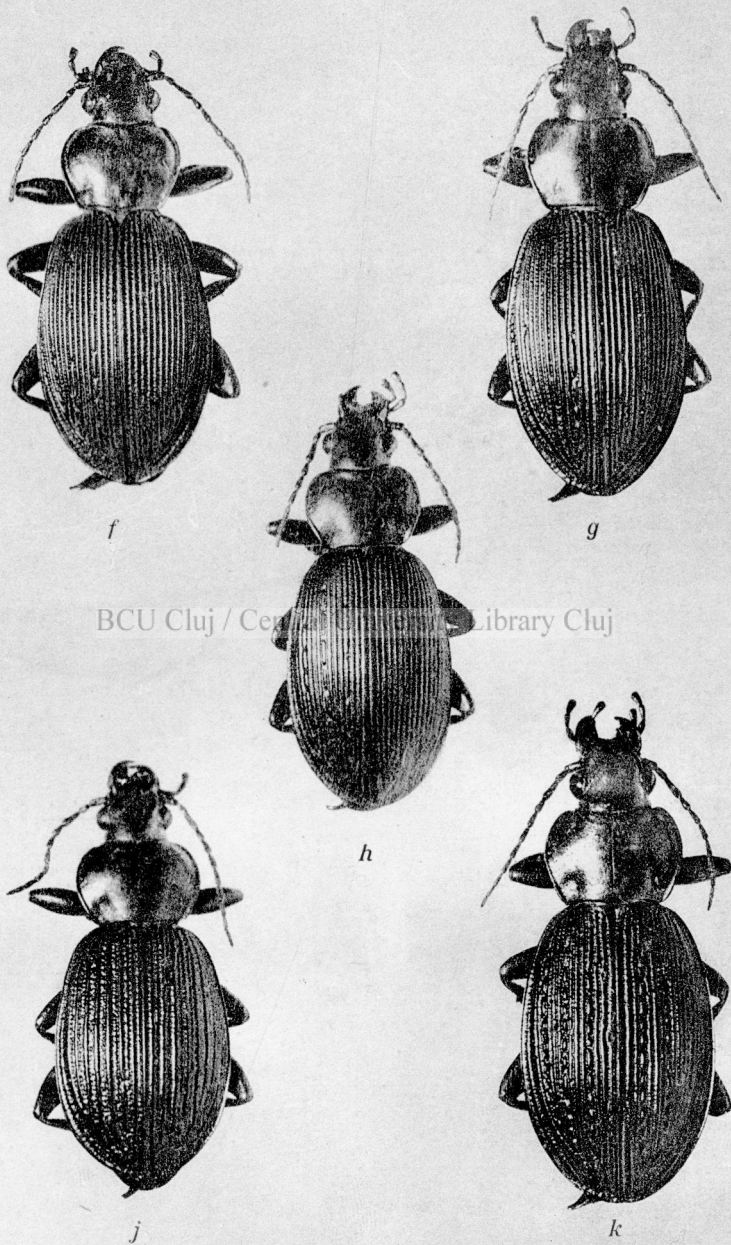
- f. *C. brachycerus* Gerst. (du Kilimandjaro, zone des cultures, 1.000 m. env.).

Carabomorphus catenatus Roeschke, races subalpines.

- g. *C. catenatus*, race *masaicus* All. (de la plaine Masai, 2.000 m.).
- h. *C. catenatus*, race *masaicus* All. (même provenance), avec la ponctuation des côtes primaires externes plus développée.
- i. *C. catenatus*, race *masaicus* All. (même provenance), exemplaire présentant le type de sculpture *semiduplex*.
- k. *C. catenatus*, race *Joannae* All. (des forêts de l'Aberdare, 2.500 m.).



BCU Cluj / Colección de Libros de la Biblioteca de Cluj



BCU Cluj / Central University Library Cluj