

36

R. JEANNEL

---

BCU Cluj / Central University Library Cluj  
SUR LES HOMOLOGIES DES ARTICLES DE LA PATTE  
DES INSECTES.

IV

SUR LES HOMOLOGIES DES ARTICLES  
DE LA PATTE DES INSECTES

PAR

RENÉ JEANNEL

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

Reçue le 20 février 1925

SOMMAIRE

Observations générales (p. 37).

I. *La patte larvaire des Coléoptères* (p. 39). — Le dactylos des larves (p. 40). — Le genou des pattes larvaires (p. 42).

II. *La patte des Coléoptères adultes* (p. 46). — Le dactylos et l'origine des ongles (p. 46). — Evolution du carpos et du propodos (p. 48). — Conclusions générales (p. 53).

*Index bibliographique* (p. 54).

Observations générales

Pour identifier les articles des pattes des Arthropodes, C. BÖRNER (1921) prend comme repère les articulations et cherche à reconnaître une articulation principale. Il croit pouvo'r donner ce titre à celle du « genou », la fémoro-tibiale des Insectes, et partant de cette articulation qu'il suppose homologue chez tous les Arthropodes, il compte chez les différents types, le nombre des articles en direction proximale et distale. Il arrive ainsi à donner un tableau des homologues des divers articles des pattes de tous les Arthropodes (1921, p. 687).

E.-G. RACOVITZA (1923, p. 95) a déjà montré ce que cette méthode a de « scabreux », car, dit-il, les articulations « se montrent soumises sans résistance aux vicissitudes des adaptations variées et peuvent disparaître souvent sans laisser de traces ».

« Il n'en est pas de même pour les articles. Si modifiables qu'ils « soient, ils ont une plus solide mémoire de leur structure ancestrale et

« ne disparaissent pas sans laisser de traces : des rudiments de leur bord « distal ou de leurs phanères. »

Nous allons voir que ces principes ont leur pleine application en ce qui concerne la patte des Insectes.

C'est un fait qui n'est plus mis en doute par personne, que la patte des Insectes doit dériver du même type primitif que celle des Crustacés. Elle a donc dû être constituée primitivement par une hampe (sympodite) à trois articles : praecoxa, coxa et basis, et par deux rames de cinq articles : ischium, méros, carpos, propodos et dactylos, dont seule la rame interne, ou endopodite, forme la région distale de la patte. Ce sont donc huit articles (trois du sympodite, cinq de l'endopodite) qu'a dû primitivement avoir la patte d'un Insecte. La question se pose donc de savoir comment les huit articles ancestraux peuvent se retrouver dans la patte des Insectes actuels.

Si on compare la patte d'un Insecte à celle d'un Crustacé marcheur, comme par exemple celle d'un *Asellus*, dont on peut tenir les articles comme identifiés avec exactitude (RACOVITZA, 1923, p. 90), on constate au premier abord qu'il existe entre les deux types de grandes analogies, tout au moins dans le bout basal. Le basis, support immédiat des rames, doit se retrouver chez l'Insecte pour les mêmes raisons que chez le Crustacé, et il semble bien qu'on puisse affirmer qu'il est représenté par la hanche. Coxa et praecoxa, très involués chez l'Isopode, doivent l'être aussi chez l'Insecte, et le petit sclérite appelé trochantin, qui se trouve caché dans la cavité coxale des Coléoptères, est vraisemblablement un vestige du coxa. Le trochanter est, par suite, un ischium et le fémur un méros. Tout cela est, d'ailleurs, admis sans conteste par les morphologistes et rien dans la disposition des articulations, toutes très simples, ni dans celle de la musculature, ne fournit le moindre argument en opposition avec cette manière de voir. Hanche, trochanter et fémur portent, surtout chez les larves, des soies en position définies et ces soies paraissent bien n'être que les restes des rangées longitudinales de phanères primitives.

Mais les choses ne sont plus si simples dans le bout distal de la patte de l'Insecte, au delà du « genou », c'est-à-dire de la fameuse articulation principale de BÖRNER. Pour se faire une opinion, il sera nécessaire d'examiner la patte tout d'abord chez les larves, ensuite chez les adultes.

## I. La patte larvaire des Coléoptères.

Il existe différents types de pattes larvaires chez les Coléoptères et il ne semble guère qu'aucun auteur ait jamais eu le souci de bien les homologuer. Si on excepte les pattes atrophiées de certaines larves ou celles ayant subi des adaptations spéciales, on constate tout d'abord qu'il y a des pattes marcheuses de six articles et d'autres qui n'en ont que cinq.

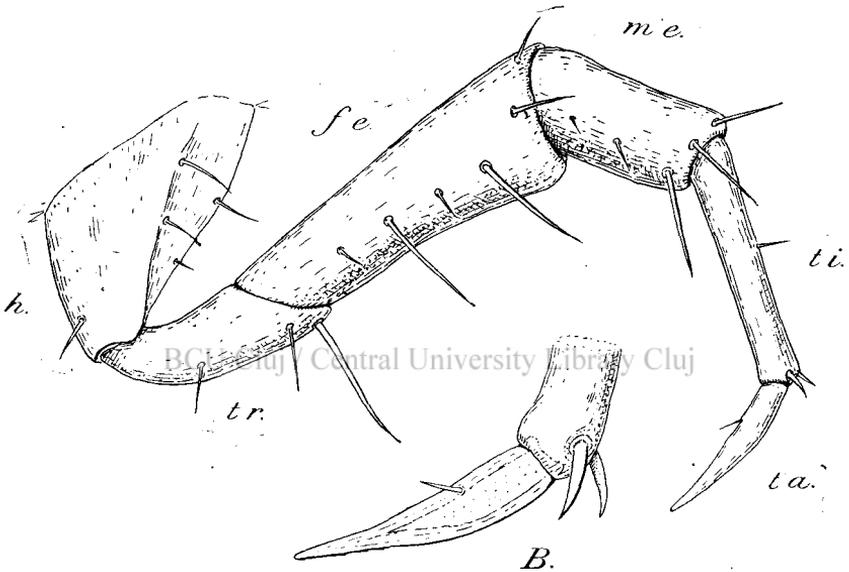


FIG. 1. Patte postérieure droite, face postérieure, d'une larve du *Trechus Brevili* Jeann. ( $\times 150$ ). — *h.*, hanche ; *tr.*, trochanter ; *fe.*, fémur ; *me.*, médius ; *ti.*, tibia ; *ta.*, tarse ; *B.*, tarse du même, à un plus fort grossissement.

Les larves des *Trechinae*, comme celles de tous les autres *Adephaga*, ont six articles (fig. 1). Tous les auteurs s'accordent pour y voir une hanche, un trochanter, un fémur, un tibia, un tarse de deux articles, dont le deuxième ou terminal est en forme d'ongle. Chez tous les autres Coléoptères dont les pattes larvaires ont cinq articles, par contre (fig. 2), on dit que le tarse n'est formé que d'un seul article en forme d'ongle. La déduction s'impose naturellement que la patte larvaire de l'Adéphage, avec son tarse de deux articles, est « plus évoluée » que celle à tarse uniaarticulé des autres Coléoptères. Tous ceux qui ont écrit sur la morphologie des larves de Coléoptères, J.-C. SCHIÖDTE, E. PERRIS, A. BÖVING, Fr. van EMDEN, ont été de cet avis et personne n'a jamais pensé que le

prétendu tibia de la larve de *Trechus* pourrait ne pas être du tout homologue de celui d'une patte larvaire de cinq articles. Moi-même, sans y avoir réfléchi, j'avais jusqu'à présent identifié les articles de cette manière chez les *Bathysciinae* (1911, p. 92) et chez les *Trechinae* (1920, p. 518). Or on va voir que c'est là une erreur.

Il n'est d'ailleurs pas absolument certain que toutes les pattes à cinq articles de larves de Coléoptères soient superposables. J'ai même quelque soupçon que celle des Hétéromères a dû subir une évolution spéciale. Je me garderai donc, dans les pages qui suivent, de prendre des exemples dans des groupes trop divers et je vais surtout examiner ce qu'il est possible de tirer de la comparaison de deux groupes homogènes que je connais bien, les *Trechinae* et les *Bathysciinae*.

**Le dactylos des larves.** — On doit se demander tout d'abord ce qu'est l'ongle qui termine la patte des larves. Est-ce un article ou une simple phanère spécialisée ? Chez les Crustacés, l'ongle terminal est une phanère ; mais chez les larves de Coléoptères il n'en est pas de même et l'ongle est certainement un article, c'est-à-dire le dactylos lui-même. L'articulation de l'ongle unique des *Bathysciinae* (fig. 2 et 8) ou des *Trechinae* (fig. 1 et 7) est semblable à celle d'un article ordinaire ; ses mouvements sont produits par un long muscle fléchisseur faisant évidemment partie de l'appareil musculaire normal de la patte. D'autre part, l'ongle est creux, comme un article et surtout il porte lui-même des phanères aussi développées que celles des autres articles. Quand il y a deux ongles, ils sont souvent égaux (*Harpalinae*), mais aussi parfois inégaux, comme chez les *Nebria* (fig. 3). On constate alors aisément que le grand ongle, placé du côté antérieur, est seul en connexion avec le muscle long fléchisseur et correspond par suite, comme l'ongle unique des *Trechus*, à l'article terminal de l'appendice ou dactylos. Le deuxième ongle, plus petit, placé du côté postérieur, n'a pas de muscle propre et doit certainement n'être qu'une phanère distale de l'article précédent ou propodos, qui se différencie pour jouer le rôle d'ongle. C'est en somme un éperon, et il n'est peut-être pas inutile de rappeler que le périopode d'un *Asellus* présente, exactement à la même place, une large phanère modifiée qui a reçu le nom de talon du propodos (E.-G. RACOVITZA, 1923, p. 104, fig. 142).

L'ongle, ou l'un des deux ongles terminaux de la patte larvaire des Coléoptères, correspondent donc à l'article terminal, au dactylos. Il s'en

suit que l'article précédent, c'est-à-dire l'avant-dernier article de la patte larvaire, doit être le propodos.

Il n'a pas manqué de me sembler étrange, *a priori*, que le propodos devienne un tibia chez les *Bathysciinae* par exemple (fig. 2) et par contre un tarse chez les *Adephaga* (fig. 1). Ce même avant-dernier article est en effet semblable dans l'un et l'autre cas ; il a la même forme, les mêmes

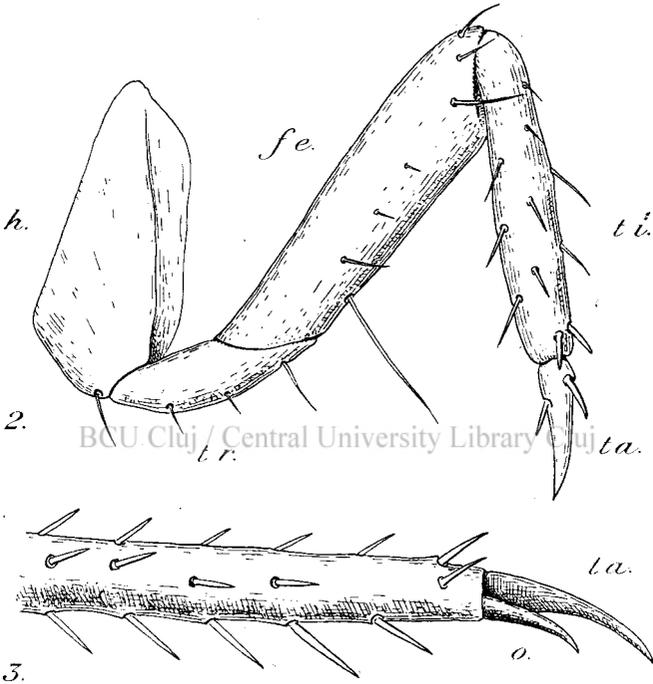


FIG. 2. Patte intermédiaire droite, face postérieure, d'une larve du *Breullia triangulum* Sh. ( $\times 150$ ). — *h.*, hanche ; *tr.*, trochanter ; *fe.*, fémur ; *ti.*, tibia ; *ta.*, tarse.

FIG. 3. Tibia et tarse postérieurs droits, face postérieure, d'une larve du *Nebria andalusiaca* Ramb. ( $\times 80$ ). — *ta.*, tarse ; *O.*, deuxième ongle, dérivé d'une épine du propodos.

phanères et en particulier toujours les mêmes deux petites épines distales et tergaes. Son articulation avec l'ongle se présente toujours de la même manière. Je conclus donc que cet avant-dernier article doit être homologué au propodos chez toutes les larves de Coléoptères et que s'il devient tibia chez les uns (*Bathysciinae*), c'est aussi tibia qu'il doit être chez les *Adephaga*.

Cette interprétation conduit donc à reconnaître qu'il existe chez l'Adéphage (fig. 1) un article de plus à la patte, entre le tibia et le fémur, c'est-à-dire au niveau du « genou ». Cet article serait le carpos. S'il en

est bien ainsi, la patte larvaire de l'Adéphage est donc non pas plus évoluée que celle des autres Coléoptères, mais au contraire bien plus primitive, puisqu'elle a encore son carpos, et c'est la patte à cinq articles des *Bathysciinae* qui est plus évoluée, le carpos ayant dû s'atrophier et disparaître dans l'articulation fémoro-tibiale.

Cette manière de voir m'a donc conduit à examiner de plus près la fameuse articulation principale de BÖRNER, le genou des pattes de larves à six articles et celui de celles à cinq articles. S'il est exact qu'un article, le carpos, ait disparu dans le genou de ces dernières, que cette articulation soit donc secondaire, on doit retrouver dans sa structure des traces de cette involution. La comparaison de la patte des larves de *Bathysciinae* avec celle des *Trechinae* m'a montré effectivement qu'il en est bien ainsi.

**Le genou des pattes larvaires.** — Les articulations de la patte des larves des *Trechinae* sont toutes semblables et extrêmement simples. A toutes les jointures, il existe du côté de l'extension deux petits plis longitudinaux chitinisés, accolés l'un à l'autre et unissant l'article proximal au bord basal de l'article distal (fig. 5). Ces plis jouent le rôle de charnière. Pendant la flexion, la partie basale de l'article distal, opposée à la charnière, s'invagine dans le bout de l'article proximal (fig. 4). Ce type d'articulation en charnière est évidemment très primitif ; il est facile de constater qu'il est constant chez les *Adephaga* et qu'il n'y a jamais aucune différence entre toutes les articulations de leurs articles, depuis la coxo-trochantérienne jusqu'à l'articulation tarsale.

D'après les articulations, il ne semble donc y avoir aucun article involué dans la patte des larves des *Adephaga*. D'ailleurs il est facile de voir qu'il ne peut pas y en avoir. Sachant que la hanche est un basis et l'ongle un dactylos, on trouve entre eux toute la succession : ischium, méros, carpos et propodos. La patte larvaire d'un Adéphage est donc tout à fait homologue de celle d'un *Asellus* (RACOVITZA, 1923, p. 90). Autant qu'on peut en juger à un premier examen, cette structure se retrouve chez les *Campodea* et aussi chez les larves de Trichoptères, ce qui n'est pas étonnant puisque les Trichoptères sont un groupe très primitif.

Comment faut-il nommer les articles d'une patte larvaire d'Adéphage ? On a vu que leur propodos est un tibia et qu'il y a donc, entre le fémur et le tibia, un article (carpos) qu'il faut pouvoir désigner. Je propose de le nommer « médius » ; on dira donc que la patte des larves des *Adephaga* est formée par six articles, à savoir : hanche, trochanter, fémur, médius, tibia et tarse, correspondant respectivement aux basis, ischium,

méros, carpos, propodos et dactylos de l'appendice segmentaire primitif.

Chez les larves de Coléoptères autres que celles des *Adephaga*, la patte n'a que cinq articles. Il faut donc que le sixième ait disparu quelque part. Il est facile de s'assurer que cela n'a pu se faire que dans une articulation, car jamais aucun article ne montre trace de soudure dans sa continuité. Plusieurs indices d'ailleurs donnent à croire que c'est bien

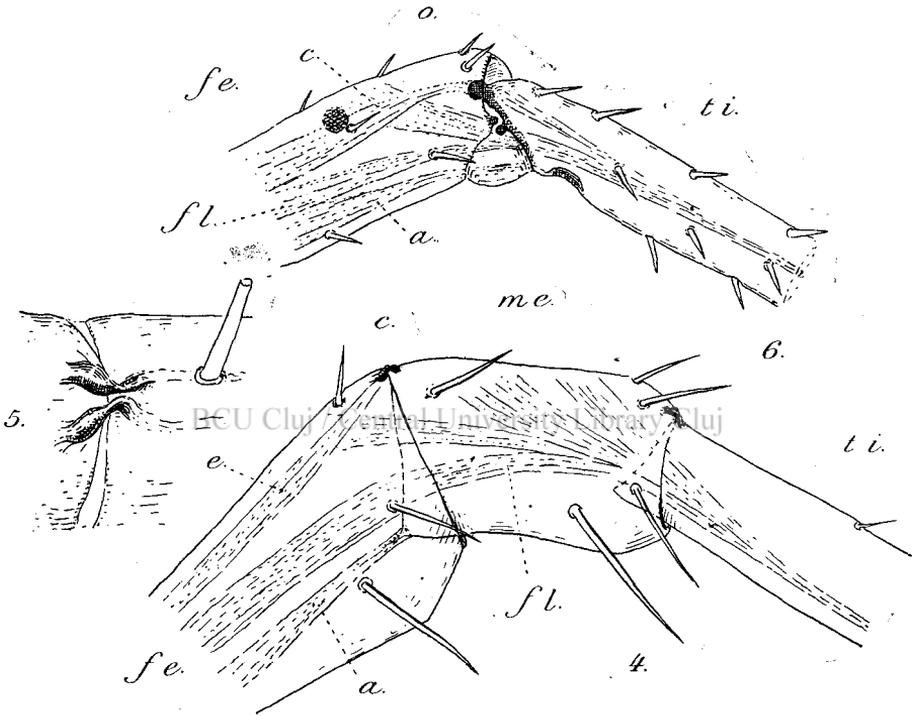


FIG. 4. Genou de la patte intermédiaire droite, face postérieure, d'une larve de *Iberotrechus Boivari* Jeann. ( $\times 280$ ). — *fe.*, fémur ; *me.*, médius ; *ti.*, tibia ; *c.*, charnières articulaires ; *fl.*, muscle long fléchisseur du tarse ; *e.*, extenseur du médius ; *a.*, fléchisseur du médius.

FIG. 5. Charnière articulaire du même, vue du côté tergal.

FIG. 6. Genou de la patte postérieure droite, face postérieure, d'une larve du *Breullia triangulum* Sh. ( $\times 280$ ). — *fe.*, fémur ; *ti.*, tibia ; *o.*, olécrâne recevant l'insertion de l'extenseur ; *fl.*, long fléchisseur du tarse ; *a.*, fléchisseur du tibia ; *c.*, extenseur du tibia.

le carpos qui a disparu au niveau de l'articulation du genou. On peut le voir d'abord à la disposition des muscles, ensuite à la forme même de l'articulation.

La musculature de la patte montre que le bord basal chitinisé du tibia de la larve des *Bathysciinae* (fig. 6 et 8) doit correspondre au médius de la patte des larves de *Trechinae* (fig. 4 et 7). Le long fléchisseur du

tarse traverse l'articulation unique des *Bathysciinae*, comme il traversait les deux articulations proximale et distale du médius. Les muscles extenseur et fléchisseur du médius, contenus dans le fémur des *Trechinae*,

se retrouvent comme extenseur et fléchisseur du tibia chez les *Bathysciinae*. Le faisceau accessoire du long fléchisseur du tarse a son insertion proximale dans le médius (fig. 7) ; l'involution de ce médius dans le bout basal du tibia a naturellement reporté cette insertion dans le tibia des *Bathysciinae* (fig. 8). Quant aux muscles médio-tibiaux, ils ont forcément disparu chez ces derniers. Tout dans la disposition des muscles chez les *Bathysciinae* indique donc que le médius ou carpos a dû disparaître dans l'articulation du genou.

La forme de l'articulation parle encore dans le même sens. Il faut reconnaître d'abord que l'articulation du genou est souvent simple, du type charnière comme les autres,

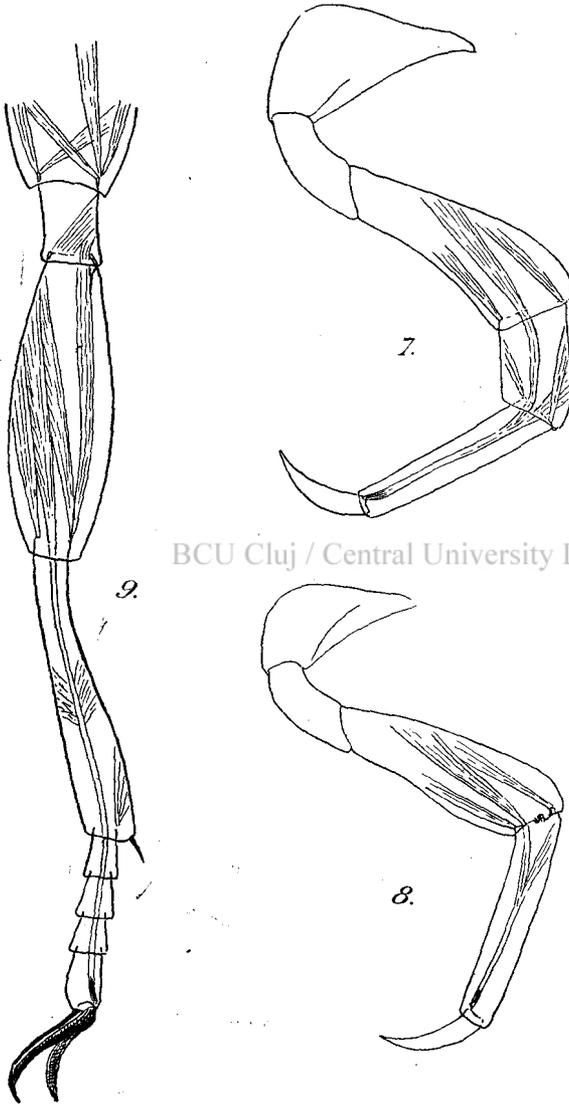


FIG. 7. Schéma de la musculature d'une patte de arve de *Trechus*.

FIG. 8. Schéma de la musculature d'une patte de larve de *Bathysciinae*.

FIG. 9. Schéma de la musculature d'une patte de *Trechus* adulte.

chez beaucoup de pattes larvaires à cinq articles. Elle ne montre rien de particulier chez les Staphylinides, au moins chez ceux que j'ai

examinés. Mais par contre, le genou des larves de *Bathysciinae* présente une certaine complication qui semble bien en rapport avec le fait que l'articulation est complexe. D'autre part, cette complication est une ébauche évidente de l'articulation de la patte adulte, ce qui prouve nettement que le genou adulte est absolument homologue de celui de la larve des *Bathysciinae*.

Au genou des larves de *Bathysciinae* (fig. 6), plus de charnière du côté de l'extension. Mais on trouve deux articulations condyliennes dont l'une est antérieure et l'autre postérieure. Toutes deux sont semblables, formées par la juxtaposition de deux petits nodules en forme de condyles. Elles déterminent un axe médian antéro-postérieur, sur lequel le tibia exécute ses mouvements d'extension et de flexion. Tout le bout basal du tibia est fortement chitinisé ; du côté tergal ce bout forme une apophyse arrondie, sorte d'olécrâne sur lequel s'insère le muscle extenseur. Au côté sternal le muscle fléchisseur traverse la jointure pour s'insérer sur le bord proximal du tibia.

Cette articulation bicondylienne est évidemment secondaire, car elle remplace les articulations en charnières tergaux primitives, qui ont disparu probablement dans l'olécrâne tibial. On connaît bien d'autres exemples d'articulations secondaires sur les appendices des Insectes et un des plus typiques est celui des articulations mandibulaires. On voit toujours les articulations secondaires doubles remplacer les articulations primitives simples, après involution d'un article intermédiaire, amenant

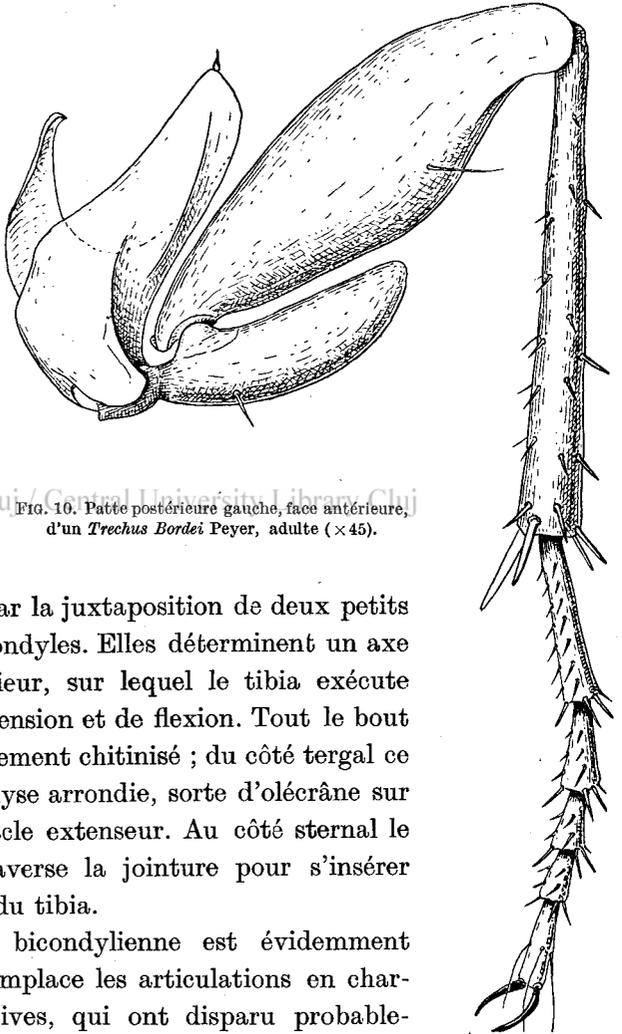


FIG. 10. Patte postérieure gauche, face antérieure, d'un *Trechus Bordei* Peyer, adulte ( $\times 45$ ).

au contact deux autres articles autrefois séparés. L'articulation bicondylienne du genou larvaire des *Bathysciinae* laisse donc encore supposer qu'elle doit renfermer des vestiges du carpos.

On dira donc que la patte des larves de *Bathysciinae* est formée de cinq articles, à savoir : hanche, trochanter, fémur, tibia et tarse, correspondant respectivement aux basis, ischium, méros, propodos et dactylos, et que par conséquent le médus ou carpos a disparu dans l'articulation du genou.

La comparaison des larves de *Trechinae* avec celle des *Bathysciinae* nous montre donc comment le carpos a disparu de leur patte au cours de l'évolution phylogénique. Cette involution du carpos se répète au cours du développement ontogénique des *Adephaga*.

Il reste à voir maintenant comment se constitue le tarse pluriarticulé de l'adulte, dont on ne trouve aucune ébauche pendant les stades larvaires.

## II. — La patte des Coléoptères adultes

**Le dactylos et l'origine des ongles.** — Il est étrange qu'aucun morphologiste n'ait jamais essayé d'identifier l'article terminal de la patte des Insectes. C'était pourtant la première chose à faire afin de déterminer les homologues des articles.

Il faut évidemment s'attendre à trouver chez l'Insecte le dactylos, dont l'importance est si grande chez les Crustacés ; mais aucun auteur n'a jamais supposé que ce dactylos puisse être autre chose que le dernier article du tarse ou « onychium », c'est-à-dire l'article portant les deux ongles. Or il est facile de voir que l'onychium ne peut pas être le dactylos.

L'onychium n'a pas plus les caractères d'un article indépendant que les autres articles du tarse ; il n'a pas de muscles propres. D'autre part, le caractère essentiel du dactylos, article terminal, est de n'avoir pas de rangée de phanères distale transverse. Il se termine par une phanère unique ou plusieurs phanères disposées en rangée longitudinale ; on ne comprend pas que de telles phanères aient pu devenir les deux ongles parfaitement symétriques du tarse des Insectes.

Si on examine le sommet de l'onychium de n'importe quel Insecte Ptérygote, on constate par contre qu'il y existe un petit sclérite qui, lui, présente bien tous les caractères d'un dactylos. On a souvent noté sa présence, mais sans s'apercevoir de son importance morphologique. C'est, en particulier, lui qui fournit le pulvillus des Hyménoptères et

probablement aussi les organes adhésifs d'autres groupes d'Insectes. Pour bien reconnaître sa nature, il faut l'examiner lorsqu'il n'a pas subi d'adaptations spéciales et qu'il est réduit simplement à son état d'organe rudimentaire. C'est le cas chez les *Trechus* que j'ai pris comme types pour ma description.

Ce sclérite, que j'appellerai « nodule unguéal », a l'aspect d'une masse

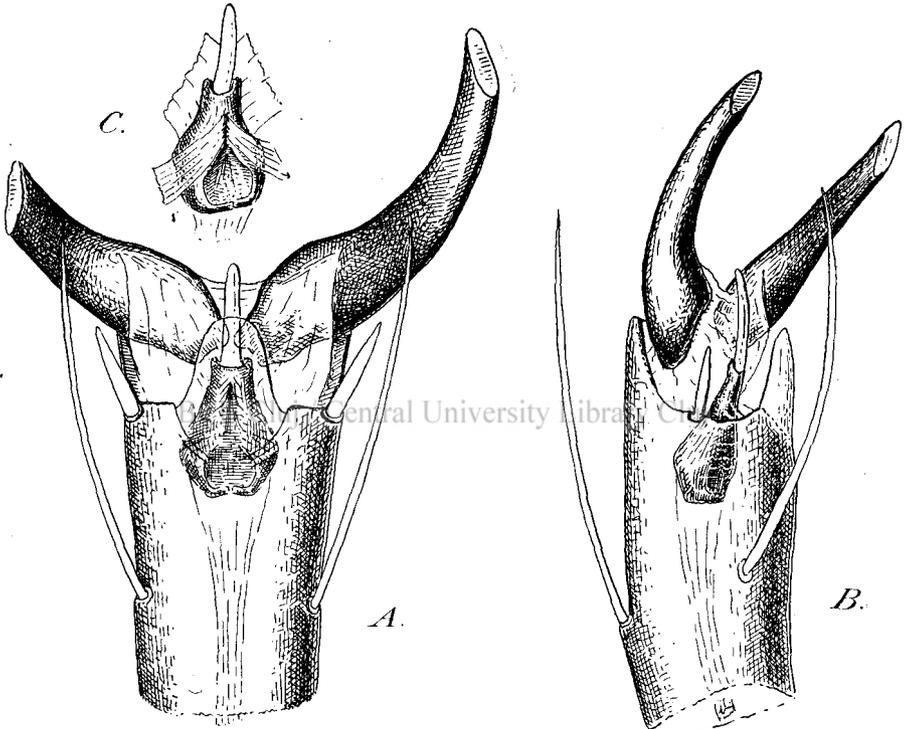


FIG. 11. Sommet de l'onychium, avec le nodule unguéal et la base des ongles, chez *Trechus Bordei* Peyer. ( $\times 280$ )  
— A. face sternale. — B. face latérale. — C. nodule unguéal isolé, vu par la face sternale.

chitineuse pyriforme, libre et enchâssée par son gros bout proximal dans une cupule apicale du sommet de l'onychium (fig. 11, A, B et C). Sa partie distale libre porte une phanère unique, en forme de languette hyaline, courte chez les *Trechus*, mais très longue chez les *Bathysciinae* (JEANNEL, 1911, p. 36, fig. XXX, lanière tactile) ou même parfois bifide, quoique unique, chez les Staphylinides (*Apteraphaenops*).

La face tergale du nodule est unie aux ongles par une lame fibreuse. Sa face sternale est rattachée au bord distal et sternal de l'onychium

par une lame élastique. La base du nodule enfin donne insertion au tendon du muscle long fléchisseur du tarse, dont l'insertion proximale se fait dans le fémur, qui reçoit des faisceaux musculaires dans le tibia, mais traverse les articles du tarse sans y prendre la moindre insertion, soit musculaire, soit tendineuse (fig. 9).

La flexion des ongles est obtenue par un mouvement de coulisse du nodule unguéal, tiré par son muscle long fléchisseur et entraînant avec lui les ongles par l'intermédiaire de la membrane fibreuse. Le mouvement antagoniste d'extension est produit par le jeu de la membrane élastique qui ramène le nodule unguéal à sa position primitive.

Il n'y a aucun doute, à mon avis, que ce nodule unguéal représente bien le dactylos. Quant aux ongles, ce sont deux épines du bord distal et tergal du propodos qui se sont développées et se sont substituées au dactylos pour former l'extrémité de l'appendice. On les trouve toujours, ces deux épines, sur le bout distal du propodos chez les larves de Carabiques (fig. 1 et 3) et celles des *Bathysciinae* (fig. 2). On comprend très bien que le dactylos, avec sa phanère terminale unique, n'ait pas suffi à l'Insecte, pour s'agripper dans sa locomotion terrestre. Les deux épines tergales de la rangée distale transverse du propodos sont venues servir à fixer la patte au sol en se tendant par-dessus le dactylos. Il a dû y avoir un moment où la patte venait au contact du sol par trois phanères (les deux épines du propodos et celle du dactylos). Mais incapable d'accomplir sa fonction de griffe terrestre, le dactylos est entré en régression, tandis que les épines du propodos prenaient un développement prépondérant.

En somme, chez l'Insecte, le dactylos incapable d'adapter son ongle unique à la locomotion terrestre, a comme renoncé à l'exercice de cette fonction, au bénéfice des ongles du propodos. Mais il semble cependant avoir gardé sa fonction sensitive. On ne peut pas dire évidemment que le dactylos de l'Insecte porte l'homologue de l'organe dactylien des Crustacés ; mais il est remarquable que sa lanière tactile ou ses autres organes spécialisés sont toujours des organes sensitifs.

**Évolution du carpos et du propodos.** — Nous avons donc maintenant deux repères solides pour établir les homologues des articles de la patte adulte du Coléoptère. D'une part, nous croyons pouvoir affirmer que hanche, trochanter et fémur sont les basis, ischium et méros. D'autre part, nous connaissons le dactylos et savons que le bord distal de l'ony-

chium (article apical du tarse) est le bord distal du propodos. Le problème est donc restreint à savoir comment carpos et propodos peuvent avoir

évolué pour former le tibia et les cinq articles tarsiens d'un *Trechus*.

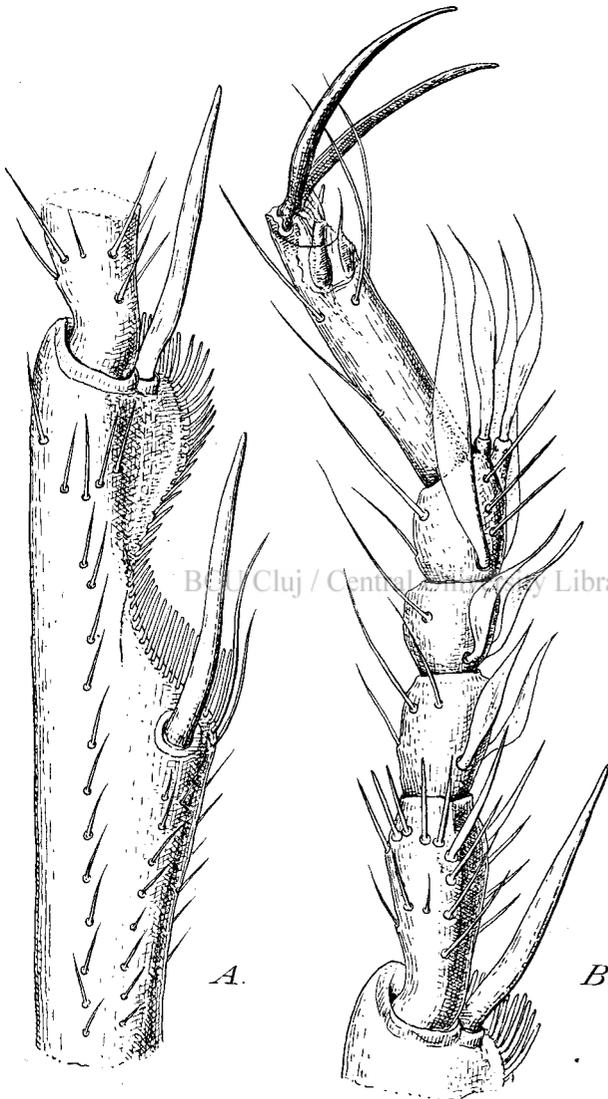


FIG. 12. A., sommet du tibia antérieur droit, face postérieure, du *Trechus Bordei* Peyer. adulte ( $\times 150$ ). — B, tarse antérieur femelle droit, face postérieure, du même ( $\times 150$ ).

Les articles du tarse ne présentent aucun caractère qui permette de supposer qu'ils correspondent à des articles primitifs. Leurs articulations sont des plus simples, la base de chaque article étant seulement emboîtée dans la partie distale de l'article précédent. Aucun article n'a jamais de muscles propres ; leur mobilité n'entre en jeu que par l'action du long fléchisseur, qui les traverse en chaquet.

Les articles du tarse portent deux rangées de phanères disposées sur deux rangées sternales symétriques

(fig. 12 B) ; mais leur bord distal ne porte pas de rangée transverse. Il existe bien parfois une apparence de rangée transverse (fig. 10), mais il est facile de vérifier que ces épines distales (fig. 12, B, article basal), ne

sont pas autre chose que les dernières épines de la rangée sternale, déviées sur les faces latérales de l'article. Les seules phanères représentant vraiment des restes d'une rangée transverse sont les deux ongles, qui marquent l'extrémité distale du propodos.

Tout indique donc que les articles du tarse sont des parties d'un seul article fragmenté. On sait, d'ailleurs, que le tarse est souvent uniarticulé chez les Hémiptères, où il a la même signification et représente aussi la partie distale du propodos, avec un petit dactylos sous la forme d'un nodule unguéal. On sait de même que le nombre des articles du tarse est très variable chez les Coléoptères, mais ne dépasse jamais le chiffre de cinq.

Si les articles du tarse n'ont aucune individualité morphologique, il semblerait par contre qu'il n'en soit pas de même pour le tibia. Au premier abord, le tibia paraît bien être un article ancestral, pourvu de rangées longitudinales bien conservées (fig. 12 A) et d'une rangée distale transverse représentée par les éperons de l'extrémité apicale (fig. 13 A et B).

Une telle interprétation semblerait s'imposer. Elle est cependant inadmissible, car elle impliquerait que le tarse représente le propodos et que le tibia corresponde au carpos, ce qui ne peut pas se défendre, étant donné les faits observés chez les larves.

On a vu en effet, que le carpos a disparu dans l'articulation du genou des larves de *Bathysciinae* et que c'est le propodos qui forme chez elles le tibia. D'autre part, il n'est pas douteux que le genou du Coléoptère adulte soit entièrement homologue de celui de la larve de *Bathysciinae*. C'est toujours la même articulation bicondylienne (fig. 14) et les connexions musculaires sont absolument identiques. Il existe même chez l'adulte un nodule chitineux dans le tendon du muscle fléchisseur, qui méritera d'être étudié avec soin, car il n'est pas impossible qu'il soit précisément un vestige du carpos. J'ai constaté son existence sur les Insectes les plus divers (Coléoptères, Hémiptères, Orthoptères). Il se présente toujours de la même manière, quoique plus ou moins développé, tantôt allongé (*Trechus*), tantôt large et subcarré, en forme de cadre excavé dans sa partie moyenne (*Laemostenus*).

Il est réduit chez les *Aphaenops*, dont les pattes sont très grêles ; mais chez une espèce de *Trechus*, *T. Bordei* (fig. 14), il semble de profil comme frangé de quelques soies du côté sternal. Vue de face, cette frange se montre double (fig. 14 C) et constituée plutôt par deux sortes d'ex-

pansions membraneuses multifides. S'agit-il bien de phanères rudimentaires ? On ne peut pas l'affirmer ; mais on ne peut pas aussi s'empêcher de croire que ce sclérite pourrait bien être en réalité un vestige du carpos involué. Pour le savoir, il faudra attendre que le hasard des recherches ait fait connaître, si elle existe, une lignée d'Insectes chez lesquels le carpos aurait conservé des restes plus nets de ses phanères

Qu'il existe ou non des restes du carpos dans le genou des Coléoptères, il n'est pas moins certain que le carpos y est involué chez la plu-

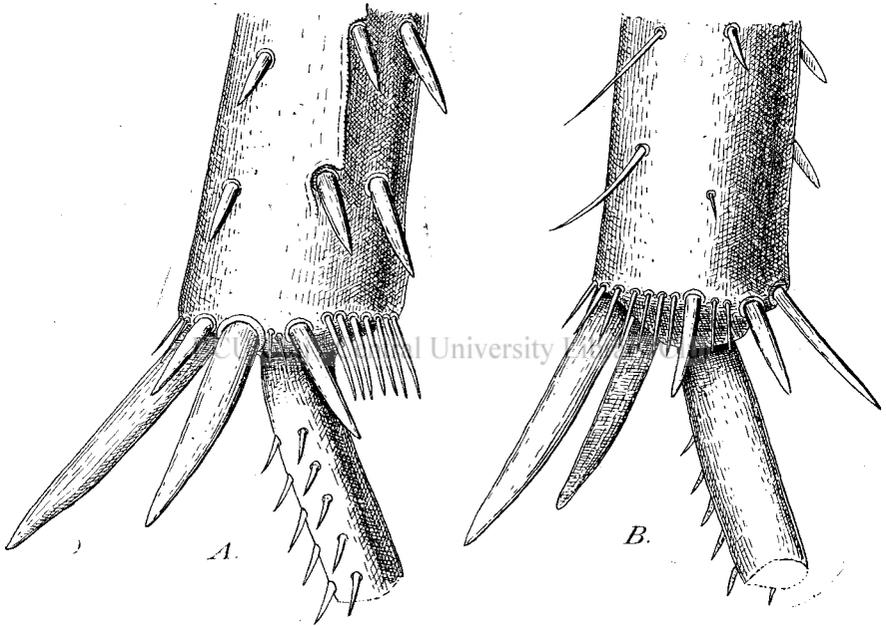


FIG. 13. Extrémité apicale du tibia intermédiaire du *Trechus Bordei* Peyer. ( $\times 250$ ). — A, tibia gauche, face sternale. — B, tibia droit, face tergale.

part des larves et qu'il doit y être aussi chez l'adulte. Il n'est pas rare d'observer des adaptations différentes chez les larves et les imagos<sup>1</sup>, mais il s'agit toujours alors de phénomènes adaptatifs spéciaux et non d'évolutions orthogénétiques de caractère très général comme l'est bien la disparition du carpos. Ce serait vraiment en opposition trop flagrante avec tout ce qu'on sait de la grande loi biogénétique fondamentale, que de supposer qu'un article de la patte puisse avoir totalement disparu à l'état larvaire

1. L'absence de lobes à la maxille des larves d'*Adephaga* n'est que le non développement d'une partie du style qui existe en réalité. De même, la réduction du nombre des articles du palpe maxillaire, chez beaucoup de larves de Coléoptères, résulte de la soudure des articles et non de leur involution.

et se retrouver cependant complet chez l'imago. Il est bien plus rationnel d'admettre que le développement ontogénique de la patte du *Trechus*, avec son carpos larvaire involuant dans le genou de l'imago, résume l'évolution phylogénique générale, que la comparaison de types larvaires différents nous a fait reconnaître.

Aussi faut-il admettre qu'il n'y a pas de carpos indépendant dans la patte du *Trechus* adulte et par conséquent que le propodos à lui seul a donné par fragmentations successives la série d'articles constituée par le tibia et les articles du tarse. Il s'en suit que les éperons apicaux du tibia

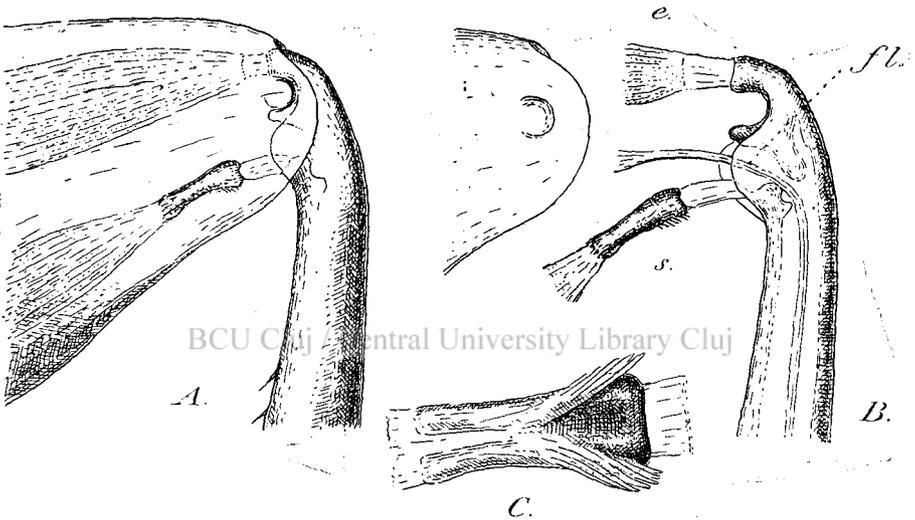


FIG. 14. Articulation du genou de la patte intermédiaire adulte de *Trechus Bordei* Peyer. ( $\times 150$ ). — A, face postérieure ; le sclérite du tendon fléchisseur se voit par transparence dans le fémur. — B, la même désarticulée ; e, muscle extenseur inséré sur l'olécrâne ; st, long fléchisseur du tarse ; s, sclérite du tendon du fléchisseur tibial, avec l'insertion tendineuse dans la gorge sous-coronoïdienne du tibia. — C, sclérite du fléchisseur vu par sa face sternale ( $\times 280$ ).

ne doivent pas être une rangée distale transverse. Ce sont des épines des rangées longitudinales (et probablement aussi des poils de la pubescence générale) qui se sont groupées et spécialisées à la partie apicale d'un premier segment de fragmentation du propodos. La première fragmentation du propodos, en tibia et tarse uniarticulé, a certainement été très précoce, car bien des groupes d'Insectes sont encore à ce stade (larves d'Hémiptères). Aussi est-il naturel que la différenciation des éperons du tibia soit déjà si complète qu'elle produit une apparence de rangée transverse. Puis la fragmentation a continué par la séparation du tarse en deux articles ; l'article basal du tarse présente en effet des

spécialisations de ses phanères distales plus avancées que les articles suivants (fig. 12). Le tarse biarticulé est d'ailleurs encore fréquent chez les Insectes primitifs.

Enfin l'évolution s'est terminée par un troisième stade de fragmentation de l'article apical du tarse. Il semble en effet que ce soit toujours le dernier, le plus apical, des articles dérivés du propodos qui ait continué à se fragmenter. Le tarse à 4 articles de l'*Apteraphaenops longiceps* montre un début de fragmentation de son onychium, et il semble bien que si le tarse de 5 articles d'un *Trechus* (fig. 12) doit un jour en donner un sixième, ce sera par fragmentation de l'onychium.

Ajoutons enfin qu'une évolution secondaire a produit dans certaines lignées une réduction régressive du nombre des articles du tarse. On voit nettement chez les *Bathysciola* du sous-genre *Boldoria* (JEANNEL, 1924, p. 26, fig. 35) comment le tarse de 5 articles des mâles a tendance à devenir tétramère par involution de son article basal. C'est très vraisemblablement une telle involution qui a produit le tarse antérieur femelle tétramère de tous les *Bathysciinae* et aussi le tarse antérieur tétramère des mâles des *Theleomorphi*.

BCU Cluj / Central University Library Cluj

**Conclusions générales.** — De l'étude qui précède se dégagent deux catégories de faits qui peuvent être résumés comme il suit.

1° Il est hors de doute que le dactylos existe sur la patte des Insectes, représenté par le nodule unguéal, et que les ongles sont deux épines distales du propodos, qui sont venues, par leur évolution, remplacer le dactylos à la partie terminale de l'appendice. Il est non moins certain que hanche, trochanter et fémur correspondent aux basis, ischium et méros.

2° La morphologie comparée de la patte des larves et imagos des *Trechinae* ne peut pas être interprétée autrement qu'en supposant que le carpos disparaît dans l'articulation du genou. On a de nombreux indices de la réalité de cette involution. Il est possible d'ailleurs qu'il y ait un vestige du carpos involué, dans le genou des Coléoptères adultes. L'involution du carpos implique donc que c'est le propodos qui a donné par fragmentations successives le tibia et le tarse.

Au point de vue de la nomenclature : quand le carpos existe, chez les types primitifs, il y a un article de plus dans la patte, le « médius » qui se trouve placé entre le fémur et le tibia.

TABLEAU DES HOMOLOGIES

APPENDICE PRIMITIF	LARVES DES <i>Trechinae</i>	LARVES DES <i>Bathysciinae</i>	COLÉOPTÈRES ADULTES
Praecoxa.....	O	O	O
Coxa.....	O	O	Trochantin
Basis.....	Hanche	Hanche	Hanche
Ischium.....	Trochanter	Trochanter	Trochanter
Méros.....	Fémur	Fémur	Fémur
Carpos.....	Médius	O	O
Propodos.....	Tibia	Tibia	Tibio-tarse et ongles
Dactylos.....	Tarse	Tarse	Nodule unguéal

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1921. BÖRNER (C.). Die Gliedmassen der Arthropoden. (Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. IV, Arthropoda. p. 649-694.) [Iena G. Fischer, 1921.]
1910. BÖVING (A.). Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie. I. Larver til *Calathus*, *Olisthopus*, *Oodes* og *Blethisa*. (*Entomol. Meddel.*, Kjöbenhavn, I, p. 319-364, pl. VI.)
1911. BÖVING (A.). Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie. II. Larver af Slaegterne *Tachypus*, *Cillenus*, *Trechus*, *Clivina*, *Zabrus*, *Anisodactylus*. (*Entomol. Meddel.*, Kjöbenhavn, II, p. 129-180, pl. V-IX.)
1919. EMDEN (Fr. van). Versuch einer Aufstellung von Gattungsbestimmungstabellen der Carabidenlarven. (*Suppl. entom.*, Berlin, N° 8, p. 1-33.)

1911. JEANNEL (R.). Biopéologica XIX. Revision des *Bathysciinae*. Morphologie, Distribution géographique, Systématique. (*Arch. Zool. exp.*, Paris, [5] VII, p. 1-641, pl. I-XXIV.)
1920. JEANNEL (R.). Biospéologica XLII. Les larves des *Trechini*. (*Arch. Zool. exp.*, Paris, 59, p. 509-542.)
1924. JEANNEL (R.). Biospéologica L. Monographie des *Bathysciinae*. (*Arch. Zool. exp.*, Paris, 63, p. 1-436.)
1877. PERRIS (E.). Larves de Coléoptères. (*Ann. Soc. Linn. Lyon*, XXII, p. 1-590, pl. I-XIV.)
1923. RACOVITZA (E.-G.). Notes sur les Isopodes. — 10. Orientation de l'Isopode et essais de nomenclature pratique des bords et faces de son corps et de ses appendices. — 11. Morphologie et phylogénie des péréiopodes et de leurs phanères. (*Arch. Zool. exp.*, Paris, 61, Notes et Revue, N° 4, p. 75-122.)
- 1862-64. SCHIÖDTE (J.-C.). De metamorphosi eleutheratorum observationes. *Krøyer naturh. Tidsskrift*, Kjöbenhavn, III, p. 1-134, pl. I-XII.)